

**THESE**

**PRESENTEE PAR Yves DANDONNEAU**

**pour obtenir le Grade de**

**DOCTEUR de l' UNIVERSITE D'AIX-MARSEILLE II**

**FACULTE DES SCIENCES DE LUMINY**

**SPECIALITE: OCEANOGRAPHIE**

**LA CHLOROPHYLLE DANS LE PACIFIQUE :**

**UN ESSAI D'OCEANOGRAPHIE**

**A PARTIR DE MESURES A LA SURFACE DE L'OCEAN**

**SOUTENUE LE 1er juin 1988**

**DEVANT LE JURY COMPOSE DE:**

**F.BLANC, President**

**D.BONIN            A.HERBLAND**

**G.JACQUES        H.J.MINAS**

**P.NIVAL            B.VOITURIEZ**

THESE

présentée par Yves DANDONNEAU

pour obtenir le grade de  
DOCTEUR de l' UNIVERSITE d' AIX-MARSEILLE II  
Faculté des sciences de Luminy  
Spécialité: Océanographie

LA CHLOROPHYLLE DANS LE PACIFIQUE:  
UN ESSAI D' OCEANOGRAPHIE A PARTIR DE MESURES  
A LA SURFACE DE L' OCEAN

Soutenue le: 1<sup>er</sup> juin 1988

Devant le jury composé de :

Mr F. BLANC, Président

D. BONIN

A. HERBLAND

G. JACQUES

H. J. MINAS

P. NIVAL

B. VOITURIEZ

## SOMMAIRE

	page n°
REMERCIEMENTS .....	1
RESUME / ABSTRACT .....	3
1.- INTRODUCTION .....	5
1.1.- Les principaux courants de recherche en 1977 .....	5
1.2.- Les moyens et les programmes en cours en 1977 au Centre ORSTOM de Nouméa .....	6
1.3.- L' attrait des grands espaces .....	7
2.- METHODE DE MESURES .....	9
2.1.- Choix du paramètre à observer .....	10
2.2.- Les contraintes liées à la coopération avec des navires de commerce .....	11
2.3.- La méthode de mesures adoptée: particularités et perfectionnements apportés depuis 1978 .....	12
2.4.- Le point le plus délicat: la conservation des filtres à bord pendant plusieurs mois .....	14
2.5.- L' étalonnage de la méthode .....	16
2.6.- Chlorophylle <u>a</u> et phéophytine <u>a</u> ou pigments phytoplanctoniques ? .....	18
2.7.- Une amélioration: la conservation des filtres à l'abri de l' air .....	20
3.- LES DONNEES .....	21
3.1.- Acquisition et archivage. Structure de la banque de données .....	21
3.2.- Nombre et répartition des données .....	24
3.3.- Répartition moyenne et variations saisonnières de la SSCC entre 30°N et 30°S .....	25
4.- ETUDES DE VARIATIONS DANS LE TEMPS ET L' ESPACE: LA SURVEILLANCE CONTINUE DE L' OCEAN .....	29
4.1.- L' interpolation optimale et l' analyse objective des données .....	29
4.2.- Variations saisonnières autour de la Nouvelle Calédonie .....	32
4.3.- L' El-Niño 1982-83 dans le Pacifique tropical .....	37
5.- ETUDES DE PHENOMENES .....	42
5.1.- L' effet d' îles dans l' Océan Pacifique tropical sud ..	43
5.2.- Les eaux enrichies en chlorophylle par les upwellings de l' est du Pacifique .....	47
5.3.- Le cas des îles Tuamotu .....	50
6.- RELATIONS ENTRE LA SSCC ET LES PROPRIETES DE LA COLONNE D' EAU .....	53
6.1.- Etat des connaissances .....	53
6.2.- La relation SSCC / couche euphotique, et les questions abordées grâce aux données de SSCC du programme SURTROPAC .....	54
6.3.- Un essai de conciliation .....	56
7.- CONCLUSION .....	59
REFERENCES .....	62

- ANNEXE A : Dandonneau, Y. (1979).- A method for the rapid determination of chlorophyll plus phaeopigments in samples collected by merchant ships. (Deep Sea Research, 29: 647-654)
- ANNEXE B: Comparaison des résultats obtenus sur un même champ après des mesures de chlorophylle selon deux méthodes:  
(1)- fluorescence d' une solution de chlorophylle  
(2)- fluorescence de la surface d' un filtre (non publié)
- ANNEXE C: Présentation des données (non publié)
- ANNEXE D: Dandonneau, Y. et Gohin, F. (1984).- Meridional and seasonal variations of the sea surface chlorophyll concentration in the southwestern tropical Pacific (14 to 32°S, 160 to 175°E). (Deep Sea Research, 31: 1377-1393)
- ANNEXE E: Dandonneau, Y. (1986).- Monitoring the sea surface chlorophyll concentration in the tropical Pacific: consequences of the 1982-83 El-Niño. (Fishery Bulletin, 84: 687-695)
- ANNEXE F: Dandonneau, Y. et Charpy, L. (1985).- An empirical approach to the island mass effect in the south tropical Pacific based on sea surface chlorophyll concentrations. (Deep Sea Research, 32: 707-721)
- ANNEXE G: Dandonneau, Y. et Eldin, G. (1987).- Southwestward extent of chlorophyll-enriched waters from the Peruvian and equatorial upwellings between Tahiti and Panama. (Marine Ecology: Progress Series, 38: 283-294)
- ANNEXE H: Variations saisonnières de la concentration en chlorophylle en surface à proximité de la Nouvelle Calédonie (non publié)
- ANNEXE I: Dandonneau, Y. (1979).- Concentrations en chlorophylle dans le Pacifique tropical sud-ouest: comparaison avec d' autres aires océaniques tropicales. (Oceanologica Acta, 2: 133-142)
- ANNEXE J: Dandonneau, Y. et Lemasson, L. (1987).- Water-column chlorophyll in an oligotrophic environment: correction for the sampling depths and variations of the vertical structure of density, and observation of a growth period. (Journal of Plankton Research, 9: 215-234)

## REMERCIEMENTS

Les données qui sont à la base de cette thèse ont été récoltées bénévolement par les équipages des navires de commerce qui touchent Nouméa. Beaucoup de ces observateurs ne m'ont jamais rencontré; ils ont cependant accepté de suivre des consignes transmises à Yokohama, Hong Kong ou Marseille par l'officier de navigation qui débarquait et dont ils prenaient la suite. Leur dévouement désintéressé, la qualité de leurs prélèvements et la gentillesse de leur accueil sont remarquables, et je tiens avant tout à leur en rendre hommage. Je remercie également les commandants de ces navires, ainsi que les agents à Nouméa des compagnies de navigation, sans la bienveillance de qui cette opération n'aurait pas pu se développer.

Ce travail a porté sur une période de neuf ans environ, au cours de laquelle mon environnement scientifique a changé; presque tous ceux qui composaient l'équipe d'océanographie du Centre ORSTOM de Nouméa ont été remplacés au fil des années. Mais ce laboratoire a toujours constitué pour moi un cadre agréable et bien adapté à mes recherches, et je tiens à en remercier Messieurs Michel LEGAND, Paul de BOISSEZON et Jean FAGES qui en ont tour à tour assuré la direction.

Je dois reconnaître que j'ai toujours bénéficié d'une grande liberté. Mes parents, qui m'ont aidé de leur mieux, m'ont laissé choisir mes études. A l'ORSTOM, Messieurs Michel DELAIS, puis Alain CROSNIER, Présidents du Comité Technique d'Océanographie et d'Hydrobiologie, François JARRIGE, Président du Département A, Roger BERRIT, Directeur du Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan, auquel ont succédé Jean Paul TROADEC, Francis POINSARD, puis Jean Claude Le GUEN que je devais plus tard retrouver à Nouméa comme responsable de l'océanographie, m'ont tous accordé leur entière confiance. M'en être montré digne serait la meilleure façon de les remercier.

Jean René DONGUY, puis Christian HENIN, animateurs du programme SURTROPAC, ont toujours considéré avec beaucoup de bienveillance la présence du biologiste que je suis dans leur équipe d'océanographes physiciens. Je remercie en même temps qu'eux tout le groupe SURTROPAC qui m'a efficacement et gentiment aidé tout au long de cette opération. Une mention spéciale va à Henri WALICO qui assume à la perfection depuis le début toute la partie technique de l'expérience, de la préparation du matériel à l'archivage des résultats, et a permis que les observations continuent pendant les périodes où je me suis absenté de Nouméa. La banque informatique des données du programme SURTROPAC a été installée, puis améliorée par Alain MORLIERE, Marie José LANGLADE et Gérard ELDIN, et nourrie en permanence par Maryse SICARD, Pierre WAIGNA et Yves MONTEL. Et si mon vieux fluorimètre fonctionne encore, c'est bien grâce à la magie déployée par les électroniciens du groupe: Jacques MARCHAND et Jean Yves PANCHE.

Aubert Le BOUTEILLER a mis à ma disposition les résultats des mesures de chlorophylle qu'il a effectuées lors de la campagne SURTROPAC 8. Je lui en suis reconnaissant. Je le remercie également, ainsi que Lionel LEMASSON, Robert Le BORGNE, Jean Paul REBERT, Denis BINET, et bien d'autres, pour les

discussions que nous avons eues et qui m' ont appris beaucoup, ou ont eu une influence sur mon travail.

Le Professeur François BLANC a accepté de diriger cette thèse; je l' en remercie sincèrement, et lui suis très reconnaissant pour l' accueil agréable qui m' a toujours été réservé lors de mes brèves visites à la Station Marine d' Endoume. Je suis heureux que Alain HERBLAND, Bruno VOITURIEZ et Hans Joachim MINAS, qui ont suivi mon travail de près il y a quelques années, aient accepté de siéger au jury. Les Professeurs Guy JACQUES, Paul NIVAL et Daniel BONIN ont également bien voulu juger cette thèse, et c' est avec plaisir que je peux grâce à eux prendre contact avec la communauté scientifique française dont ma situation aux antipodes a tendance à m' éloigner.

## Résumé

La concentration en chlorophylle à la surface de l'océan (SSCC) est observée depuis 1979 le long de lignes de navigation suivies par les navires de commerce entre la Nouvelle Calédonie et les pays riverains du Pacifique: Australie, Japon, Amérique du Nord et Panama. La méthode de mesure mise au point pour cette expérience utilise la fluorescence de la surface de filtres sur lesquels est passé un volume de 20 mL d'eau de mer. Entre la filtration et la mesure, les filtres sont conservés au sec et à l'obscurité pendant une période qui peut durer jusqu'à quatre mois, au cours desquels la précision des résultats peut s'altérer. Cet inconvénient est compensé par le grand nombre de données (26000 environ de 1979 à 1986) d'où se dégagent des tendances dont la cause est recherchée dans les champs des paramètres physiques.

Il a ainsi été possible de mettre en évidence l'existence d'un cycle saisonnier autour de la Nouvelle Calédonie, dominé par un accroissement de la SSCC en hiver austral; cet accroissement correspond à la limite vers les basses latitudes des blooms saisonniers de phytoplancton qui sont bien connus sous les latitudes tempérées. Dans l'Océan Pacifique tropical, la structure la plus marquée à la surface est constituée par les valeurs de SSCC élevées au voisinage de l'équateur, qui sont dues à l'upwelling équatorial. Au cours de l'El-Niño de 1982-83, cette structure a fortement régressé, tandis que la vaste zone comprise entre l'équateur et 15°N à l'ouest du Pacifique, qui montre habituellement des concentrations en chlorophylle de l'ordre de 0,07 mg.m<sup>-3</sup>, a vu se développer un bloom de phytoplancton qui s'est traduit par des valeurs de SSCC supérieures à 0,15 mg.m<sup>-3</sup>. Ce bloom constitue probablement une réponse à la diminution de l'épaisseur de la couche homogène de surface, permettant à la lumière d'atteindre les couches riches en sels nutritifs, et favorisant peut-être aussi les mélanges verticaux. L'ensemble des données recueillies dans l'Océan Pacifique tropical sud où les îles et archipels sont très nombreux montre que l'influence des îles sur la SSCC y est faible, et résulterait surtout des apports par les eaux terrigènes. Entre Panama et Tahiti, 118 voyages par des navires de commerce entre 1979 et 1985 permettent de localiser la zone de transition entre les eaux qui ont été enrichies par les upwellings de l'est du Pacifique et les eaux pauvres du Pacifique central sud; cette transition oscille très rapidement à des périodes de l'ordre du mois entre 5°S et 16°S. Ces deux dernières études indiquent que les communautés benthiques des atolls de l'archipel des Tuamotu bénéficient épisodiquement d'intrusions d'eaux riches, et pourraient se comporter en brouteurs du phytoplancton.

Les résultats que donnent les mesures de SSCC à partir de prélèvements par des navires de commerce sont en bon accord avec les connaissances physiques sur l'Océan Pacifique, malgré la mauvaise relation qui a souvent été dénoncée entre la SSCC et la biomasse de phytoplancton dans la colonne d'eau. Ceci pourrait être dû à la prise en compte du temps par l'échantillonnage réalisé par les navires de commerce; grâce à cet échantillonnage

continu, il est en effet possible d' intégrer les effets d' épisodes de mélange vertical, qui, même en eaux oligotrophes, jouent probablement un rôle important.

### Abstract

The Sea Surface Chlorophyll Concentration (SSCC) has been observed since 1979 along the tracks followed by merchant ships who sail from New Caledonia to countries which border the Pacific Ocean: Australia, Japan, Northern America and Panama. The measurement technique adopted for this experiment uses the fluorescence of the surface of filters through which 20 mL of sea water have been passed. Before the measurements, the filters are stored in a dark and dry jar for sometimes as long as four months, possibly causing a decrease in the precision. The low quality of the data is compensated by their large amount (~26,000 from 1979 to 1986); trends can be shown, and their cause is looked for in the fields of physical parameters.

It was thus possible to describe a seasonal cycle around New Caledonia, with an SSCC increase during the southern hemisphere winter; this increase corresponds to the limit towards low latitudes of the seasonal phytoplankton blooms which are known to occur in temperate seas. The most striking feature at the surface of the tropical Pacific Ocean is the belt of high SSCC values at the equator, which results from the equatorial upwelling. This belt was drastically flattened during the 1982-83 El-Niño, and a large area between 0° and 15°N in the west of the Pacific, where SSCC usually is about  $0.07 \text{ mg.m}^{-3}$ , gave rise to a bloom of phytoplankton with SSCC values greater than  $0.15 \text{ mg.m}^{-3}$ . This bloom was probably caused by the decrease of the surface mixed layer thickness, after which light could penetrate to the deep, nutrients-rich layers, and vertical mixing could perhaps be favoured. The data collected in the south tropical Pacific where islands and archipelagos are numerous, show that the effect of islands on SSCC is weak in this region, and that its main cause would be drainage from land. The transition between chlorophyll enriched waters from the equatorial and Peruvian upwellings, and poor central south Pacific waters could be located for 118 merchant ships transects between Tahiti and Panama. This transition oscillates rapidly between 5°S and 16°S at periods of one month or less. The results from these two last studies show that the benthic communities of the Tuamotu atolls can episodically benefit from intrusions of rich waters, and suggest that they might significantly graze the phytoplankton.

These conclusions based upon SSCC measurements on samples taken by merchant ships agree with physical knowledge of the Pacific Ocean, in spite of the poor relationship which has been shown in stratified areas between SSCC and phytoplankton biomass in the water column. The reason of this agreement might be that the sampling by merchant ships is a continuous one and accounts for time; a continuous sampling indeed makes possible to integrate the consequences of short mixing events which probably play an important role, even in oligotrophic waters.



## 1.- INTRODUCTION: Les choix.

Des contraintes extérieures interviennent souvent dans le choix d' un programme de travail. Ainsi, l' obligation de prendre part à un programme plus large, des directives formulées par un responsable scientifique, l' opportunité d' un contrat de recherche étroitement défini, l' influence de thèmes porteurs qui garantissent une meilleure audience pour les résultats, où, tout simplement, des limitations budgétaires, peuvent être déterminants. Une grande liberté m' a été laissée lors de ce choix, qui a donc fortement marqué mon travail ,et j' espère qu' il n' est pas superflu d' en exposer les raisons.

### 1.1.- Les principaux courants de recherche en 1977.

La mode ne garantit pas le meilleur goût, mais elle offre des voies où on ne s' égare pas, puisqu' on y est en compagnie nombreuse et de qualité, et elle constitue le terrain d' une compétition qui joue un grand rôle dans le progrès dans tous les domaines, y compris dans celui des sciences. A moins qu' ils n' aboutissent et qu' aucun mystère ne subsiste, les thèmes de recherche ne sont jamais abandonnés (la quête de la pierre philosophale continue d' avoir quelques adeptes). En 1977, les recherches ayant pour thème le phytoplancton et la production primaire marins étaient nombreuses et variées; ainsi, l'enregistrement continu du plancton dans l' océan Atlantique nord (Hardy, 1939) n' avait pas été interrompu. Mais en ce qui concerne les océans tropicaux, la mode était sans conteste à l' étude de la production primaire des zones oligotrophes (Eppley, 1981). A 22°S, à l' ouest d' un océan, le Centre ORSTOM de Nouméa était géographiquement bien placé pour suivre ce courant. Il l' était encore mieux pour accueillir un programme de recherches sur l' écologie des lagons coralliens, un autre thème à la mode dans

une région où venait d' être inauguré l' Australian Institute of Marine Science, tout entier tourné vers l' étude du Récif de la Grande Barrière.

### 1.2.- Les moyens et les programmes en cours en 1977 au Centre ORSTOM de Nouméa.

Pendant plus de dix ans, une équipe relativement forte et complète avait étudié, à partir de Nouméa, les mécanismes de production planctonique de la zone équatoriale de l' Océan Pacifique ouest (Oudot et Wauthy, 1976). Cette équipe venait de se disperser et il ne restait plus personne en phytoplancton et production primaire; de plus, le laboratoire de chimie restait sans spécialiste pour le diriger. En physique, le laboratoire ne disposait pas encore d' une sonde pouvant donner des profils continus de température, salinité, et oxygène, et les océanographes physiciens qui étaient restés à Nouméa se consacraient à un programme basé sur des observations (température, salinité à la surface de l' océan) recueillies par des navires de commerce, et qui débouchait sur des problèmes climatiques à grande échelle (Donguy et Hénin, 1980). Les autres programmes qui pouvaient bénéficier d' un appui en matière de phytoplancton avaient pour but:

-a) l' étude des propriétés physiques, chimiques et biologiques de l' eau du lagon de Nouvelle Calédonie (Rougerie, 1986). J' ai réduit ma participation à ce programme à ce dont mes collègues avaient besoin. Des développements intéressants vers des processus à petite échelle, qui dominent dans ce lagon, auraient pu être envisagés à condition que fussent renforcés les moyens d' observation des courants.

-b) l' étude des masses d' eau autour de la Nouvelle Calédonie. Ce qu' on en connaissait alors montrait qu' il ne s' y passait probablement rien de très marqué, mis à part des fronts thermiques flous dont la description était l' objet des campagnes HYDROTHON par le navire océanographique Coriolis. Les perspectives présentées par ce programme offraient peu de chances de

réussite si on considère la complexité de la situation biologique observée sur le front du Cap Lopez dans le Golfe de Guinée (Vouriez et al., 1973), où pourtant les conditions physiques étaient beaucoup plus nettes et se prêtaient mieux à une approche par des campagnes océanographiques.

Une autre possibilité se présentait: une étude comparative ayant montré que la concentration en chlorophylle autour de la Nouvelle Calédonie était plus élevée que ne permettait de le prévoir une couche superficielle de mélange épaisse et épuisée en sels nutritifs (Annexe I), il pouvait s'avérer intéressant d'en chercher la cause dans le rôle des îles, si nombreuses dans le Pacifique sud. Une telle étude nécessitait toutefois des moyens humains et matériels plus importants que ceux présents à Nouméa en 1977-78, et ne devait démarrer qu'à partir de 1982 (Le Borgne et al., 1985).

### 1.3.- L'attrait des grands espaces.

-Les environs de la Nouvelle Calédonie offraient peu de perspectives d'études passionnantes compte tenu des moyens disponibles, faute de présenter des structures océanographiques bien définies.

-Aucun chercheur en 1977 ne travaillait sur la productivité primaire de l'immense Pacifique central.

-La nature a horreur du vide.

Je me suis donc tourné vers ces grands espaces très mal connus, pour y entreprendre une surveillance continue du Pacifique, correspondant à la notion de 'monitoring' très appliquée dans les programmes d'océanographie à finalité météorologique. J'y ai rejoint mes collègues océanographes physiciens qui recueillaient les observations de navires de commerce sur les lignes Nouméa-Japon, Nouméa-Amérique du Nord, et Nouméa-Tahiti-Panama. Ce programme devait, quelques années plus tard, être intégré au programme climatique international TOGA (Tropical Ocean - Global Atmosphere) et adopter le sigle SURTROPAC (SUR-

veillance TRansOcéanique du PACifique) sous lequel il sera désigné ci-après.

Ce choix était aussi dicté par le sentiment que ces grands espaces, et les longues durées, n'avaient pas été suffisamment explorés. L'outil principal des planctologistes, c'est à dire le navire océanographique, peut, encore qu'assez mal, résoudre les phénomènes de dimensions moyennes dans le temps et l'espace (quelques semaines, quelques centaines de kilomètres), mais il est surtout bien adapté pour l'étude de la structure verticale de l'océan. Si cette structure est bien connue, et s'il est indéniable que la présence ou l'absence de sels nutritifs au dessus d'une nutricline plus ou moins profonde permettent relativement bien de caractériser un écosystème (Voituriez et Dandonneau, 1974; Herbland et Voituriez, 1979; Cullen et Eppley, 1981), on ne parvient pas, par exemple, dans un tel système à une dimension, à avoir une idée, même approximative, de la diffusion verticale des sels nutritifs.

La voie vers laquelle je me suis engagé n'avait donc pas de but bien précis, si ce n'est d'utiliser une technique d'observation à grande échelle de temps et d'espace, en espérant que des phénomènes pourraient ainsi être mis en évidence. A tout le moins, les trois lignes de navigation énumérées ci-dessus coupant l'équateur à l'est, au centre, et à l'ouest du Pacifique, il serait possible de mettre en évidence les variations de l'intensité de l'upwelling équatorial, et notamment celles dues à l'occurrence du phénomène El-Nino. La conception de ce programme répond donc à une certaine facilité; mais la mise au point de méthodes adaptées aux conditions particulières d'un échantillonnage par des navires de commerce posait des difficultés nouvelles:

-quel paramètre observer? (Ce paramètre devra véhiculer autant d'information que possible, tout en n'étant pas trop lourd à mesurer, le flot des données devant se situer aux environs de 50 par jour).

-comment adapter les techniques de prélèvement afin qu'elles soient acceptées par des observateurs bénévoles, et

comment adapter les techniques de mesure au mode de prélèvement choisi?

-quelles techniques d'analyse des données devraient être employées pour une expérience aussi peu commune?

A cette époque, d'autre part, la possibilité d'estimer la concentration en chlorophylle à la surface de l'océan à partir de satellites commençait à se concrétiser (Szekiela et al., 1977; Hovis et al., 1980). En 1979, au cours d'un congrès, un chercheur indonésien inconnu (par moi) m'avait affirmé que mon opération ne servait à rien car le problème était d'ores et déjà l'affaire des satellites. Il avait bien sûr raison à terme, mais il était encore trop tôt. J'avoue avoir eu peur pendant les premières années d'être doublé sur mon terrain par ces techniques d'avenir. Il est certain que dès qu'un système opérationnel global basé sur un satellite sera mis en place, mon réseau d'observation n'aura plus de valeur au mieux que pour fournir une vérité terrain.

## 2.- METHODE DE MESURES.

Il était possible en 1978 d'obtenir en continu des données sur l'abondance du phytoplancton en enregistrant la fluorescence "in vivo" de l'eau de mer, navire en route (Lorenzen, 1966); on pouvait aussi espérer, grâce à l'augmentation de la fluorescence lorsque la photosynthèse est bloquée par du DCMU, disposer en même temps d'informations sur la fixation de carbone (Slovacek et Hannan, 1977). Il était même possible, mais trop coûteux, d'observer en continu la distribution verticale de la chlorophylle en remorquant un "batfish" équipé d'un fluorimètre (Herman et Denman, 1977). A moindre coût, on peut concevoir qu'un fluorimètre soit placé à bord de chacun des navires de commerce du réseau, et même qu'un système simple, automatique, injecte à intervalles réguliers du DCMU dans le flot continu qui passe par la cellule de mesure; en fait, à cause de problèmes de mainte-

nance, et de dérive des fluorimètres, ceci ne semble pas envisageable sans la présence à bord d'un technicien spécialisé, et n'était donc pas à notre portée.

## 2.1.- Choix du paramètre à observer.

le réseau de navires de commerce avec lesquels Jean René Donguy (responsable de mes collègues océanographes physiciens du Groupe SURTROPAC) entretenait d'excellentes relations comprenait en 1978 une vingtaine de navires et rapportait environ 8 à 10 000 observations chaque année. Il était intéressant de suivre un rythme d'acquisition de données comparable, afin de pouvoir profiter au mieux de l'information sur le milieu apportée par les mesures physiques (température, salinité). Ceci excluait les comptages de cellules, très riches d'informations, mais nécessitant énormément de temps. La complexité des incubations de carbone quatorze, et les réticences que pouvait faire naître l'utilisation d'isotopes radioactifs, étaient des obstacles à la mesure de la fixation photosynthétique de carbone. La seule possibilité consistait donc à faire des mesures de concentration en chlorophylle à la surface de l'océan (SSCC pour "Sea Surface Chlorophyll Concentration") et je me suis donc engagé vers un programme de surveillance continue de ce paramètre. Tous les travaux et opérations couvrant de grands espaces lui font en effet appel. La carte de la production primaire dans l'océan mondial dressée par Koblentz-Mishke et al. (1970) repose bien plus sur des mesures de chlorophylle que sur des incubations de carbone quatorze; de même, une couverture permanente de l'océan mondial par un satellite capable d'observer la couleur de la mer et d'en estimer la teneur en chlorophylle (Smith, 1984) serait très profitable à une meilleure compréhension des échanges de gaz carbonique entre l'océan et l'atmosphère, bien que, là aussi, le but soit de connaître la photosynthèse et non la biomasse.

## 2.2.- Les contraintes liées à la coopération avec des navires de commerce.

La première contrainte est évidente: les manipulations à effectuer à bord doivent être aussi simples et rapides que possible, et ce d' autant plus que, jusqu' à présent, nous n' avons pas rétribué les observateurs. L' eau de mer est prélevée avec un seau renforcé et caoutchouté dans lequel plonge un thermomètre. Sa capacité théorique est d' environ un demi litre, mais lorsque l' observateur a rempli un flacon grâce auquel la salinité sera mesurée au laboratoire, il reste souvent moins de 100 cm<sup>3</sup> au fond du seau. Ce volume est très faible, particulièrement dans les eaux pauvres du large du Pacifique, où la méthode de mesure de la fluorescence des extraits acétoniques requiert environ 200 à 500 cm<sup>3</sup>. Il ne saurait être question de demander un deuxième prélèvement car, sur les gros bateaux modernes, la passerelle est souvent à 30 m au dessus de l' eau, et ce prélèvement est fastidieux (je pense en fait que c' est l' étape la plus rebutante, celle qui limite le succès et le rendement de ce réseau d' observations). Il nous faudra donc nous contenter d' un très faible volume d' eau, ce qui, heureusement, va dans le sens de la rapidité et de la simplicité des manipulations, mais impose que la méthode de mesure soit extrêmement sensible.

Puisqu' on ne peut pas mesurer la chlorophylle à bord, immédiatement après le prélèvement, il faut conserver les échantillons. Dans un environnement de laboratoire, ou de navire océanographique, on aurait recours à une chambre froide. Or, tous les navires de commerce en comportent une. Toutefois, cette chambre froide est la plupart du temps dans les profondeurs du navire, loin de la passerelle, et cette exigence m' a valu des refus de la part de certains officiers. Ces refus valaient mieux que des acceptations mal suivies à la suite desquelles le prélèvement arrivait bien à la chambre froide, mais au bout de combien de temps? J' ai donc dû choisir de conserver les échantillons à la température ambiante, et la durée de cette conservation peut être longue, certains bateaux ne touchant Nouméa que tous les cinq mois.

### 2.3.- La méthode de mesure adoptée: particularités et perfectionnements apportés depuis 1978.

Le laboratoire de planctologie de Nouméa disposait d' une porte de fluorimètre équipée d' un passeur automatique de plaques de chromatographie en couche mince. Ceci permettait de présenter à l' appareil des filtres secs, sans passer par l' étape d' extraction des pigments par un solvant, et le gain de temps qui en résultait était bien ce que je recherchais, puisque le flot d' échantillons à mesurer devait être important. Des essais de détermination de la concentration en chlorophylle directement sur les filtres avaient déjà eu lieu pour des mesures au spectrophotomètre (Yentsch, 1957; Konovalov et Bekasova, 1969). Les premiers tests que j' ai réalisés ont été encourageants, et ont surtout montré que cette méthode était très sensible, permettant de faire des mesures avec les fenêtres 1, 3 et 10 du fluorimètre Turner 111, sans avoir besoin de faire appel à la fenêtre 30 (la plus sensible) après une filtration de seulement 20 cm<sup>3</sup> d' eau de mer oligotrophe sur des membranes de 13 mm de diamètre et de porosité 0,45 microns. Ce faible volume permettait de résoudre facilement le problème des filtrations à bord des navires, qui pouvaient alors être faites simplement avec un porte-filtre de type Swinnex fixé à l' extrémité d' une seringue. Les détails et les performances de cette méthode sont donnés en annexe 1.

Le passage automatique des filtres au moyen de l' adaptation pour chromatographie en couche mince a été abandonné en 1984 au profit d' un passage manuel. Le glissement de la plaque sur laquelle étaient collés les filtres n' était pas toujours exactement parallèle à la plaque elle-même, et il s' en suivait une légère variation de la distance des filtres au système optique du fluorimètre, et donc une erreur instrumentale indésirable. Les filtres sont maintenant placés dans un porte-filtre magnétique et le fluorimètre a été équipé d' une porte spécialement conçue pour recevoir ce porte-filtre à un endroit précis (Figure 1). Ils sont pris en sandwich entre la plaque métallique qui constitue l' élément principal du porte-filtre et un couvercle en matière magné-



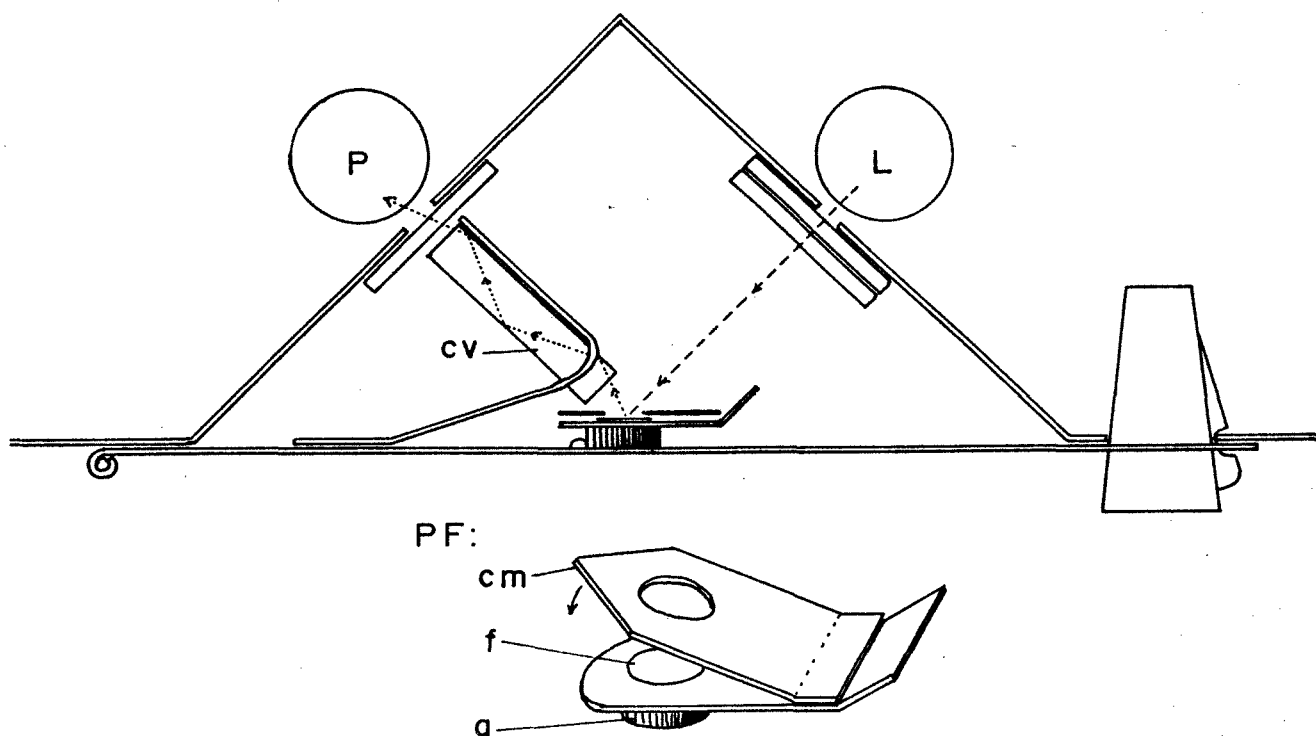


Figure 1: Porte du fluorimètre et porte-filtre utilisés pour mesurer la fluorescence de filtres secs. P = photomultiplicateur; L = lampe; cv = cylindre de verre; PF = porte-filtre comprenant: cm = couvercle magnétique ajouré; f = filtre (membrane, 13 mm de diamètre); a = aimant qui maintient le porte-filtre contre la porte.

tique souple percé d'un trou de 12 mm de diamètre. Un cylindre de verre sert de canal optique pour conduire la lumière rouge produite par le filtre vers le photomultiplicateur.

Cette méthode de mesure présente une possibilité intéressante, que j'avais signalée en publiant la méthode (Annexe A): après que la fluorescence des filtres ait été mesurée, ces filtres ne sont pas endommagés. Par conséquent, il est théoriquement possible de les examiner au microscope afin d'identifier les espèces phytoplanctoniques responsables des "blooms" qui peuvent être révélés par des résultats de mesures élevés en certaines zones. Cette opération qui ne serait pas envisageable, faute de temps, si elle devait être faite systématiquement, le devient si elle est guidée par des indications données par les concentrations en pigments chlorophylliens déjà mesurées. J'ai

dû abandonner cette possibilité car les examens au microscope des filtres éclaircis (Goldberg et al., 1952) se sont avérés très difficiles, à cause des cristaux de sel formés à la surface du filtre, et surtout, sans doute, parce que le phytoplancton des zones océaniques est dominé par des espèces très petites et très fragiles (Wauthy et al., 1967; Herbland et al., 1985) qui sont détruites par la filtration. En fait, je n' ai pu observer, très rarement, et dans de très mauvaises conditions, que des diatomées dont le frustule résiste à la filtration.

#### 2.4.- Le point le plus délicat: la conservation des filtres à bord pendant plusieurs mois.

Lors des essais qui ont précédé la collecte des filtres en routine, il est apparu que la fluorescence de ces filtres diminuait très rapidement pendant les cinq à dix premiers jours, et se stabilisait ensuite pour plusieurs mois (figures 3 et 4 de l' Annexe A). Comme les filtres que me remettent les bateaux à chaque escale à Nouméa correspondent à des prélèvements réalisés 1, 2, 3.... et jusqu' à 60 ou même 150 jours auparavant, les

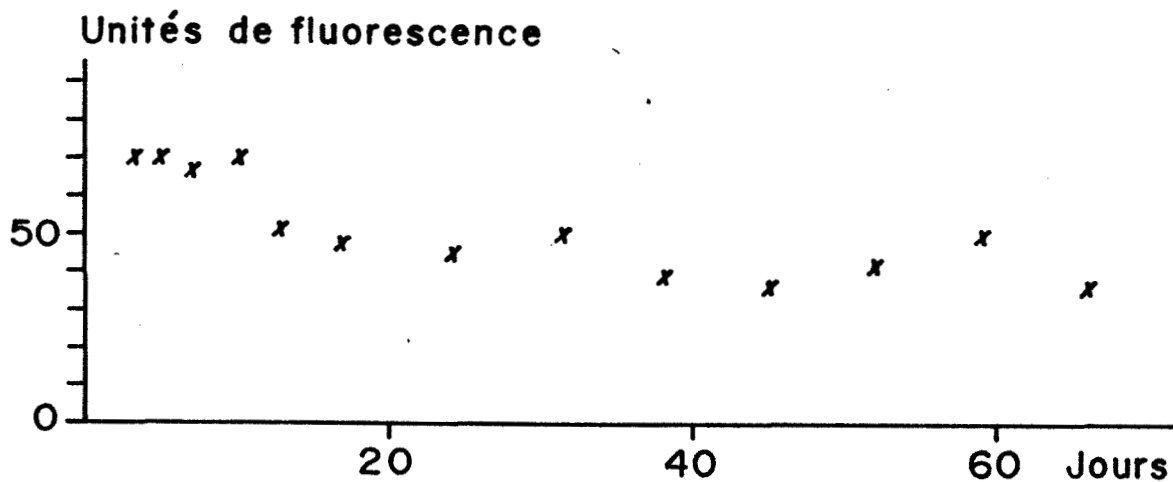


Figure 2: Décroissance de la fluorescence de filtres (type membrane, volume filtré= 10mL) conservés à l' obscurité et au sec. La variabilité à court terme des résultats est due en grande partie à la microdistribution du phytoplancton dans le prélèvement d' eau de mer qui a été utilisé pour toutes ces filtrations.

mesures ne peuvent être faites que pendant cette période où la fluorescence est stable, c'est à dire au plus tôt une vingtaine de jours après l'escale du navire. Pendant ces vingt jours, les filtres sont gardés à l'obscurité et au sec, à température ambiante. L'existence de cette longue phase au cours de laquelle les pigments photosynthétiques transformés en produits de dégradation stables ont une fluorescence qui ne varie plus a été confirmée à plusieurs reprises par la suite (Figure 2). Après plusieurs années d'exercice de cette collecte de données, il semble que, parfois, pour certains navires, tous les filtres provenant d'un même voyage aient une fluorescence anormalement faible. Ce point est évoqué dans les annexes 5 et 7 pour lesquels j'ai dû en tenir compte lors de l'analyse des résultats. Ces biais occasionnels sont, au moins dans un premier temps, difficiles à détecter: si on accepte le caractère exploratoire de l'opération, et en l'absence de statistiques préexistantes sur l'océan Pacifique tropical, comment rejeter des informations, même si elles surprennent un peu, dès lors qu'elles présentent malgré tout une structure cohérente, comme par exemple un maximum vers la divergence équatoriale? De tels biais existent probablement dans mes résultats: ainsi, les concentrations trouvées lors de deux voyages Tahiti-Panama réalisés aux environs du 28 décembre 1984 (figure 2 de l'annexe 7) sont très différents; ces deux groupes de résultats présentent toutefois une structure analogue. Il est donc difficile de définir des critères de rejet des données pour un paramètre aussi changeant, du moins potentiellement, que la SSCC. Une des causes de ces biais a été identifiée au début de 1984, à l'occasion de filtrations réalisées par des scientifiques à bord du N.O. Coriolis: les prélèvements réalisés à l'aide de bouteilles en plastique ont donné de bons résultats, alors que ceux réalisés à la surface de l'océan avec un seau métallique oxydé ont donné des résultats anormalement faibles. Ces seaux métalliques ont donc été plastifiés à partir de 1984, et la qualité des résultats s'est améliorée, sans toutefois que le problème soit définitivement réglé (voir les deux voyages Tahiti-Panama cités ci-dessus). Je pense en venir à bout grâce à une amélioration récente qui sera exposée au

## chapitre 2.7.

Ceci pourrait remettre en question la stabilité pendant une longue période de la fluorescence des filtres dans les conditions de conservation liées à l'expérience. Cette stabilité est pourtant confirmée par un test statistique réalisé en 1983 sur la zone de la Nouvelle Calédonie où, d'octobre à avril, en été austral, règnent des conditions oligotrophes relativement homogènes (Annexes D et H): les filtres sont récupérés à chaque escale d'un navire à Nouméa, et chaque lot de filtres comporte des prélèvements effectués lorsque le navire venait de quitter Nouméa après l'escale précédente, 30 à 150 jours plus tôt, et des prélèvements frais qui seront dosés après une vingtaine de jours, le temps d'atteindre la phase de stabilité. La moyenne des concentrations en chlorophylle à la surface de l'océan (SSCC) entre 25 et 15°S et 160 et 175°E, pour les mois d'été austral, est 0,13 mg.m<sup>-3</sup> si on considère les prélèvements réalisés juste avant l'escale à Nouméa, et 0,11 mg.m<sup>-3</sup> pour les prélèvements réalisés juste après l'escale (les calculs ont porté sur 96 escales). La différence n'est donc pas très élevée, et ce n'est pas à la durée du stockage des filtres qu'il faut imputer les résultats anormalement faibles ramenés après quelques voyages, mais plutôt aux conditions de stockage non contrôlées. Quelques voyages pour lesquels les conditions de stockage semblaient mauvaises, au vu des résultats, n'ont pas été introduits dans la banque de données.

### 2.5.- L'étalonnage de la méthode.

Les membranes filtrantes et les cellules de phytoplancton qu'elles portent constituent un matériau hétérogène qu'on ne peut imiter par aucune substance ou aucun procédé susceptible de fournir un standard pour calibrer la méthode. Cette calibration ne peut donc être entreprise qu'à partir d'eau de mer que l'on soumet à une technique de détermination de la concentration en chlorophylle éprouvée qui fournit une référence. Cette technique éprouvée est la mesure de la fluorescence d'extraits acétoniques de phytoplancton, très largement utilisée depuis une vingtaine

d' années. Elle est moins précise dans l' absolu que la mesure au spectrophotomètre, mais cependant préférable en eaux oligotrophes à cause de la durée des filtrations qu' il faut effectuer pour obtenir une concentration en pigments suffisante pour le spectrophotomètre. La mesure de la fluorescence d' extraits acétoniques de phytoplancton doit elle-même être calibrée au moyen de quantités connues de chlorophylle en solution dans de l' acétone.

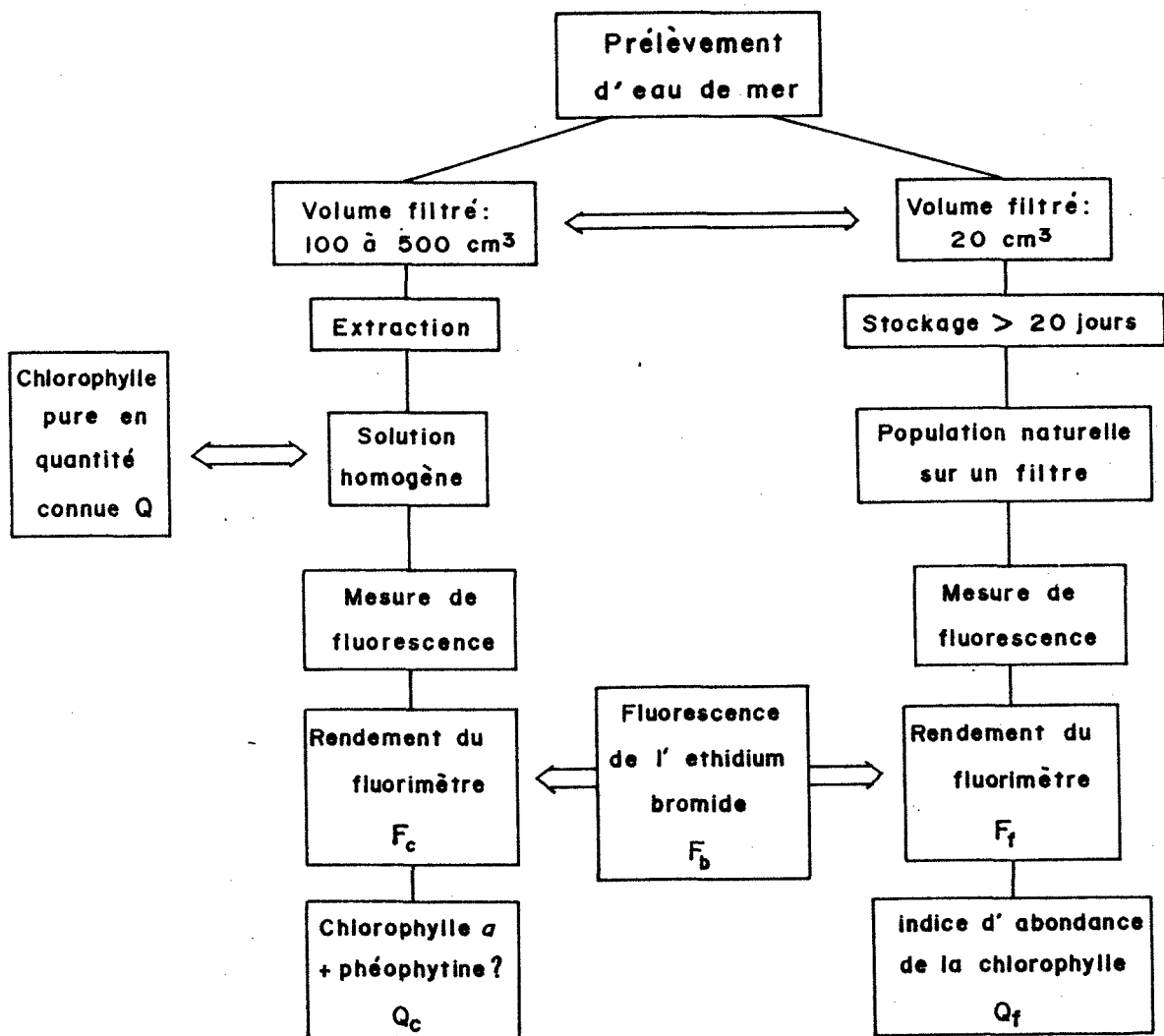


Figure 3: Etalonnage de la méthode de mesure de la concentration en chlorophylle sans extraction. Cette méthode s' écarte dès la filtration des méthodes plus classiques où les pigments sont extraits par un solvant; un étalonnage complet comporte donc obligatoirement tous les stades indiqués ci-dessus. L' ethidium bromide permet de contrôler rapidement la décroissance du rendement du fluorimètre.

La Figure 3 montre que la technique "éprouvée" et celle que j' ai mise au point pour le programme de surveillance continue de la SSCC dans l' océan Pacifique ont très peu de points de contact, et que, pour chaque calibration, toutes les opérations correspondant aux deux techniques doivent être effectuées à partir d' un même prélèvement d' eau de mer. Ces calibrations sont donc longues à effectuer, et ce d' autant plus que la technique mise au point pour le programme de surveillance de la SSCC dans le Pacifique comporte obligatoirement une période de stockage d' au moins 20 jours. De plus, comme les deux méthodes divergent dès la filtration d' eau de mer, les risques d' erreur instrumentale à chacune des étapes des deux voies s' ajoutent. Ces calibrations sont donc faites à l' occasion de campagnes océanographiques au cours desquelles: a)- un fluorimètre est embarqué, ce qui permet de mesurer la concentration en chlorophylle ( $Q_c$ ) immédiatement après le prélèvement, et b)- de nombreux prélèvements donnent une valeur moyenne plus précise pour  $f_f$  (=fluorescence/chlorophylle présente sur le filtre).

Entre les campagnes océanographiques, il est nécessaire de vérifier la valeur de  $f_f$  qui a tendance à diminuer avec le vieillissement du fluorimètre. Plutôt que de recommencer toutes ces opérations avec une eau côtière dans des conditions moins bonnes, je préfère, depuis 1986 utiliser de l' "ethidium bromide" qui, comme la chlorophylle, émet une fluorescence rouge lorsqu' il est éclairé par de la lumière bleue. Il est facile de réaliser des solutions d' "ethidium bromide" dans l' eau à des concentrations connues, et de vérifier l' évolution de  $f_b$  (=fluorescence/ethidium bromide). On admet alors que  $f_f$  et  $f_b$  varient dans la même proportion, et on peut alors recalibrer  $f_f$  sans avoir à parcourir toute la chaîne d' opérations indiquée sur la Figure 3.

#### 2.6.- Chlorophylle a et phéophytine a, ou pigments phytoplanctoniques ?

Les résultats que j' obtiens grâce aux navires de commerce sont exprimés sous le terme général de "chlorophylle", mais ne représentent qu' un indice calibré par comparaison avec la somme

chlorophylle a + phéophytine a (Annexe A). C' est aussi cette somme qui est utilisée pour la calibration des données de couleur de l' océan vue par les satellites et Smith (1984) la désigne sous le nom de "pigments phytoplanctoniques". Il y a là une perte de qualité qui gêne la plupart des spécialistes (habitués depuis une vingtaine d' années à considérer isolément la chlorophylle a active responsable de la photosynthèse et la phéophytine a résultat du broutage par le zooplancton) et qu' il m' appartient de justifier. Cette tâche est d' autant plus facile que depuis quelques années, des doutes pèsent sur les résultats des mesures de phéopigments par acidification des extraits, lorsque les échantillons contiennent de la chlorophylle b (Neveux et de Billy, 1986; Herbland, 1987); mais lorsqu' en 1978 j' ai choisi de négliger l' information apportée par la distinction entre chlorophylle active et phéopigments, ces doutes n' étaient pas encore vraiment apparus. Ma décision était basée sur un examen de l' histoire de la mesure des pigments phytoplanctoniques: ces mesures étaient au début assez contraignantes, à cause des grands volumes d' eau qu' il était nécessaire de filtrer (Harvey, 1934; Richards et Thompson, 1952), mais les objectifs descriptifs et les pratiques océanographiques de l' époque (données basées sur des stations hydrologiques espacées) faisaient que la cadence d' acquisition des données biologiques n' était pas beaucoup plus lente que celle des données physiques. Ceci permettait des études où la frontière entre biologiste et physicien n' était pas nette (Riley et al, 1949).

Le divorce a eu lieu lorsque les physiciens ont commencé à utiliser des appareils permettant d' acquérir des données en continu et en abondance et que les biologistes n' ont pas pu les suivre. Ou bien: ils n' ont pas voulu, car la fluorescence in vivo le leur aurait permis, et il est symptomatique qu' elle soit utilisée par des océanographes qui se situent entre la physique et la biologie (Denman, 1976); dans la même ligne d' idées, il existe une certaine méfiance face aux données de couleur de l' eau qui seront disponibles grâce aux satellites. Je pense que nous sommes obligés d' abandonner l' idée de haute qualité des données lorsque nous voulons décrire la variabilité du phyto-

plancton, parce qu' il est impossible d' acquérir des données de haute qualité à une cadence assez rapide. Mais ces données de haute qualité sont indispensables pour certaines études, et alors, plutôt que vers l' acidification, c' est vers les techniques de HPLC qu' il faut sans doute se tourner (Gieskes et Kraay, 1986). Cette alternative illustre bien le débat soulevé maintes fois entre déterminisme et empirisme; ainsi, récemment, Munk (1987) oppose les partisans de l' intelligence à ceux du suréchantillonnage. Mes données de SSCC, de qualité médiocre mais nombreuses, me rangent parmi les derniers. Les efforts pour comprendre doivent se situer ailleurs, et tendre à interpréter des phénomènes à grande échelle dont les conséquences sont encore mal connues.

#### 2.7.- Une amélioration: la conservation des filtres à l' abri de l' air.

Un des intérêts d' une surveillance de la SSCC dans l' océan Pacifique tropical serait de pouvoir détecter des changements à long terme qui puissent fournir des indications utiles pour les études de flux de carbone entre l' atmosphère et l' océan. Par exemple, est-ce que l' effondrement de la production primaire dans les upwellings tropicaux du Pacifique au cours des événements El-Nino peut être décrit avec assez de précision pour que son impact sur ces flux puisse être estimé? A cause des problèmes posés par la conservation des filtres (voir chapitre 2.4), et à cause de la difficulté des étalonnages dans ma méthode (voir chapitre 2.5), la précision de mes données n' est sans doute pas suffisante. Mis à part l' étude des variations saisonnières de la SSCC autour de la Nouvelle Calédonie (Annexe D), les résultats publiés portent davantage sur des mises en évidence de structures que sur des valeurs de SSCC (Annexes E, F et G).

Il semble désormais possible d' y remédier: les filtres sont maintenant conservés à l' abri de l' air, ce qui a pour effet d' empêcher l' oxydation de la chlorophylle. Les essais effectués avec cette nouvelle technique ont donné satisfaction (Figure 4) et la mise en oeuvre en routine a débuté en septembre 1987.



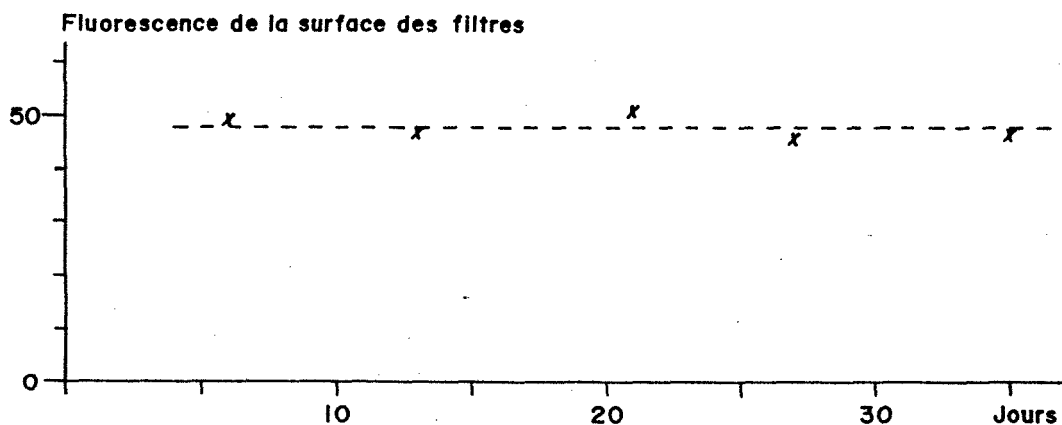


Figure 4: Stabilité de la propriété de fluorescence des filtres après conservation dans l'acide ascorbique (5 filtres ayant reçu chacun 10 mL d'un même prélèvement d'eau de mer ont été mesurés respectivement après 6, 13, 21, 27 et 35 jours de conservation).

Le mode opératoire est le suivant: après la filtration, le filtre est trempé dans une solution de conservateur, puis posé sur un rectangle de Parafilm que l'on replie et que l'on scelle autour du filtre en exerçant une pression avec l'extrémité d'un tube. Les enveloppes ainsi improvisées sont gardées à l'obscurité. Avant la mesure de la fluorescence, il est alors indispensable de sécher les filtres (15 minutes à l'étuve à 60°C). La décroissance de la fluorescence au cours des premiers jours de stockage n'apparaît plus, et les mesures peuvent donc avoir lieu sans délai. La sensibilité est accrue et le volume d'eau de mer filtré est maintenant fixé à 10 mL.

### 3.- LES DONNEES.

#### 3.1.- Acquisition et archivage. Structure de la banque de données

Les données arrivent au laboratoire par groupes, à l'occasion des escales à Nouméa des navires de commerce qui participent au programme. Chaque groupe correspond à un voyage aller-retour (parfois deux si une escale à Nouméa a été sautée par le navire)

entre Nouméa et un port du Japon, d' Amérique du Nord, d' Australie, ou de Panama. Les filtres qui correspondent à un de ces voyages sont remis par l' équipage et gardés au sec et à l' obscurité au laboratoire pendant 20 jours, délai nécessaire pour que les pigments phytoplanctoniques qu' ils portent se soient transformés en produits de dégradation stables. Les mesures de fluorescence ont lieu après ce délai, le zéro de l' appareil étant défini par la fluorescence d' un filtre neuf. Les calculs, qui consistent simplement en une division par un coefficient d' étalonnage, sont rapidement effectués, et un examen rapide a lieu avant de valider les données. c' est à ce moment là qu' en quelques occasions, des voyages qui présentaient des résultats invraisemblables ou incohérents ont été supprimés.

Les résultats sont saisis sur support informatique en même temps que la température et la salinité que collectent mes collègues océanographes physiciens du groupe SURTROPAC, et introduits dans le fichier des données de surface. Dans ce fichier, chaque observation comporte:

- date du prélèvement
- heure locale
- position (latitude, longitude)
- état de la mer
- nébulosité
- état du temps
- température de l' air sec
- température de l' air humide
- direction du vent
- vitesse du vent
- température de la mer
- salinité
- concentration en chlorophylle (SSCC)

Le fichier des données de surface a été ouvert en 1969, mais ne comporte des valeurs de SSCC que depuis la fin 1978. Les observations y sont rangées par voyage, et, pour un voyage donné, par ordre chronologique. Les logiciels qui permettent de le consulter prévoient l' accès facile à toutes les observations d' un voyage ce qui présente de l' intérêt pour des études de la

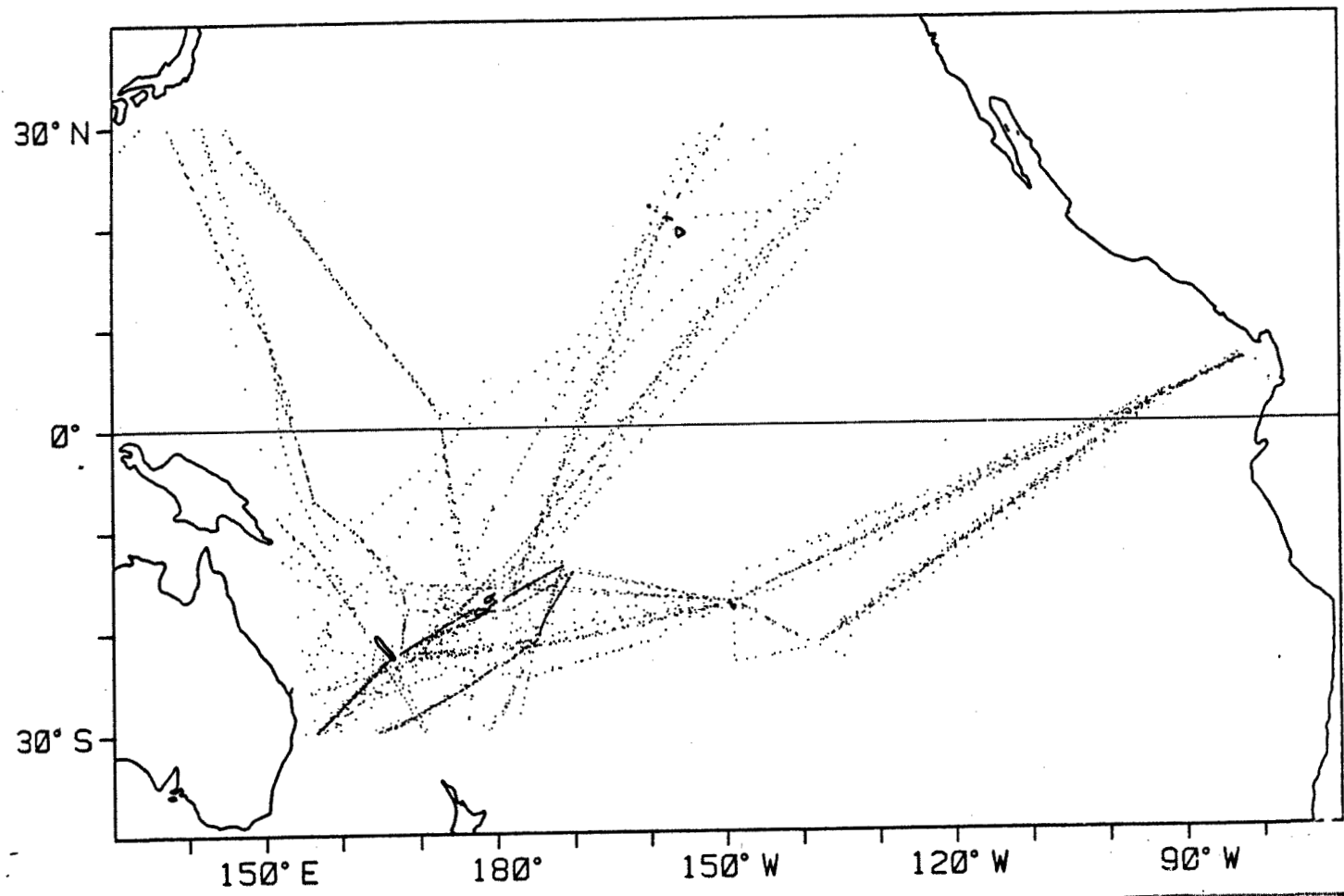


Figure 5: Position des observations de SSCC de juillet 1982 à juin 1983.

structure horizontale de l'océan à un instant donné. En effet, les observations voisines au sein d'un même voyage sont également proches dans le temps, et ont été soumises à des conditions de conservation identiques. Au contraire, les données, même proches dans l'espace, provenant de deux voyages distincts, sont en général séparées dans le temps au moins par plusieurs jours, et leur comparaison peut être rendue délicate par des conditions de conservation des filtres différentes.

### 3.2.- Nombre et répartition des données.

Les prélèvements effectués par les navires de commerce sont répartis le long des lignes de navigation, et espacés d'environ 100 km, ce qui correspond à un prélèvement à chaque changement de quart à bord, toutes les quatre heures, à une vitesse de quinze noeuds. Ces lignes de navigation se regroupent autour de trois axes qui partent de la Nouvelle Calédonie et des îles Fidji vers le Japon, vers l'Amérique du Nord et vers Panama. La diversité des ports de destination, et une certaine souplesse du trafic font que ces lignes sont relativement étalées. De vastes zones ne sont jamais échantillonnées, notamment les deux triangles limités par ces axes de navigation, ainsi que la région biologiquement

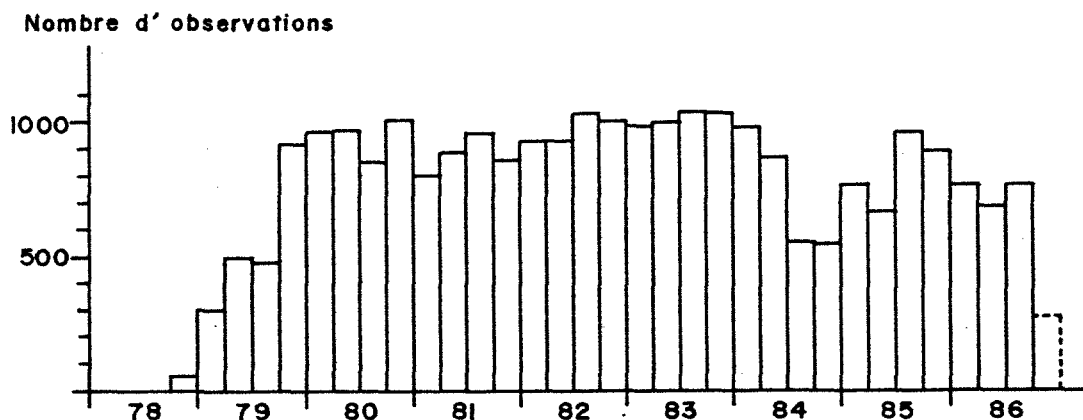
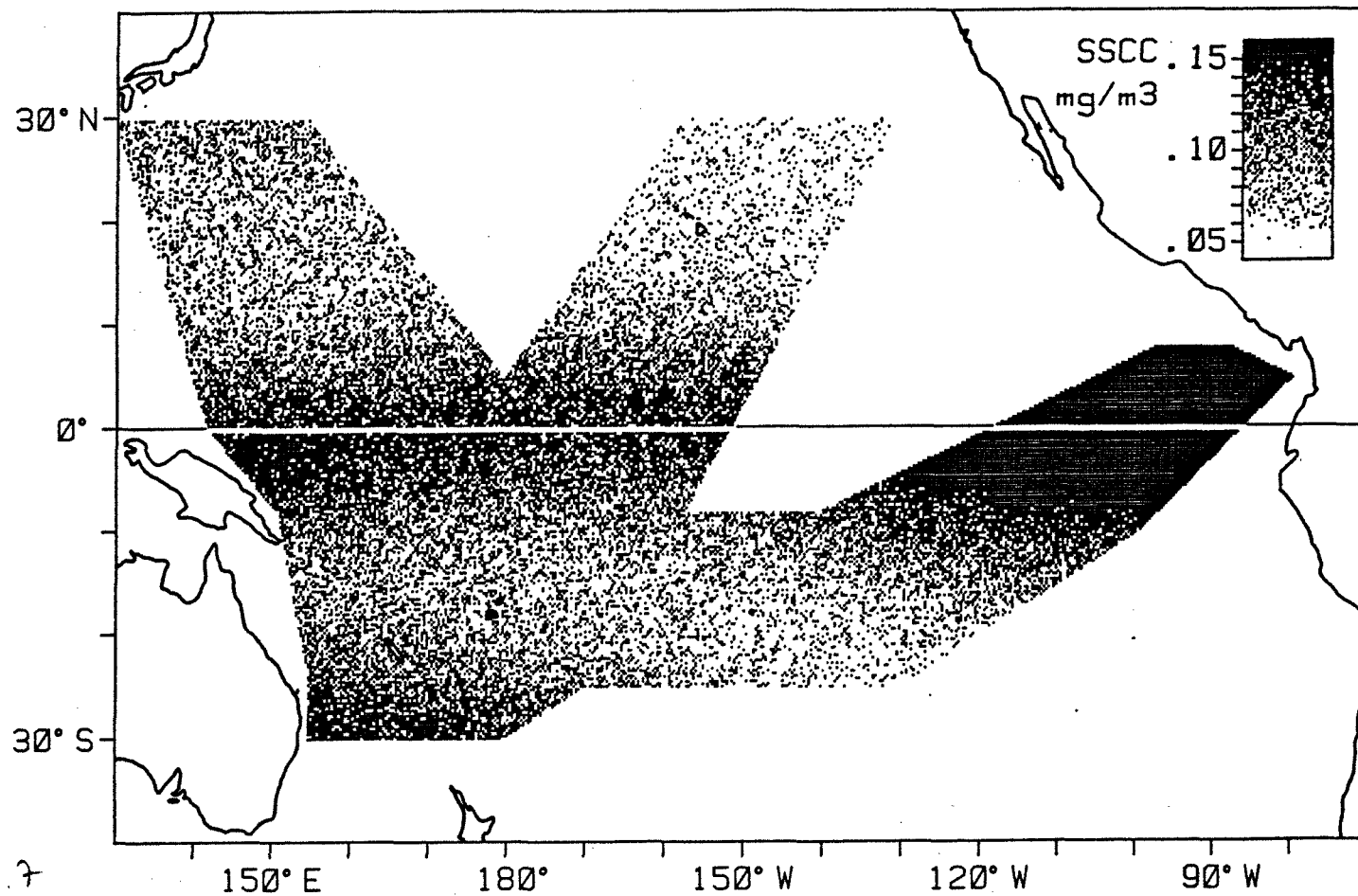


Figure 6: Evolution du nombre d'observations de SSCC par trimestre de 1978 à 1986. Le dernier trimestre de 1986 (pointillé) est incomplet les dernières données recueillies n'ayant pas encore été incorporées à la banque des données de surface du programme SURTROPAC.

très active des upwellings de l'ouest de l'Amérique du Sud (figure 5). Le triangle compris entre Tahiti, Sydney et la Nouvelle Guinée est très densément échantillonné. La figure 5 montre le réseau d'observations à la période durant laquelle il était le mieux développé et rapportait le plus de données (figure 6). La ligne vers le Japon n'a été ajoutée au réseau qu'au troisième trimestre de 1979. De 1980 à 1983, le programme s'est déroulé dans les meilleures conditions possibles. En 1984, des données ont été perdues à la suite d'une défaillance du fluorimètre. Par la suite, on note une tendance à la diminution du nombre d'observations par trimestre (figure 6), due aux difficultés des compagnies maritimes qui, depuis lors, vont en s'accroissant. Les trois axes principaux du réseau sont toutefois maintenus sans interruption importante depuis 1979 (Annexe C).

### 3.3.- Répartition moyenne et variations saisonnières de la SSCC entre 30°N et 30°S.

Très peu de données sont récoltées au nord de 30°N ou au sud de 30°S. Cela tient au fait que les ports de destination (Yokohama, San Francisco, Sydney) sont des escales importantes, au cours desquelles toute la cargaison doit être remaniée, et, souvent, l'équipage renouvelé. Les officiers des navires préparent donc ces escales plusieurs jours à l'avance, et négligent un peu les prélèvements, d'autant plus que la vocation du programme SURTROPAC est tropicale. La zone sur laquelle les moyennes sont fondées sur des données assez nombreuses et assez régulièrement réparties est donc limitée ici aux parallèles 30°N et 30°S. La distribution moyenne de la SSCC, l'année de l'El-Nino 82-83 étant exclue (juillet 82 - juin 83), montre un très net enrichissement dans la zone équatoriale (figure 7). Cet enrichissement est particulièrement marqué dans l'est de l'Océan Pacifique, où la SSCC excède  $0,15 \text{ mg.m}^{-3}$  et s'exerce sur une zone très large, d'environ 8°N à 10°S. De part et d'autre, on trouve des concentrations plus faibles, de  $0,06$  à  $0,08 \text{ mg.m}^{-3}$ , typiques des zones oligotrophes des océans tropicaux. La SSCC augmente légèrement au nord de 25°N (sur l'axe Nouméa-Japon



26

Fig. 7

Figure 7: Concentration moyenne en chlorophylle à la surface de l'Océan Pacifique, de 1979 à 1985 (la période anormale de juillet 1982 à juin 1983 qui correspond à un phénomène El-Nino très marqué n'a pas été prise en compte).

seulement) et surtout au sud de 22°S où un enrichissement hivernal a été détecté grâce à ces données de SSCC (Annexe D). Cette répartition moyenne confirme les traits principaux mis en évidence par la carte de la production primaire dans l'océan mondial dressée par Koblentz-Mishke et al (1970); elle indique de plus que des concentrations en chlorophylle élevées marquent la divergence équatoriale à travers tout l'Océan Pacifique, et pas seulement entre l'Amérique et 175°E. La distribution zonale de la SSCC dans le sud-ouest de l'Océan Pacifique montrée par la figure 7 semble mieux se prêter à une interprétation par le

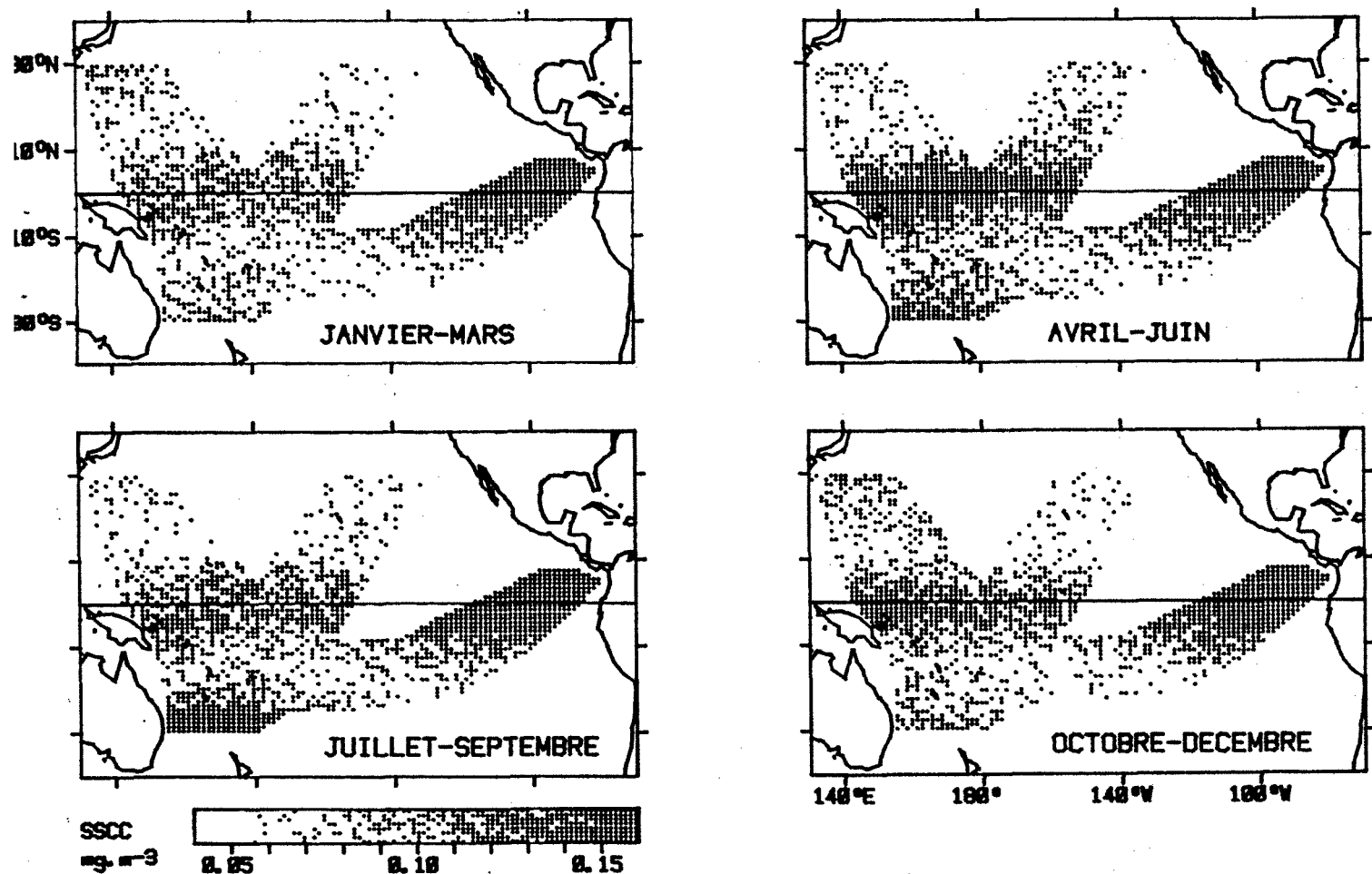


Figure 8: Concentration moyenne en chlorophylle à la surface de l'Océan Pacifique par trimestre, calculée d'après les résultats obtenus de 1979 à 1985 (période de juillet 1982 à juin 1983 exclue).

climat que les contours compliqués de la carte de la production primaire dans l'océan mondial dressée par ces auteurs.

Les moyennes trimestrielles font apparaître des variations saisonnières (figure 8):

-entre la Nouvelle Calédonie et la Nouvelle Zélande, la SSCC est maximale de juillet à septembre et minimale de janvier à mars. Ce maximum pendant l'hiver austral est décrit dans l'Annexe D et au chapitre 4.2., et est dû au refroidissement de la couche supérieure de mélange qui s'approfondit et incorpore des eaux profondes riches en sels nutritifs. Ce phénomène responsable de la poussée de phytoplancton d'automne dans les mers tempérées a été analysé en zone subtropicale par Jenkins et Goldman (1985). Un phénomène symétrique dans l'hémisphère nord est beaucoup moins marqué, mais peut toutefois être décelé d'octobre à mars au sud-est du Japon (figure 8). Des valeurs de SSCC élevées sont observées toute l'année de part et d'autre de l'équateur, avec un maximum de juillet à septembre, période qui correspond au maximum de la divergence équatoriale dans l'est de l'Océan Pacifique, ainsi que le montre le minimum de température dans la région des îles Galapagos à cette saison (Robinson, 1976). La largeur de la zone enrichie par la divergence équatoriale varie toutefois très peu d'un trimestre à l'autre, les variations les plus importantes étant observées à une échelle de temps plus courte (Annexe G). Dans l'Océan Pacifique central et ouest, l'influence de la divergence équatoriale est la plus forte d'avril à juin, et la plus faible de janvier à mars. Ces situations moyennes ne doivent toutefois pas donner l'illusion de cycles annuels réguliers: il existe une très forte variabilité ainsi que le montrent les cartes trimestrielles de 1979 à 1985 qui sont rassemblées dans l'Annexe C, où est exposée la méthode qui a permis de les tracer.



#### 4.- ETUDES DE VARIATIONS DANS LE TEMPS ET L' ESPACE: LA SURVEILLANCE CONTINUE DE L' OCEAN.

S' il faut beaucoup d' art pour choisir une stratégie et conduire des expériences en vue d' études de mécanismes qui mettent en jeu tout l' écosystème pélagique, il suffit pour surveiller l' océan (en Anglais: to monitor) de mesurer, et de regarder les résultats; l' effort doit toutefois être porté sur l' analyse des données et la production d' un champ aussi juste que possible, et sur l' implication de ce champ dans l' ensemble des connaissances.

##### 4.1.- L' interpolation optimale et l' analyse objective des données.

Un problème auquel on est très souvent confronté consiste, par exemple le long d' un profil vertical réalisé au cours d' une station hydrologique, à estimer la valeur  $t$  d' un paramètre à la profondeur  $X$ , alors qu' on ne dispose de mesures qu' aux profondeurs  $R_1$  et  $R_2$ , de part et d' autre de  $X$  (figure 9a). La plupart du temps, ce problème est résolu par interpolation linéaire; si

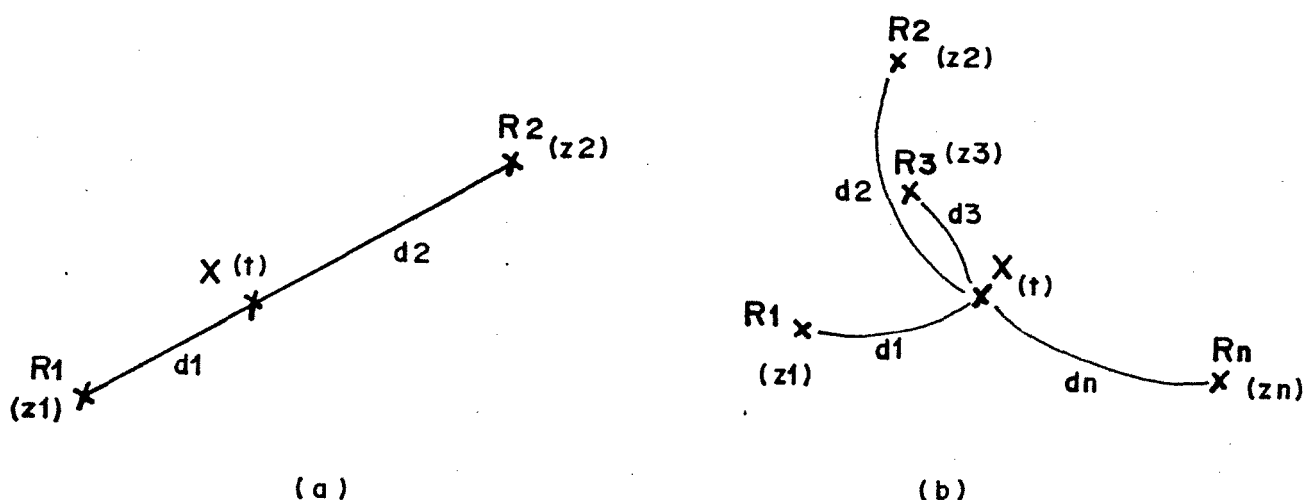


Figure 9: Estimation de la valeur  $t$  d' un paramètre à un endroit  $X$  d' un champ, à partir de résultats de mesure ( $z_1, z_2 \dots z_n$ ) obtenus en  $R_1, R_2 \dots R_n$ . (a) Interpolation linéaire. (b) Observations éparses.

$z_1$  est la valeur du paramètre en  $R_1$ ,  $z_2$  en  $R_2$ , et  $d_1$  et  $d_2$  les distances respectives de  $R_1$  et  $R_2$  à  $X$  où on veut estimer le paramètre, on a:

$$t = z_1 + d_1 (z_2 - z_1) / (d_1 + d_2)$$

qui peut s'écrire:

$$t = (z_1 d_2 + z_2 d_1) / (d_1 + d_2)$$

en divisant le numérateur et le dénominateur par le produit  $d_1 d_2$ , on obtient:

$$t = ( (1/d_1) z_1 + (1/d_2) z_2 ) / ( (1/d_1) + (1/d_2) ) \quad (1)$$

$t$  est donc une moyenne pondérée des mesures  $z_1$  et  $z_2$  où les poids attribués à  $z_1$  et à  $z_2$  sont inversement proportionnels aux distances  $d_1$  et  $d_2$  qui séparent les points où ces mesures ont été faites du point où on veut estimer le champ.

Ce principe peut être appliqué à un champ pluridimensionnel (figure 9b). On a alors:

$$t = \frac{\sum_{i=1}^n p_i z_i}{\sum_{i=1}^n p_i} \quad (2)$$

où  $p_i = 1 / d_i$ . Ceci peut sembler satisfaisant, le poids d'une observation augmentant lorsqu'on se rapproche de l'endroit où elle a eu lieu jusqu'à devenir infini au point de mesure, assurant la coïncidence du champ et des observations. Il est toutefois abusif d'attribuer un poids infini à une observation si la mesure comporte un risque d'erreur ou est bruitée (par exemple lorsqu'on ne peut pas être certain que la valeur d'un paramètre mesurée à un endroit donné n'y ait pas changé pendant qu'on parcourait une zone pour y effectuer des observations et la cartographier). On doit alors admettre que, même là où on dispose d'une mesure, l'information apportée par les autres observations n'est pas nulle et peut être prise en compte pour "corriger" cette mesure. Ce problème a été résolu par Gandin (1965) qui a posé les principes de l'analyse objective à l'usage des météorologistes. Ces principes ont ensuite été utilisés en océanographie par Bretherton et al (1976), Karweit

(1980), Denman et Freeland (1985), et par moi-même avec Francis Gohin (Annexe D).

Supposant connue la covariance  $C_{ij}$  du champ en fonction de la distance qui sépare les observations  $i$  et  $j$ ,  $c'$  est à dire l'espérance du produit  $t_i t_j$ , on établit d'abord la matrice de covariance  $A$  des observations,  $A_{rs}$  étant l'espérance du produit  $z_r \times z_s$  auquel on ajoute, si  $r = s$ , le carré de l'erreur sur l'observation  $r$ . On inverse alors cette matrice, obtenant  $A^{-1}$ . Les éléments de la rangée  $i$  de cette matrice inversée sont les poids de chacune des  $n$  observations pour "corriger" la  $i^{\text{ème}}$  d'entre elles. Le produit de l'observation  $i$  ainsi "corrigée", par la covariance  $C_{xi}$  pour la distance entre le point  $X$  où a lieu l'estimation et l'observation  $i$ , est la contribution de cette observation pour l'estimation  $t$  au point  $X$ :

$$t_x = \sum_{i=1}^n C_{xi} \left( \sum_{j=1}^n A_{ij}^{-1} z_j \right) \quad (3)$$

Cette méthode qui fournit des coefficients de pondération optimaux pour chacune des observations permet de plus de connaître la variance de l'erreur sur ces estimations:

$$e^2 = C_{xx} - \sum_{i=1, j=1}^n C_{xi} C_{xj} A_{ij}^{-1} \quad (4)$$

Des contraintes existent toutefois: les champs qui peuvent être ainsi calculés doivent être dépourvus de tendance, et la méthode s'applique principalement à des anomalies par rapport à une moyenne que l'on a préalablement retirée. Elle suppose aussi qu'il existe un ensemble de situations comparables, et que le champ étudié a des propriétés statistiques connues qui résultent de ces situations. Une autre technique, introduite plus récemment en océanographie, n'impose pas ces contraintes: elle fait appel à la théorie des variables régionalisées (Matheron, 1969) et a été utilisée surtout en géologie et en prospection minière où elle s'adapte mieux à la nature hétérogène du terrain. En océanographie, des structures à moyenne échelle telles que les tourbillons, les plumes d'upwelling, devraient pouvoir être traités par cette dernière technique.

#### 4.2.- Variations saisonnières autour de la Nouvelle Calédonie (Annexe D).

Tous les navires de commerce qui participent à l'opération de collecte de données de chlorophylle du programme SURTROPAC font régulièrement escale à Nouméa, et c'est par conséquent autour de la Nouvelle Calédonie que ces données présentent la distribution la plus serrée, à la fois dans l'espace et dans le temps (figure 5 et Annexe C). Le choix d'une grille de temps mensuelle répond à une habitude prise depuis longtemps: c'est ainsi que sont la plupart du temps présentées les statistiques climatiques, et c'est aussi ainsi que Beers et al (1968) ont abordé l'étude des variations saisonnières au large de la Jamaïque et des îles Barbades. Des observations mensuelles valent mieux, pour simplement décrire des variations saisonnières, que des observations tous les deux ou trois mois (Bienfang et al, 1984) ou même tous les six mois (Owen et Zeitschell, 1970); le rythme mensuel paraît toutefois trop lâche pour rendre compte de brèves périodes de poussée au cours desquelles des échanges très importants entre la couche d'eau profonde, la couche superficielle, et le phytoplancton peuvent avoir lieu (Platt et Harrison, 1985; Annexe J). Un des objectifs de l'étude était l'évolution avec la latitude d'un cycle saisonnier éventuel. Un pas relativement fin de 2° a donc été adopté en latitude pour la grille appliquée aux données. La répartition des données dans cette grille de 1 mois x 2° de latitude faisait déjà apparaître, par endroits, des lacunes, et par conséquent, il était exclu de pouvoir aussi appliquer un découpage selon la longitude. Dans l'analyse objective en effet, l'erreur sur les données doit être connue et ajoutée à la diagonale de la matrice de covariance des observations. Pour les raisons expliquées ci-dessus (voir chapitres 2.4, 2.5, 2.6) l'erreur sur les mesures est inconnue. L'erreur d'échantillonnage, due à la variabilité à petite échelle de la concentration en chlorophylle, est inconnue également. Ces difficultés ont été contournées en remplaçant les observations par les moyennes obtenues dans chaque case de la grille, l'écart-type de l'erreur étant alors déduit de la

variance observée dans cette case (les calculs de l'erreur, de la covariance, et ceux mis en oeuvre par l'analyse objective ont été effectués après que les données aient subi une transformation logarithmique, afin de stabiliser la variance). Aucune distinction n'a donc été introduite pour des observations allant de 160 à 175°E, ce qui aurait eu pour effet de réduire considérablement le nombre de données par case et par conséquent d'interdire une bonne estimation de cette variance, et l'hypothèse a été faite que les variations dans cette région étaient surtout zonales. Les faiblesses de cette hypothèse viennent de l'existence du Courant Est Australien qui coule vers le sud le long de la côte australienne (mais ce courant ne semble pas s'étendre vers l'est jusqu'à 160°E: Rotschi et Lemasson, 1967), et la présence des chaînes d'îles de Nouvelle Calédonie et de Vanuatu qui s'étendent de 14 à 23°S et modifient probablement l'environnement océanique (encore que ces modifications semblent peu importantes: voir Annexe F).

La fonction de covariance établie empiriquement d'après les moyennes de la grille de données, ne devient négligeable qu'à partir d'écart supérieurs à environ quatre mois, ou supérieurs en latitude à l'étendue méridienne de la région analysée (figure 4 de l'Annexe D). Ceci traduit une stabilité des anomalies à l'échelle de la saison et pour la totalité de la région qui pourrait être la conséquence de l'état, pour toute une saison, de l'atmosphère, de la couche supérieure de l'océan, et de la couche profonde riche en sels nutritifs, et des échanges de masse, d'énergie thermique, et d'énergie cinétique entre ces trois compartiments. Compte tenu de l'échelle imposée par la grille, les effets des passages de dépressions (quelques jours, sur la quasi-totalité de la région analysée) n'apparaissent pas sur les résultats. L'adoption d'une grille de temps plus fine (intervalles de temps d'une semaine par exemple) qui était possible au prix d'une définition moindre en latitude, aurait pu permettre de montrer les conséquences des tempêtes, qui sont certainement déterminantes, occasionnellement, pour la production primaire en période hivernale; mais un autre problème serait apparu: une semaine dans cette région correspond, pour le réseau

d' observations, aux données récoltées par un ou deux navires, et on risquait d' être gêné par les biais éventuels dont l' existence est envisagée au chapitre 2.4.

Cette analyse objective est à ma connaissance la première qui ait été appliquée à des données de biologie marine. Le recours à cette technique un peu lourde d' emploi n' a probablement pas modifié profondément les résultats: le champ temps x latitude de SSCC obtenu n' est pas très différent de celui qu' aurait donné une technique d' interpolation plus simple. Un gros intérêt de l' analyse objective est toutefois qu' elle procure un champ de l' erreur (figure 5c de l' Annexe D) qui, permettant de relier la précision des estimations à la densité des observations, est un guide très utile pour améliorer l' échantillonnage. De plus, sa mise en application, le retrait d' une tendance, le choix d' une grille, la mise au point de la fonction de covariance, sont des exercices dont la pratique

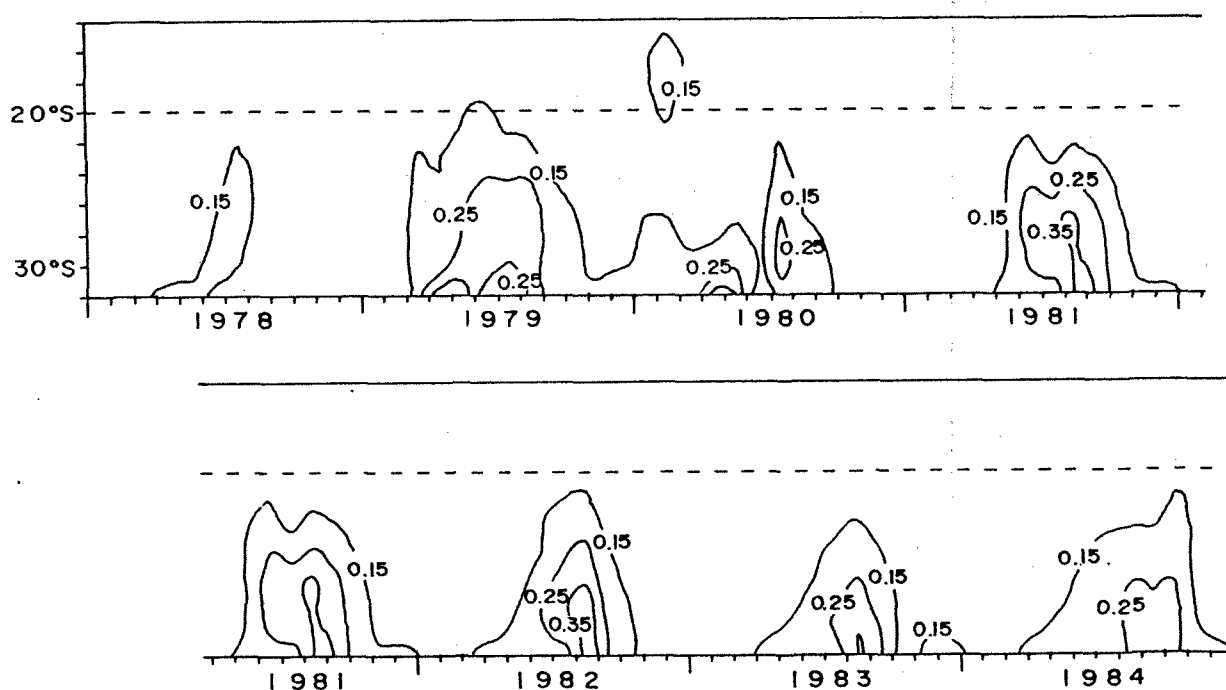


Figure 10: Variations en fonction de la latitude et du temps de la SSCC entre 160 et 175°E, d' après une analyse objective des données recueillies grâce au réseau de navires de commerce du programme SURTROPAC.

permet de se familiariser avec les notions d' échelle, de bruit, de signal. Ainsi, l' évaluation des conséquences d' une tempête et du mélange vertical qu' elle occasionne peut être l' objectif d' un programme; alors, l' augmentation de la SSCC, puis sa décroissance, sur une quinzaine de jours environ, constitueront le signal qui retiendra l' attention, le bruit intervenant sur quelques dizaines de kilomètres ou sur quelques heures. Pour des études de saisonnalité où on veut ignorer ce qui se passe au-dessous du mois, ces phénomènes participent au bruit de fond, et c' est seulement leur fréquence et leur intensité moyenne qui affecte le signal.

Les résultats de cette étude montrent bien des variations saisonnières au sud de 22°S, avec, chaque hiver austral, généralement de mai à octobre, un accroissement de la concentration en pigments photosynthétiques (figure 5b de l' Annexe D) . La régularité de ce phénomène est confirmée par les données recueillies après 1982, auxquelles a été appliquée la même technique d' analyse objective (figure 10). Les années 1983 et 1984 montrent aussi un enrichissement pendant les mois d' hiver austral, moins prononcé qu' en 1981 et 1982, et d' intensité comparable à celui de 1979 ou 1980. Le décalage de l' enrichissement de 1984 vers la fin de l' année, avec un maximum d' intensité en septembre, est à signaler. Au nord de 20°S, on n' observe pas de variations saisonnières; celles-ci n' apparaissent que plus au sud (figure 8.1 de l' Annexe H), et vont en s' accentuant au fur et à mesure que la latitude croît (figure 10 de l' Annexe D). Vers 22°S où se trouve la limite nord de l' enrichissement hivernal. Il n' y règne donc pas les meilleures conditions souhaitables pour étudier cet enrichissement. Toutefois, une série de radiales mensuelles au sud-ouest de la Nouvelle Calédonie a été entreprise de juillet 1983 à juillet 1984 (Annexe H). Les résultats de ces radiales montrent bien l' approfondissement de la couche homogène, jusqu' à atteindre des couches qui contiennent des sels nutritifs, et ceci indique qu' une production nouvelle a dû avoir lieu. Toutefois, les mesures de production primaire et de concentration en chlorophylle réalisées au cours de ces radiales n' auraient pas permis de conclure à un enrichissement hivernal

en chlorophylle (Annexe H). Ceci illustre bien les possibilités et les limites de différentes approches: les radiales océanographiques, avec des mesures en profondeur, donnent une vision complète de plusieurs paramètres, mais manquent la plupart du temps des phénomènes de courte durée dont l'importance peut être grande (Platt et Harrison, 1985); la surveillance continue d'un paramètre opère mieux lorsqu'il s'agit de mettre en évidence des phénomènes à évolution rapide, mais peut s'avérer insuffisante pour les expliquer.

A l'extrême sud de la région analysée, on décèle une pause dans l'enrichissement hivernal (figures 3 et 5b de l'Annexe D). Cette pause est interprétée comme la conséquence d'une remontée de la profondeur de compensation au dessus de la base de la couche de mélange et à la limitation de la production primaire qui en résulte, conformément à l'hypothèse de Sverdrup (1953). Cette continuité entre les cycles annuels à deux maxima de chlorophylle, et à un maximum isolé entre 20 et 28°S, permet de fermer un schéma bien connu dans les zones tempérées (Bogorov, 1958):

-dans ces zones, au printemps, la formation d'une couche stable par gain de chaleur, et l'accroissement de lumière, créent les conditions favorables à un bloom de phytoplancton. Ce processus est bien représenté par le modèle Lagrangien de Woods et Onken (1982).

-ce bloom se déclenche de plus en plus tard vers les latitudes plus élevées, où, s'il ne se déclare qu'au mois d'août, il ne dure pas assez longtemps pour épuiser la totalité des sels nutritifs isolés dans la couche de mélange. On a dans ce cas un seul bloom par an, en été, qui a été observé par Strass et Woods (1987) à partir de 52°N.

-en automne, la couche de mélange perd de la chaleur et s'approfondit, incorporant ainsi des sels nutritifs qui alimentent le second bloom annuel des zones tempérées. Lorsque la profondeur de cette couche devient trop profonde, ce bloom s'interrompt.

-aux latitudes subtropicales, on n'atteint pas ce stade, et il n'y a donc qu'un seul bloom par an, en hiver. Ces conditions



au sud de la Nouvelle Calédonie se rencontrent en moyenne entre 20 et 28°S (Annexe D). On a donc à toute saison autour du globe, une double ceinture où le phytoplancton pousse activement: la ceinture de l' hémisphère nord (sud) oscille entre les hautes latitudes en août (février) et les latitudes subtropicales en février (août).

#### 4.3.- L' El-Nino 1982-83 dans le Pacifique tropical (Annexe E).

Le réseau d' observations a fonctionné de façon optimale au cours de l' El-Nino de 1982-83, ainsi que le montre, à l' Annexe C, la répartition des données recueillies durant cette période. Cet El-Nino (ou ENSO pour El-Nino Southern Oscillation) a occasionné des anomalies très importantes, et a attiré l' attention de nombreux océanographes. Les conséquences de ce phénomène ENSO sur la production primaire ont été décrites et analysées dans l' est de l' Océan Pacifique par Barber et Chavez (1983) qui montrent un effondrement de la production primaire et de la biomasse phytoplanctonique dans la région équatoriale et au large du Pérou où l' upwelling avait fortement ralenti, et, surtout, portait à la surface des eaux plus chaudes et moins riches en sels nutritifs. A partir d' images de la couleur de l' océan acquises par le capteur CZCS (Coastal Zone Color Scanner, embarqué sur le satellite Nimbus 7), Feldman (1986) montre également une régression des zones habituellement riches en chlorophylle. Ailleurs que dans ces régions très actives des upwellings équatoriaux et du Pérou, très peu de données ont permis de mettre en évidence les conséquences biologiques des phénomènes ENSO. Toutefois, Chelton et al (1982) ont montré que, au cours de ces phénomènes, un ralentissement du courant de Californie intervenait, accompagné par une diminution de la biomasse de zooplankton; dans le Pacifique central, à l' équateur, Schreiber et Schreiber (1984) ont observé, à la suite de l' ENSO 1982-83, une diminution catastrophique de la population d' oiseaux de mer de l' île Christmas. Toutes ces descriptions des conséquences d' El Nino ont pu être réalisées a) là où les conséquences sont très violentes, et connues depuis longtemps (les upwellings de la

région des îles Galapagos et du Pérou), et b) en des régions où existait un réseau de surveillance de l' environnement océanique (campagnes CALCOFI en Californie) même lorsque ce réseau est léger et indirectement tourné vers l' océan (les oiseaux de l' île Christmas).

Or, les épisodes du phénomène ENSO affectent la totalité de l' océan Pacifique tropical, que couvre le réseau de navires de commerce du programme SURTROPAC. Dans l' ouest de l' Océan Pacifique notamment, une remontée sensible de la thermocline caractérise chaque phénomène El-Nino (Meyers 1982), et cette remontée de la thermocline est susceptible d' entraîner un accroissement de la photosynthèse et une augmentation de la SSCC. L' étude ci-jointe (Annexe E) repose sur un examen et une analyse de l' ensemble des données recueillies de janvier 1982 à décembre 1983. Les principes de l' analyse objective n' ont pas été appliqués à ces données, car, compte tenu de l' étendue de l' espace étudié, et du nombre limité de données, l' obtention de valeurs moyennes de SSCC, ainsi que le remplissage des zones où aucune observation n' était disponible, empêchaient toute description de phénomènes s' étendant sur moins de trois mois environ. L' ajustement de la fonction de covariance à une telle échelle nécessiterait une série d' observations beaucoup plus longue, et serait une tâche très complexe car, probablement, une seule fonction de covariance ne peut pas rendre compte de régions aussi variées que celles qui composent l' Océan Pacifique tropical. Un des avantages offerts par l' analyse objective - fournir un champ de l' erreur avec le champ des estimations - devient illusoire si la covariance des données en fonction de la distance dans le temps et l' espace n' est pas bien connue; l' utilisation de cette technique très lourde ne se justifie alors plus. J' ai donc plus simplement employé une méthode de filtrage dont les paramètres ont été choisis de manière à obtenir un lissage conforme aux buts de l' étude. Le détail de cette méthode est exposé à l' Annexe E.

Le résultat le plus frappant est la mise en évidence d' un bloom de phytoplancton dans l' ouest de l' Océan Pacifique, entre l' équateur et 15°N (figure 11). Un tel bloom n' avait jamais été

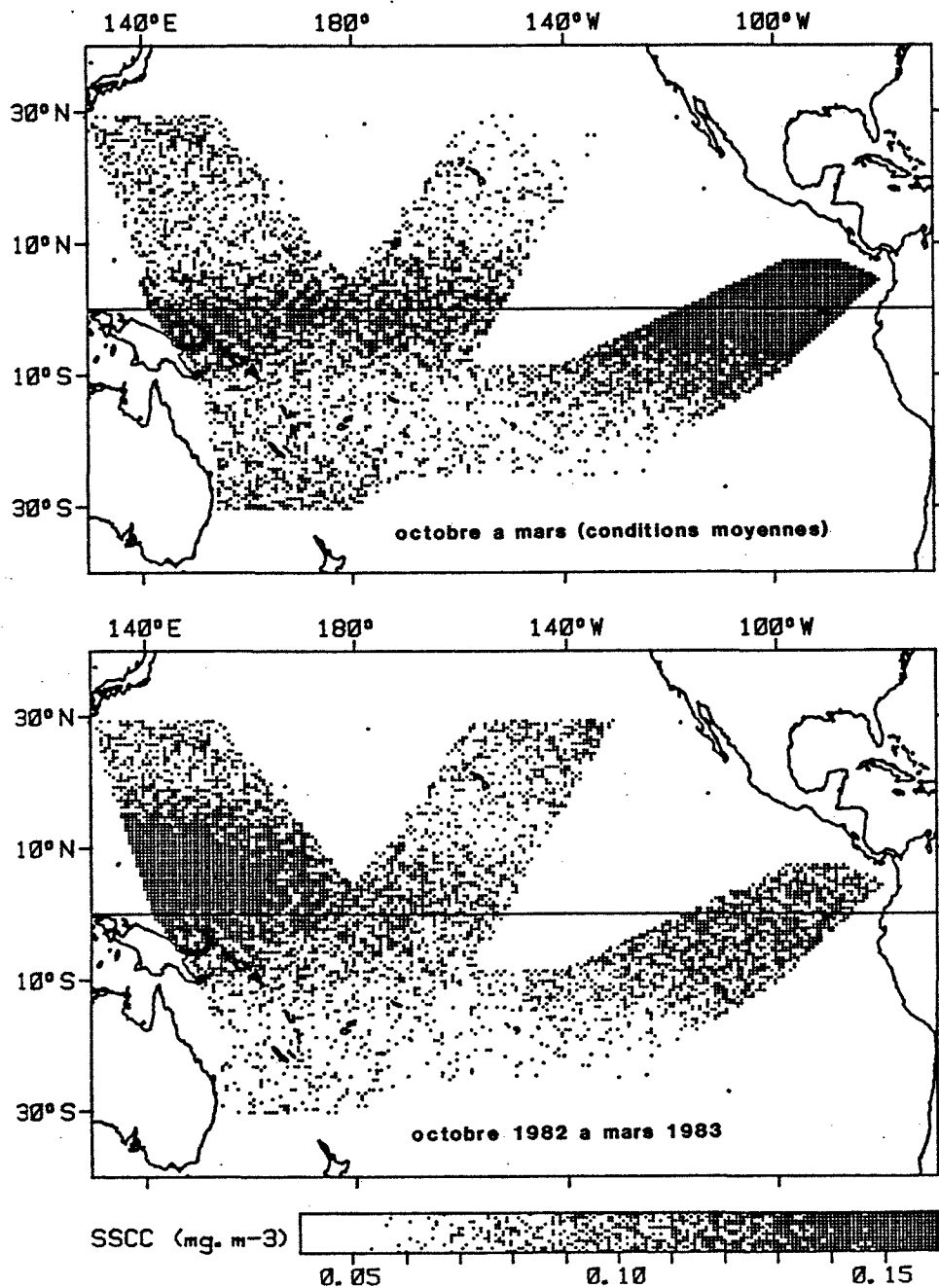


Figure 11: Concentration en chlorophylle à la surface de l'Océan Pacifique tropical d'octobre à mars. En haut: conditions moyennes pour la période 1979-1985. En bas: conditions observées pendant l'El-Nino 1982-83. (Données du programme SURTROPAC; la manière dont ces cartes ont été obtenues est exposée à l'Annexe C).

observé dans cette région, et constitue certainement une réponse à une forte remontée de la thermocline, à une perte de chaleur de la couche homogène, et au mélange vertical qui ont caractérisé l' ENSO de 1982-83 au même endroit et au même moment (Meyers et al., 1986). La diminution de la SSCC dans l' est de l' océan Pacifique, dans les upwellings de l' équateur et du Pérou, est ainsi, dans une certaine mesure, compensée par une augmentation dans l' ouest. Ceci illustre, pour un paramètre biologique, la grande oscillation à laquelle est soumis l' Océan Pacifique, que Wyrтки (1979) appelle la "respiration du Pacifique", et qui, pour simplifier à l' extrême, consiste en un balancement de la couche superficielle de mélange qui s' accumule à l' ouest de l' Océan Pacifique quand les vents alizés dominant et à l' est quand, en période d' El-Niño, les vents d' ouest dominant à l' équateur. Il existe une autre série de données dans cette région acquise à 137°E par le navire météorologique japonais Ryofu-Maru (Masuzawa et Nagasaka, 1975) qui réalise chaque année en janvier et en juillet une coupe entre 34°N et la Papouasie-Nouvelle Guinée, comportant entre autres des mesures de PO<sub>4</sub> et de chlorophylle en profondeur. Les résultats des mesures de chlorophylle du Ryofu-Maru pour la campagne de janvier 1983 (alors que le bloom montré par la figure 11 était pleinement développé) ne montrent pas d' accroissement de la SSCC ni même de la quantité de chlorophylle dans la colonne d' eau (figure 3 de l' Annexe E). Ce bloom ne semble pourtant pas devoir être mis en doute parce que, si on peut supposer qu' il est un artefact créé par des conditions de prélèvement défectueuses à bord des navires de commerce (ce que je ne crois pas car, d' octobre 1982 à mars 1983, 10 coupes ont été réalisées par trois navires différents) la position de ce bloom centré vers 7°N est certaine et est l' indice d' un phénomène inhabituel dans cette région. Un autre argument en faveur de l' existence de ce bloom est contenu dans les données du Ryofu-Maru, malgré la faiblesse des teneurs en chlorophylle mesurées en janvier 1983: les concentrations en phosphates par rapport à celles mesurées en janvier 1982 montrent une décroissance qui pourrait être due à une consommation par le phytoplancton au cours du bloom (figure 2 de l' Annexe E). Voituriez et Herbland

(1984) utilisent la relation nitrate-température comme un témoin d'éventuelles périodes d'utilisation intense des sels nutritifs. Le même principe est appliqué ici à la relation phosphates-température (toutes les campagnes du Ryofu-Maru ont comporté des mesures de phosphates, alors que peu d'entre elles ont comporté des mesures de nitrates); comme la concentration en phosphates au-dessus de la nutricline ne varie pas avec la température, et comme les eaux très profondes n'ont aucune raison d'être modifiées par les périodes de poussée de phytoplancton, je n'ai utilisé que les concentrations mesurées dans la nutricline, comprises entre 0,2 et 1  $\mu\text{mole.L}^{-1}$ . Les mesures de phosphates et de température effectuées aux stations à 6°N, 7°N, 8°N et 9°N

Fig 1

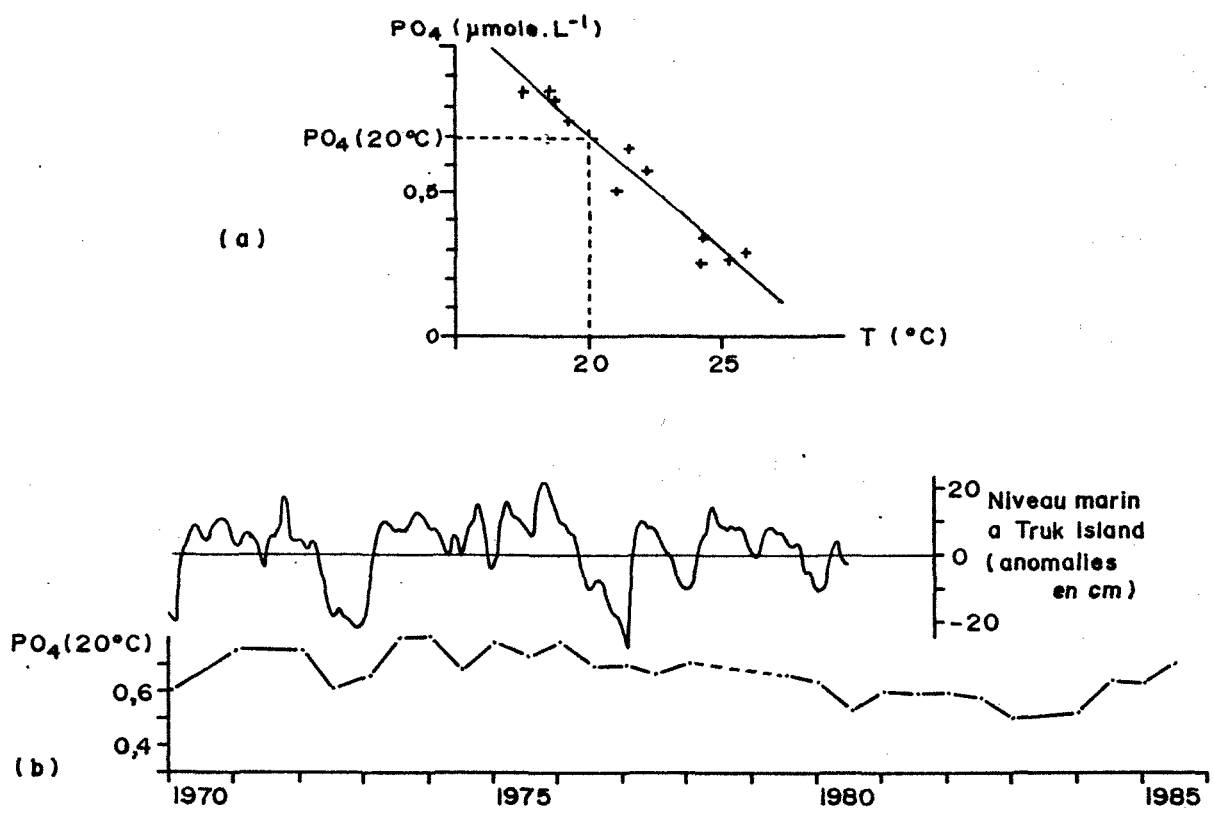


Figure 12: La relation température-phosphates à 137°E entre 6°N et 9°N (d'après les données du Ryofu-Maru). (a) Cette relation en juillet 1985, et la détermination de la concentration en phosphates à  $T=20^{\circ}\text{C}$ . (b) L'évolution de la concentration en phosphates à  $T=20^{\circ}\text{C}$  depuis 1970, et les variations du niveau de la mer à Truk Island de 1970 à 1980 (reproduites d'après Meyers, 1982).

permettent ainsi pour chaque campagne du Ryofu-Maru de calculer l' équation d' une droite de régression et d' estimer la concentration en phosphates à T=20°C (figure 12a), qui constitue un index de l' état du réservoir de phosphates situé à la base de la couche euphotique. Les variations de cet index depuis 1970 montrent effectivement une érosion de la couche riche en phosphates au cours des phénomènes ENSO de 1969, 1972 et 1982-83 (figure 12b). On note aussi une érosion des réserves de phosphates en juillet 1980, qui correspond à une baisse du niveau marin dans l' ouest du Pacifique qui est l' indice d' un El-Niño qui s' est incomplètement développé à cette époque (Donguy et Des sier, 1983). La relation entre, d' une part les épisodes de bas niveau marin dans l' ouest de l' Océan Pacifique liés aux phénomènes ENSO, et d' autre part la concentration en phosphates à 20°C, n' est toutefois pas parfaite: le très fort El-Niño de 1976 n' a pas eu une influence très marquée sur les réserves profondes de phosphates, et à l' inverse, ces réserves ont diminué en 1974, sans que le niveau marin à Truk Island fasse apparaître d' anomalie importante (figure 12b). On ne peut donc pas affirmer que la diminution de l' épaisseur de la couche superficielle de mélange qui a lieu au cours des événements El-Niño occasionne à chaque fois un bloom de phytoplancton dans le Pacifique ouest entre l' équateur et 15°N. Ainsi, il ne semble pas que l' El-Niño en cours en 1987 ait donné lieu à un tel bloom; toutefois, le dépouillement des données de 1987 n' est pas encore achevé, et malheureusement ces données sont maintenant moins nombreuses qu' en 1982-83 (voir Annexe C).

##### 5.- ETUDES DE PHENOMENES.

L' étude d' un phénomène donné, en mer, préalablement plus ou moins bien connu, s' appuie généralement sur un plan d' échantillonnage conçu de façon à rendre compte le mieux possible de la variance présumée due à ce phénomène. Ainsi, pour l' étude d' une zone frontale, on pourra d' abord localiser le front, puis

effectuer des séries de stations océanographiques perpendiculairement à ce front. La même stratégie peut être appliquée à l'étude d'un tourbillon chaud, où les stations seront organisées en radiales; dans les deux cas, de plus en plus, les images quasi instantanées que peuvent fournir certains satellites sont l'outil privilégié pour localiser ces structures (Pingree, 1978; McCarthy et Nevins, 1986). Les mesures de SSCC du programme SURTROPAC sont réparties le long de routes qui sont (à la dérive due au vent et au courant près) le plus court chemin d'un port à l'autre, et n'ont qu'un rapport accidentel avec des structures océaniques qui peuvent se déplacer ou même disparaître épisodiquement. Toutefois, ces mesures sont nombreuses, et même si elles ne permettent pas de quantifier ces phénomènes, elles existent et leurs résultats en subissent l'influence; elles peuvent donc en donner une certaine image.

#### 5.1.- L'effet d'îles dans l'Océan Pacifique tropical sud (Annexe F).

Une île située dans un océan animé par des courants et par des ondes est susceptible d'y induire des modifications qu'on regroupe sous le terme d'effet d'îles. Les modifications possibles sont de nature très diverse; Sander (1981) tente d'identifier les conséquences du drainage des terres par la pluie, de l'excrétion par les organismes benthiques, et du déferlement des ondes internes, tous pouvant favoriser la croissance du phytoplancton. Si on se limite à ces trois mécanismes, la position à partir de laquelle se développera un bloom de phytoplancton dépendra de l'emplacement des estuaires des principaux cours d'eau, sera en aval de l'île par rapport au courant pour les sels nutritifs excrétés par le benthos, ou sera en amont par rapport au sens de propagation des ondes internes. Dans tous les cas, les eaux enrichies dériveront avec le courant. Parfois, lorsqu'un des mécanismes domine fortement les autres, et que le courant est régulier, on peut bien analyser les situations rencontrées. Ainsi, Genin et Boehlert (1985) rattachent leurs observations à la formation d'un tourbillon au-dessus d'un mont sous marin, et Furuya et al. (1986) observent un bloom

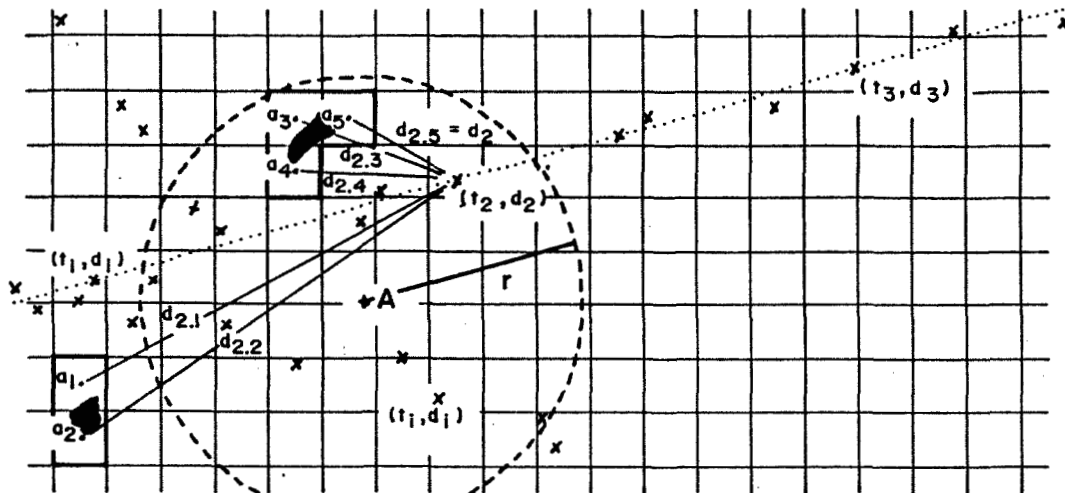


Figure 13: Principe du traitement des données utilisé pour l'étude des "effets d'îles" (Annexe F). Deux îles sont réduites aux points  $a_1 \dots a_5$ ; la carte de l'Océan Pacifique sud est ainsi réduite à  $N \approx 1000$  points. Pour l'observation SSCC =  $t_2$  prise comme exemple, les distances  $d_{2.1}, d_{2.2} \dots d_{2.N}$  sont calculées. La plus petite distance (ici:  $d_2 = d_{2.5}$ ) est retenue et associée à l'observation  $t_2$ . À chaque observation  $t_1$  est ainsi associée une distance  $d_1$  à l'île la plus proche. L'"effet d'île" au point A est assimilé à la corrélation négative calculée sur tous les couples  $(t_1, d_1)$  disponibles à l'intérieur d'un cercle centré en A et de rayon  $r$ .

de diatomées en aval d'une île située dans le Kuro-Shio. Les données de SSCC du programme SURTROPAC ne permettent pas d'élaborer des descriptions aussi fines. À l'occasion d'un passage, un navire de commerce effectue par exemple trois observations  $t_1, t_2$  et  $t_3$  à proximité d'une île (figure 13); c'est bien peu pour éclairer le problème. Sur la même ligne de navigation, ou sur des lignes voisines, d'autres observations auront lieu, qui pourraient compléter, peu à peu, l'information nécessaire, à condition que le phénomène reste stable, et notamment que le courant ne change pas. Or, dans l'Océan Pacifique sud, les courants sont en général faibles et instables. Ces deux caractères apparaissent bien dans les calculs de courant géostrophiques effectués par Eldin (1983), ainsi que dans les observations de courant au moyen du G.E.K. autour de l'île de Maré au cours de quatre campagnes différentes (LeBorgne et al., 1985).



L' étude jointe en Annexe F est donc basée simplement sur la relation entre la SSCC mesurée en un point,  $t_1$ , et la distance de ce point à l' île la plus proche,  $d_1$ , et porte sur environ 8500 couples  $(t_1, d_1)$ . Le traitement des données a été réalisé de la manière suivante:

-pour chaque valeur de SSCC mesurée:  $t_1$ , on calcule la distance  $d_1$  de l' emplacement où l' observation a eu lieu, à l' île la plus proche. Le couple  $(t_1, d_1)$  est attaché à cet emplacement.

-l' "effet d' île" est fort lorsque les valeurs de SSCC les plus élevées sont au voisinage immédiat des îles, et les plus faibles loin de toute terre émergée. La corrélation entre  $t_1$  et  $d_1$  peut donc être considérée comme un index de l' "effet d' île".

-ainsi défini, l' "effet d' île" peut être estimé en tout point de la zone étudiée, comme le coefficient de corrélation entre  $t$  et  $d$  calculé sur tous les couples  $(t_1, d_1)$  disponibles à l' intérieur d' un cercle centré en ce point. L' influence du choix du rayon de ce cercle sur les résultats sera examinée au chapitre 5.3.

Cette simplification de l' approche appelle des commentaires. Deux observations consécutives d' un même voyage sont très souvent rattachées à deux îles différentes; ainsi, dans la série imaginaire  $t_1, t_2, t_3$  représentée sur la figure 13,  $t_2$  est rattachée à l' île (imaginaire elle-aussi)  $a_{3,4,5}$ , tandis que  $t_1$  se rattacherait à l' île  $a_{1,2}$ . Il est donc exclu de pouvoir se livrer à des études fines sur ces "effets d' îles". On peut se demander si une île n' exercerait pas un effet stable sur un secteur que ne traversent pas les lignes de navigation; cet effet ne serait pas, alors, détecté par cette étude. En fait, à cause de l' instabilité des courants, une telle constance est improbable; s' il existe une direction de courant dominante, elle ne correspond sans doute qu' à un maximum de fréquence sur une rose de 360°. Le grand cercle montré sur la figure 13, à l' intérieur duquel les observations sont prises en compte pour estimer l' "effet d' île" au point A, contient des données qui se rattachent à l' île  $a_{3,4,5}$  et d' autres qui se rattachent à l' île  $a_{1,2}$ . L' "effet d' île" en un point n' est donc pas l' effet

d' une île, mais la conséquence à l' échelle de la région de la présence d' îles.

Les résultats de cette étude (figures 5 et 6 de l' Annexe F) montrent que, à côté de régions où la SSCC augmente lorsqu' on se rapproche des îles (corrélation négative entre t et d), des corrélations positives occupent d' assez vastes zones où, par conséquent, la SSCC a tendance à diminuer lorsqu' on se rapproche des îles. La pente des droites de régression calculées, dans les deux cas, est faible, et indique que la SSCC ne varie généralement pas de plus de 10% lorsqu' on se rapproche de 40 milles d' une île. Cette faiblesse des "effets d' île" lorsqu' on les examine avec beaucoup de recul comme c' est le cas ici, est à rapprocher des résultats de Barkley (1972), qui estime que même si toutes les îles de l' Océan Pacifique engendraient un sillage turbulent en aval du courant, seulement 10% de l' énergie cinétique donnée à l' océan par le vent serait dissipée de cette manière. Or, du fait de la relative lenteur des courants dans l' Océan Pacifique tropical sud, les sillages turbulents sont rares; les tourbillons divergents engendrés par les îles et capables d' amener des sels nutritifs à la surface joueraient donc un rôle très faible dans cette région. Comme, de plus, les îles sont souvent petites, l' effet des eaux de drainage est limité lui aussi. La répartition géographique des seuils de probabilité des coefficients de corrélation calculés (figure 7 de l' Annexe F) confirme ces hypothèses: la large tache où les corrélations négatives sont significatives au seuil de 95% qui s' étend de Vanuatu (15-20°S, 167°E) aux îles Samoa (15°S, 170°W) englobe des îles montagneuses autour desquelles ne s' est pas développé de récifbarrière. Les eaux de ruissellement et de drainage y sont relativement abondantes et peuvent directement enrichir l' océan. La Nouvelle Calédonie (20°S, 165°E) est aussi une île montagneuse; mais en dépit du grand nombre de données de SSCC recueillies dans cette région, il n' y apparaît pas de relation significative entre la SSCC et la distance à une île. Faut il y voir la conséquence de la présence d' un récif barrière qui retient dans le lagon les eaux d' origine terrestre? Un programme d' étude des "effets d' îles" dans cette région, basé

sur des campagnes océanographiques, a confirmé la faiblesse de ces effets (Le Borgne et al., 1985); autour de l'île de Maré (21°30'S, 168°E) le déferlement d'ondes internes sur les seuils qui rejoignent cette île aux autres îles Loyauté ont paru être les effets dominants. Le rôle des îles dans la structure des images satellites (couleur de la mer observée par le Coastal Zone Color Scanner) disponibles dans la région n'apparaît pas d'une façon très nette (Dupouy, 1987). Faiblesse des "effets d'îles" et données de SSCC en nombre insuffisant expliquent probablement pourquoi, dans les autres zones, il est difficile de se prononcer; ainsi, dans les îles Salomon (10°S, 160°E), montagneuses et dépourvues de récif barrière, où les calculs donnent des corrélations négatives, la probabilité de l'hypothèse nulle est d'environ 20%. Le cas de l'Archipel des Tuamotu, où les données sont assez abondantes, est surprenant: la corrélation y est positive, et indique que la concentration en chlorophylle décroît lorsqu'on se rapproche de ces îles. Le chapitre qui suit apporte un complément d'informations à ce sujet auquel le chapitre 5.3. sera consacré.

## 5.2.- Les eaux enrichies en chlorophylle par les upwellings de l'est du Pacifique. (Annexe G)

L'upwelling du Pérou est le plus puissant des upwellings tropicaux, et contribue de façon importante à la production de matière organique de l'océan mondial (Ryther, 1969). La limite qui le sépare, au nord, de l'upwelling équatorial, est floue, et ces deux upwellings constituent un très vaste ensemble caractérisé par des températures relativement basses, et des teneurs en sels nutritifs et en zooplancton élevées (Reid et al., 1978). Au sud-ouest de cette zone, les eaux de la grande circulation anticyclonique du Pacifique tropical sud sont oligotrophes, et les valeurs de SSCC qui y sont mesurées sont faibles (figure 11, et Annexe C). Les prélèvements effectués par les navires de commerce du réseau SURTROPAC sur la route maritime Tahiti-Panama représentent bien ces deux zones, et la transition qui les sépare (figure 2 de l'Annexe G). Pour chaque voyage, on observe ainsi des concentrations en chlorophylle faibles entre Tahiti et les

îles Tuamotu, puis une transition souvent assez abrupte au delà de laquelle la SSCC est élevée jusqu' à Panama. La constatation qui a été au départ de cette étude est la grande variabilité de la position de cette transition, qui parfois progresse au-delà de 15°S pour se retirer rapidement au nord de 10°S. Nous n' avons pas cherché (Annexe G) à calculer un champ de SSCC continu espace x temps afin d' éviter de lisser ces brusques mouvements de va et vient de la zone de transition, et une analyse de structure a été réalisée sur les données de chacun des 135 voyages disponibles de 1980 à 1985. Une fonction en tangente hyperbolique a été ajustée pour chaque voyage de façon à extraire le maximum de variance de la SSCC (préalablement transformée en logarithmes) par la longitude des observations. Les deux branches de la courbe obtenue correspondent l' une, à l' ouest, aux faibles valeurs de SSCC des eaux oligotrophes, l' autre, à l' est, aux valeurs élevées issues des upwellings. Le résultat principal de ces 135 ajustements (en fait: 118, car les données de 17 voyages étaient incomplètes) est la position du point d' inflexion, assimilé à la zone de transition.

Cette position est généralement associée à une convergence du courant équatorial sud (qui transporte les eaux riches en chlorophylle) avec (du moins le principe de la géostrophie l' indique) un courant vers l' est au sud. Ce courant vers l' est se manifeste par une remontée des isothermes 23°C à 26°C vers le sud, et transporterait des eaux venues de l' ouest, plus pauvres en chlorophylle (figures 6 et 7 de l' Annexe G). L' existence d' un courant portant vers l' est aux environs de 10°S est incertaine. Reid et Arthur (1975) ne le signalent pas. Toutefois, Eldin (1983) le calcule à 153°W, associé à de faibles salinités à la surface qui renforcent l' hypothèse d' une origine de ces eaux plus à l' ouest. De toute façon, le creux qui caractérise généralement les isothermes 23 à 26°C à la transition indique une convergence des courants de surface, et cette convergence limite donc, dans la majorité des cas, les eaux enrichies par les upwellings. Que se passe-t-il lorsque les eaux riches en chlorophylle "décrochent" de cette convergence (Annexe G: figure 8)? Est-ce qu' alors un maximum de chlorophylle intense en subsurface

prolonge l' écosystème des upwellings jusqu' à la convergence? Les données de SSCC ne permettent pas d' y répondre, même si on y ajoute les données de température en profondeur obtenues grâce à des lâchers d' XBT à partir des mêmes navires de commerce, ou les données de salinité. La région comprise entre les îles Tuamotu et l' upwelling du Pérou a été peu étudiée, mais est probablement très complexe; notamment, les eaux de surface bien éclairées y contiennent parfois des sels nutritifs très longtemps après qu' elles aient été portées en surface par l' upwelling (Thomas, 1979). La connaissance qu' on en possède (Wyrcki, 1981; Reid et Arthur, 1975) amène à y rechercher des interprétations qui s' appuient sur des phénomènes zonaux. Dans ce cas donc, les déplacements rapides et amples de la transition entre les eaux riches issues des upwellings et les eaux pauvres plus au sud correspondraient à d' énormes pulsations de l' upwelling équatorial: ceci paraît peu vraisemblable. Il se pourrait, comme cela a été le cas en beaucoup d' endroits, que des images fournies par des satellites amènent à considérer ces régions d' une manière différente. Legeckis (1977) a ainsi pu mettre en évidence, grâce à des images fournies par les satellites géostationnaires, des ondes équatoriales d' une période de 25 jours environ; ces ondes longues indiquent une forte variabilité de l' upwelling équatorial, et s' écartent de l' équateur sous forme de crêtes d' eau froide jusque vers 5°N et 5°S. Il est probable également que la convergence qui limite le plus souvent les eaux riches au sud (figure 6 de l' Annexe G) forme des méandres, ou même, génère des tourbillons, constituant une cause supplémentaire à la forte variabilité de l' étendue des eaux riches vers le sud. Les faibles valeurs de SSCC au sud de la zone de transition ne signifient peut-être pas toujours qu' un système oligotrophe y règne (la possibilité qu' un maximum de chlorophylle intense sous la surface ne peut pas être totalement écartée). Mais les valeurs plus élevées au nord impliquent qu' il y règne un écosystème mésotrophe, ou, du moins, où l' oligotrophie est moins accusée. La région comprise entre 5°S et 18°S vers 130°W est donc, à une fréquence élevée (figure 5 de l' Annexe G), soumise à des invasions d' eaux qui ont subi l' influence des upwellings de

l' est du Pacifique, et y interrompent la dominance des conditions oligotrophiques.

### 5.3.- Le cas des îles Tuamotu.

Le centre de l' Océan Pacifique tropical sud est une zone très pauvre (Desrosières et Wauthy, 1972; Venrick et al., 1973; ici: figure 7). Les formations coralliennes qu' on y trouve amènent une question: comment font les organismes vivants qui construisent ces récifs pour tirer d' un océan aussi pauvre l' énergie nécessaire à leur métabolisme et à leur croissance? Ceci suggère l' image d' un oasis de vie au milieu d' un désert et ce miracle demande une explication. Rougerie et Wauthy (1986) proposent que l' énergie géothermique du socle volcanique des atolls fasse remonter l' eau profonde à travers la base de ces atolls; cette eau aurait sa source en profondeur dans l' océan, et les sels nutritifs qu' elle contient seraient au départ d' une chaîne alimentaire qui entretiendrait les riches communautés qui vivent dans les atolls. Il se peut que ce processus joue un rôle dans la croissance des édifices coralliens, mais l' idée que les atolls des îles Tuamotu sont des oasis de vie au sein d' un océan désertique doit peut-être être révisée. Les valeurs de SSC moyennes présentées sur la figure 7 montrent en effet que ces îles sont à la limite vers le sud-ouest des eaux enrichies par les upwellings de l' est de l' Océan Pacifique. L' étude de l' extension de ces eaux enrichies montre en effet que, épisodiquement, elles atteignent les îles Tuamotu. La figure 14 montre les positions de leur limite estimées d' après les observations de SSC du programme SURTROPAC (figures 2 et 3 de l' Annexe G). Les îles Tuamotu du nord sont parfois profondément envahies par les eaux issues des upwellings, tandis qu' au sud, ces eaux n' atteignent les atolls qu' exceptionnellement (une seule observation, le 27 mai 1983). Les organismes benthiques des récifs tirent certainement profit de ces invasions, et les concentrations en chlorophylle ou en zooplancton plus élevées qu' en zone oligotrophe, mais tout de même modestes ne doivent

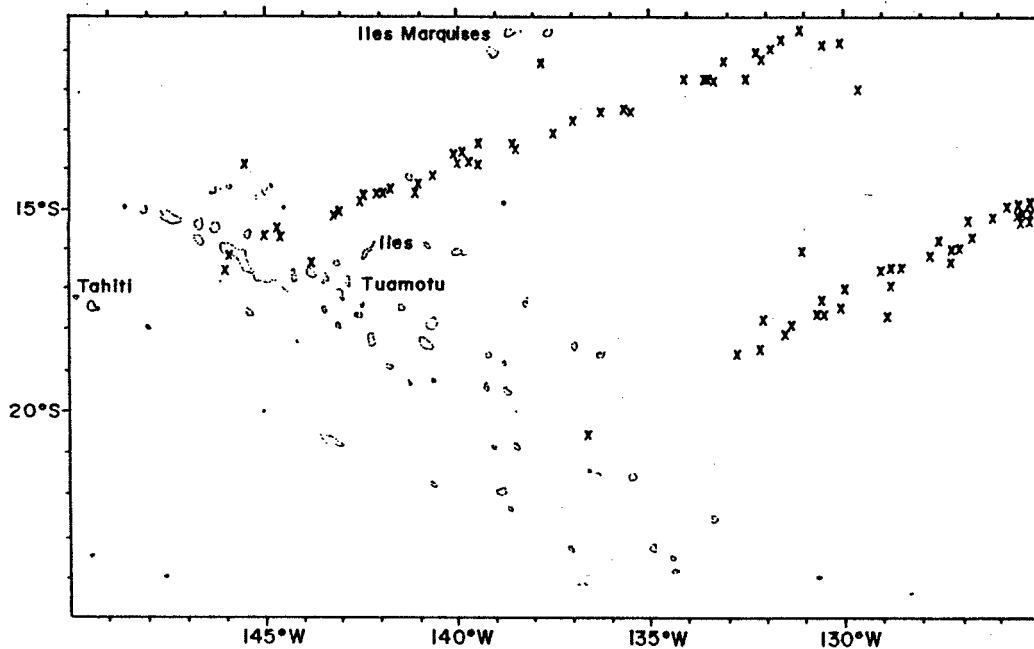


Figure 14: Limites observées de l' extension vers le sud-ouest des eaux enrichies par les upwellings de l' équateur et du Pérou (d' après les mesures de SSCC effectuées par les navires de commerce qui participent au programme SURTROPAC).

pas faire oublier que les courants mettent un grand volume d' eau à la disposition des animaux benthiques fixés, sans que ceux-ci aient à dépenser d' énergie pour se déplacer (Muscatine, 1973). Il se pourrait même que les particules vivantes ou mortes en suspension dans les eaux les plus oligotrophes suffisent à l' alimentation de ces organismes benthiques, à condition que la rareté des proies soit compensée par un courant plus fort. Les courants en effet jouent un grand rôle dans la croissance des coraux (Jokiel, 1978; Brown et Dunne, 1980). D' autre part, la vision de Ryther (1969) de zones pélagiques désertiques est actuellement très controversée; Jenkins et Goldman (1985) et Platt et Harrison (1985) estiment que la production primaire des zones oligotrophes est supportée principalement par des mélanges verticaux dont on a une connaissance très incomplète car ils sont très brefs et ont rarement été détectés. L' article joint en Annexe J porte sur les résultats d' une campagne océanographique dont l' objet était l' étude des eaux oligotrophes. Le bassin au nord des îles Fidji avait été choisi parce que les concentrations

en chlorophylle y sont très faibles (figure 7); il semble pourtant qu' on ait assisté durant cette campagne à une phase de croissance active du phytoplancton (Annexe J).

D' autre part, aux îles Tuamotu, on observe une corrélation positive entre la distance aux îles et la SSCC (figure 7 de l' Annexe F), qui implique que la concentration en chlorophylle décroît lorsqu' on se rapproche des îles. La cause de cette décroissance peut résider dans le mode d' analyse des données: en effet, dans le cercle de centre A et de rayon r (figure 13), tous les couples (SSCC, distance à l' île la plus proche) sont pris en compte pour calculer la corrélation au point A. Si le cercle est centré au nord-est des îles Tuamotu, on voit immédiatement, les îles étant très serrées les unes contre les autres au sud-ouest du cercle, que les distances aux îles les plus courtes correspondent à des prélèvements effectués parmi les îles, en écosystème le plus souvent oligotrophe (figure 14), tandis que les grandes distances correspondent aux prélèvements effectués au nord-est, dans des eaux fréquemment issues des upwellings. Ces tendances à grande échelle dominent les "effets d' îles", et pour y remédier, on peut réduire r, le rayon du cercle; ainsi, la tendance à grande échelle donne, à l' intérieur du cercle, une variance moindre. Les résultats de cette tentative sont exposés dans la table 1 de l' Annexe F: lorsque r est réduit jusqu' à 180 milles, la corrélation reste positive et significative au seuil de 5%; à partir de 120 milles, la corrélation est très faible et les données en nombre insuffisant. Il serait donc incertain de conclure que la SSCC décroît lorsqu' on se rapproche des îles Tuamotu à une échelle plus fine que celle utilisée dans l' Annexe F. Toutefois, si on admet que les eaux oligotrophes ne sont pas des "déserts" où la vie serait pratiquement éteinte, mais des eaux simplement moins riches que les autres, on doit alors reconnaître que les récifs coralliens fixes qui laissent au courant le soin de leur apporter la nourriture, sont remarquablement bien adaptés à ces zones pauvres, et pourraient y jouer le rôle de filtreurs, au point de faire décroître localement la biomasse du plancton.



## 6.- RELATIONS ENTRE LA SSCC ET LES PROPRIETES DE LA COLONNE D' EAU.

En toute rigueur, les résultats exposés ci-dessus, acquis grâce à des mesures de concentration en chlorophylle à la surface de l' océan, ne peuvent pas être étendus à la biomasse du phytoplancton dans la colonne d' eau, ni à la fixation de carbone par unité de surface. Les relations qui lient entre eux ces divers paramètres sont loin d' avoir été explorées d' une façon définitive. Comme ce travail, et les documents joints en Annexe, ne contribuent pas, ou très peu, à cette exploration, on pourrait adopter une attitude prudente, et en limiter les conclusions à la couche superficielle de l' océan. Pourtant, pour la plupart des océanographes, un examen de la figure 7, ou de toute carte de synthèse de données satellites de couleur de l' eau (Esaias, 1986), suggère bien plus que ce qui se passe strictement à la surface de l' océan. Il peut donc être utile d' examiner les connaissances à ce sujet et d' essayer d' en dégager une ligne de conduite.

### 6.1.- Etat des connaissances.

Le premier article traitant de ce problème a été publié par Lorenzen (1970) et mettait en évidence une relation très étroite ( $r=0,904$ ,  $n=91$ ) entre le logarithme de la concentration en chlorophylle en surface et celui de la quantité de chlorophylle par mètre carré dans la couche euphotique. La relation était moins bonne avec le logarithme de la production primaire ( $r=0,734$ ,  $n=87$ ). Etant donné qu' il est beaucoup plus facile de prélever à la surface de l' océan qu' en profondeur, il devenait possible de décrire des zones d' une manière plus serrée, en multipliant les mesures en surface et en en déduisant, par des relations empiriques, les propriétés de la colonne d' eau. C' est ce principe que j' ai utilisé pour étudier l' upwelling de Côte d' Ivoire (Dandonneau, 1972; 1973). Si d' autres séries de mesures ont confirmé ces relations positives (Smith et Baker, 1978; Smith, 1981), il est aussi apparu que la SSCC pouvait n' avoir aucune relation avec le contenu en chlorophylle ou avec

la production primaire de la colonne d' eau (Hayward et Venrick, 1982). Les résultats de trois coupes entre les Açores et le Groenland avec un navire équipé d' un "batfish" montrent que le développement du bloom de phytoplancton au printemps et en été aurait été très mal décrit par des mesures de couleur de l' océan vue par un satellite (Strass et Woods, 1987). Il n' apparaît pas de relation non plus entre la SSCC et la chlorophylle intégrée sur les résultats obtenus au cours d' une coupe entre Nouméa et 10°N (Annexe B). La couleur de l' océan n' est en effet affectée que par un faible pourcentage de la biomasse du phytoplancton dans la colonne d' eau; Platt et Herman (1983) estiment toutefois que, pour une région donnée, ce pourcentage est remarquablement stable. Ainsi, la relation entre la SSCC et la biomasse ou la production primaire de la colonne d' eau n' auraient qu' une valeur régionale, mais une fois cette relation connue, il deviendrait possible d' étudier cette région à partir de données satellite de couleur de l' océan.

#### 6.2.- La relation SSCC / couche euphotique et les questions abordées grâce aux données de SSCC du programme SURTROPAC.

Pour la description des variations saisonnières de la SSCC autour de la Nouvelle Calédonie, et pour celle des conséquences de l' El Niño 1982-83 dans le Pacifique tropical, la relation entre la SSCC et la chlorophylle intégrée dans la colonne d' eau ont été examinées (figure 6 de l' Annexe D, et figure 4 de l' Annexe E). Dans les deux cas, la corrélation est positive et significative, et la chlorophylle de la colonne d' eau peut, avec une erreur acceptable, être déduite de la SSCC. Il convient toutefois de signaler le risque d' un artefact dans l' établissement de ces relations: habituellement, les erreurs de mesure ne sont pas corrélées et leur effet est d' altérer la qualité des relations trouvées. Dans le cas qui nous préoccupe, les erreurs ont deux raisons d' être corrélées: 1) la SSCC intervient au même titre que les mesures de concentration en chlorophylle effectuées en profondeur pour le calcul de la quantité de chlorophylle dans la colonne d' eau, et 2) toute erreur de calibration (calage du zéro de l' appareil, détermination du rendement du fluorimètre)

joue à la fois, et de façon identique, sur la SSCC et sur la colonne d' eau. On pourrait ainsi trouver une relation positive et significative en répétant des mesures sur une masse d' eau invariante, à condition d' être peu soigneux dans les étalonnages! Il n' est pas possible d' écarter totalement le risque de tels artefacts pour les deux relations citées ci-dessus; l' Annexe I montre que le passage des mesures de chlorophylle au spectrophotomètre à des mesures au fluorimètre s' est traduit à Nouméa par une brusque augmentation des résultats, à partir de 1970, d' un facteur 2,54. La relation entre SSCC et chlorophylle dans la colonne d' eau proposée pour la région de Nouvelle Calédonie (Annexe D) ne tient bien entendu pas compte des données anciennes obtenues au spectrophotomètre. Une grande partie de la confiance qu' on accorde aux schémas mis en évidence par les données de SSCC vient de leur cohérence avec des connaissances antérieures (moyennes générales de la figure 7, et Annexe C) ou avec des phénomènes révélés par d' autres types de mesures. Ainsi, l' accroissement hivernal de la SSCC au sud de la Nouvelle Calédonie correspond à un approfondissement de la couche superficielle de mélange par perte de chaleur jusqu' aux niveaux qui contiennent des sels nutritifs (Annexe D). Le bloom qui a eu lieu dans l' ouest de l' Océan Pacifique tropical au début de l' El Niño 1982-83 doit avoir existé, comme explication à une consommation apparente de sels nutritifs que montre une variation de la relation sels nutritifs / température (Annexe E).

Dans l' étude des "effets d' îles" (Annexe F), le problème de la relation SSCC / chlorophylle de la colonne d' eau n' a pas été abordé. Cette étude porte en effet sur une région vaste, en majeure partie oligotrophe. Au sud (bloom hivernal dans la partie ouest) ou au nord (upwelling équatorial), les "effets d' îles" sont dominés par des phénomènes dont l' action sur la SSCC est plus forte. Dans la partie centrale, oligotrophe, la SSCC est généralement faible, et il faudrait pouvoir montrer que là où la SSCC augmente lorsqu' on se rapproche d' une île, la quantité de chlorophylle dans la colonne d' eau augmente elle-aussi: les données qui seraient nécessaires à cette démonstration manquent la plupart du temps, mais il est frappant de remarquer que la

faiblesse des "effets d' îles" autour de Maré apparaît aussi bien sur les données de SSCC que sur les résultats de campagnes océanographiques (LeBorgne et al., 1985). Des mesures de chlorophylle en profondeur manquent encore plus dans l' est du Pacifique entre Panama et Tahiti, où elles seraient pourtant très utiles pour interpréter les résultats et indiquer la nature de la zone de transition entre les eaux qui ont subi l' influence des upwellings et celles où la SSCC est faible (Annexe G). Au nord de cette transition, les valeurs de SSCC relativement élevées suffisent pour affirmer qu' on n' est pas dans dans l' écosystème oligotrophe du Pacifique central sud, que ces valeurs soient supérieures à  $0,30 \text{ mg.m}^{-3}$  ou seulement supérieures à  $0,10 \text{ mg.m}^{-3}$ . Au sud, on ne peut pas écarter l' hypothèse, au moins pour quelques voyages, que des concentrations en chlorophylle élevées se prolongent à quelque distance sous les eaux pauvres du Pacifique central sud. Les zones frontales sont certainement parmi celles où la relation SSCC / chlorophylle dans la colonne d' eau est la plus perturbée. Pourtant, ce sont ces zones, précisément, dont l' étude a le plus tiré profit de l' examen des images fournies par les satellites: pour connaître mieux la dynamique de cette zone de balancement d' un front, il faudrait en observer la couleur par satellite, et seulement ensuite y programmer des campagnes.

### 6.3.- Un essai de conciliation.

On ne peut pas affirmer qu' une valeur de SSCC isolée permette, même dans une région connue, de calculer avec précision la quantité de chlorophylle ou la production primaire dans la couche euphotique. Tout au plus peut-on dire que plusieurs valeurs de SSCC peuvent permettre de calculer une moyenne pour ces paramètres. Encore faut-il signaler que dans certains cas, le risque d' une conclusion erronée est très élevé (Hayward et Venrick, 1982; Strass et Woods, 1987; Annexe C). On ne peut pourtant pas non plus nier l' apport de l' imagerie satellite pour les études à moyenne échelle, dans les zones frontales notamment. Mais cet apport est analysé directement par la vision et ne passe pas par des concepts élaborés tels que la quantité de

chlorophylle intégrée sous 1 m<sup>2</sup> d'océan; à la limite, il est même superflu de traduire la couleur de l'océan en concentration en pigments. Une scène fournie par un satellite (par exemple, une des scènes élaborées par Barale et Wittenberg Fay, 1986) fait apparaître une richesse de détails qui n'a probablement pas de reflet dans la répartition des valeurs intégrées par m<sup>2</sup>.

Lorsque de nombreuses scènes sont analysées afin d'obtenir un champ lissé dans l'espace et le temps (Esaias, 1986), ou lorsque toutes les données de SSCC recueillies par les navires de commerce pendant une longue période sont rassemblées sur un même document (figures 7, 11), on obtient des cartes qui donnent l'impression d'une possible bonne concordance entre la surface de l'océan et la colonne d'eau. Ce que ces traitements apportent en plus est le facteur temps. Ainsi, les résultats de la coupe Nouméa-10°N réalisée par le N.O. Coriolis en juillet 1987 (Annexe B) ne montrent pas de relation entre la SSCC (maximale vers 10°S) et la quantité de chlorophylle par m<sup>2</sup> (maximale à l'équateur); Mais les résultats de SSCC du programme SURTROPAC moyennés trimestre par trimestre montrent pratiquement toujours un maximum centré à l'équateur (Annexe C). Dans ces régions à structure tropicale typique (Herbland et Voituriez, 1979), la quantité de chlorophylle par m<sup>2</sup> est très dépendante de l'intensité du maximum subsuperficiel de chlorophylle. Les remarques qui précèdent pourraient signifier que, là où le maximum subsuperficiel de chlorophylle est intense, et la quantité de chlorophylle par m<sup>2</sup> élevée, on observe plus fréquemment qu'ailleurs des valeurs fortes à la surface pendant des épisodes limités. Ceci suggère que, même dans les zones oligotrophes, la couche superficielle de mélange est le siège de brèves périodes de croissance du phytoplancton; ces périodes, généralement non échantillonnées par les navires océanographiques, représenteraient à elles seules une forte proportion de la production primaire de ces zones (Platt et Harrison, 1985). Et ceci suggère également qu'un couplage existe entre la couche du maximum subsuperficiel de chlorophylle et la couche superficielle de mélange. Or, il semble bien que ces deux couches soient habitées par des populations différentes (Venrick, 1982; Gieskes et Kraay,

1986) et aient une structure en classes de taille différente (Herbland et al., 1985). Selon Goldman (1987), les espèces phytoplanctoniques de grande taille seraient plus aptes à tirer profit des bouffées de sels nutritifs, et sédimenteraient ensuite rapidement, si bien que l'écosystème de la couche de mélange, habitée par des cellules très petites, en profiterait très peu. Il nous a été donné d'observer une de ces périodes de croissance dans une région oligotrophe au nord-ouest des îles Fidji (Annexe J). Durant cette période, l'accroissement de la chlorophylle intégrée dans la colonne d'eau était surtout dû à une augmentation de la concentration en chlorophylle dans la couche superficielle de mélange (figure 7 de l'Annexe J). Cette observation s'oppose au schéma de Goldman (1987), à moins de considérer que cette augmentation soit le fait d'une multiplication des grosses cellules qui vivent habituellement dans le maximum subsuperficiel de chlorophylle. Un détail curieux qui ressort de cette étude, mais qui n'a peut-être pas de sens véritable, est en faveur d'une corrélation positive entre la SSCC et la chlorophylle intégrée par m<sup>2</sup>: les données recueillies au cours du point fixe réalisé au nord-ouest des îles Fidji donnent une corrélation positive, mais non significative; si on corrige la chlorophylle intégrée par m<sup>2</sup> pour tenir compte de l'effet de l'advection et de l'échantillonnage vertical (c'est un des buts de l'étude présentée en Annexe J), la corrélation devient significative ( $r=0,39$ ;  $n=29$ ).

Au lieu de constater sur des séries de données limitées, provenant d'une seule campagne, que la SSCC est en corrélation nulle (ou faible) avec la biomasse phytoplanctonique dans la colonne d'eau, on pourrait partir du très bon accord qu'on observe entre (1) les connaissances sur la répartition géographique de cette biomasse acquises grâce aux campagnes océanographiques, et (2) les cartes obtenues à partir d'une synthèse de données de SSCC (figures 7, 11; Esaias, 1986). La question qui se pose alors est: "pourquoi n'observe-t-on pas de couplage à courte échelle de temps entre la couche superficielle de mélange et les eaux du maximum subsuperficiel de chlorophylle, alors que ce couplage se manifeste à des échelles de temps plus longues?"

La réponse réside sans doute dans les mécanismes déclenchés par ces bouffées de sels nutritifs vers la couche euphotique qui sont encore très mal connus. La notion d'état d'équilibre pourrait bien être illusoire pour des observations portant sur de courtes périodes, et ne correspondre à une réalité qu'à une échelle de temps plus large.

## 7.- CONCLUSION.

Les mesures qui portent sur des paramètres liés à la production de l'océan sont affectées d'une forte erreur d'échantillonnage, due à la variabilité à petite échelle, et, souvent, d'une forte erreur due à l'état des techniques utilisées. On peut chercher de deux manières différentes: au hasard, ou en suivant un schéma déterminé. Dans le premier cas, on doit s'efforcer d'avoir la vision la plus large et la plus complète possible. Dans le second cas, la chaîne du raisonnement doit s'appuyer sur des certitudes. Ces deux manières ne sont pas antagonistes: l'observation et la vérification d'hypothèses se nourrissent mutuellement. Toutefois, à cause de l'erreur très forte que présentent les mesures de la plupart des paramètres biologiques, il est très difficile de baser une recherche "intelligente" sur des certitudes. On le voit bien actuellement avec la difficulté d'accorder entre elles les différentes estimations de la fixation de carbone dans la couche euphotique (Schulenberg et Reid, 1981; Jenkins et Goldman, 1985). Au contraire, chaque fois qu'une nouvelle technique apparaît et permet d'obtenir des données en continu, même peu précises, les connaissances progressent. Munk (1987) oppose ainsi le suréchantillonnage à l'"intelligence"; se basant sur les progrès qui ont été réalisés dès qu'on a pu disposer de profils de température et de salinité en continu grâce aux sondes CTD (les mesures étaient pourtant moins précises que celles avec des thermomètres ou à la burette Knudsen), il opte pour le suréchantillonnage et prévoit que les images fournies par les satellites amèneront des connaissances

nouvelles. En entreprenant cette surveillance continue de la SSCC dans l' Océan Pacifique tropical, j' ai obeī à la même inclination. Les mesures de SSCC par la méthode décrite au chapitre 2 et à l' Annexe A peuvent être qualifiées de peu précises par rapport aux autres techniques utilisées plus couramment, mais lorsqu' on peut obtenir des champs continus, la précision devient moins importante: la simple impression que la couleur de l' océan a quelque chose en commun avec la concentration en chlorophylle a fait faire d' énormes progrès à l' étude des fronts (Holligan et al., 1983). Notre oeil et notre cerveau peuvent analyser des images beaucoup mieux que ne le peuvent les moyens scientifiques habituels d' analyse, remettent les biais à l' arrière plan, et décèlent immédiatement les structures. Pour disposer d' un champ continu avec les mesures de SSCC sur les prélèvements effectués toutes les 4 ou 6 heures par les navires de commerce, il faut prendre énormément de recul et ne retenir que les événements à très grande échelle. Chaque estimation de la SSCC sur la série de cartes trimestrielles présentée en Annexe C procède des observations recueillies pendant trois mois dans un rectangle de 20° en latitude et 100° en longitude (avec, il est vrai, des poids qui décroissent très vite du centre de ce rectangle vers sa périphérie). Ceci serait dénué de bon sens le long des côtes d' Europe, qui sont intensément étudiées depuis près d' un siècle, mais s' avère efficace dans un océan aussi vaste que le Pacifique, soumis à des phénomènes aussi amples que l' El Niño-Oscillation Sud. Surtout, l' apport de la continuité des prélèvements dans le temps apparaît très important. Mise à part l' étude des "effets d' îles" (Annexe F) très particulière dans sa méthode, tous les résultats obtenus sont dus pour une grande part au fait que les observations sur lesquelles ils reposent ont été répétées plusieurs fois par mois, à l' occasion des passages des navires. L' avantage d' observations répétées dans le temps apparaît bien autour de la Nouvelle Calédonie où les variations saisonnières n' apparaissent pas sur les résultats de campagnes océanographiques mensuelles, mais apparaissent sur les mesures de SSCC par les navires de commerce (Annexe H). L' introduction du facteur temps dans l' étude des conséquences de l' El Niño 1982-



83 (Annexe E) et dans celle des mouvements de va-et-vient du front qui sépare les eaux d' upwelling des eaux pauvres du Pacifique central sud (Annexe G), a aussi été déterminante. Ceci indique que, bien qu' il soit hors de doute que l' apport des satellites sera très important en écologie de la production primaire dans le futur, l' effort sera à porter vers des images répétées à une cadence aussi rapide que possible. En particulier, si l' on veut obtenir une couverture mensuelle de l' océan mondial, en complément des programmes d' étude des flux de matière dans les océans, il faudrait s' orienter vers des satellites à orbite assez haute, capables de voir la terre sur une bande très large et de repasser sur la même orbite avec une fréquence aussi élevée que possible.

## REFERENCES

- Barale, V. et Wittenberg Fay, R. (1986).- Variability of the ocean surface color field in central California near coastal waters as observed in a seasonal analysis of CZCS imagery. *Journal of Marine Research*, 44: 291-316.
- Barber, R. T. et Chavez, F. P. (1983).- Biological consequences of the 1982-83 EL-Niño. *Science*, 22: 1203-1210.
- Barkley, R. A. (1972).- Johnston atoll's wake. *Journal of Marine Research*, 30: 201-216.
- Beers, J. R., Steven, D. M. et Lewis, J. B. (1968).- Primary productivity in the Carribean Sea off Jamaica and the tropical north Atlantic off Barbados. *Bulletin of Marine Science*, 18: 86-104.
- Bienfang, P. K., Szyper, J. P., Okamoto, M. Y. et Noda, E. K. (1984).- Temporal and spatial variability of phytoplankton in a subtropical ecosystem. *Limnology and Oceanography*, 29: 527-539.
- Bretherton, F. P., Davis, R. E. et Fandry, C. B. (1976).- a technique for objective analysis and design of oceanographic experiments applied to MODE-73. *Deep Sea Research*, 23: 559-582.
- Brown, B. E. et Dunne, R.P. (1980).- Environmental controls of patch-reef growth and development. *Marine Biology*, 56: 85-96.
- Chelton, D. B., Bernal, P. A. et McGowan, J. A. (1982).- Large scale interannual physical and biological interaction in the California Current. *Journal of Marine Research*, 40: 1095-1125.
- Cullen, J. J. et Eppley, R. W. (1981).- Chlorophyll maximum layers of the southern California bight, and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanologica Acta*, 4: 23-32.
- Dandonneau, Y. (1972).- Etude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d' Ivoire II. Représentativité de l' eau de surface pour la description et pour l' interprétation des phénomènes dynamiques. *Cahiers ORSTOM, Série Océanographie*, 10: 267-274.
- Dandonneau, Y. (1973).- Etude du phytoplancton sur le plateau continental de Côte d' Ivoire III. Facteurs dynamiques et variations spatiotemporelles. *Cahiers Orstom, Série Océanographie*, 11: 431-454.
- Denman, K. L. (1976).- Covariability of chlorophyll and temperature in the sea. *Deep Sea Research*, 23: 539-550.

- Denman, K. L. et Freeland, H.J. (1985).- Correlation scales, objective mapping, and a statistical test of geostrophy over the continental shelf. *Journal of Marine Research*, 43: 517-539.
- Desrosières, R. et Wauthy, B. (1972).- Distribution du phyto-plancton et structure hydrologique dans la région des Tuamotu (Océan Pacifique central). *Cahiers ORSTOM, Série Océanographie*, 10: 275-287.
- Donguy, J. R. et Dessier, A. (1983).- El-Niño like events observed in the tropical Pacific. *Monthly Weather Review*, 111: 2136-2139.
- Donguy, J. R. et Hénin, C. (1980).- Surface conditions in the eastern equatorial Pacific related to the intertropical convergence zone of winds. *Deep Sea Research*, 27: 693-714.
- Dupouy, C., Dandonneau, Y. et Lemasson, L. (1987).- General circulation and seasonal phytoplankton biomass in the southwestern tropical Pacific. *Congrès de l' U.G.G.I., Vancouver*.
- Eldin, G. (1983).- Eastward flows of the south equatorial Pacific. *Journal of Physical Oceanography*, 13: 1461-1467.
- Eppley, R. W. (1981).- PRPOOS. Plankton processes in the oligotrophic oceans. Summary program description to accompany proposals submitted to Ocean Science Division, National Science Foundation, 27 p.
- Esaias, W. E. (1986).- Satellite observations of oceanic primary productivity. *In*: C. Rosenzweig et R. Dickinson eds., *Cli-mate-vegetation interactions*, Proceedings of a workshop, Greenbelt, 27-29 janvier 1986, NASA conference publication n° 2440: 190-193.
- Furuya, K., Takahashi, M. et Nemoto, T. (1986).- Summer phytoplankton community structure and growth in a regional upwelling area off Hachijo Island, Japan. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 96: 43-55.
- Gandin, L. S. (1965).- Objective analysis for meteorological fields. *Israel program for scientific translations*, Jerusalem, 242 p.
- Genin, A. et Boehlert, G. W. (1985).- Dynamics of temperature and chlorophyll structures above a seamount: an oceanic experiment. *Journal of Marine Research*, 43: 907-924.
- Gieskes, W. W., et Kraay, G. W. (1986).- Floristic and physiological differences between the shallow and the deep nanophytoplankton community in the euphotic zone of the open tropical Atlantic revealed by HPLC analysis of pigments. *Marine Biology*, 91: 567-576.
- Goldberg, E. D., Baker, M. et Fox, D. L. (1952).- Microfiltration in oceanic research. I. Marine sampling with the molecular filter. *Journal of Marine Research*, 11: 194-204.

- Goldman, J. (1987).- Spatial and temporal discontinuities of biological processes in pelagic surface waters. In: B. J. Rothschild ed., Rapport du NATO ARW "Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean", Castera-Verduzan, 1-5 juin (sous presse).
- Hardy, A. C. (1939).- Ecological investigations with the continuous plankton recorder: object, plan and methods. Hull Bulletin of Marine Ecology, 1: 1-57.
- Harvey, H. W. (1934).- Measurement of phytoplankton population. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 19: 761-773.
- Hayward, T. L. et Venrick, E. L. (1982).- Relation between surface chlorophyll, integrated chlorophyll and integrated primary production. Marine Biology, 69: 247-252.
- Herbland, A (1987).- The deep phaeophytin maximum: reality or illusion? In: B. J. Rothschild ed., NATO ARW "Toward a theory in biological-physical interactions", Castera-Verduzan, 1-5 juin (sous presse).
- Herbland, A., Le Bouteiller, A. et Raimbault, P. (1985).- Size structure of phytoplankton biomass in the equatorial Atlantic Ocean. Deep Sea Research, 32: 819-836.
- Herbland, A. et Voituriez, B. (1979).- Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean. Journal of Marine Research, 37: 87-101.
- Herman, A. W. et Denman, K. L. (1977).- Rapid underway profiling of chlorophyll with an in situ fluorometer mounted on a "batfish" vehicle. Deep Sea Research, 24: 385-397.
- Holligan, P. M., Viollier, M., Dupouy, C. et Aiken, J. (1983).- Satellite studies on the distributions of chlorophyll and dinoflagellate blooms in the western English Channel. Continental Shelf Research, 2: 81-96.
- Hovis, W. A., Clark, D. K., Anderson, F., Austin, R. W., Wilson, W. A., Baker, E. I., Ball, D., Gordon, H. R., Mueller, J. L., El-Sayed, S. F., Sturm, B., Wrigley, R. C. et Yentsch, C. S. (1980).- Nimbus 7 Coastal Zone Color Scanner: system description and initial imagery. Science, 210: 60-63.
- Jenkins, W. J. et Goldman, J. C. (1985).- Seasonal oxygen cycling and primary production in the Sargasso Sea. Journal of Marine Research, 43: 465-491.
- Jokiel, P. (1978).- Effects of water motion on reef corals. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 35: 87-97.
- Karweit, M. (1980).- Optimal objective mapping: a technique for fitting surfaces to scattered data. In: Advanced concepts in ocean measurements for marine biology, F. Diemer, J. Vernberg et D. Mirkes eds., University of South Carolina Press, Columbia, pp 81-99.

- Koblentz-Mishke, O. J., Volkovinsky, V. V. et Kabanova, J. G. (1970).- Plankton primary production of the world ocean. In: W. S. Wooster ed., Scientific Exploration of the Southern Pacific, National Academy of Science, Washington, D. C., pp 183-193.
- Konovalov, B. V. et Bekasova, O. D. (1969).- Method of determining the pigment content of marine phytoplankton without extraction. *Oceanology*, 9: 917-925.
- Le Borgne, R., Dandonneau, Y. et Lemasson, L. (1985).- The problem of the island mass effect on chlorophyll and zooplankton standing crops around Mare (Loyalty Islands) and New Caledonia. *Bulletin of Marine Science*, 37: 450-459.
- Legeckis, R. (1977).- Long waves in the eastern equatorial Pacific Ocean: a view from a geostationary satellite. *Science*, 197: 1179-1181.
- Lorenzen, C. J. (1966).- A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentrations. *Deep Sea Research*, 13: 223-227.
- Lorenzen, C. J. (1970).- Surface chlorophyll as an index of the depth, chlorophyll content, and primary productivity of the euphotic layer. *Limnology and oceanography*, 15: 479-480.
- Matheron, G. (1969).- La théorie des variables régionalisées et ses applications. *Les Cahiers du Centre de Morphologie Mathématique*, Ed. Ecole Nationale Supérieure des Mines de Paris, fasc. 5, 212 p.
- McCarthy, J. J. et Nevins, J. L. (1986).- Sources of nitrogen for primary production in warm core rings 79-E and 81-D. *Limnology and Oceanography*, 31: 690-700.
- Masuzawa, J. et Nagasaka, K. (1975).- The 137°E oceanographic section. *Journal of Marine research*, 33(supplément): 109-116.
- Meyers, G. (1982).- Interannual variation in sea level near Truk Island.- A bimodal seasonal cycle. *Journal of Physical Oceanography*, 12: 1161-1168.
- Meyers, G., Donguy, J. R. et Reeds, R.K. (1986).- Evaporative cooling of the western equatorial Pacific Ocean by anomalous westerly winds. *Nature*, 323: 523-526.
- Munk, W. (1987).- Ocean principals meeting. In: B. J. Rothschild ed., NATO ARW "Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean", Castéra-Verduzan, 1-5 juin (sous presse).
- Muscantine, L. (1973).- Nutrition of corals. In: "Biology of coral reefs, II", Jones et Endean eds., Acad. Press, New York, pp 77-115.

- Neveux, J. et de Billy, G. (1986).- Spectrofluorometric determination of chlorophylls and pheophytins. their distribution in the western part of the indian ocean (july to august 1979). Deep Sea Research, 33: 1-14.
- Oudot, C. et Wauthy, B. (1976).- Upwelling et dôme dans le Pacifique tropical occidental: distributions physico-chimiques et biomasse végétale. Cahiers ORSTOM, Série Océanographie, 14: 27-48.
- Owen, R. W. et Zeitschel, B. (1970).- Phytoplankton production: seasonal change in the oceanic eastern tropical Pacific. Marine Biology, 7: 32-36.
- Pingree, R.D. (1978).- Cyclonic eddies and cross frontal mixing. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 58: 955-963.
- Platt, T. et Harrison, W. G. (1985).- Biogenic fluxes of carbon and oxygen in the ocean. Nature, 318: 55-58.
- Platt, T. et Herman, A. W. (1983).- Remote sensing of phytoplankton in the sea: surface-layer chlorophyll as an estimate of water-column chlorophyll and primary production. International Journal of Remote Sensing, 4: 343-351.
- Reid, J. L. et Arthur, R. S. (1975).- Interpretation of maps of geopotential anomaly for the deep Pacific Ocean. Journal of Marine Research, 33(supplément): 37-52.
- Reid, J. L., Brinton, E., Fleminger, A., Venrick, E. L. et McGowan, J. A. (1978).- Ocean circulation and marine life. In: Advances in Oceanography, H. Charnock et Sir G. Deacon eds., Plenum Publishing Corporation, New York, pp 65-130.
- Richards, F. A. et Thompson, T. G. (1952).- The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. Journal of Marine Research, 11: 156-172.
- Riley, G. A., Stommel, H. et Bumpus, D. F. (1949).- Quantitative ecology of the plankton of the western north Atlantic. Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection, 12: 1-169.
- Robinson, M. K. (1976).- Atlas of north Pacific Ocean monthly mean temperatures and mean salinities of the surface layer. Referred Publications, Naval Oceanography Office, Washington D.C., 2, 173 figs.
- Rotschi, H. et Lemasson, L. (1967).- Oceanography of the Coral and Tasman Seas. Oceanography and Marine Biology, Annual Review, 5: 49-97.
- Rougerie, F. (1986).- Le lagon sud-ouest de Nouvelle Calédonie: spécificité hydrologique, dynamique et productivité. Orstom, Collection Etudes et Thèses, Paris, 234 p.

- Rougerie, F. et Wauthy, B. (1986).- Le concept d' endo-upwelling dans le fonctionnement des atolls-oasis. *Oceanologica Acta*, 9: 133-148.
- Ryther, J. H. (1969).- Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, 166: 72-76.
- Sander, F. (1981).- A preliminary assesment of the main causative mechanisms of the "island mass effect" of Barbados. *Marine Biology*, 64: 199-205.
- Schreiber, R. W. et Schreiber, E. A. (1984).- Central Pacific seabirds and the El-Niño Southern Oscillation: 1982 to 1983 perspectives. *Science*, 225: 713-716.
- Schulenberger, E. et Reid, J. L. (1981).- Oxygen saturation and carbon uptake near 28°N, 155°W. *Deep Sea Research*, 33: 267-271.
- Slovacek, R. E. et Hannan, P. J. (1977).- *In vivo* fluorescence determinations of phytoplankton chlorophyll *a*. *Limnology and Oceanography*, 22: 919-925.
- Smith, R. C. (1981).- Remote sensing and depth distribution of ocean chlorophyll. *Marine Ecology, Progress Series*, 5: 359-361.
- Smith, R. C. (1984).- Ocean color for the estimation of global marine productivity. *In: Global Ocean Flux Study, Proceedings of a workshop, National Academy Press, Washington, D. C., pp 103-124.*
- Smith, R. C. et Baker, K. S. (1978).- The bio-optical state of ocean waters and remote sensing. *Limnology and Oceanography*, 23: 247-259.
- Strass, V. et Woods, J. D. (1987).- Horizontal and seasonal variation of density and chlorophyll profiles between the Azores and Greenland. *In: B. J. Rothschild ed., NATO ARW "Toward a theory on biological-physical interactions in the world ocean", Castera-Verduzan, 1-5 juin (sous presse).*
- Sverdrup, H. U. (1953).- On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil, Conseil Permanent International pour l' Exploration de la Mer*, 18: 287-295.
- Szekiela, K. H., Suszkowski, D. J. et Tabor, P. S. (1977).- Skylab investigations off the northwest coast of Africa. *Journal du Conseil, Conseil Permanent International pour l' Exploration de la Mer*, 37: 205-213.
- Thomas, W. H. (1979).- Anomalous nutrient-chlorophyll interrelationships in the eastern tropical Pacific Ocean. *Journal of Marine Research*, 37: 327-335.
- Venrick, E. L. (1982).- Phytoplankton in an oligotrophic ocean: observations and questions. *Ecological Monographs*, 52: 129-154.

- Venrick, E. L., McGowan, J. A. et Mantyla, A. W. (1973).- Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific Ocean. U. S. Fishery Bulletin, 71: 41-52.
- Voituriez, B. et Dandonneau, Y. (1974).- Relations entre la structure thermique, la production primaire, et la régénération des sels nutritifs dans le dôme de Guinée. Cahiers ORSTOM, Série Océanographie, 12: 241-255.
- Voituriez, B. et Herbland, A. (1984).- Signification de la relation nitrate / température dans l' upwelling équatorial du Golfe de Guinée. Oceanologica Acta, 7: 169-174.
- Voituriez, B., Verstaete, J. M. et Le Borgne, R. (1973).- Conditions hydrologiques de la zone frontale du Cap Lopez pendant la campagne thonière de juin-juillet 1971. Cahiers ORSTOM, Série Océanographie, 11: 229-249.
- Wauthy, B., Desrosières, R. et Le Bourhis, J. (1967).- importance présumée de l' ultraplankton dans les eaux tropicales oligotrophes du Pacifique central sud. Cahiers ORSTOM, Série Océanographie, 5: 109-116.
- Woods, J. D. et Onken, R. (1982).- Diurnal variations and primary production in the ocean.- Preliminary results of a Lagrangian ensemble model. Journal of Plankton Research, 4: 735-756.
- Wyrтки, K. (1979).- Sea level variations: monitoring the breath of the Pacific. E.O.S., 60: 25-27.
- Wyrтки, K. (1981).- An estimate of equatorial upwelling in the Pacific. Journal of Physical Oceanography, 11: 1205-1214.
- Yentsch, C. S. (1957).- A non extractive method for the quantitative estimation of chlorophyll in algal cultures. Nature, 179: 1302-1304.



ANNEXE A

## INSTRUMENTS AND METHODS

### A method for the rapid determination of chlorophyll plus phaeopigments in samples collected by merchant ships

YVES DANDONNEAU\*

(Received 11 May 1979; in revised form 15 October 1981; accepted 8 January 1982)

**Abstract**—A method is described for the estimation of the concentration of chlorophyll plus phaeopigments in seawater samples collected by the crews of merchant ships. Samples are filtered through Millipore® HA filters. The filters are stored dry and in the dark for later analysis. The measurement is without extraction: the filters are arranged on a thin-layer chromatography glass plate and processed by a fluorometer fitted with an automatic TLC scanning door. A 20-day delay is necessary before the measurements, during which the chlorophyll is transformed into stable degradation products; after 20 days, if the filters are kept dry and in darkness, the fluorescence remains nearly constant for several months.

The relation between the fluorescence of the filters and the chlorophyll plus phaeopigments concentration is linear up to concentrations as high as  $6.6 \text{ mg m}^{-3}$ . The error of the determinations is 60%, so the method is mainly of interest for collecting many data from wide areas by ships of opportunity.

#### INTRODUCTION

THE LABORATORY of the Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer (Orstom) in Noumea (New Caledonia) conducts a programme for the study of the tropical Pacific Ocean based upon sea-surface sampling by the crews of merchant ships (DONGUY and HENIN, 1980). The programme uses about 20 ships sailing from Noumea to Sydney, Auckland, Panama, San Francisco, Hawaii, Japan, and Hong Kong. Excellent relationships between the scientists and the crews encouraged us to undertake other observations, more difficult than temperature observations and sampling for salinity. In 1977, filtrations for chlorophyll determinations were added to the list of routine operations.

Our attempt to monitor phytoplankton abundance is not the first; the best known are probably the continuous plankton records of HARDY (1939). For more than 40 years, many 'impressions of the quantity and extent of the phytoplankton' (RAE, 1952) have been gathered, obtained by comparing the silk that collects the plankton and a colour scale.

Except for fluorometric estimates chlorophyll measurements usually require a filtration immediately after sampling, storage of the filters, and later measurements in the laboratory after the ship calls in port. For each step, the collaboration of merchant ship crews presents problems, making necessary simple new technics presented below. The expense of placing fluorometers aboard the ships and their operation would be prohibitive.

\* Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, B.P. A 5 Noumea, New Caledonia.

## MODE OF OPERATION

Two rules govern the programme of the Centre Orstrom de Noumea. (1) The crews co-operate freely and gratuitously in the programme; any procedure too long or too troublesome will be rejected. (2) The co-operating ships also make regular meteorological observations, every 4 to 6 h; the oceanographic observations are made at the same intervals, and by the same observer so as to cause as little additional work as possible.

*Filtration*

Aboard most of the ships the sea-surface temperature is observed by means of a bucket thermometer, as commonly used in meteorology. When the temperature has been read, most of the water from the bucket is poured into a flask for later salinity determination. The volume of the remaining water is generally  $<100\text{ cm}^3$ . Consequently, the standard volume of seawater to be filtered has been fixed at  $20\text{ cm}^3$ ; filtration is by means of a syringe and a filtering cartridge, swinnex type, with a membrane filter HA type, 13 mm in diameter (Millipore products). Syringes ( $50\text{ cm}^3$ ) with a core 2.6 cm in diameter are used to avoid too high pressures. The cartridges, each fitted with a filter, are provided to the ship to facilitate sample handling.

*Storage of filters*

Storage is the most critical point. The best way would be to place the dry filters immediately in a deep freezer, and we attempted this early in the work. But, unless a refrigerator was in the wheelroom, it was impossible to be sure that the transfer was undertaken immediately after the filtration. Thus, storage at ambient temperature has been adopted, as it means easier operation and can be repeated under identical conditions. Following filtration, the filter is removed from the swinnex cartridge, placed into a small numbered vial, and dropped into a jar with silica gel; the jar is kept in a dark place in the wheel room. The procedure destroys the 'active' chlorophyll *a*, and the measurements are made on a stable degraded form, pheophytin or pheophorbide.

*Measurements*

Existing methods can hardly measure the chlorophyll pigments from  $20\text{ cm}^3$  of (in most cases) oligotrophic seawater, especially when long storage of the filters makes difficult the acetone extraction of the chlorophyll from the cells (STRICKLAND and PARSONS, 1968). Methods without extraction have been described by YENTSCH (1957) and KONOVALOV and BEKASOVA (1969); they use a spectrophotometer where the filter is introduced in the optical path instead of cuvettes containing the chlorophyll solution. This idea is used and adapted to the fluorometer (Fig. 1). First, the filters are stuck in horizontal lines on a glass plate ( $20 \times 20\text{ cm}$ , commonly used for thin-layer chromatography) with a glue stick. Once the TLC glass plate is filled with filters, it is placed in an automatic scanning door as for thin-layer chromatography. The fluorescence of the filters is recorded on a paper strip chart while the filters pass in turn in front of the optical system of the fluorometer (Fig. 2). The signal used for the computation is the difference in the fluorometer reading between a filter in new condition and the filter to be measured.

The fluorometer is a Turner model 111 fitted with a blue lamp and red-sensitive photomultiplier R 446. The secondary red optical filter is a 2-64 one; the primary one is com-

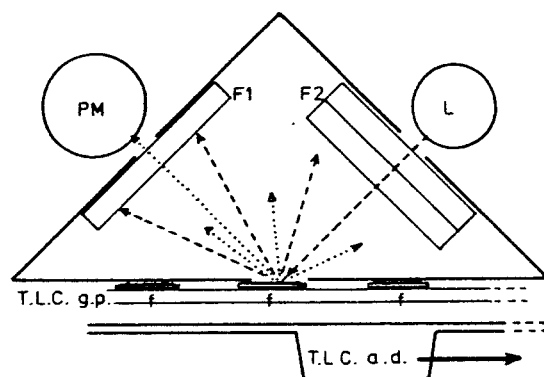


Fig. 1. Measurement system. PM, photomultiplier; L, lamp; F1, red filter 2-64; F2, blue filter 5-60; T.L.C. a.d., thin-layer chromatography automatic door; T.L.C.g.p, thin-layer chromatography glass plate; f... f... f, Millipore filters HA type, diameter 13 mm, holding phytoplankton; dashed line, blue light; dotted line, red light.

posed of two 5-60 ones. In this way much of the blue light is reflected towards the photomultiplier by the white Millipore filter, so the blue light needs to be free of red wavelength. The 5-60 blue filter allows about 1% of the incident red light to pass through, so two 5-60 blue filters allow only 0.01%, which avoids random variations of the zero value.

For routine analyses lamp window No. 30 of the fluorometer is used, with the slit of the TLC automatic scanning door opened to its maximum width. As adopted, the method presents two problems: What is the effect of the long-term storage of the filters at ambient temperature (20 to 90 days) and what is the precision and sensitivity.

#### EFFECT OF THE STORAGE OF THE FILTERS

Some merchant ships call in Noumea about every 20 days, while others call in every three months. Each time, the used filters are recovered to be measured in the laboratory, and new cartridges are supplied.

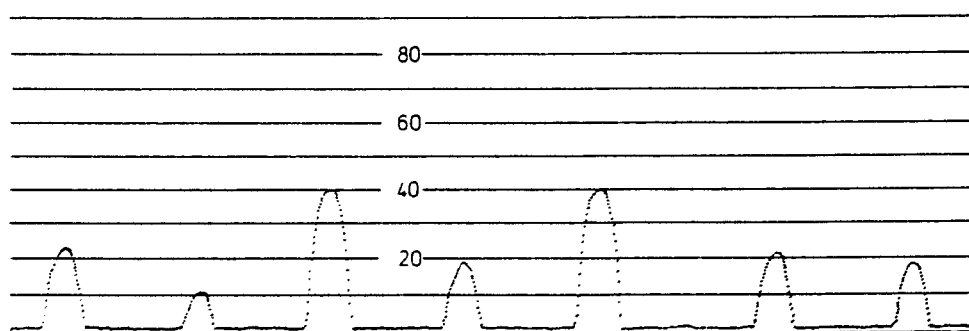


Fig. 2. An example of a record of the fluorescence of a series of filters.

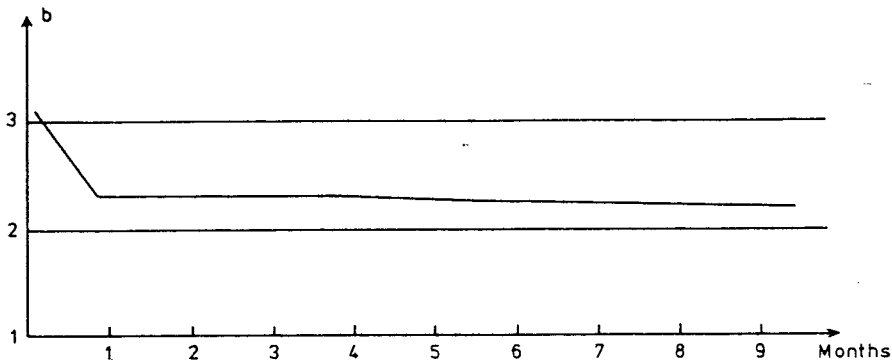


Fig. 3. Long-term conservation of the fluorescence of the filters. A set of filters corresponding to various filtered volumes stored over 10 months;  $b$  is the slope of the regression fluorescence function of filtered volume.

A series of filters corresponds to a whole voyage, so that the last filters have been stored only a few days, while the first ones have been stored 20 to 90 days. It would be possible to extend the storage to 90 days for all the filters, but this represents a long delay. Several experiments show an initial rapid decrease of the fluorescence followed by a long steady period during which the decrease is negligible (Fig. 3).

One set of filters has been examined at short time intervals for 33 days following filtration (Fig. 4). Some filters reached a steady state as early as 14 days after filtration, but 20 days seemed necessary for the others. Therefore, all the routine measurements are processed after a 20-day wait, the filters being stored in a dark and dry place.

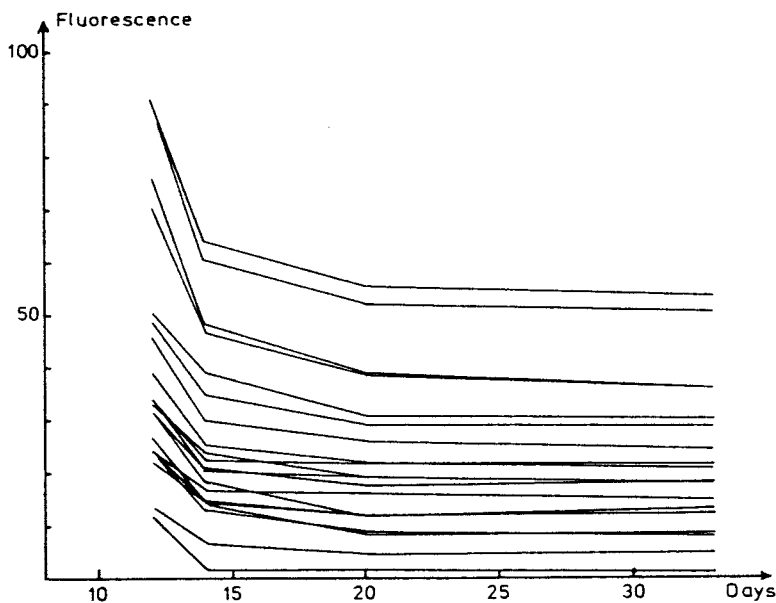


Fig. 4. Short-term changes of the fluorescence of the filters. 19 filters were measured after 12, 14, 20, and 33 days. After 20 days, their fluorescence reached nearly constant values.

The decrease of fluorescence during the first days of storage corresponds to a nearly complete disappearance of the chlorophyll *a*; all the filters brought back by a ship that had sailed around New Caledonia were recovered after the routine measurements and dissolved in 5 cm<sup>3</sup> of acetone during 2 h in a refrigerator. The fluorescence of the solutions was then determined before and after acidification with one drop of HCl (5%). The differences between the two values did not differ significantly from the normal decrease due to the volume of the drop, meaning that no active chlorophyll *a* was present in the extract. An oceanographic cruise (HYDROTHON 06 aboard R.V. *Coriolis*) showed for the same period and the same area, a ratio of chlorophyll *a*:chlorophyll *a* plus phaeopigments of 84%, indicating that the decrease in fluorescence due to the long storage at ambient temperature corresponds to the transformation of chlorophyll *a* into phaeopigments.

#### LIMITS OF APPLICATION

Experiences with seawater from the lagoon off Noumea have shown that in normal conditions the fluorescence of the filters is proportional to the filtered volume. A determination of the maximum load of chlorophyll on the filters above which the ratio of fluorescence to chlorophyll decreases (Fig. 5) showed that the relation of fluorescence to volume filtered is linear up to a filtered volume of 200 cm<sup>3</sup>, corresponding to 0.133 µg of chlorophyll plus phaeopigments. Such a load, when 20 cm<sup>3</sup> of seawater are filtered, corresponds to waters with 6.6 mg m<sup>-3</sup>. Such concentrations may occur in the network of co-operating merchant ships, in particular across the Equator in the eastern Pacific. Such concentrations are infrequent, but they would be underestimated by the present method.

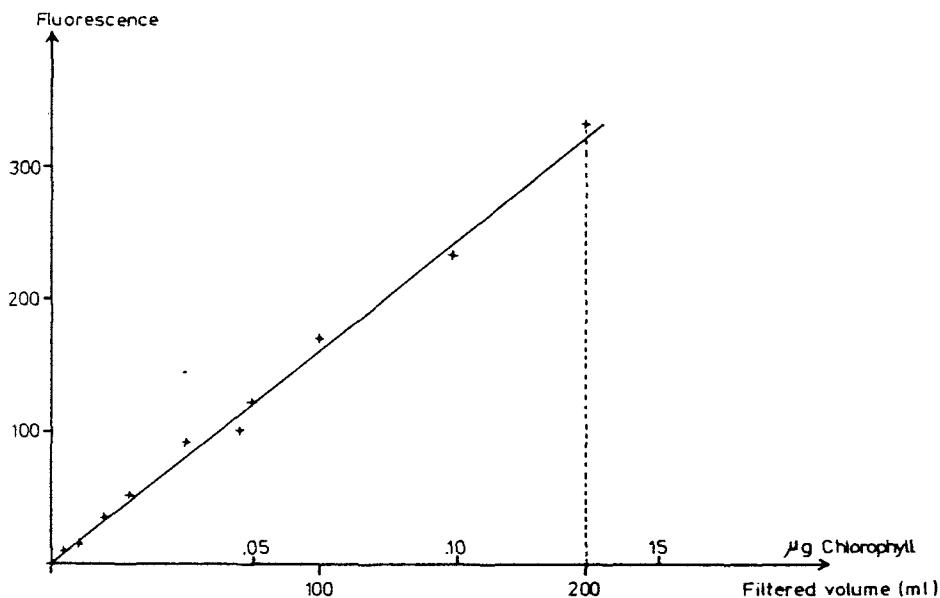


Fig. 5. Range of application: the fluorescence of filters corresponding to various filtered volumes of the same sample of seawater is proportional to the filtered volume up to 0.132 µg chlorophyll plus phaeopigments. If the filtered volume is 20 ml, this amount corresponds to a concentration of 6.6 mg m<sup>-3</sup>.

RELATION BETWEEN THE FLUORESCENCE ON THE FILTERS AND VARIOUS SIGNALS  
RELATED TO THE CONCENTRATION OF CHLOROPHYLL PIGMENTS

A series of calibrations was carried out during the cruise HYDROTHON 06 aboard R.V. *Coriolis* by the Centre Orstom de Noumea. During the cruise, 14 samples of surface seawater were analyzed for chlorophyll pigments by five different procedures: (a) filtration of 20 cm<sup>3</sup> on Millipore HAWP filters, 13 mm in diameter, storage of the filters in a dry and dark place for 15 days, and measurement of the fluorescence of the filters according to the present method (the results are represented by Ff, Table 1); (b) measurement of the *in vivo* fluorescence of the sample by the method of LORENZEN (1966) immediately after the sampling (Fv); (c) measurement of the *in vivo* fluorescence of the sample after an addition of  $5 \times 10^{-6}$  mol l<sup>-1</sup> of DCMU, according to the method described by SLOVACEK and HANNAN (1977) (Fdcmu); (d) filtration of 150 cm<sup>3</sup> on glass fiber filters Gelman type A, mechanical grinding of the filter in 5 cm<sup>3</sup> acetone for 20 s, extraction in the refrigerator for 10 h, and measurement of the fluorescence of the extract (Fo); and (e) following (d), addition of one drop of 5% HCl to degrade the chlorophyll *a* into phaeopigments (HOLM-HANSEN, LORENZEN, HOLMES and STRICKLAND, 1965), and then measurement of the fluorescence of the extract (Fa).

The results are presented in Table 1.

Table 2 indicates the correlation coefficients between all the signals. The correlation coefficients between Fv, Fdcmu, Fo, and Fa are also given.

Table 1

Sample number	1	2	3	4	5	6	7
Filtration of 20 cm <sup>3</sup> : Ff fluorescence of the filters	16	11	40	12	7.5	9	15.5
<i>In vivo</i> fluorescence: Fv	43	41	97	32	60	24	24
<i>In vivo</i> fluorescence with DCMU: Fdcmu	96	101	201	81	101	73	60
Fluorescence of acetone extracts: Fo	272	160	572	238	246	221	300
Fluorescence of acetone extracts + HCl: Fa	167	98	340	166	136	147	176
Estimation Ff/49.17	0.33	0.22	0.81	0.24	0.15	0.18	0.32
Chlorophyll + phaeopigments* (mg m <sup>-3</sup> )	0.28	0.17	0.57	0.28	0.23	0.25	0.30
Error %	18	29	42	-14	-35	-28	-7
	8	9	10	11	12	13	14
Filtration of 20 cm <sup>3</sup> : Ff fluorescence of the filters	10.5	15.5	14	33	21	34	27.5
<i>In vivo</i> fluorescence: Fv	48	64	77	73	117	153	133
<i>In vivo</i> fluorescence with DCMU: Fdcmu	85	117	97	153	218	330	270
Fluorescence of acetone extracts: Fo	235	374	279	373	552	763	698
Fluorescence of acetone extracts + HCl: Fa	165	245	170	229	297	458	407
Estimation Ff/49.17	0.21	0.32	0.28	0.67	0.43	0.69	0.56
Chlorophyll + phaeopigments* (mg m <sup>-3</sup> )	0.28	0.41	0.29	0.39	0.50	0.77	0.69
Error %	-25	-22	-3	72	-14	10	-19

\*This concentration is calculated from Fa and from a calibration coefficient of the fluorometer for phaeopigments.

Table 2. Correlation coefficients between the five signals of the calibration experiment

	Ff	Fv	Fdcmu	Fo
Fv	0.72			
Fdcmu	0.77	0.96		
Fo	0.81	0.93	0.96	
Fa	0.81	0.91	0.95	0.99

The signals that exhibit the closest correlation with the fluorescence of the filters (Ff) are those given by the fluorescence of the extracts ( $r = 0.81$ ) before or after acidification (Fo or Fa).

As the chlorophyll *a* on stored filters is completely degraded, it appeared more consistent to relate the fluorescence of the filters to the concentration of chlorophyll *a* plus phaeopigments. The identical relation between Ff and Fa is due to a small phaeopigment content of the seawater during the cruise (16% as a mean), so that the total chlorophyll *a* plus phaeopigments was closely related to the amount of chlorophyll *a*.

The mean ratio Ff:chlorophyll *a* plus phaeopigments is  $k = 49.17$ . This value depends upon the equipment used and must be determined by calibrations at regular intervals. Table 1 indicates the concentrations of chlorophyll *a* plus phaeopigments estimated from Ff values and the corresponding errors in percentage. The number of values (14) hardly allows statistical calculations, however, if one assumes that the errors have a normal distribution, 95% of the errors are <60%.

#### DISCUSSION

The present method allows the measurement of chlorophyll pigments in the sea. It yields approximations because it does not distinguish active chlorophyll *a* from the other chlorophylls or their degradation products, and furthermore, the precision of the measurements is only 60%. So it would not be used when other methods can be applied, but it can be used to obtain results opportunistically. Chlorophyll determinations by oceanographers aboard research vessels are far more precise, but they are expensive and they are limited to restricted areas and times; furthermore, the results from various authors and institutions appear to vary widely (DANDONNEAU, 1979).

The present method provides data from areas where no oceanographic cruises are scheduled, and it also makes it possible to obtain data for long time series. Variations by a factor of 20 are common at the surface of the ocean, so a precision of 60% may be acceptable to describe large areas month after month, even if such a precision may not be useful for the detailed study of one phenomenon or one restricted area. The aim of such monitoring on the oceanic scale is mainly to describe the variations in size and intensity of phenomena already generally known, such as equatorial upwelling or the blooms corresponding to the winter cooling in subtropical areas.

It proved to be most reliable to subject the filters to fluorometry without extraction. Handling is reduced to a minimum, necessary because only very small amounts of chlorophyll from only 20 cm<sup>3</sup> are available. Moreover if the measurement reveals an interesting feature, microscopic examination of the filter is possible by clearing the undamaged filter with cedar oil (GOLDBERG, BAKER and FOX, 1952); however such examination may not be easy, due to



the remaining salt and poor preservations of non-armored phytoplankton cells. The present method is also quick; 300 measurements can easily be made by one person in a day.

Other ways can provide data from very wide areas: (1) It would be possible to place fluorometers aboard ships of opportunity and to record the *in vivo* fluorescence of the surface waters, but it would be costly, requiring equipment and maintenance. (2) Satellite observations are promising. Daily images of the chlorophyll content of the surface would enhance our knowledge of the relations between the large-scale oceanic features and the fertility of the sea, even if the precision were worse than for the present method. But offshore, ground truth is difficult to obtain; perhaps the present method will be of some use in providing it.

*Acknowledgements*—I wish to thank the crews of the merchant ships for their kind co-operation on this programme; their advice and remarks were the guidelines to the operating mode adopted. JACQUES NEVEUX, from the Laboratoire Arago (Banuyls, France), gave me useful suggestions for the measurement of the fluorescence of the filters. JEAN-RENÉ DONGUY made my work easier by giving me access to the network of merchant ships, with whom he has developed excellent relationships.

#### REFERENCES

- DANDONNEAU Y. (1979) Concentrations en chlorophylle dans le Pacifique tropical sud-ouest: comparaison avec d'autres aires océaniques tropicales. *Oceanologica Acta*, 2, 133–142.
- DONGUY J. R. and C. HENIN (1980) Surface conditions in the eastern equatorial Pacific related to the intertropical convergence zone of winds. *Deep-Sea Research*, 27, 693–714.
- GOLDBERG E. D., M. BAKER and D. L. FOX (1952) Microfiltration in oceanic research. I. Marine sampling with the molecular filter. *Journal of Marine Research*, 11, 194–204.
- HARDY A. C. (1939) Ecological investigations with the continuous plankton recorder: object, plan and methods. *Hull Bulletin of Marine Ecology*, 1, 1–57.
- HOLM-HANSEN O., C. J. LORENZEN, R. W. HOLMES and J. D. STRICKLAND (1965) Fluorometric determination of chlorophyll. *Journal du Conseil, Conseil permanent international pour l'exploration de la Mer*, 30, 3–15.
- KONOVALOV B. V. and O. D. BEKOSOVA (1969) Method of determining the pigment content of marine phytoplankton without extraction. *Oceanology*, 9, 717–725.
- LORENZEN C. J. (1966) A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentrations. *Deep-Sea Research*, 13, 223–227.
- RAE K. M. (1952) Continuous plankton records: explanation and methods, 1946–1949. *Hull Bulletin of Marine Ecology*, 3, 135–155.
- SLOVACEK R. E. and P. J. HANNAN (1977) *In vivo* fluorescence determinations of phytoplankton chlorophyll *a*. *Limnology and Oceanography*, 22, 919–925.
- STRICKLAND J. D. H. and T. R. PARSONS (1968) *A practical handbook of seawater analysis*. Fisheries Research Board of Canada, Bulletin, 167, 311 pp.
- YENTSCH C. S. (1957) A non extractive method for the quantitative estimation of chlorophyll in algal cultures. *Nature*, 179, 1302–1304.

ANNEXE B

COMPARAISON DES RESULTATS OBTENUS SUR UN MEME CHAMP APRES  
DES MESURES DE CHLOROPHYLLE SELON DEUX METHODES:

- (1) FLUORESCENCE D' UNE SOLUTION DE CHLOROPHYLLE
- (2) FLUORESCENCE DE LA SURFACE D' UN FILTRE (cf. Annexe A)

Le domaine couvert par les données de chlorophylle recueillies grâce aux navires de commerce et celui traditionnellement observé au moyen de mesures après extraction à partir de navires océanographiques ont en commun peu de points connus. Pour accéder à la connaissance des conditions qui règnent à la surface de l' Océan Pacifique tropical en utilisant des résultats de campagnes océanographiques, il faudrait recourir à des collections de données provenant de sources variées; le manque d' intercalibrations entre ces différentes sources rend cette tâche difficile: il n' existe pas beaucoup plus de données aujourd' hui que lorsque Koblentz-Mishke et al. ont dressé la carte de la production primaire de l' océan mondial. Ces difficultés ont été abordées à l' Annexe 9 où j' ai tenté de comparer les résultats obtenus à partir de laboratoires ou de groupes de laboratoires différents dans trois régions tropicales. Au contraire, il est possible, à la faveur d' une campagne océanographique, de faire les mesures de chlorophylle en double, en utilisant la technique mise au point pour les navires de commerce, et une technique classique basée sur la mesure de la fluorescence d' extraits de pigments dans un solvant. C' est ce qui a été réalisé à l' occasion de la campagne SURTROPAC 8 à bord du N.O. Coriolis à 165°E entre 19°S et 10°N en juillet 1987.

Les résultats obtenus en mesurant la fluorescence de la surface de filtres sont désignés par: chlorophylle 'SURTROPAC'. Les filtres (membranes, HAWP, Millipore, 13 mm de diamètre) ont été plongés dans l' acide ascorbique avant d' être conservés à l' abri de l' air dans un pli de Parafilm, conformément à l' amélioration décrite au chapitre 2.7; le volume d' eau de mer

filtré est 10 mL. Ces résultats sont comparés à ceux obtenus après filtration de 500 mL d' eau de mer sur des filtres Whatman GF/F en fibre de verre, conservés au congélateur; à la fin de la campagne, les pigments ont été extraits par du méthanol, et la fluorescence des solutions a été mesurée avant et après acidification; la chlorophylle 'extraction' ainsi obtenue est donc corrigée des phéopigments. La corrélation entre la chlorophylle 'SURTROPAC' et la chlorophylle 'extraction' n' est pas très étroite (figure B.1); en plus des erreurs liées à chacune des deux techniques, une cause de la faible corrélation entre les deux ensembles de résultats réside certainement dans le fait que les phéopigments n' interviennent que dans la chlorophylle 'SURTROPAC'. Ces phéopigments sont surtout abondants dans la couche du maximum de chlorophylle, et au dessous; en effet, la corrélation est améliorée si on ne tient compte que de la couche supérieure (0-60 m) où les phéopigments sont très peu abondants (table B.1).

Table B.1.- Régression entre la chlorophylle 'SURTROPAC' et la chlorophylle 'extraction'

	coefficient de corrélacion	pende	ordonnée à l' origine
couche 0 - 60 m	0,79	0,89	0,043
couche 0 - 80 m	0,69	0,73	0,066
couche 0 - 100 m	0,65	0,72	0,076
couche 0 - 120 m	0,65	0,70	0,080

l' équation Chlor.'SURTROPAC'=0,89 Chlor.'extraction'+ 0,043 (droite de régression obtenue avec 119 couples de mesures provenant de la couche 0-60 m) a été utilisée pour ajuster les résultats de chlorophylle 'SURTROPAC', de façon à obtenir Chlor.'SUR.'=1.0 Chlor.'ext.'+ 0. (cette opération est analogue à

une correction du coefficient d' étalonnage de la méthode). Les figures B.1 et B.2 montrent les résultats ainsi corrigés.

Malgré la forte dispersion du rapport chlorophylle 'SURTROPAC' / chlorophylle 'extraction' qui apparaît sur la figure B.1, la chlorophylle 'SURTROPAC' révèle sur la coupe verticale 19°S - 10°N des structures très comparables à celles données par la chlorophylle 'extraction' (figures B.2 et B.3). Les principales différences entre les résultats obtenus par les deux méthodes concernent la zone 18°S - 9°S, où le maximum de chlorophylle est très peu marqué sur la figure B.2 alors qu' il est net sur la figure B.3, et des concentrations en chlorophylle plus

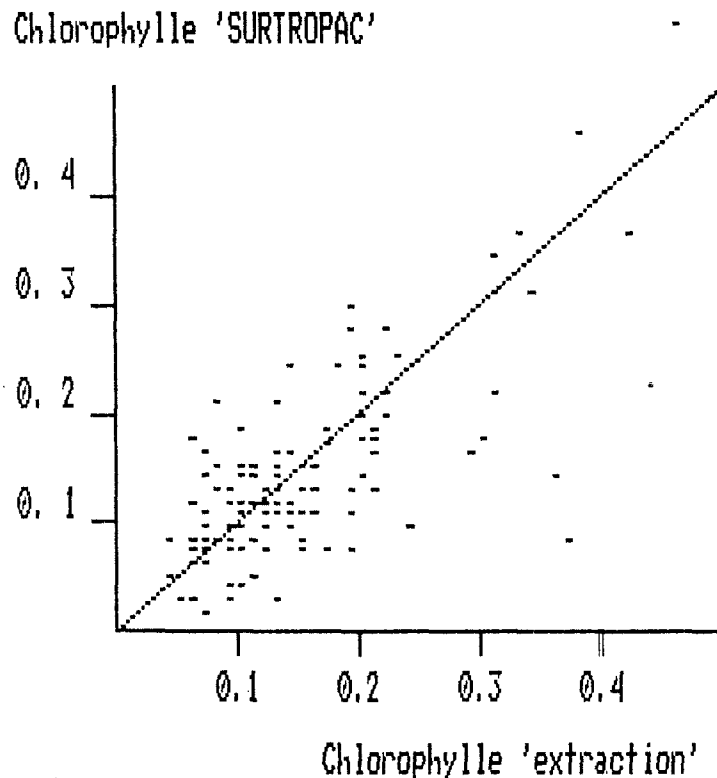


Figure B.1: Relation entre les concentrations en chlorophylle obtenues par la méthode décrite à l' Annexe A (chlorophylle 'SURTROPAC') et par une méthode classique de mesure de la fluorescence après extraction par le méthanol (chlorophylle 'extraction'). Les points correspondent aux mesures effectuées entre la surface et 60 m de profondeur. La chlorophylle 'SURTROPAC' a été ré-étalonnée, de façon que la droite de régression passe par l' origine des axes et que sa pente soit égale à 1' unité.

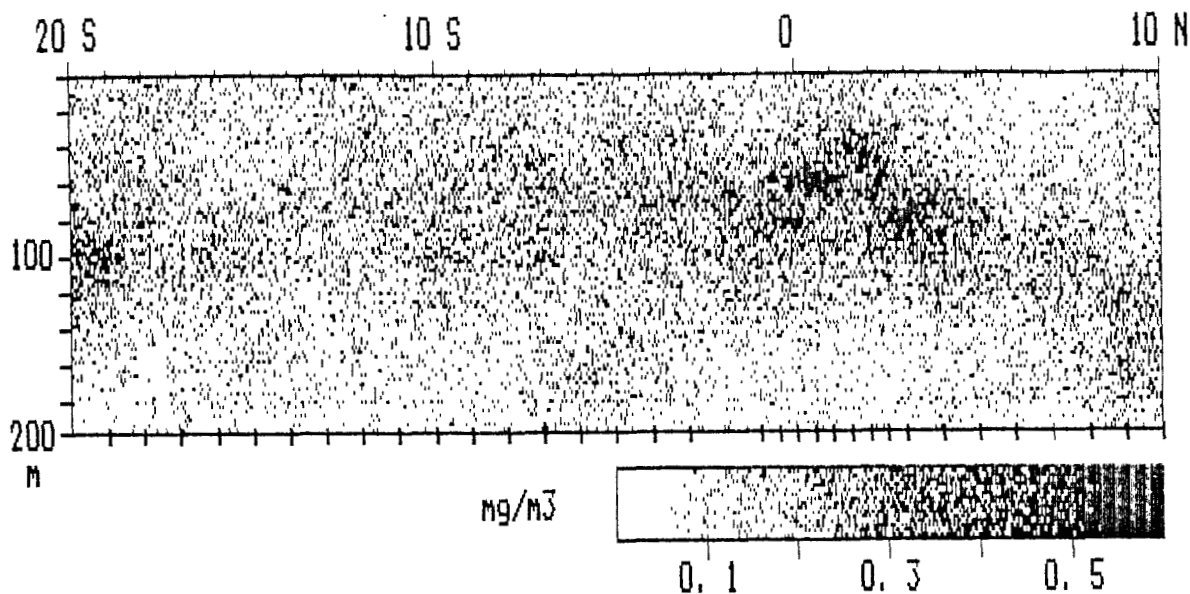


Figure B.2: Répartition verticale de la concentration en chlorophylle obtenue par la méthode décrite à l'Annexe A au cours de la campagne SURTROPAC 8 (juillet 1987). Les barres verticales au bas de la figure indiquent l'emplacement des stations.

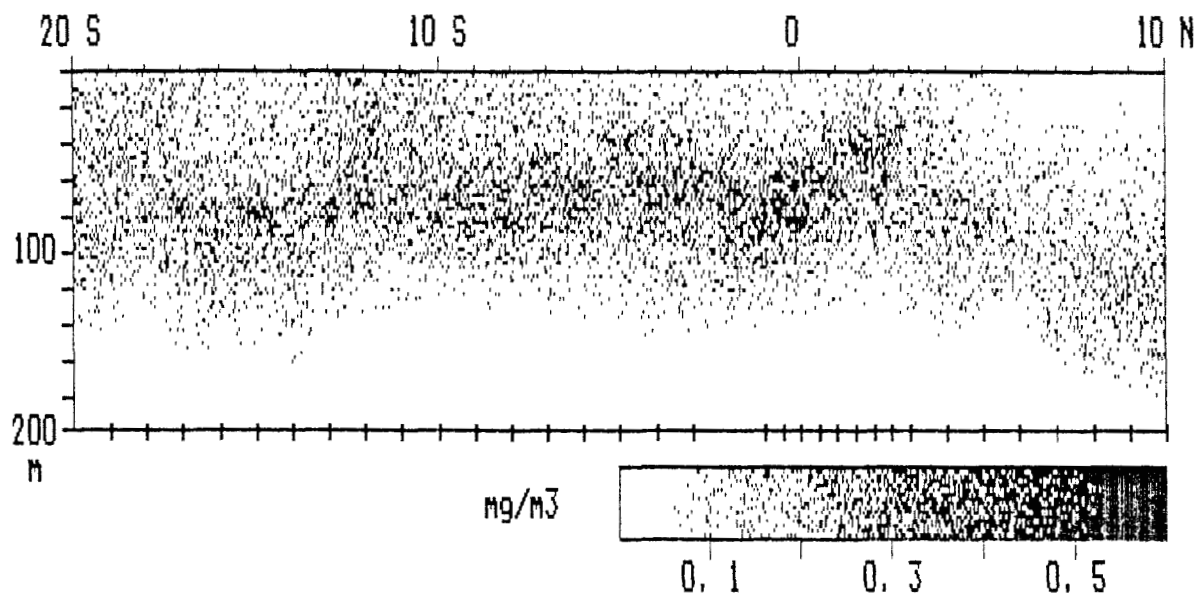


Figure B.3: Répartition verticale de la concentration en chlorophylle obtenue par mesure de la fluorescence des pigments après extraction par le méthanol, au cours de la campagne SURTROPAC 8 (juillet 1987). Les barres verticales au bas de la figure indiquent l'emplacement des stations.

fortes à 19°S et entre 0° et 3°N au niveau du maximum de chlorophylle par la méthode 'SURTROPAC'. Dans les deux cas toutefois, le maximum de chlorophylle remonte progressivement de 100 m à 19°S à 60 m à 4°S, puis s'enfonce jusqu'à 80 m à 1°S pour remonter à près de 40 m à 3°N et s'enfoncer ensuite jusqu'à 120 m à 10°N tout en s'aténuant. Sur la figure B.2 comme sur la figure B.3, la concentration en chlorophylle dans la couche superficielle est la plus faible entre 17°S et 13°S, entre 4°S et l'équateur, et au nord de 4°N. Plus profond que le maximum de chlorophylle, les concentrations en chlorophylle 'SURTROPAC' sont plus élevées que celles en chlorophylle 'extraction', du fait de la présence de phéopigments pour lesquels la méthode 'SURTROPAC' n'introduit pas de correction. La coupe verticale de concentration en phéopigments (figure B.4) montre en effet des concentrations en phéopigments non nulles sous le maximum subsuperficiel de chlorophylle, et des valeurs élevées au voisinage du maximum de chlorophylle au nord de l'équateur qui contribuent à expliquer quelques unes des différences apparues entre les figures B.2 et B.3.

La dispersion du rapport chlorophylle 'SURTROPAC' / chlorophylle 'extraction' est due en partie à la différence de nature de ce qui est mesuré par les deux techniques: les phéopigments, en particulier, sont soustraits par la méthode par extraction. Elle est due aussi à l'erreur de mesure et d'échantillonnage des deux côtés, et l'erreur d'échantillonnage peut être importante du fait du très faible volume d'eau de mer filtré (10 mL). Malgré ces divergences, l'information globale fournie par ces deux séries de mesures ne montre pas de contradictions fondamentales.

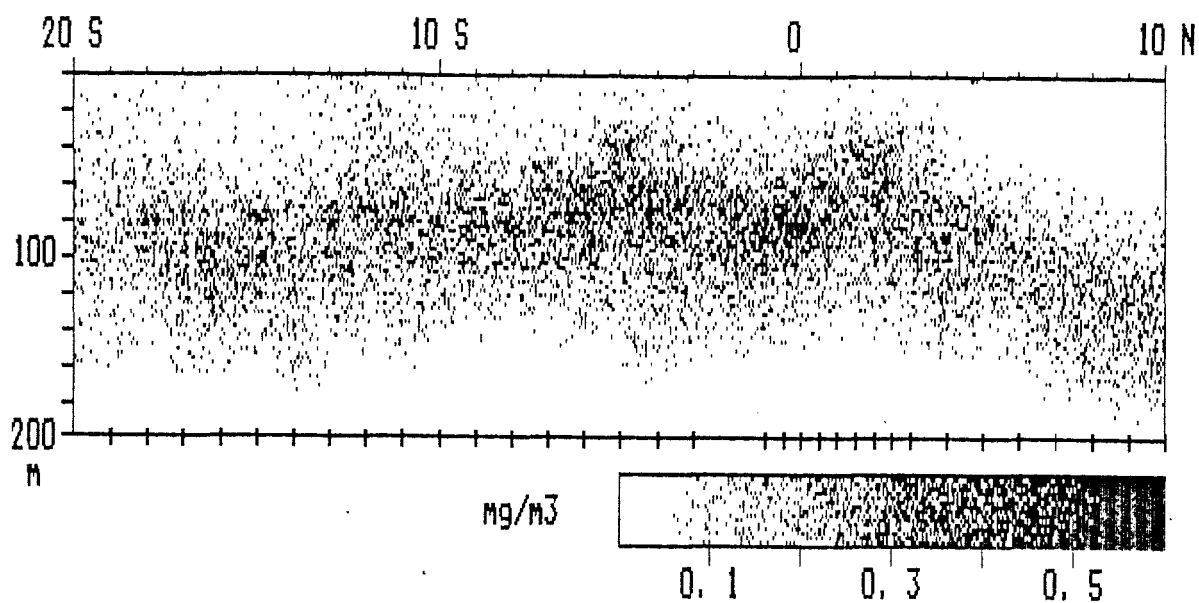


Figure B.4: Répartition verticale de la concentration en phéopigments obtenue par mesure de la fluorescence des pigments après extraction par le méthanol, au cours de la campagne SURTROPAC 8 (juillet 1987). Les barres verticales au bas de la figure indiquent l' emplacement des stations.



ANNEXE C

## PRESENTATION DES DONNEES

Les observations sont archivées dans la banque de données de surface du programme SURTROPAC sur le mini ordinateur HP 1000 du Centre ORSTOM de Nouméa, observation par observation. De 1979 à la fin de 1986, 143 000 observations ont été recueillies, 26 000 seulement incluant une valeur de la SSCC dont la mesure n'a débuté qu' en 1978. On peut accéder à ces données soit une par une si on connaît le numéro de l' observation, soit par voyages entiers grâce à un fichier où sont stockées les indications concernant chaque voyage. les résultats d' un tel voyage sont présentés ci-dessous.

VOYAGE	①			②			③			④								
	12085	NAVIRE	BO	NE.	DEB.	SE	12085	NAVIRE	BO	NE.	DEB.	SE	12085	NAVIRE	BO	NE.	DEB.	SE
⑤	⑥	⑦	⑧	⑨	⑩	⑪	⑫	⑬	⑭	⑮	⑯	⑰	⑱	⑲	⑳			
133525.	1.	15	10	85	22-1342	-14732	431	224	207	7	8	245	3676	6				
133526.	2.	15	10	85	143-1337	-14430	251	277	242	13	2	281	3617	6				
133527.	3.	16	10	85	30-1437	-14300	232	283	225	7	2	270	3656	8				
133528.	4.	16	10	85	70-1442	-14212	313	272	202	7	2	283	3624	11				
133527.	5.	16	10	85	150-1427	-14126	248	274	234	13	2	280	3628	7				
133528.	6.	17	10	85	33-1313	-13223	242	233	232	1	1	281	3604	11				
133529.	7.	17	10	85	95-1343	-13731	371	246	224	5	4	262	3591	8				
133530.	8.	17	10	85	173-1234	-13274	331	232	144	6	2	270	3572	11				
133531.	9.	18	10	85	40-1143	-12232	202	233	202	2	2	260	3592	13				
133546.	10.	18	10	85	100-1112	-13247	377	272	232	7	4	244	3602	8				
133547.		18	10	85	160-1041	-13102			221	7	4	260	3582	7				
133548.			10	85	215-1003	-12714			212	9	4	272	3616	8				
133549.	27.			85	43	-922	-12721				9	4	232	3589	12			
133550.	28.	23			103	-842	-1127				9	4	251	3633	7			
133551.	29.	23	10			-812	-1127						230	3582	11			
133552.	30.	23	10	85			243	341	265	177			241	3586	12			
133553.	31.	24	10	85			-9406	282	234	184	13	2		3576	15			
133554.	32.	24	10	85	65		-7304	372	234	170	20	2		3582	12			
133555.	33.	24	10	85	123	310	-9134	382	232	213	21	4		3599	14			
133556.	34.	24	10	85	183	349	-8542	272	232	213	23	4	260		14			
133557.	35.	25	10	85	10	431	-8742	292	230	222	20	2	260	331				
133558.	36.	25	10	85	70	312	-8520	331	234	222	20	4	260	3622				
133559.	37.	25	10	85	130	344	-8420	271	237	242	21	2	280	3519	24			
133560.	38.	25	10	85	190	311	-8226	261	232	240	21	2	263	3526	26			
133561.	39.	26	10	85	10	632	-8100	261	260	243	20	2	270	3012	26			

La première ligne comporte des informations extraites du fichier des voyages:

(1)- le numéro du voyage (ici: 150<sup>mm</sup> voyage de l' année 1985).

(2)- l' indicatif du navire (ici: le Rodin, de la Compagnie Générale Maritime).

(3)- le nombre d' observations recueillies au cours de ce voyage.

(4)- le rang de la première observation du voyage dans le fichier des observations de surface.

Les 39 lignes suivantes constituent chacune une des observations du voyage (9999 si la donnée manque):

(5) et (6)- rangs de l' observation dans le fichier principal et dans le voyage (ces deux informations ne sont pas archivées, mais résultent de l' organisation du fichier.

(7), (8), (9)- jour, mois, an.

(10)- XX heure locale et Y dizaine de minutes.

(11)- latitude (XX degrés YY minutes, négative dans l' hémisphère sud).

(12)- longitude (XXX degrés YY minutes, négative si longitude est).

(13)- X état de la mer (codage Organisation Météorologique Mondiale 3700), Y nébulosité (de 0 à 8), Z état du temps (codage OMM 4501).

(14)- température de l' air (XX degrés Y dixièmes).

(15)- température du point de rosée (XX degrés Y dixièmes).

(16)- direction du vent (sur une rose des vents de 0 à 360°, nord: 0; est: 9 pour 90; sud: 18 pour 180; ouest: 27 pour 270).

(17)- vitesse du vent (échelle de beaufort).

(18)- température de la surface de la mer (XX degrés Y dixièmes).

(19)- salinité de la surface de la mer (XX grammes par kilogramme YY centièmes de gramme).

(20)- concentration en chlorophylle à la surface de l' océan (milligrammes par 100 m<sup>3</sup>).

Pour trier ces données en prévision d' un travail à effectuer, on peut lire tout le fichier des données de surface et retenir les observations qui seront utiles en fonction de critères de date ou de position; c' est ce qui a été fait pour les études jointes dans les Annexes C, D, E, et F. On peut aussi, grâce au fichier des voyages, accéder aux données par paquets correspondant chacun à un trajet d' un navire, et donnant une vision moins dégradée des structures traversées. C' est ce moyen qui a été utilisé pour l' étude présentée en Annexe G.

### Cartes trimestrielles de la SSCC dans l' Océan Pacifique tropical

Les 32 couples de cartes qui suivent (à gauche, la représentation du champ; à droite la répartition des données utilisées) constituent la vision du programme SURTROPAC sur les variations à grande échelle de la SSCC dans l' Océan Pacifique tropical. Elles ont été réalisées de la manière suivante:

1- toutes les données de SSCC obtenues de 1979 à 1986 (à l' exception de la période comprise entre juillet 1982 et juin 1983 au cours de laquelle un très fort phénomène El-Nino a engendré des situations anormales) ont été distribuées dans une grille (12 x 1 mois; 30 x 2° latitude, de 30°S à 30°N; 16 x 10° longitude, de 130°E à 70°W). Les valeurs moyennes dans chaque case de la grille, pondérées par le nombre d' observations à partir desquelles elles ont été calculées, ont ensuite été lissées par une moyenne mobile sur 5 mois, 50° de longitude et 10° de latitude, de façon à obtenir une année type provisoire divisée en 12 fichiers mensuels:  $T_{m,1a,1o}$  (m=mois, la=latitude, lo=longitude).

2- pour chacun des 8x12 mois qui couvrent la période de 1979 à 1986, une grille semblable est appliquée: 30 classes de latitude de 30°S à 30°N, et 16 classes de longitude de 130°E à 70°W. La valeur moyenne est calculée dans chaque case, donnant des fichiers mensuels bruts  $C_{m,1a,1o}$ . Ces fichiers mensuels bruts

comportent des lacunes, et sont affectés d' un fort bruit à petite échelle.

3- La concentration en chlorophylle à un endroit et à un moment donnés,  $SSCC_{m,1a,1b}$ , est la moyenne des résultats pondérés suivants:  $T_{m,1a,1b}$  avec un poids égal à 1;  $C_{m,1a',1b'}$  (la' variant de  $1a-5$  à  $1a+5$  et  $1b'$  variant de  $1b-5$  à  $1b+5$ ) avec un poids  $P=F E^{-d^2}$ , où  $E$  et  $F$  sont des constantes et où  $d^2 = (1a-1a')^2 + (1b-1b')^2$ . Les valeurs  $E=1,17$  et  $F=4$  donnent un poids égal à 4 pour la valeur du fichier brut  $C_{m,1a,1b}$ , à 3,4 pour des valeurs provenant de cases voisines ( $1a'=1a+1$ , ou  $1b'=1b+1$ ), et à 1,14 pour des valeurs provenant de  $1a'=1a+2$  et  $1b'=1b+2$ .

Ces coefficients ont été choisis de telle sorte que le poids de l' année type ( $T_{m,1a,1b}$ ) n' influence les résultats que lorsque les données manquent complètement (par exemple, au début de 1979 entre Nouméa et le Japon), et devienne négligeable dès que celles-ci sont abondantes, et de telle sorte que les rôles de lissage et d' interpolation de la fonction  $P=F E^{-d^2}$  soient tenus de manière harmonieuse.

L' ombrage des cartes trimestrielles en fonction de la concentration en chlorophylle a été obtenu très simplement de la manière suivante:

-une fonction  $f(x) = Ax + B$  est définie, telle que  $f(0)$  soit égal à la valeur seuil au dessous de laquelle on souhaite que le champ apparaisse en blanc, et que  $f(1)$  soit égal à la valeur seuil au dessus de laquelle le champ soit entièrement noirci (pour les figures ci-après ainsi que pour les figures 7 et 8,  $f(x) = 0,10 x + 0,05$  donne pour  $x$  compris entre 0 et 1 un dégradé de gris de 0,05 à 0,15 mg chlor.  $m^{-3}$ )

-un pas en longitude et en latitude est choisi, qui définit la trame de l' ombrage.

-cette trame est parcourue en s' arrêtant en chaque point pour calculer la concentration en chlorophylle, par interpolation linéaire des valeurs avoisinantes.

-avant de déposer un point et de passer au suivant, on tire au hasard un nombre  $x$  compris entre 0 et 1. Un point  $n'$  est posé que si  $f(x)$  est plus petit que la valeur du champ.

Les cartes trimestrielles qui suivent représentent, à gauche, le champ de SSCC, figuré par ombrage, et à droite les données qui ont été utilisées pour obtenir ce champ. Le réseau d'observateurs a atteint son plein développement vers la fin de 1979, mais la ligne de Nouméa vers le Japon n'a été régulièrement occupée qu'à partir de 1981. Des pannes techniques ont entraîné une diminution du nombre d'observations recueillies au cours du second semestre de 1984; le dernier trimestre de 1986 est incomplet, toutes les données n'ayant pas encore été introduites dans la banque de données. Les résultats indiquent une forte variabilité. La zone riche en chlorophylle qui correspond à l'upwelling équatorial apparaît bien développée au second trimestre de 1979, aux premier et troisièmes trimestres 1980, aux troisième et quatrième trimestres 1981, au troisième trimestre 1982, et aux deuxième et quatrième trimestres 1984. Elle est particulièrement peu marquée au quatrième trimestre 1980, au premier trimestre 1981, aux deuxième et quatrième trimestres 1982 (mais au cours de ce dernier, un bloom s'est déclaré dans l'ouest du Pacifique: voir Annexe E), aux premier et deuxième trimestres 1983, et aux premier et troisième trimestres 1984. L'enrichissement en chlorophylle qui caractérise l'hiver austral (troisième trimestre: voir Annexe D) est bien prononcé en 1979, en 1981 et en 1982. Il est peu marqué en 1980 et 1984. Son symétrique au premier trimestre dans l'hémisphère nord est toujours beaucoup moins marqué.

Les fortes différences d'un trimestre à l'autre et la faiblesse du signal annuel (voir figure 8) suggèrent que des phénomènes de courte durée jouent un grand rôle dans les régions tropicales. Il est malheureusement difficile à partir de ce réseau d'observer à une échelle de temps plus fine sans risquer d'être confronté à des problèmes de biais dans les données de certains voyages, qui rendraient les conclusions incertaines.

Liste des navires qui ont participé à la collecte des données.

Compagnie Générale Maritime

RODIN, ROUSSEAU, ROSTAND, UTRILLO, GAUGUIN, CEZANNE, DEGAS,  
CIRON, RAIMU.

Pacific Direct Lines (agent maritime à Nouméa: SOFRANA)

ALLUNGA, DILKARA, LILOOET.

China Navigation (agent maritime à Nouméa: Ballande)

POYANG, HUPEH, PACIFIC ISLANDER, SOUTH ISLANDER, SIN-KIANG.

SOFRANA

CAPTAIN COOK, LA PEROUSE, CAPTAIN TASMAN.

Forum Line (agent maritime à Nouméa: SATO)

FUA-KAVENGA, FORUM SAMOA.

Jebsen Line (agent maritime à Nouméa: SATO)

ELBE, MOSEL, JEBSEN SOUTHLAND, JEBSEN TIMARU, THEAS.

P & O (agent maritime à Nouméa: Boyer)

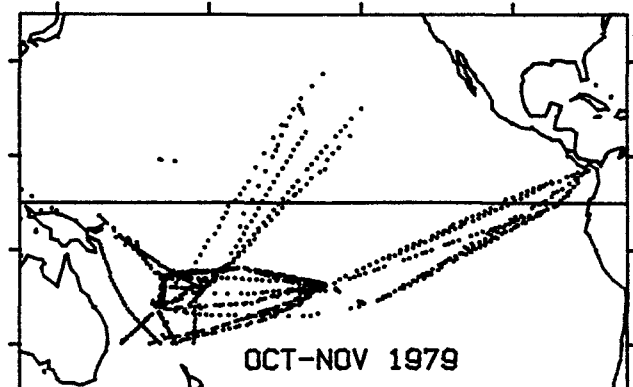
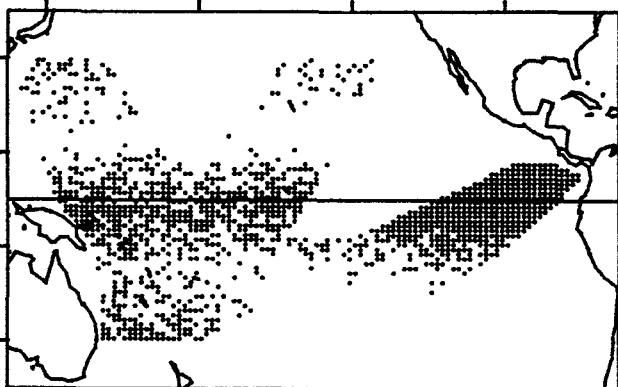
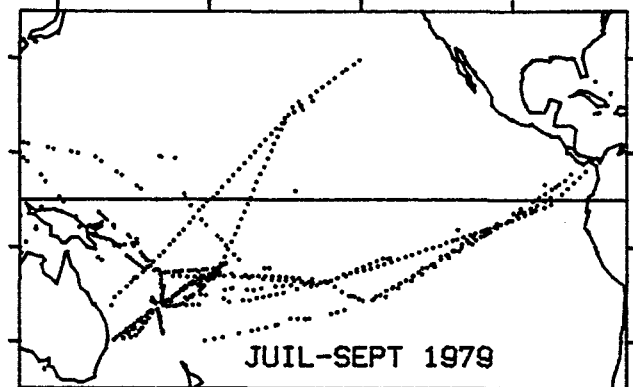
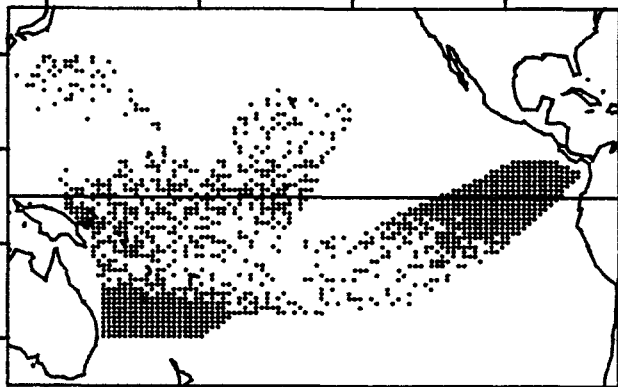
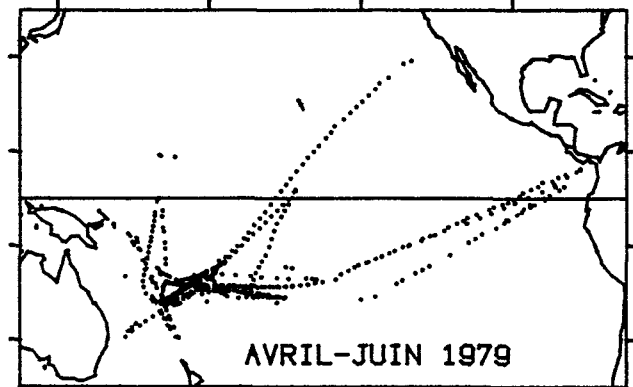
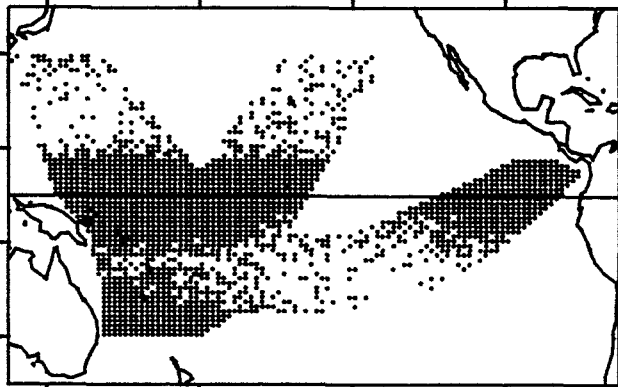
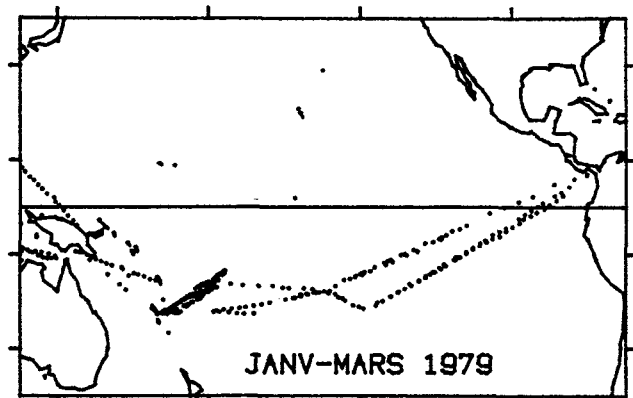
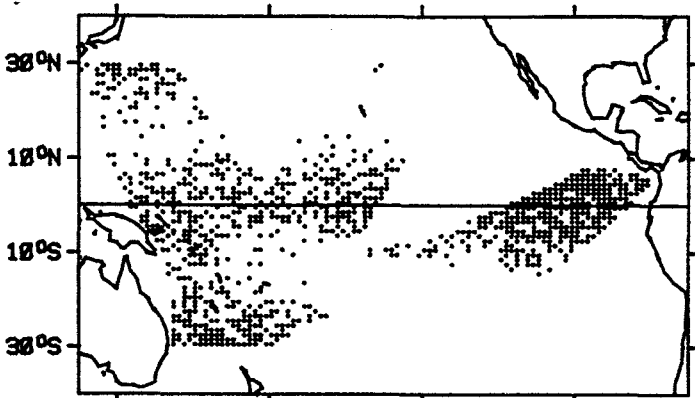
SEA PRINCESS, ORIANA.

Marine Nationale

DIEPPOISE, ESTAFETTE.

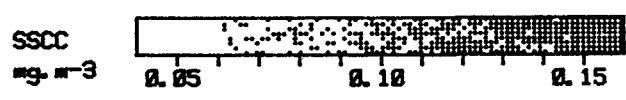
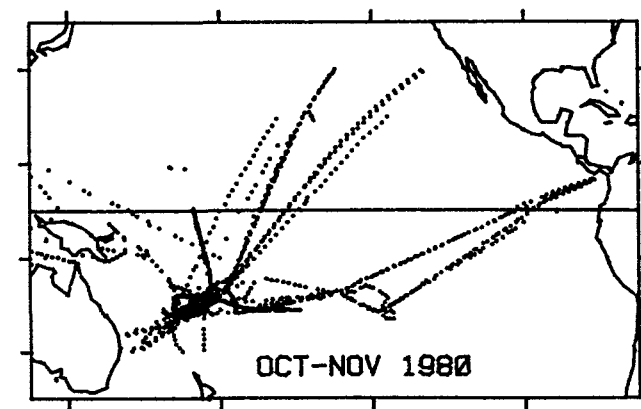
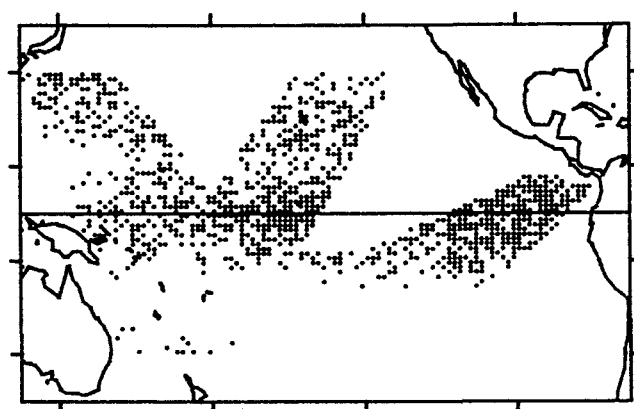
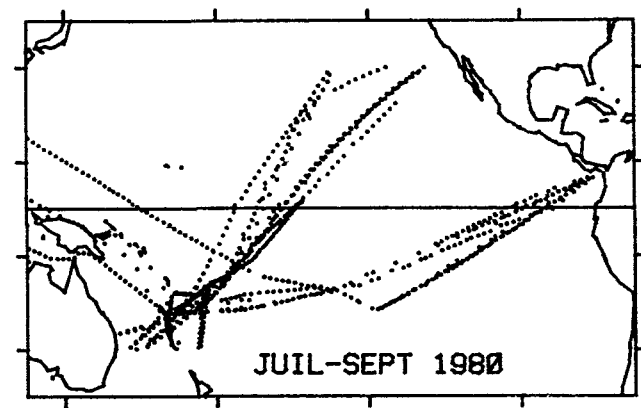
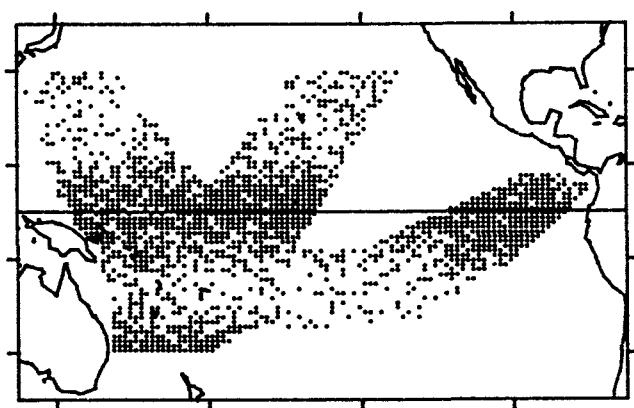
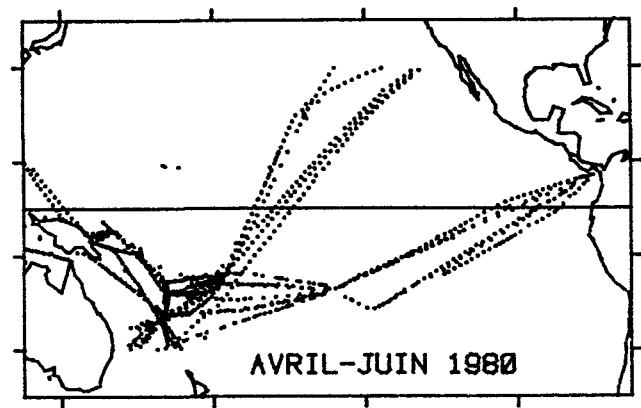
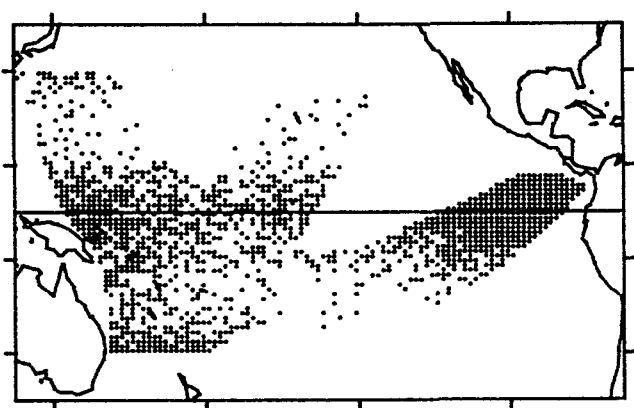
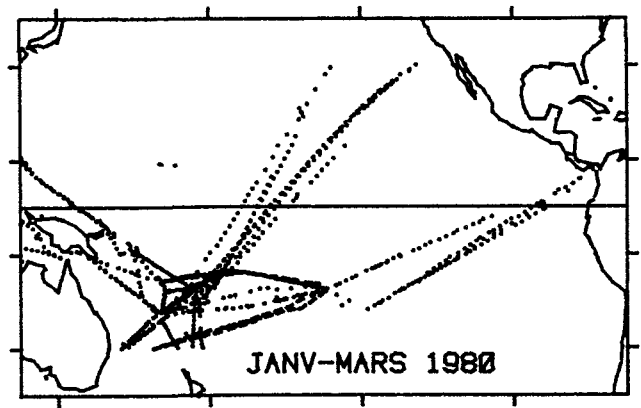
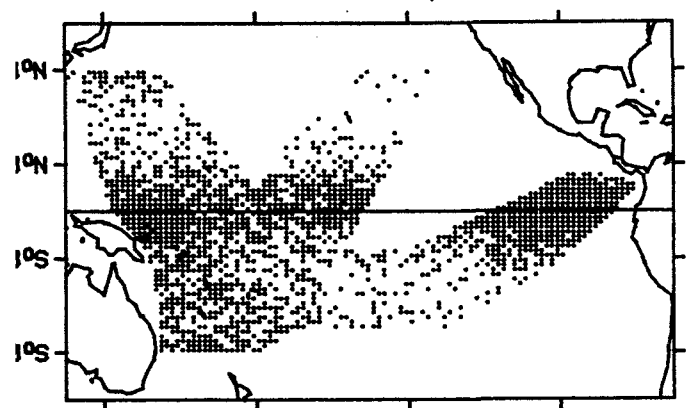
Divers

MOANA (Ballande), NICKEL I (Société Le Nickel), CORIOLIS  
(Génavir), PACIFIC NAVIGATOR, CONTESSA, SHINJU MARU.

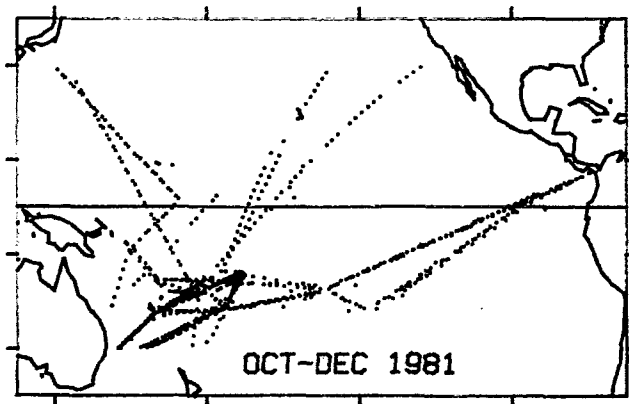
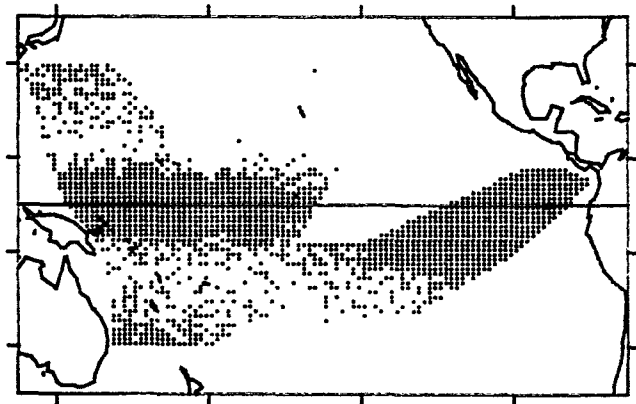
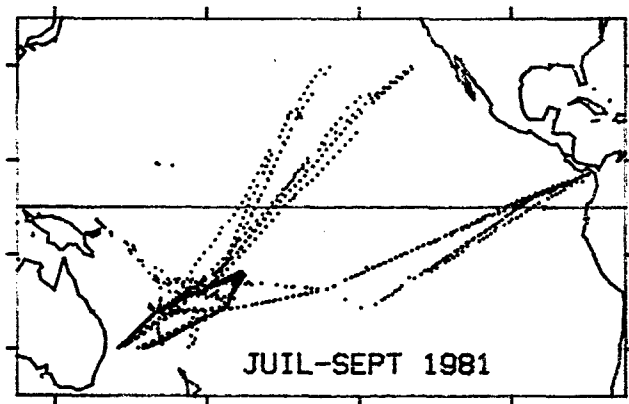
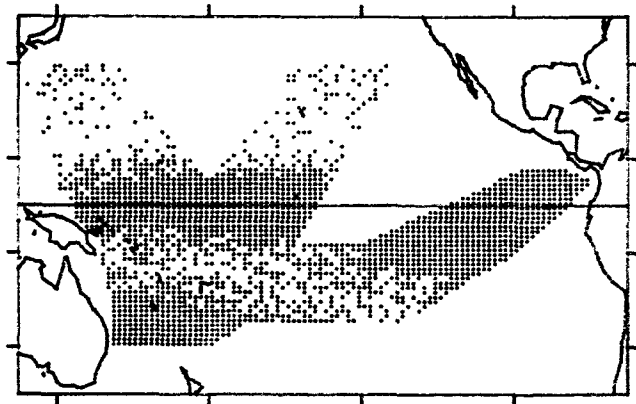
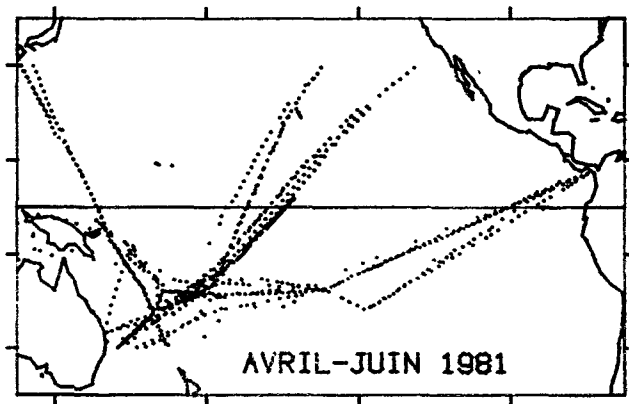
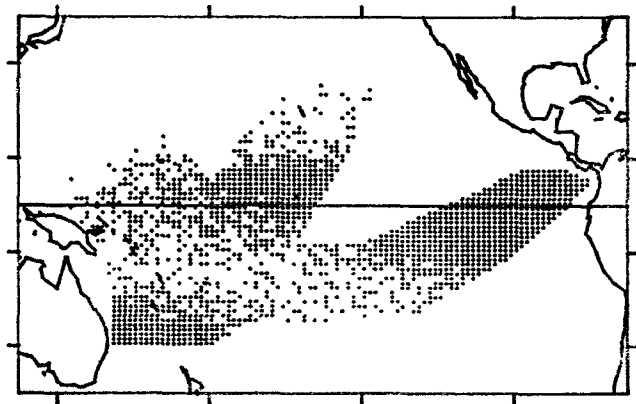
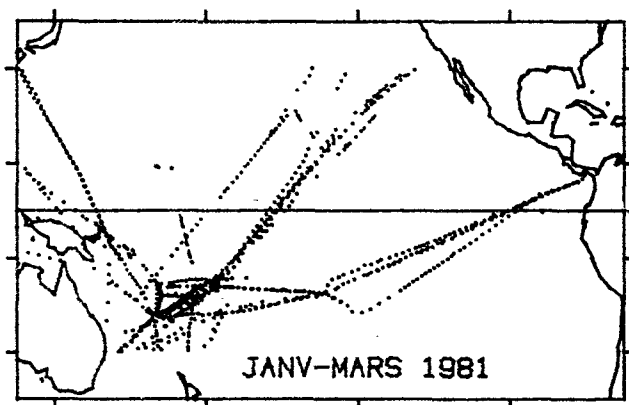
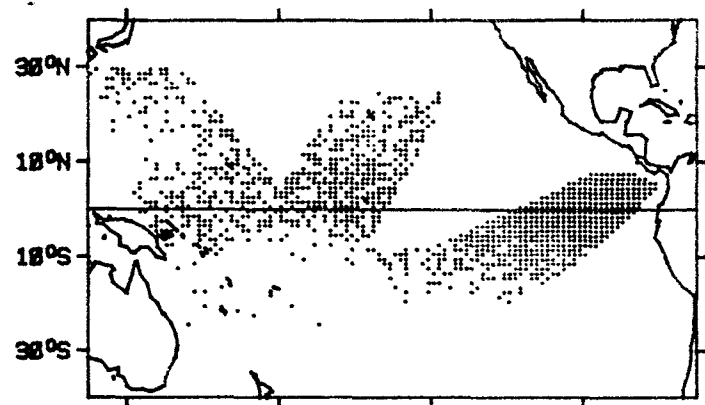


140°E 180° 140°W 100°W

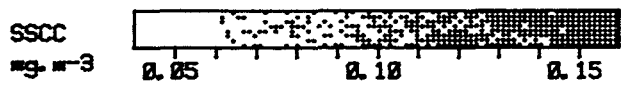
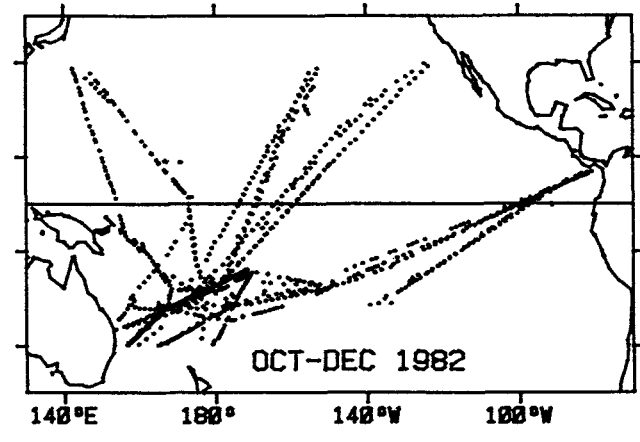
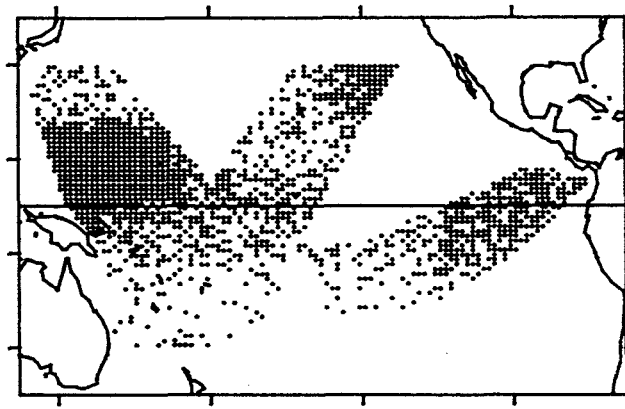
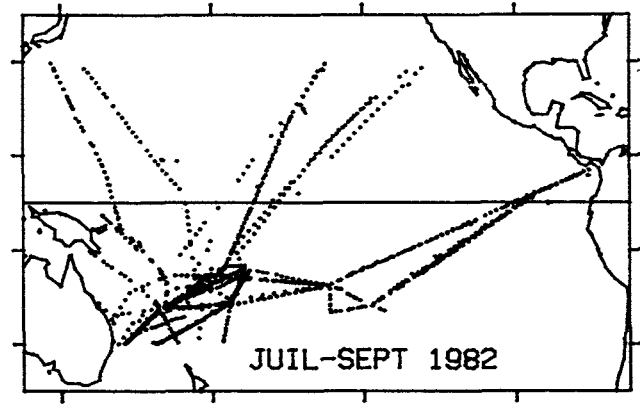
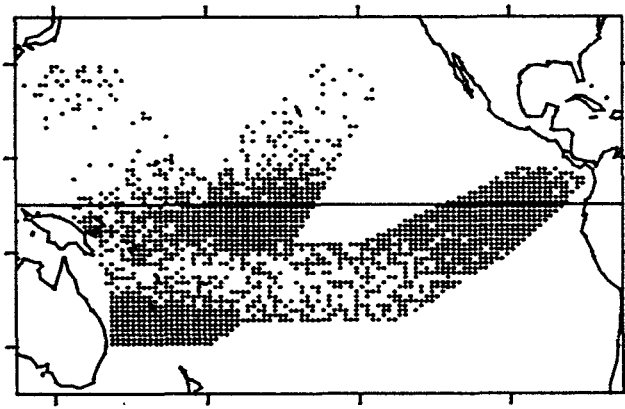
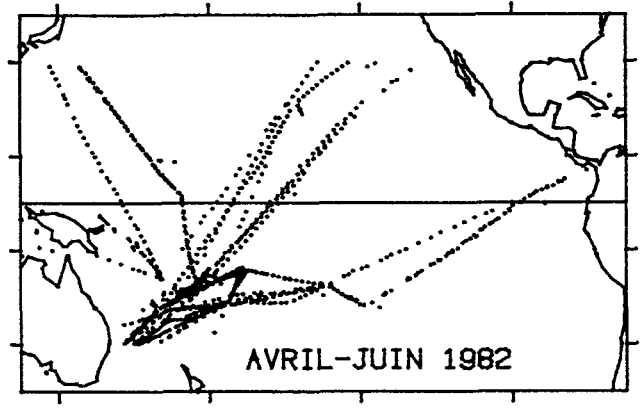
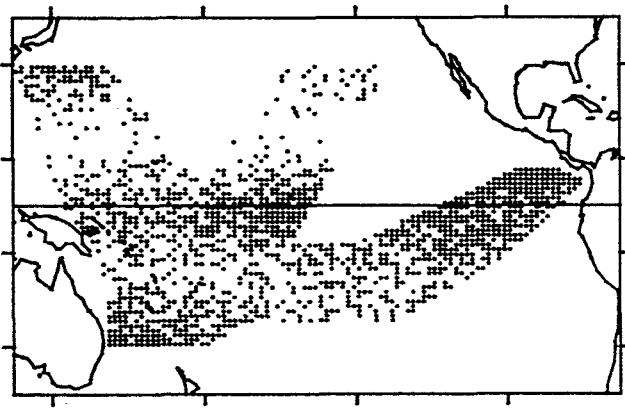
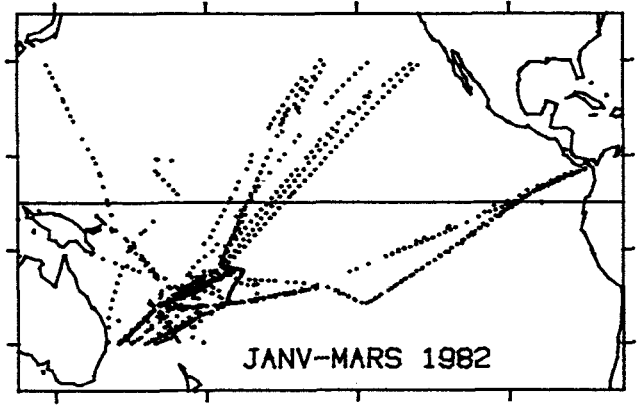
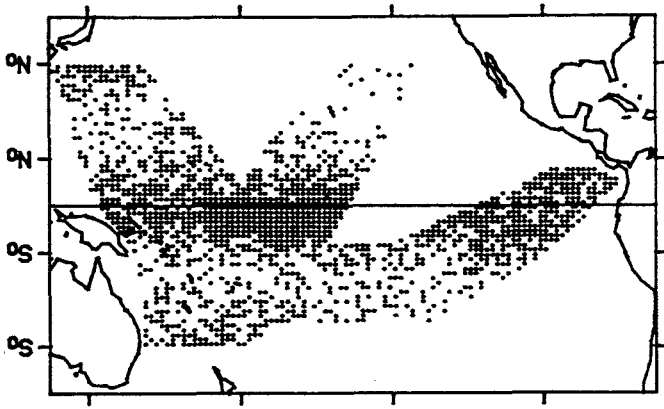




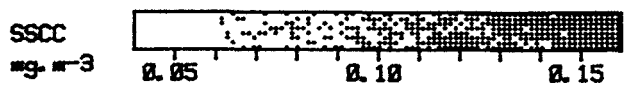
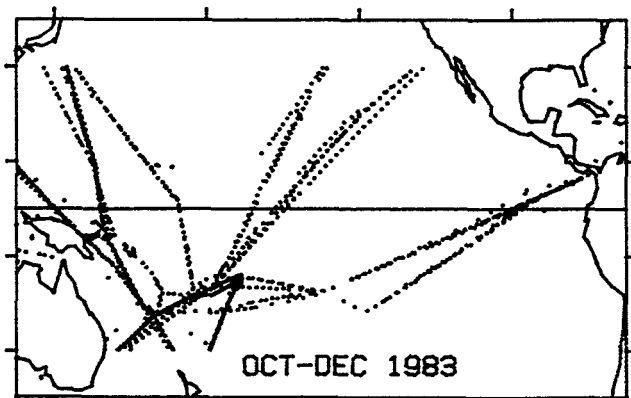
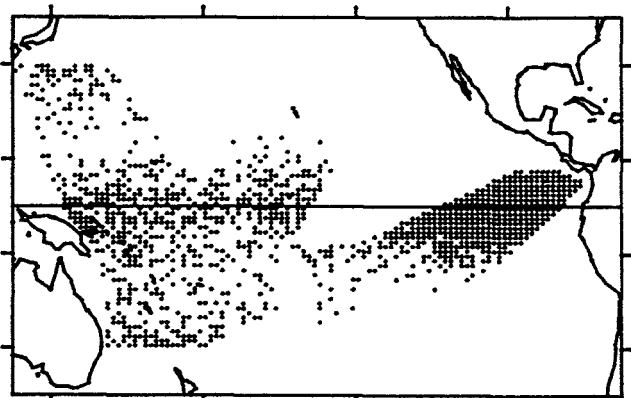
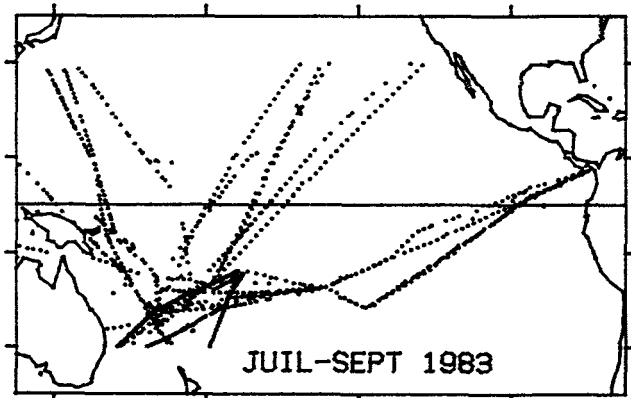
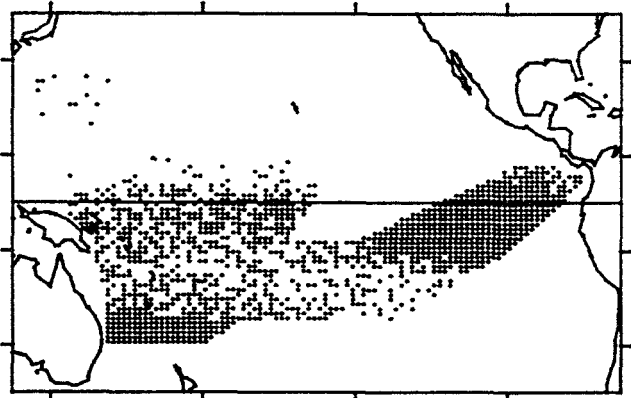
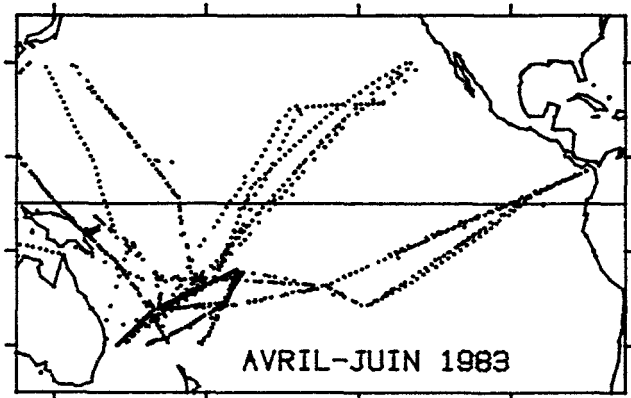
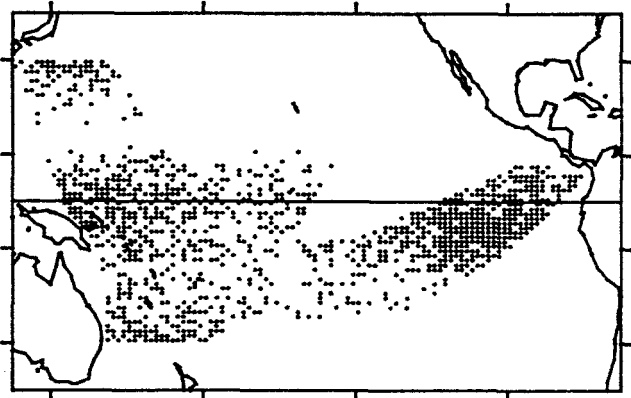
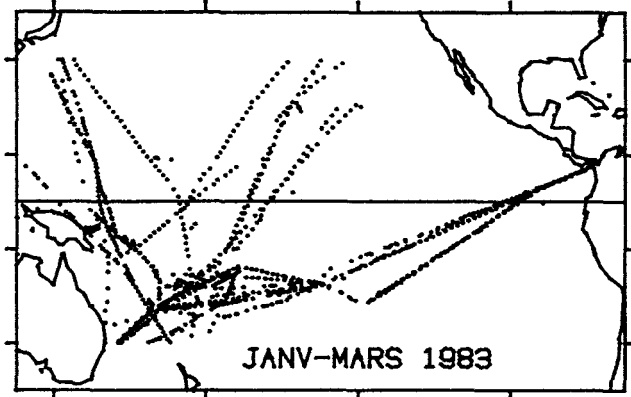
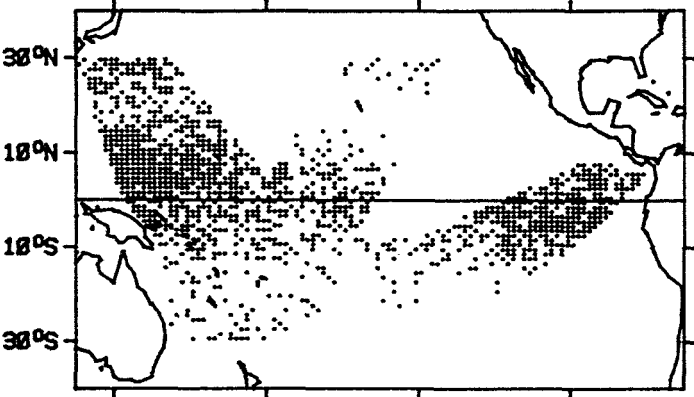
140°E 180° 140°W 100°W



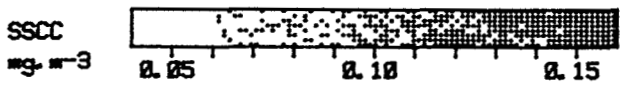
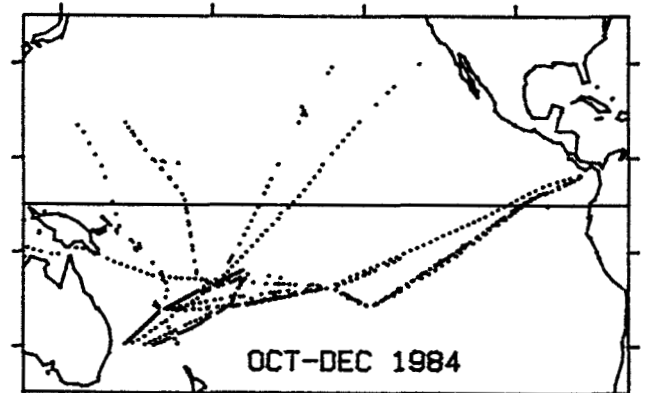
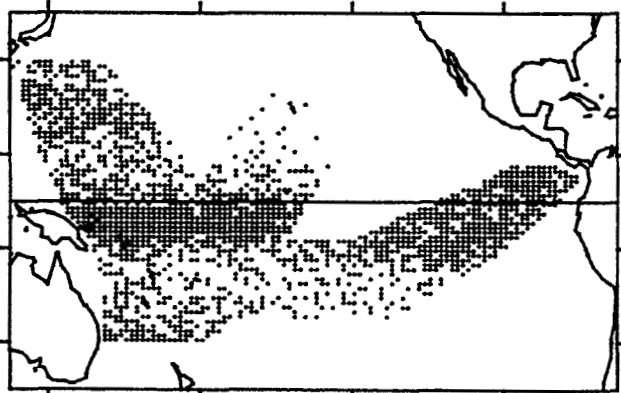
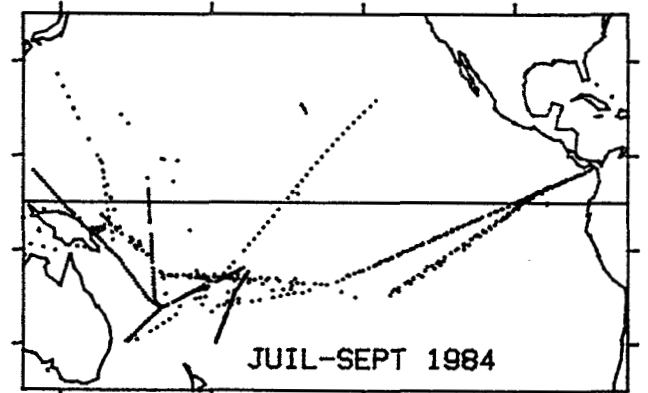
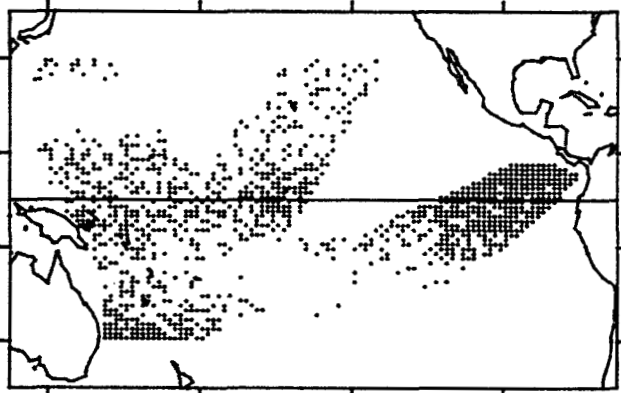
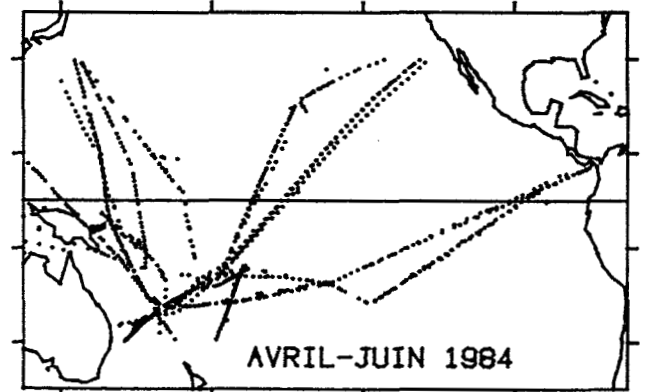
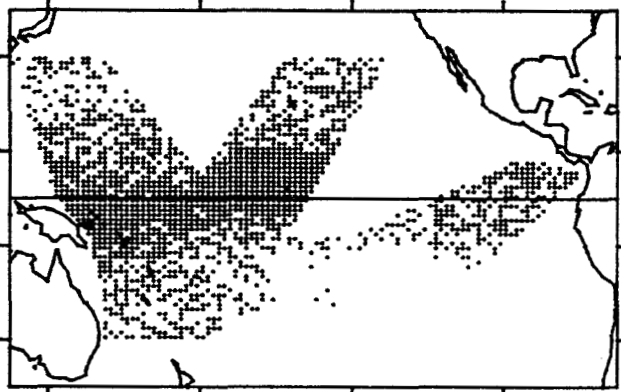
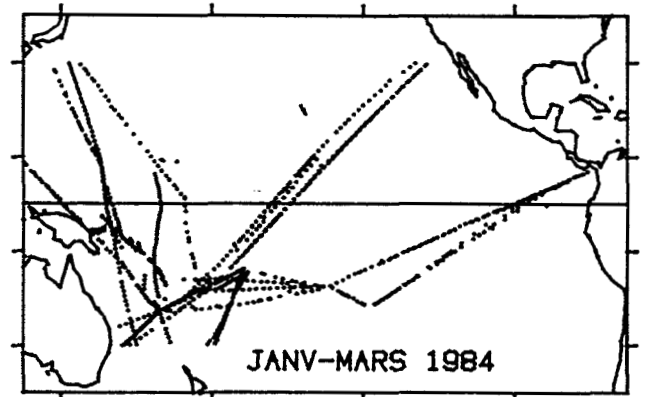
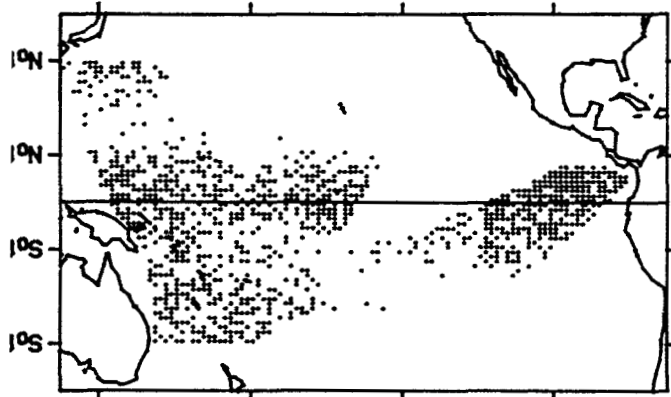
140°E 180° 140°W 180°W



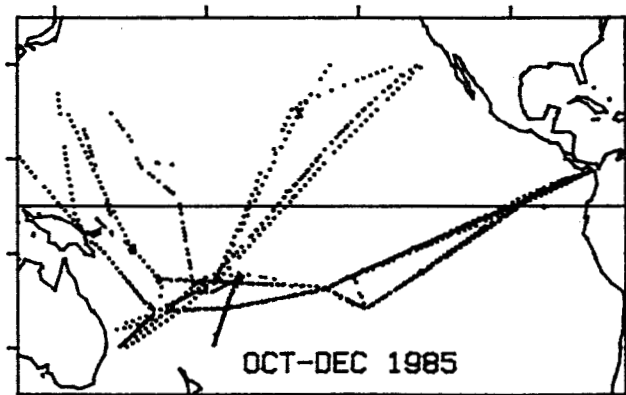
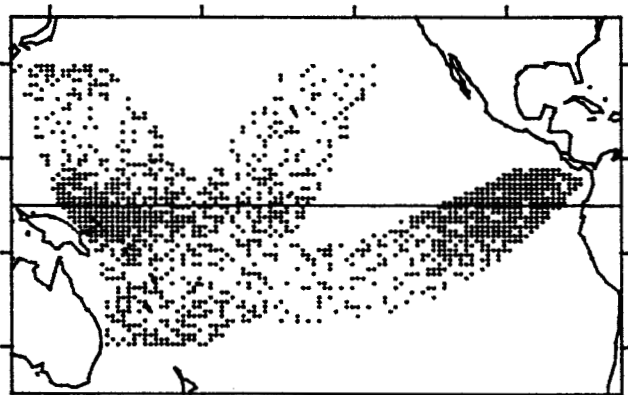
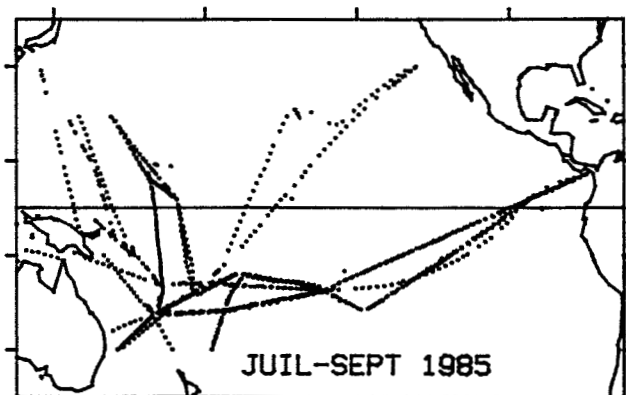
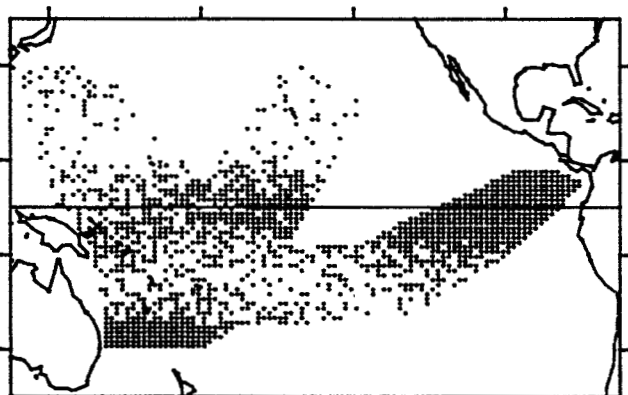
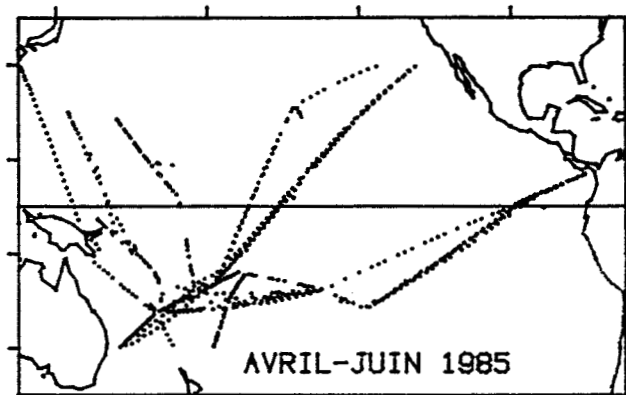
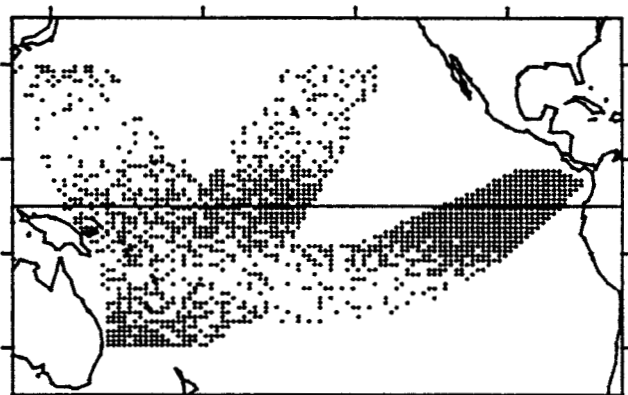
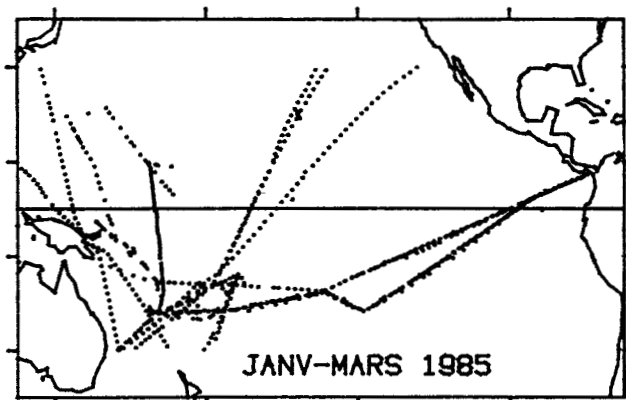
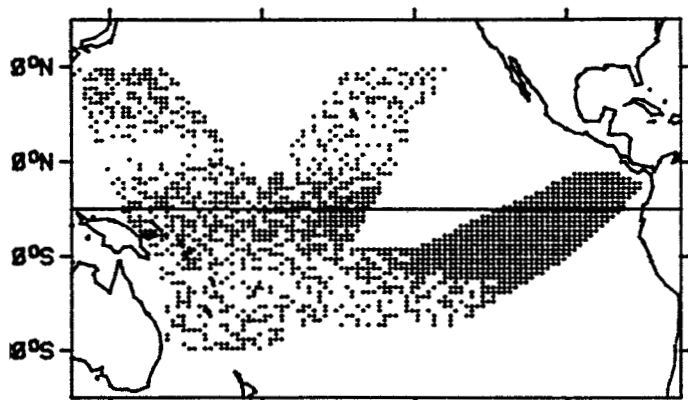
140°E      180°      140°W      100°W



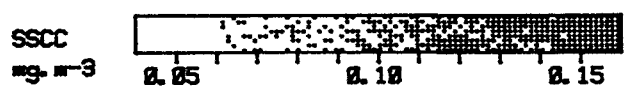
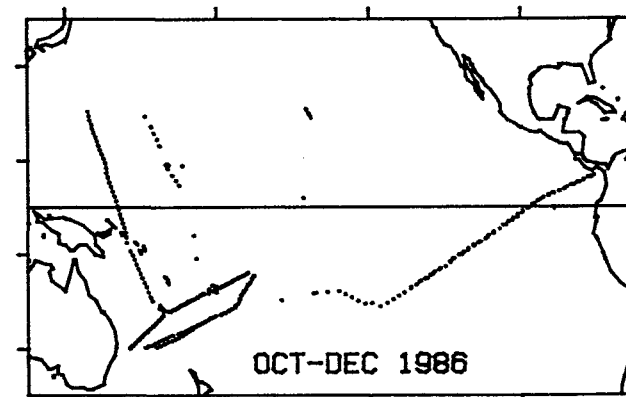
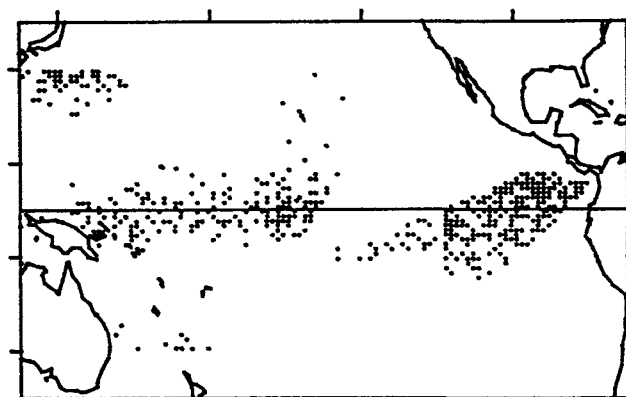
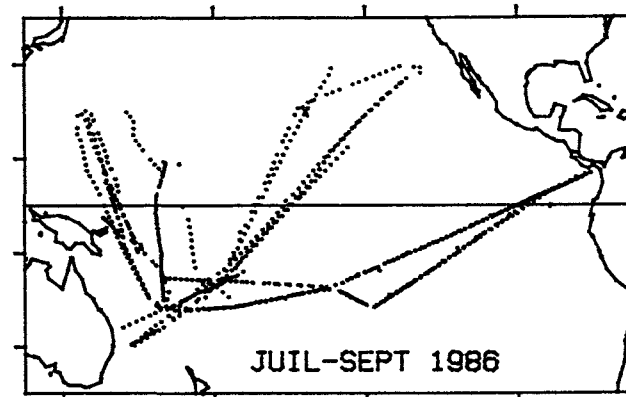
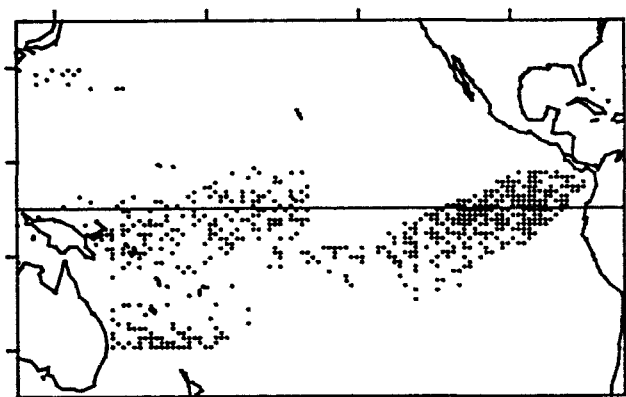
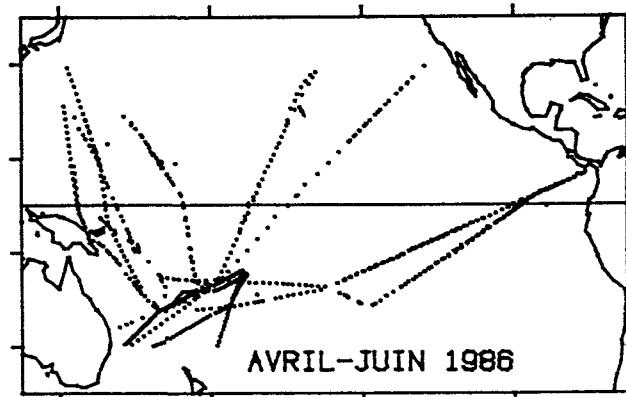
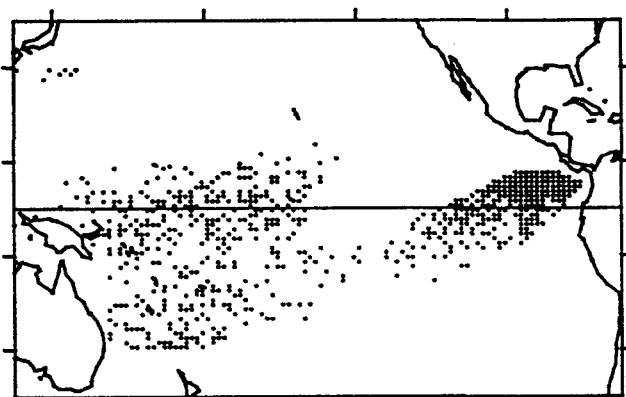
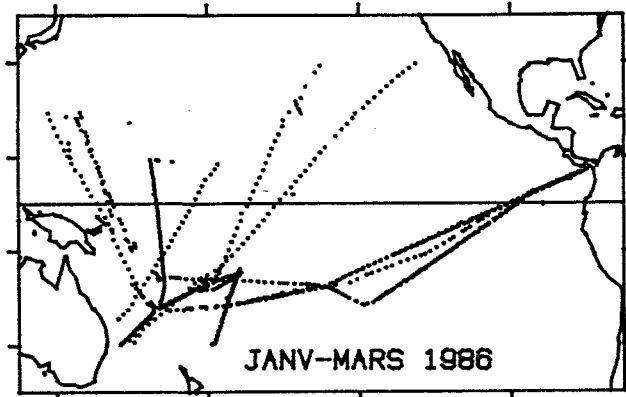
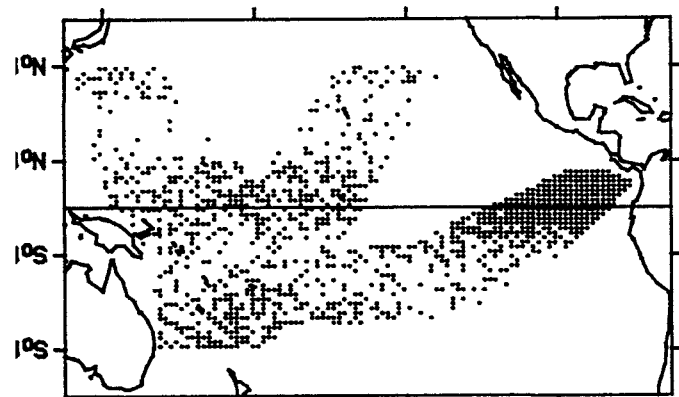
140°E 180° 140°W 100°W



140°E 180° 140°W 100°W



140°E      180°      140°W      100°W



140°E      180°      140°W      100°W

ANNEXE D



## Meridional and seasonal variations of the sea surface chlorophyll concentration in the southwestern tropical Pacific (14 to 32°S, 160 to 175°E)

YVES DANDONNEAU\* and FRANCIS GOHIN\*†

(Received 5 November 1983; accepted 16 February 1984)

**Abstract**—Sea surface chlorophyll concentrations (SSCC) (3369) have been measured from January 1978 to December 1982 in the area 14 to 32°S, 160 to 175°E, on samples taken by voluntary observing ships. A log-transformation is first applied to the data to stabilize the variance: a function of time and latitude is obtained which accounts for 16% of the variance of the logs. It is then subtracted from the logs, resulting in a field with a zero mean and a constant and uncorrelated error, in which the longitude effect is small and will be neglected. The data are distributed into a one-month, two-degree latitude grid; the subgrid noise variance is 0.472 and corresponds to a variation coefficient of 78% after return to the antilog. Objective analysis is applied to obtain optimal estimates of the SSCC in the limits of the study. The most striking feature is an enrichment in austral winter, developing northward to about 20 to 22°S, with SSCC in the range 0.15 to 0.40 mg m<sup>-3</sup>. A positive correlation between SSCC and integrated (0 to 150 m) chlorophyll (log transformation,  $r = 0.714$ ,  $n = 150$ ) is found in the same region using existing data from oceanographic cruises; the results from SSCC data can thus cautiously be applied to the whole euphotic layer. The data from oceanographic cruises support the hypothesis that the winter enrichment results from an enhanced vertical mixing after the cooling of the sea surface. This is confirmed by the direct relationship between the frequency of strong winds and the importance of the winter enrichment. There is some indication that the combination of available light and mixed-layer depth is limiting south of 28°S in June and July, resulting in two maxima in May and August. The wind effect is inverse in the northern part where *Trichodesmium* spp. patches form during the calms; these patches are only surface features and are not indicative of a biomass increase at deeper levels. The interannual variability is reflected by the ratio of the range of the standard year to that of the monthly anomalies which varies from 0.5 at 15°S to 1.11 at 29°S.

### INTRODUCTION

In temperate seas, the primary production and other phytoplankton related parameters exhibit seasonal cycles which are strongly dependent upon the winter cooling and vertical mixing of the surface layers. CUSHING (1959) proposed that the time lags between the winter supply of nutrients, the phytoplankton bloom, and the zooplankton maximum, decrease with latitude, and that the ratios between the extreme values of algal or herbivore production (i.e., the annual signal) also decrease from polar to tropical regions. A similar scheme was proposed by BOGOROV (1958). This annual signal is well documented in temperate latitudes where it has a large amplitude, while in low latitudes fewer studies have often failed to describe a vanishing annual signal. Reviewing the question of annual cycles of phytoplankton in

---

\*Groupe SURTROPAC, Centre ORSTOM, B.P. A5 Nouméa, New Caledonia.

† Present address: Antenne ORSTOM, Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29273 Brest, France.

tropical seas, SOURNIA (1969) observed that in oceanic areas the information is too scarce and inadequate to substantiate the existence and modalities of annual cycles at low latitudes; he also concluded that ecological factors other than the winter vertical mixing might be determinant in tropical seas. A later study, by OWEN and ZEITSCHHELL (1970), concluded that seasonal variations are significant in the eastern Pacific; their data (from six cruise periods) present a two-fold variation over one year in an area where a thermal dome, an equatorial divergence, a coastal upwelling, and river outflow all have more or less independent dynamic signals. Observing a three-fold variation in the chlorophyll content of the upper 260 m (and a 26-fold variation in the carbon fixation per square meter!), BIENFANG and SZYPER (1981) conclude that there is "no evidence of seasonality" off Hawaii. These two last studies poorly describe long-term variations (the signal) since the available data do not allow an estimate of the short-term variability (the noise): in both cases, six cruises are not sufficient to account for seasonal variations.

Using measurements at two-week intervals over a period of three years at a fixed point near Bermuda ( $32^{\circ}\text{N}$ ), MENZEL and RYTHER (1961) clearly illustrated an enrichment period which is related to the winter cooling of the mixed layer, and to the increased vertical turbulence. At lower latitudes (Jamaica,  $18^{\circ}\text{N}$ , and Barbados,  $15^{\circ}\text{N}$ ), with monthly observations over a two-year period, BEERS *et al.* (1968) found more uncertain seasonal variations; the uncertainty comes both from a smaller seasonal signal, and from a loose network of observations. However, the decrease of the seasonal signal with decreasing latitude is emphasized by these two studies which were carried out in neighbouring areas.

The purpose of the present study is to describe the changes in seasonality with latitude in the southwestern tropical Pacific. Such a view requires a large amount of data adequately distributed both in time and space, which is seldom gathered in biological oceanography, though several large-scale studies of primary production have been based on oxygen data (MINAS, 1970; VOITURIEZ and HERBLAND, 1981; SCHULENBERGER and REID, 1981).

From 1978 to 1982, 3369 sea surface chlorophyll concentrations (SSCC) have been measured along the routes of merchant ships between  $32$  and  $14^{\circ}\text{S}$ ,  $160$  and  $175^{\circ}\text{E}$  (Fig. 1),

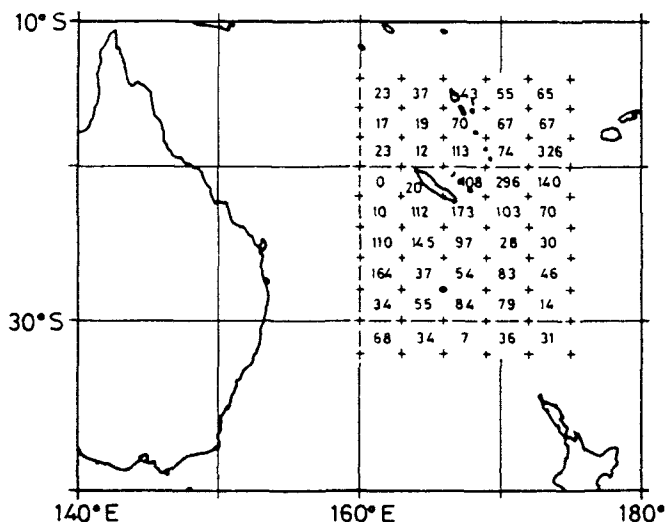


Fig. 1. Numbers of observations.

as part of the SURTROPAC program of the Centre ORSTOM de Nouméa (New Caledonia); they constitute the main source of information analyzed here; the significance of the SSCC concerning the whole euphotic layer is discussed later. As this data set is very noisy, and presents some gaps, a technique of optimal objective mapping has been used (BRETHERTON *et al.*, 1976; KARWEIT, 1980); a section is devoted to the problems raised by the application of this technique.

#### MATERIALS AND METHODS

The method used to obtain the chlorophyll concentration values has already been described (DANDONNEAU, 1982): 20 ml of seawater are filtered on Millipore HA filters, 13 mm diameter; the filters are then kept dry and in darkness, and the measurements are made later, without extraction. The filters are stuck on a glass plate and scanned in a Turner model 111 fluorometer fitted with a thin-layer chromatography automatic scanning door. The fluorescence of the filters ( $F$ ) allows the chlorophyll concentration ( $c$ ) to be estimated using  $c = FK$ , where  $K$  is a calibration coefficient to be adjusted periodically. Thanks to the simplicity of this technique, the crews of 10 to 15 voluntary observing ships who call at Nouméa kindly carry out surface seawater filtrations at regular intervals throughout their route, making possible a continuous survey of the ocean. The counterpart of this simplicity is the error, which was estimated as 60% (DANDONNEAU, 1982); this high value can be imputed to the long storage time at ambient temperature, to differences among species in the shape and size of the chloroplasts, and to microdistribution errors since the filtered volume is only 20 ml.

#### DATA ANALYSIS

The description of small-scale variations of biological parameters can often be carried out during a single experiment with a suitable sampling scheme. When one is confronted with large-scale variations, there is often a problem of gaps in the data (see for instance CHELTON *et al.*, 1982). Estimating a parameter's value at a place where there are no measurements, or defining how a measurement made at a place  $s$  must be taken into account for an estimation at a place  $x$  is a common problem when mapping results. A solution exists through the techniques of objective analysis which have been proposed by BRETHERTON *et al.* (1976) and KARWEIT (1980): assuming that each observation may be decomposed into the form  $\theta = \phi + \varepsilon$  ( $\varepsilon$  = uncorrelated error), the best estimate at a point  $x$  is given by

$$\theta_x = \sum_{r=1}^N C_{xr} \left( \sum_{s=1}^N A_{rs}^{-1} \phi_s \right), \quad (1)$$

where  $N$  is the number of observations  $\phi$ ,  $C_{xr}$  is the covariance between  $\theta_x$  and  $\phi_r$  (a function of the distance between  $x$  and  $r$ ), and  $A_{rs}$  is the matrix of covariance between all pairs of observations. The covariance between  $\phi_r$  and  $\phi_s$  is  $C_{rs}$ ; if  $r = s$  (corresponding to the diagonal of the matrix), the error variance of the observation must be added. The assumption that the expectation of the field be  $\bar{\theta}_x = 0$  must receive particular attention here since the covariance function is not known and must be computed using the same data set: estimating the covariance function is difficult if a significant trend remains.

The distribution of data is shown in Fig. 2. The chlorophyll concentration has a log-normal distribution, which is frequently observed in biological oceanography (FRONTIER, 1973), and

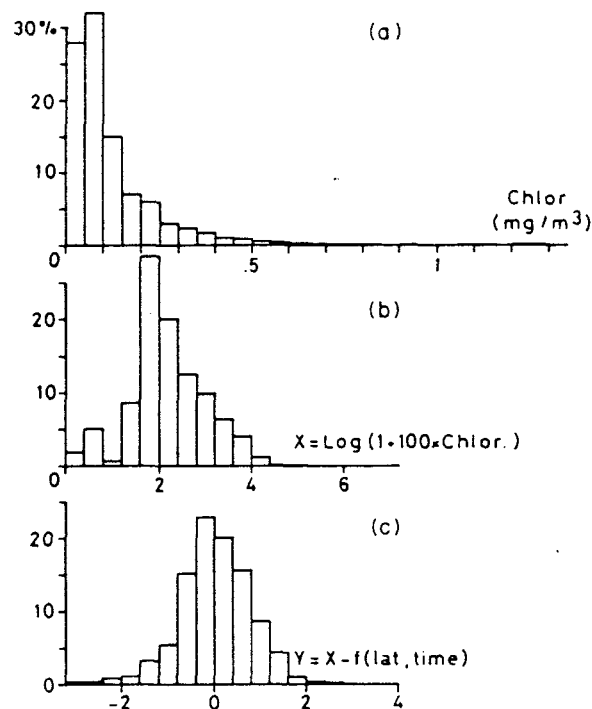


Fig. 2. Frequency distribution of the data: (a) SSCC values; (b)  $X = \log(1 + 100 \text{ SSCC})$ ; (c)  $Y = X - f(\text{latitude, time})$ ;  $f$  is given by equation (3).

implies that the variance is dependent upon the mean. Thus, the error was expressed in percent by DANDONNEAU (1982); the sampling error also depends upon the mean. A log-transformation [ $X = \log(1 + \text{SSCC})$ , where SSCC is expressed in  $\text{mg } 100 \text{ m}^{-3}$ ] normalizes the distribution of the data (Fig. 2) and stabilizes the variance.

The mean large-scale variations are unknown in this region. Our five-year SSCC series has been distributed into a grid (one month,  $2^\circ$  latitude; the neglect of a possible zonal effect will be justified later), and then the results for the five years have been averaged to produce the mean monthly values per  $2^\circ$  latitude bands (Table 1). May to August appears as a rich

Table 1. Mean values of  $\log(1 + \text{SSCC})$  from January 1978 to December 1982. (Averaging procedure: log transformation; mean for one month; mean for the five years. Data from the SURTROPAC programme)

	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
14–16°S	1.907	1.760	1.944	1.597	2.306	1.865	1.591	1.902	1.879	1.644	1.492	1.776
16–18°S	1.942	2.480	2.443	1.456	1.974	2.291	2.044	1.705	1.892	1.563	1.801	1.980
18–20°S	1.789	2.404	2.036	2.339	2.111	2.170	2.382	2.137	1.907	1.611	1.664	1.935
20–22°S	2.007	1.947	1.881	1.712	2.163	2.343	2.436	2.074	1.983	1.632	1.716	2.132
22–24°S	2.175	2.213	2.503	2.125	2.502	2.529	2.480	2.519	2.226	1.959	1.943	2.017
24–26°S	2.179	2.309	2.041	1.977	1.978	2.728	2.922	2.798	2.740	2.207	1.851	1.958
26–28°S	2.152	1.956	2.409	2.161	2.209	2.720	3.231	3.052	2.729	2.291	1.947	2.061
28–30°S	2.257	1.820	2.462	1.893	3.141	2.707	3.291	2.792	2.672	2.505	2.003	1.839
30–32°S*	2.301	2.030	2.393	2.222	3.084	3.008	2.621	3.209	2.650	2.392	2.207	2.155

period, mostly in the southern part; relatively high values also occur in February and March (austral summer) between 16 and 20°S. Subtracting these means from the individual data would produce an ensemble of values (monthly anomalies) satisfying  $\bar{\theta}_x = 0$ . However, the means listed in Table 1 which have been computed over five years are poorly defined (see for instance the high isolated value in May between 14 and 16°S, or the relatively low one in April between 28 and 30°S). The following empirical procedure to express the mean annual variations has been favoured.

For each of the nine rows of Table 1, corresponding to latitude  $L$ , the first three terms of the Fourier's series decomposition have been computed; the mean variations at latitude  $L$  are then expressed as a function of time ( $t$ , in months) by

$$Y_L(t) = M_L + 2 \sum_{i=1}^3 A_{i,L} \cos\left(\frac{2\pi it}{12}\right) + B_{i,L} \sin\left(\frac{2\pi it}{12}\right). \quad (2)$$

The coefficients  $A_{1,L}, \dots, B_{3,L}$  have been estimated by a polynomial function of latitude, using polynomial regressions of the first order for  $M$ , and of the fourth order for  $A_1, \dots, B_3$ . The results are listed in Table 2.

The mean variations of  $\log(1 + \text{SSCC})$  can now be computed using

$$Y(l, t) = M(l) + 2 \sum_{i=1}^3 A_i(l) \cos\left(\frac{2\pi it}{12}\right) + B_i(l) \sin\left(\frac{2\pi it}{12}\right). \quad (3)$$

$Y(l, t)$  (Fig. 3) has been subtracted from each of the  $\log(1 + \text{SSCC}_i)$ , accounting for only 16% of the variance. The remaining variance of

$$X_i = \log(\text{SSCC}_i) - Y(l_i, t_i) \quad (4)$$

corresponds to the instrumental and sampling errors, and to year-to-year variations. A third possible source of variance is the longitude. The residuals,  $X_i$ , have been distributed into 15 classes (1° longitude each) and the variance has been analyzed: the SNEDECOR F test indicates a probability of  $5,6 \times 10^{-6}$  for the null hypothesis, showing a zonal effect. However, the distribution of the data into 15 longitude classes only cuts out 1.5% of the total sum of squares: furthermore, the major part of the data comes from the diagonal of the studied area (Fig. 1), so that the longitude and latitude effects can hardly be dissociated. Hence the longitude effect will not be taken into account.

The  $X_i$  residuals have been distributed into a one month by 2° latitude and 15° longitude grid. Each grid point contains about six observations (3369 data for 9 latitude classes  $\times$  1 longitude class  $\times$  60 months) allowing a reasonably accurate estimate of the mean and random mean square of the  $X_{l,t}$  for the latitude class  $l$  and the month  $t$ :

$$\bar{X}_{l,t} = \frac{1}{N_{l,t}} \sum X_{l,t} \quad (5)$$

$$\sigma_{l,t}^2 = \frac{1}{N_{l,t} - 1} \sum (X_{l,t} - \bar{X}_{l,t})^2, \quad (6)$$

where  $N_{l,t}$  is the number of observations at the grid point ( $l, t$ ).  $N_{l,t}$  varies from zero in poorly sampled periods and areas, to 20 on some occasions. The objective analysis will be carried out on the  $\bar{X}_{l,t}$  which correspond to  $\phi_s$  in equation (1).

Table 2. Results of the Fourier analysis carried out on the data from Table 1\* and coefficients used to estimate the mean variations of  $\log(1 + SSC)$  according to equation (3)

	14-16°S	16-18°S	18-20°S	20-22°S	22-24°S	24-26°S	26-28°S	28-30°S	30-32°S	Functions of latitude (l varying from -14 to -32°)	Correlation coefficient
M	1.805	1.964	2.040	2.002	2.266	2.307	2.410	2.449	2.523	$M = 1.162 - 0.045 l$	0.98
A <sub>1</sub>	0.022	-0.041	0.060	0.083	0.096	0.187	0.241	0.275	0.221	$A_1 = -0.1694 - 0.1372 l$ $- 0.0180 l^2 - 0.00083 l^3$ $- 0.000012 l^4$	0.97
B <sub>1</sub>	-0.057	-0.089	-0.123	-0.035	-0.083	0.049	0.033	-0.012	-0.017	$B_1 = 6.108 + 1.02 l$ $+ 0.060 l^2 + 0.00148 l^3$ $+ 0.0000129 l^4$	0.84
A <sub>2</sub>	0.008	0.095	0.057	0.123	0.052	0.126	0.098	0.049	0.029	$A_2 = -5.232 - 0.924 l$ $- 0.060 l^2 - 0.00174 l^3$ $- 0.0000188 l^4$	0.75
B <sub>2</sub>	0.003	0.034	0.044	-0.034	0.034	0.099	0.087	0.004	-0.012	$B_2 = -3.543 - 0.722 l$ $- 0.054 l^2 - 0.00177 l^3$ $- 0.0000213 l^4$	0.66
A <sub>3</sub>	-0.089	0.040	0.023	-0.010	0.002	-0.007	0.041	-0.026	-0.068	$A_3 = -16.009 - 2.89 l$ $- 0.192 l^2 - 0.0056 l^3$ $- 0.0000603 l^4$	0.91
B <sub>3</sub>	0.001	-0.099	0.019	0.000	-0.003	-0.043	0.026	-0.042	0.013	$B_3 = 9.784 + 1.832 l$ $+ 0.125 l^2 + 0.00371 l^3$ $+ 0.0000404 l^4$	0.49
% variance											
1st harmonic	17	20	57	29	66	55	71	66	69		
% variance											
2nd harmonic	0	22	16	58	16	38	21	2	1		
% variance											
3rd harmonic	37	24	3	0	0	3	3	2	7		

\* For each latitude class,  $Y = M + 2 \sum_{i=1}^3 A_i \cos(2\pi i t/12) + B_i \sin(2\pi i t/12)$ .

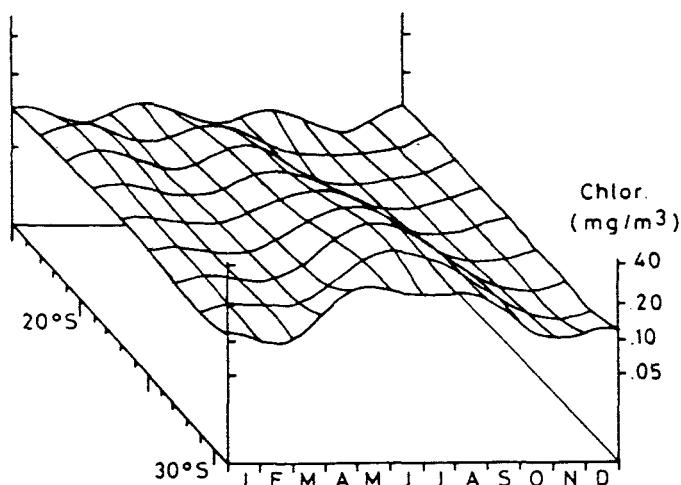


Fig. 3. Standard year as given by equation (3) with the coefficients  $M(1)$ ,  $A_i(1)$ , and  $B_i(1)$  as listed in Table 2.

The error is assumed to be constant over the field. It has been estimated hereafter as the mean of the  $\sigma_{l,t}^2$  from the grid points  $(l, t)$ , weighted by  $\sqrt{N_{l,t} - 1}$ \*:

$$\bar{\sigma}^2 = \frac{\sum_{l=1, t=1}^{l=9, t=60} \sqrt{N_{l,t} - 1} \sigma_{l,t}^2}{\sum \sqrt{N_{l,t} - 1}} \quad (7)$$

in which  $\sigma_{l,t}^2$  given by (6) only accounts for the subgrid noise.

The summation is carried out only for the grid points where  $N_{l,t}$  is  $>3$  and gives  $\bar{\sigma}^2 = 0.472$ . This subgrid noise corresponds to a variation coefficient of 78% for SSCC, after return to antilog. This value is high but is not surprising for a biological parameter at such a time and space scale (PLATT and DENMAN, 1975). The error for each  $\bar{X}_{l,t}$  is then

$$\bar{\sigma}_{l,t}^2 = \bar{\sigma}^2 / N_{l,t}. \quad (8)$$

The covariance function has been estimated from the  $\bar{X}_{l,t}$ . In isotropic fields, the covariance is estimated as a function of only the distance between two points. The field we are concerned with cannot be reduced to an isotropic one since time and space are heterogenous dimensions. The form

$$C(\Delta l, \Delta t) = AB^{\Delta l} C^{\Delta t}, \quad (9)$$

where  $\Delta l$  and  $\Delta t$  are the changes in latitude and time, has been adopted, as it accounted best for the observed covariance (Fig. 4).  $A$ ,  $B$ , and  $C$  are constants which are computed as follows: the mean value of all possible  $\bar{X}_{l,t} \times \bar{X}_{l+\Delta l, t+\Delta t}$  is computed for  $\Delta l = 0^\circ, 2^\circ, \dots, 12^\circ$  and  $\Delta t = 0, 1, 2, \dots, 6$  months. A special process is applied for  $\Delta l = \Delta t = 0$ :  $\bar{X}_{l,t}$  is an

\* The observed variances have been weighted by  $\sqrt{N_{l,t} - 1}$  rather than by  $N_{l,t} - 1$  for the following reasons:  $\sigma_{l,t}^2$  is distributed as  $(\sigma^2 / N_{l,t} - 1) \chi^2(N_{l,t} - 1)$ ; the maximum likelihood of  $\chi^2(N_{l,t} - 1)$  and of the variance of  $\chi^2(N_{l,t} - 1)$  are respectively  $N_{l,t} - 1$  and  $2(N_{l,t} - 1)$ . It follows that the variance of  $\sigma_{l,t}^2$  is

$$\frac{\sigma^4 \times 2(N_{l,t} - 1)}{(N_{l,t} - 1)^2} = \frac{2\sigma^4}{N_{l,t} - 1}.$$

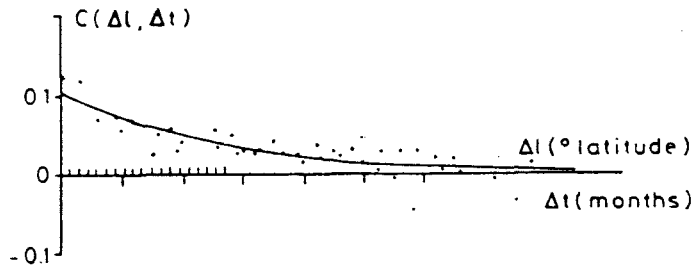


Fig. 4. Mean observed covariances for lags = 0, 1, . . . , 6 months, 0, 2, 4, . . . , 12° latitude, and adopted covariance function:  $C(w) = 0.1083 e^{-0.0583 w}$  with  $w = \Delta l + 6.569 \Delta t$ . The units for  $\Delta l$  and  $\Delta t$  have been chosen in such a way that  $w$  is the sum of the segments  $\Delta l$  and  $\Delta t$ . Each point is the mean value of all possible  $\bar{X}_{l,t} \bar{X}_{l+\Delta l, t+\Delta t}$  for a given  $(\Delta l, \Delta t)$ , except the point on the Y-axis corresponding to  $\Delta l = \Delta t = 0$  and whose ordinate is  $\bar{X}^2 - \sigma^2$ .

estimate of the field  $\hat{X}_{l,t}$ ; thus we can write

$$\bar{X}_{l,t} = \hat{X}_{l,t} + \varepsilon_{l,t}$$

and

$$\bar{X}_{l,t} \times \bar{X}_{l+\Delta l, t+\Delta t} \sim \hat{X}_{l,t} \times \hat{X}_{l+\Delta l, t+\Delta t} + \varepsilon_{l,t} \times \varepsilon_{l+\Delta l, t+\Delta t}.$$

The left term of the sum is the true covariance; the last term is generally null since the error is uncorrelated over the field, but when  $\Delta l = \Delta t = 0$  the equation becomes:

$$\bar{X}_{l,t}^2 = C(0, 0) + \varepsilon_{l,t}^2.$$

Thus the mean square error (7) has been subtracted from  $X_{l,t}^2$  to estimate  $C(0, 0)$ .

A continual approach technique (in which the successive values of  $A$ ,  $B$ , and  $C$  are incremented according to the second partial derivatives of  $(\Delta l, \Delta t)$  for  $A$ ,  $B$ , and  $C$ ) is used to minimize the sum of squares

$$\sum_{\substack{\Delta l=0, \Delta t=0 \\ \Delta l=6, \Delta t=6}} (C(\Delta l, \Delta t) - (\bar{X}_{l,t} \times \bar{X}_{l+\Delta l, t+\Delta t}))^2.$$

The successive results converge at  $A = 0.1083$ ,  $B = 0.9434$ , and  $C = 0.6820$ , when  $\Delta l$  is expressed in degrees and  $\Delta t$  in months.

Equation (9) can be written in the form:  $\log C(\Delta l, \Delta t) = \log A + \Delta l \log B + \Delta t \log C$ , or  $\log C(w) = \log A + w \log B$ , where  $w = \Delta l + (\log B / \log C) \Delta t$  and  $C(w) = A e^{bw}$ , where  $b = \log B$ .

The final form is then:

$$C(w) = 0.1083 e^{-0.0583 w} \tag{9a}$$

with  $w = \Delta l + 6.569 \Delta t$ .

### RESULTS

With the covariance function (9a) and the error (7), we can optimally interpolate the  $X_{l,t}$  according to (1). To save computer time and memory space, the estimates have been obtained using only the neighbouring grid points, at a distance such that the covariance function is  $> 0.3 \times C(0)$ ; since the covariance function decreases more quickly with time (in months) than with latitude (in degrees), it roughly corresponds to the grid points over the whole latitude range, and from two months before to two months later.



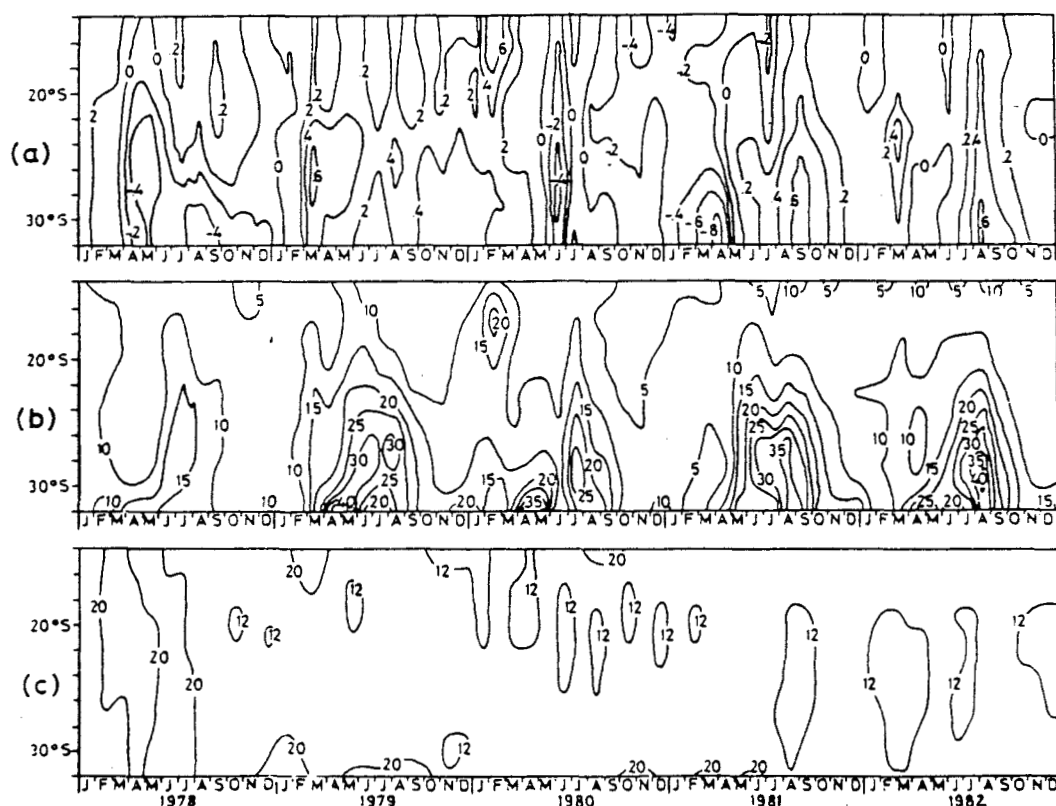


Fig. 5. Optimal estimates of the SSCC field (between 160 and 175°E). (a) Transformed data:  $Y = \log(1 + 100 \text{ SSCC}) - F(l, t)$ . (b) SSCC estimates obtained as follows:  $\text{SSCC} = \exp\{Y + F(l, t) + (0.472/2)\} - 1$  ( $\text{mg } 100 \text{ m}^{-3}$ ). (c) Estimated variation coefficient (s.d./SSCC estimate, in percentage).

The results are shown in Fig. 5a. The lowest values correspond to abnormally poor austral winters in 1978 and 1980 in the southern part, and to an abnormally poor summer in 1980–1981. The highest values correspond to rich winters in the southern part in 1981 and 1982, and to abnormally rich water during the summer of 1978–1979. The return to chlorophyll concentrations (Fig. 5b) is made by: (1) adding  $Y(l, t)$  (equation 3) to the  $X_{l,t}$  estimates; (2) as recommended for log transformations of log-normally distributed data, half of the logs variance is added to  $X_{l,t} + Y(l, t)$  before computing the antilog and subtracting 1. The logs variance is 0.472, given by equation (7). The validity of this process is checked by comparing the means of the whole field: the mean value of Fig. 5b is 0.116, while the mean value of the 3369 initial data, which correspond to a non-uniform sampling effort, is 0.114. The most noteworthy feature is the winter increase of the SSCC which spreads every year northwards to about 20°S; this increase was weak in 1980, and especially in 1978. One can notice in the middle of the winter enrichment that the SSCC tends to be lower at 30 to 32°S than at 26 to 28°S during June and July. Relatively high summer SSCC are apparent in January and February 1978, in February and March 1979, during the whole summer 1979–1980, and in March 1982.

The objective analysis technique also provides the mean square error in the estimation of

the field:

$$\sigma_x^2 = (\theta_x - \bar{\theta}_x)^2 = C(0) - \sum_{r=1, s=1}^N C_{xr} C_{rs} A_{rs}^{-1}. \quad (10)$$

In log transformations  $X = \log(Y)$ , the variation coefficient of  $Y$ , is given by

$$V_y = \frac{\sigma_y}{\bar{y}} = \sqrt{\exp(\sigma_x^2) - 1}. \quad (11)$$

Equations (10) and (11) are used to produce Fig. 5c, where the variation coefficient of the SSCC estimates is shown. We can observe that the variation coefficient decreases from 1978 where it is often >20% to the middle of 1981; it stabilizes after around 12%, corresponding to the best use of the voluntary observing ships network which provided about 75 data/month in the study area.

#### DISCUSSION

The phytoplankton grows in the whole euphotic layer, and the surface of the tropical sea generally exhibits a low chlorophyll content due to nutrient depletion. In the tropical Pacific, the subsurface chlorophyll maximum has been described as a continuous feature (VENRICK *et al.*, 1973) in which is carried out a significant part of the primary production processes, and which is omitted by our sampling. Thus, before interpreting the variations of the SSCC, the relationships between the SSCC and other properties of the whole euphotic layer must be looked at. Using data from several oceanic areas, LORENZEN (1970) has shown that the SSCC is significantly related to the chlorophyll content ( $r = 0.817$ ) and primary productivity of the euphotic layer, but HAYWARD and VENRICK (1982) found a less encouraging result, and even no correlation in the central North Pacific. In the southwestern tropical Pacific, a similar study can be made using 150 oceanic stations from the same area (cruises from the Centre ORSTOM de Nouméa, 1960 to 1980), giving  $\log \text{Chl } 0 \text{ to } 150 \text{ m} = 6.53 + 0.557 \log \text{SSCC}$  (Fig. 6). The correlation coefficient is smaller ( $r = 0.714$ ) but still significant; the slope is not greatly different from that ( $b = 0.620$ ) found by LORENZEN (1970) who used the chlorophyll content in only the photic layer, and whose data covered a wider range. As recommended by HAYWARD and VENRICK (1982), caution is necessary before SSCC variations be considered as variations in the whole photic layer.

The data from these 150 stations have been examined to identify the causes of the winter increase of the SSCC which appears in Table 1 and Fig. 5b. At each station, the maximum vertical temperature gradient, the depth of this maximum, the depth of the nutricline (defined here as the depth where  $\text{NO}_3^-$  concentration becomes  $> 1 \mu\text{mol/l}$ ) and the depth of the chlorophyll maximum are considered in two cases: data from June to September south of  $23^\circ\text{S}$  corresponding to the winter increase, and data from north of  $21^\circ\text{S}$ , where the winter increase does not appear. The first group of data exhibits smaller values of the maximum vertical gradient of temperature, and these maxima are found at greater depths than in the northern part (Fig. 7a and b). Both in the north and in the south, the maximum gradients are weak and these results support the hypothesis that the winter cooling of the sea surface (at Nouméa,  $22^\circ\text{S}$ , the range of the mean annual cycle of temperature is about  $6^\circ\text{C}$ ) favours vertical mixing. DANDONNEAU (1979) related relatively high chlorophyll concentrations in this region to the vertical instability and the potentially important island mass effects. Since the southern

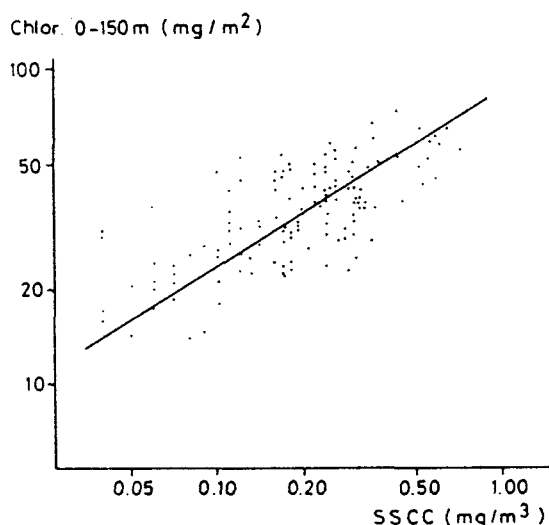


Fig. 6. Relationship between SSCC and integrated chlorophyll (0 to 150 m) in the southwestern tropical Pacific (data from the oceanographic cruises of the Centre ORSTOM de Nouméa).  
 $\text{Log (Chl 0 to 150 m)} = 0.557 \log \text{SSCC} + 6.53$  ( $r = 0.71$ ).

part is free from islands (Norfolk excepted), the rougher weather in winter is probably the main cause of vertical mixing. Thus, while the thermocline deepens (Fig. 7b), the nutricline lifts and nitrates are present at the surface at a significant number of stations (Fig. 7c); identically, the subsurface chlorophyll maximum rises and is often found in the mixed layer (Fig. 7d). Such conditions are similar to those which prevail during the autumn bloom in temperate areas rather than to typically tropical structures characterized by a nutrient depleted mixed layer (HERBLAND and VOITURIEZ, 1979). Thus, the widely present subsurface chlorophyll maximum in the Pacific Ocean (VENRICK *et al.*, 1973) would not extend southward farther than about 22°S during winter in the southwestern tropical Pacific; this limit corresponds to the position of the tropical convergence in August (ROTSCHI and LEMASSON, 1967). However, the winter conditions in the south for nitrate and chlorophyll (Fig. 7c and d) appear extremely variable: in the northern part, the depths of the thermocline (Fig. 7b) and of the nutricline (Fig. 7c) have unimodal distributions with means respectively at 134 and 129 m; in the south, two distinct situations occur, i.e., a deep nutricline, or nitrate present in the mixed layer, corresponding respectively to a deep or superficial chlorophyll maximum.

In the central gyre of the North Pacific at 28°N, MCGOWAN and HAYWARD (1978) observed a mixing regime that they believed was maintained by a series of small mixing events; no change was observed in the phytoplankton standing crop but the primary production and the zooplankton biomass increased significantly. Recent *in situ*  $^{14}\text{C}$  incubations at 23°S indicate that the carbon fixation rate is about  $0.5 \text{ g m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  in winter in the studied area, corresponding approximately to a two-fold increase if compared to the summer values; the zooplankton populations in the vicinity of New Caledonia are different from those in the oligotrophic central Pacific at 15 to 20°S, and present some similarities with those influenced by the equatorial upwelling in the eastern Pacific (DESSIER, 1982) arguing for an active new production in the southwestern tropical Pacific. However, the mixing events here probably occur more frequently than in the northern Pacific at 28°N, since we observe a significant increase in the phytoplankton biomass (Fig. 5 and Table 1).

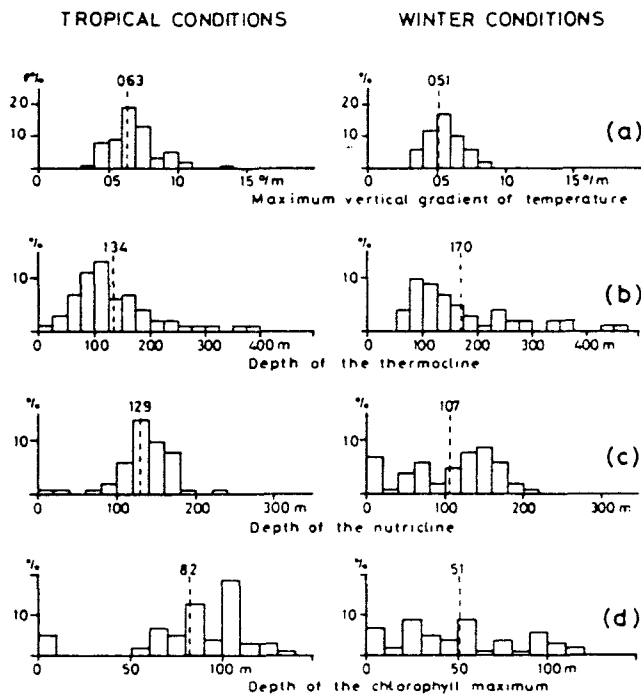


Fig. 7. Frequency distributions of some features of vertical profiles in tropical (left) and winter (right) conditions. The tropical conditions satisfy: months 1 to 12, latitude 14 to 21°S, longitude 160 to 175°E. Winter conditions: months 6 to 9, latitude 23 to 32°S, longitude 160 to 175°E (data from the oceanographic cruises of the Centre ORSTOM de Nouméa). (a) Maximum vertical temperature gradient (computed in depth intervals  $\sim 10$  to 20 m). (b) Depth of this maximum. (c) First depth where  $\text{NO}_3^-$  concentration is  $> 1 \mu\text{mol/l}$ . (d) Depth of the chlorophyll maximum.

The mixing events are likely to occur during periods of strong winds when the sea surface has been cooled in winter. The heat loss to the atmosphere increases southwards and the increase is especially marked around 20°S from April to August; the mean loss in June is  $150 \text{ W m}^{-2}$  (WEARE *et al.*, 1980) at 24°S. The year-to-year variations which appear in Fig. 5b are examined in this respect. No significant differences have been found in the sea surface temperature variations between the five winters 1978 to 1982 (except the warmer 1978 winter). The frequency of strong winds varies between years and the winter winds (June to September) south of New Caledonia were stronger in 1979, 1981, and 1982 than in 1978 and 1980 (Fig. 8). The calm weather in 1978 and 1980 can thus explain the weakness of the winter increase during these years. A similar relationship was also noted by MENZEL and RYTHER (1961); it shows that the SSCC winter increase is the consequence of wind-induced vertical mixing, which thickens the mixed layer and erodes the nutricline. Comparing the depths of the nutricline (Fig. 7c) to the thickness of the mixed layer (Table 3) indicates that the order of magnitude of this erosion is several tens of meters, and that a large amount of nitrates is introduced into the mixed layer and made available to photosynthesis. The mean depth of the surface mixed layer approaches 200 m in July and August south of 28°S; at such latitudes the decrease of the solar incidence and daylight length in June and July is enhanced, and while nitrates are present at the surface, the phytoplankton growth is probably limited by the unfavourable ratio between the compensation depth and the

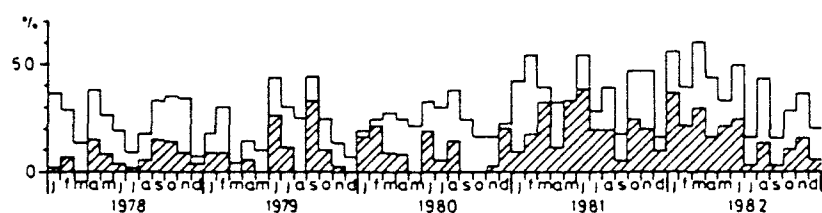


Fig. 8. Frequency of the observed wind speeds in the area limited by 22 and 32°S, 160 and 175°E. Upper line: wind speeds  $> 8 \text{ m s}^{-1}$  (Beaufort force  $\geq 5$ ). Hatched: wind speeds  $> 10.8 \text{ m s}^{-1}$  (Beaufort force  $\geq 6$ ). (Voluntary observing ships data of the SURTROPAC programme.)

mixed-layer thickness (SVERDRUP, 1953). This is a plausible explanation for the relatively low SSCC in winter at 30 to 32°S in June and July, and the SSCC data from voluntary observing ships make it possible to identify 20 to 22°S as the northern limit of the winter uni-modal bloom, and 30°S as that of the winter bi-modal bloom.

A SSCC variation also appears in the northern part, with a maximum centered in February (Table 1 and Fig. 3). This feature does not repeat as regularly as the winter increase and its importance here is due largely to the high SSCC value in February 1980 (Fig. 5b). Relatively high summer values also occurred in 1978, 1979, and 1982. They seem to result from blooms of the nitrogen fixing blue-green algae *Trichodesmium* spp. (= *Oscillatoria*) which are often reported in summer conditions by the officers of the voluntary observing ships. REVELANTE and GILMARTIN (1982) observe that these algae are often dominant in the Great Barrier Reef Lagoon, close to our area, and connect their abundance to low wind periods. Around New Caledonia, they have also frequently been observed during the cruises of the Centre ORSTOM de Nouméa, spreading in long and dense yellow stripes at the sea surface. Due to their specific physiology, these algae tend to concentrate at the surface where they assimilate the atmospheric nitrogen, but they are dispersed into the mixed layer when the wind strengthens. The low wind speeds observed between 24 and 14°S are shown in Fig. 9. The calms which appear during the first months of 1978, 1979, and 1980 correspond to relatively high summer SSCC. No such high SSCC occurred in early 1981 during which the frequency of calms was only slightly below that of 1980; however, one can notice that the calms occurring in May 1981 correspond to high SSCC which coalesce with the 1981 winter bloom, and are more likely due to proliferations of *Trichodesmium* rather than to an abnormally early winter bloom. Calms were scarce too in 1982 (Figs 8 and 9 show a trend for the winds to increase in strength from 1978 to 1982; it probably corresponds to the increase of the southern oscillation index during the same period), but the calms maximum in March corresponds again to a SSCC increase. The effect of the wind is therefore probably determinant for both the summer *Trichodesmium* bloom and the winter bloom, but this effect works in opposite directions

Table 3. Mean thickness of the surface mixed layer ( $T > T_{\text{surface}} - 1^\circ\text{C}$ ) and standard deviation between 155 and 175°E. (XBT data from NODC)

	20–24°S	24–28°S	28–32°S
June	79 m (30)	126 m (4)	No data
July	93 m (58)	134 m (24)	198 m (56)
August	126 m (22)	169 m (42)	197 m (56)
September	60 m (24)	154 m (85)	156 m (67)

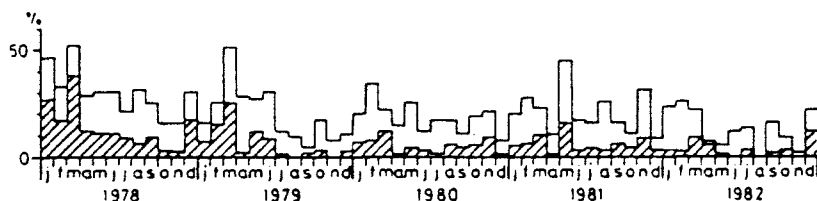


Fig. 9. Frequency of the observed wind speeds in the area limited by 14 and 24°S, 160 and 175°E. Upper line: wind speeds  $< 3.3 \text{ m s}^{-1}$  (Beaufort force  $\leq 2$ ). Hatched: wind speeds  $< 1.5 \text{ m s}^{-1}$  (Beaufort force  $\leq 1$ ). (Voluntary observing ships data of the SURTROPAC programme.)

according to the case: in winter (in the southern part) an increase of the wind speed produces an income of new nutrients into the mixed layer and causes an increase of the SSCC; in summer (and possibly all the year round in the northern part) the pycnocline cannot be eroded so intensively and an increase in the wind speed will more likely disperse the *Trichodesmium* patches into the mixed layer, and so decrease the SSCC. With reference to the warning of HAYWARD and VENRICK (1982) for oligotrophic areas, it must be pointed out that these patches are sea surface features, so that the resulting SSCC increase probably does not reflect a similar increase in the whole water column.

The covariance function given by (9a) indicates that the SSCC varies more quickly in one month than in  $2^\circ$ , allowing some comments to be made on the cause of the variations. It has been shown above that the wind was an important factor in this region. In winter, the main meteorological events are depressions moving eastwards,  $\approx 500 \text{ km}$  in diameter, and generally associated in series which affect a large part of the Coral and Tasman seas; they do not usually last more than 10 days and are replaced by a large anticyclone. In summer, tropical storms move southwards through the whole study area in a few days; they occur in periods where calms and trade winds alternate, and again 10 days may be considered as an order of magnitude for the length of the events. Thus the size of the meteorological events, 5 to 15 days, and 500 to 1500 km, roughly corresponds to the covariance function and so confirms the role of the wind variations in the dynamics of the phytoplankton in this region. This of course excludes the small-scale variations which are smoothed by the one month and  $2^\circ$  in latitude,  $15^\circ$  in longitude grid. This grid is coarse, since it does not consider features occurring inside an area  $\approx 300,000 \text{ km}^2$ . The subgrid variance given by equation (7) is high, and it has been shown that introducing a longitude grid only removed a negligible part of the variance. The island mass effects possibly represent another source of variance, at least north of  $23^\circ\text{S}$ ; they imply, however, a complex field which could not be properly studied here.

Equation (3) can be used to predict SSCC at a given time and latitude:

$$\widetilde{\text{SSCC}} = e^{F(l,t) + \sigma^2/2}, \quad (12)$$

where  $\sigma^2 = 0.472$  is the subgrid error variance on the logs. The precision of the prediction can be evaluated using the ratio of the standard year range to the anomaly. Assuming that  $\text{SSCC} = \widetilde{\text{SSCC}} + r$ , the standard year  $\widetilde{\text{SSCC}}$  is given by (12); the anomaly  $r$  is obtained by subtracting (12) from the results mapped in Fig. 5b. The ratio of the standard deviations of  $\widetilde{\text{SSCC}}$  and  $r$  varies from 0.5 at  $15^\circ\text{S}$  to 1.11 at  $29^\circ\text{S}$  (Fig. 10). Consequently, equation (3) poorly predicts SSCC in this region since the unresolved term is of the same order of magnitude as the determined one (and twice as large at low latitudes).

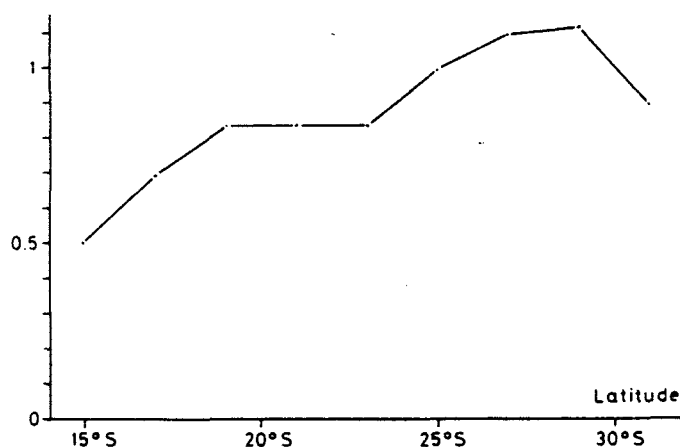


Fig. 10. Ratio of the standard deviations of SSCC standard year and SSCC monthly mean anomaly.

#### CONCLUSION

Seasonal variations of SSCC and their limits in latitude have been shown in a wide tropical area. These variations do not represent a major part of the variance, and the temporal variability is high, so that their description requires observations at short-term intervals which can hardly be carried out between 14 and 32°S using oceanographic cruises. Voluntary observing ships which have been shown to be helpful in meteorology, in physical oceanography, and even in biological oceanography (HARDY, 1939), prove to be reliable for phytoplankton studies. Large-scale studies in primary productivity need the use of indices, since the most common method to measure photosynthesis—the  $^{14}\text{C}$  technique—cannot be performed with a high enough output. SSCC appears here to be an interesting index if enough data allow the small-scale noise to be smoothed. Further developments in satellite techniques will probably make SSCC the most easily obtainable index. Its use however requires a previous knowledge of the biological properties of the water masses. The winter increase in SSCC in the southwestern tropical Pacific corresponds to an increase in primary production unlike the irregular summer increase which corresponds to *Trichodesmium* spp. blooms. These blooms only affect the sea surface, and the responsible species have a very low production rate; nevertheless, they represent an entry of nitrogen into the food chain and constitute a unique ecosystem (CARPENTER, 1973) which is probably latent all summer in this region, developing during calms.

The amplitude of the seasonal variations is much lower here than in temperate or intermittent upwelling zones. Due to the considerable small-scale variability, the seasonal cycle must be ascertained on a statistical basis. The winter increase south of 20 to 22°S seems to be an unquestionable feature; the summer *Trichodesmium* spp. bloom does not show as much regularity; recent data from the SURTROPAC programme indicate that in 1983 the winter bloom started in June and was well developed, and that a slight summer increase occurred from February to April between 19 and 23°S, thus confirming the proposed scheme.

*Acknowledgements*—We are indebted to the crews of the merchant ships who are kindly and regularly taking the chlorophyll samples in the whole tropical Pacific Ocean. Jean Paul Rebert was a prudent adviser in the analysis of the data. We wish also to thank Alain Morlière for managing the SURTROPAC data and providing decisive help in computing, Henri Walico for his patient watching over the measurements and sampling equipment, and Jean René Donguy for his determining part in the working of the programme.

## REFERENCES

- BEERS J. R., D. M. STEVEN and J. B. LEWIS (1968) Primary productivity in the Caribbean Sea off Jamaica and the tropical north Atlantic off Barbados. *Bulletin of Marine Science*, **18**, 86–104.
- BIENFANG P. K. and J. P. SZYPER (1981) Phytoplankton dynamics in the subtropical Pacific Ocean off Hawaii. *Deep-Sea Research*, **28**, 981–1000.
- BOGOROV V. G. (1958) Perspectives in the study of seasonal changes of plankton and of the number of generations at different latitudes. In: *Perspectives in marine biology*, A. A. BUZZATI-TRAVERSO, editor. University of California Press, Berkeley, CA, pp. 145–158.
- BRETHERTON F. P., R. E. DAVIS and C. B. MCGOWAN (1976) A technique for objective analysis and design of oceanographic experiments applied to MODE-73. *Deep-Sea Research*, **23**, 559–582.
- CARPENTER E. J. (1973) Nitrogen fixation by *Oscillatoria (Trichodesmium) thiebautii* in the southwestern Sargasso Sea. *Deep-Sea Research*, **20**, 285–288.
- CHELTON D. B., P. A. BERNAL and J. A. MCGOWAN (1982) Large-scale interannual physical and biological interaction in the California current. *Journal of Marine Research*, **40**, 1095–1125.
- CUSHING D. H. (1959) The seasonal variation in oceanic production as a problem in population dynamics. *Journal du Conseil, Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, **24**, 455–464.
- DANDONNEAU Y. (1979) Concentrations en chlorophylle dans le Pacifique tropical sud-ouest: comparaison avec d'autres aires océaniques tropicales. *Oceanologica Acta*, **2**, 133–142.
- DANDONNEAU Y. (1982) A method for the rapid determination of chlorophyll plus phaeopigments in samples collected by merchant ships. *Deep-Sea Research*, **29**, 647–654.
- DESSIER A. (1982) Variabilité spatiale et saisonnière des peuplements épiplanctoniques des copépodes du Pacifique tropical sud et équatorial (est Pacifique). *Oceanologica Acta*, **6**, 89–1003.
- FRONTIER S. (1973) Etude statistique de la dispersion du zooplancton. *Journal of Experimental Biology and Ecology*, **12**, 229–262.
- HARDY A. C. (1939) Ecological investigations with the continuous plankton recorder: object, plan and methods. *Hull Bulletin of Marine Ecology*, **1**, 1–57.
- HAYWARD T. L. and E. L. VERNICK (1982) Relation between surface chlorophyll and integrated primary production. *Marine Biology*, **69**, 247–252.
- HERBLAND A. and B. VOITURIEZ (1979) Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic. *Journal of Marine Research*, **37**, 87–101.
- KARWEIT M. (1980) Optimal objective mapping: a technique for fitting surfaces to scattered data. In: *Advanced concepts in ocean measurements for marine biology*, F. DIEMER, J. VERNBERG and D. MURKES, editors. University of South Carolina Press, Columbia, pp. 81–99.
- LORENZEN C. J. (1970) Surface chlorophyll as an index of the depth, chlorophyll content, and primary productivity of the euphotic layer. *Limnology and Oceanography*, **15**, 479–480.
- MCGOWAN J. A. and T. L. HAYWARD (1978) Mixing and oceanic productivity. *Deep-Sea Research*, **25**, 771–793.
- MENZEL D. W. and J. H. RYTHER (1961) Annual variations in primary production of the Sargasso Sea off Bermuda. *Deep-Sea Research*, **7**, 282–288.
- MINAS H. J. (1970) La distribution de l'oxygène en relation avec la production primaire en Méditerranée Nord-Occidentale. *Marine Biology*, **7**, 181–204.
- OWEN R. W. and B. ZEITSCHHELL (1970) Phytoplankton production: seasonal change in the oceanic eastern tropical Pacific. *Marine Biology*, **7**, 32–36.
- PLATT T. and K. L. DENMAN (1975) A general equation for the mesoscale distribution of phytoplankton in the sea. *Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège, 6th series*, **7**, 31–42.
- RÉVELANTE N. and M. GILMARTIN (1982) Dynamics of phytoplankton in the Great Barrier Reef Lagoon. *Journal of Plankton Research*, **4**, 47–76.
- ROTSCHI H. and L. LEMASSON (1967) Oceanography of the Coral and Tasman seas. *Oceanography and Marine Biology Annual Review*, **5**, 49–97.
- SCHULENBERGER E. and J. L. REID (1981) The Pacific shallow oxygen maximum, deep chlorophyll maximum, and primary productivity, reconsidered. *Deep-Sea Research*, **28**, 901–919.
- SOURNIA A. (1969) Cycle annuel du phytoplankton et de la production primaire dans les mers tropicales. *Marine Biology*, **3**, 287–303.
- SVERDRUP H. U. (1953) On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil, Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, **18**, 287–295.



- 
- VENRICK E. L., J. A. MCGOWAN and A. W. MANTYLA (1973) Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific ocean. *Fishery Bulletin*, 71, 41-52.
- VOITURIEZ B. and A. HERBLAND (1981) Primary production in the tropical Atlantic ocean mapped from oxygen values of Equalant 1 and 2 (1963). *Bulletin of Marine Science*, 31, 853-863.
- WEARE B. C., P. T. STRUB and M. D. SAMUEL (1980) Marine climate Atlas of the tropical Pacific ocean. *Contributions in Atmospheric Science*, University of California, Davis, No. 20, 147 pp.

ANNEXE E

# MONITORING THE SEA SURFACE CHLOROPHYLL CONCENTRATION IN THE TROPICAL PACIFIC: CONSEQUENCES OF THE 1982-83 EL NIÑO

YVES DANDONNEAU<sup>1</sup>

## ABSTRACT

The sea surface chlorophyll concentration (SSCC) is routinely measured in the tropical Pacific using filtrations made aboard merchant ships that sail from New Caledonia to Japan, North America, Panama, New Zealand, and Australia. About 4,000 measurements are collected every year, allowing a tentative monitoring of SSCC in the Pacific. Heavy smoothing made it possible to map quarterly charts of SSCC which cover the 1982-83 El Niño episode. The usually enriched belt which corresponds to the equatorial upwelling vanished after September 1982, except for a reduced zone east of long. 120°W, where a moderate enrichment persisted throughout the warm event. It recovered after July 1983, spreading westwards to long. 170°E. During the mature phase of El Niño (October 1982-June 1983), an enriched zone appeared in the western Pacific, centered at about lat. 7°N, consistent with a rise of the thermocline in this region. An examination of oceanographic data collected in this region since 1970 shows that nutrients from below the thermocline are consumed by the phytoplankton during each El Niño. This western Pacific enrichment was weakened with time, and the period from April to June 1983 was characterized by low SSCC values over most of the tropical Pacific. Unusually high SSCC values are reported in subtropical zones, during the austral winters of 1982 and 1983 in the southwestern Pacific and during the 1982 autumn in the northeastern Pacific, which may be due to advection of rich water from higher latitudes and to intensified vertical mixing by strong westerly winds, respectively.

El Niño was first observed and experienced in Peru, where it was given its name and became a familiar part of Peruvian life. Although the southern oscillation was identified more than 60 yr ago (Walker 1924), the relation between the El Niño phenomenon and ocean-scale features was only established after the 1957-58 event by Bjerknes (1966). It is now well established that El Niño is simply the most obvious consequence of important oceanographic and meteorological changes in the Pacific Ocean (Donguy and Henin 1976; Quinn et al. 1978; Cane 1983). One would expect biological changes at the same scale. These, however, have only been studied in the eastern Pacific (Walsh 1981; Chelton et al. 1982; Barber and Chavez 1983) where a pronounced decrease in phytoplankton biomass and primary production is observed. Farther west in the equatorial zone, the decrease in primary productivity has been shown only by indirect observations on marine birds (Schreiber and Schreiber 1984) and on abnormal distributions of some fishing grounds in relation to changes of water mass (Donguy et al. 1978; Yamana 1984). The difficult problem of monitoring the intensity of primary production on a large scale is

usually reserved for satellite-borne sensors. A modest attempt, however, is in progress, as a part of the SURTROPAC program (ORSTOM, Nouméa) based upon chlorophyll samples taken by voluntary observers on ships of opportunity. Each year about 4,000 sea surface chlorophyll concentrations (SSCC) are collected in this way, distributed along maritime lanes from the Tasman Sea to Panama, North America, or Japan. These data cover the tropical Pacific from lat. 30°S to 30°N, and from long. 140°E to 80°W. There are large gaps both in space, between the main lanes, and in time, between consecutive crossings. But, on a quarterly basis, the SSCC data are numerous enough to allow a crude view of the whole tropical Pacific Ocean, with the advantage of using a single methodology. The consequences of the 1982-83 El Niño can thus be examined, and most of the attention will be directed towards the central and western Pacific, where present knowledge is very incomplete.

## METHODS

### Chlorophyll Measurements

SSCC measurements are made according to a non-extractive method (Dandonneau 1982). Twenty milli-

<sup>1</sup>Groupe SURTROPAC, Centre ORSTOM, B.P. A5, Nouméa, New Caledonia.

liters of seawater are filtered on 13 mm HAWP Millipore filters, using a syringe and Swinnex type filtering cartridges. The filters are then stored in a dark place at ambient temperature. When the observing ship reaches Nouméa, the filters are taken to the laboratory for fluorescence measurements. A 3-wk minimum time lag is needed between filtration and measurement, after which degradation processes lead to stable fluorescent chlorophyll by-products on the filters. The fluorescence ( $Ff$ ) of the filters is then measured without extraction, using a specially adapted sample holder.

The measurement error  $e$  is proportional to the chlorophyll concentration  $C$  and can be expressed as  $e = |SSCC - C|/C$  where SSCC is measured by the non-extractive method while  $C$  is obtained by a more conventional technique (Holm-Hansen et al. 1965). Ninety-five percent of  $e$  values are  $<0.6$  (Dandonneau 1982, and confirmed by later tests). This value is probably an overestimate of  $e$  since it results both from the error on SSCC and from the unknown error on  $C$ . Different phytoplankton populations can also result in different fluorescence to chlorophyll ratios for the dry filters. This ratio has shown no significant change between winter and summer conditions around New Caledonia where a mixed regime alternates with a stratified one (Dandonneau and Gohin 1984). The risk of a variation of the ratio in other environments has not been examined, and must be kept in mind. The few SSCC data points at latitudes higher than  $30^\circ$  were not taken into account for this reason.

### Calibrations

SSCC is estimated using  $SSCC = k Ff$  where  $k$  is a calibration coefficient that must be corrected from time to time. Twenty milliliters from a seawater sample are filtered giving a fluorescence  $Ff_0$  after 21 d of storage. A larger volume  $V$  from the same sample is filtered on a glass fiber filter, ground, and extracted by a volume  $v$  of 90% acetone. The fluorescence of the extract is  $Ff_e$ . Knowing the fluorescence to chlorophyll ratio of the fluorometer,  $R_0$ , determined from a known solution of pure chlorophyll a, we can estimate the following chlorophyll concentration of the seawater sample:

$$C_0 = (Ff_e \times v)/(R_0 \times V);$$

we obtain then  $k_0 = Ff_0/C_0$ .

$k_0$  is sensitive to detrital material in turbid coastal waters, so these main calibrations are made during offshore oceanographic cruises. As such op-

portunities are infrequent, secondary calibrations are made more frequently with known solutions of pure chlorophyll a, giving  $R_i$  instead of  $R_0$ . We then assume that  $k_i = k_0 \times R_i/R_0$ . This procedure does not consider correction for chlorophylls b and c, nor does it consider correction for phaeopigments, which has recently proven to be uncertain when the fluorometer is fitted with a commonly supplied blue excitation lamp (Baker et al. 1983). Although the SSCC data presented in this work are expressed in milligrams of chlorophyll a, they should be considered only as indices of phytoplankton abundance.

### Data Rejection

The crew members who take the seawater samples and make the filtrations are voluntary observers. Errors may occur which are difficult to detect because, unlike temperature or salinity, 1) any SSCC value in the interval  $0-1 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ , which covers almost the whole data set, is a possible one anywhere in the tropical Pacific, and 2) the autocorrelation of SSCC decreases very quickly with time or space, so that surrounding data cannot help in error detection. Therefore, all the data are accepted, unless the filter exhibits an obvious fault (i.e., breaking, stain, extraneous material). Occasionally, all the data from a ship's voyage were evidently too high, by a factor 3 or 5. Contamination by a polluted sampling bucket was the cause, and the data from the entire voyage were rejected.

Other possible errors are more insidious, such as insufficient care in keeping the filters out of light, or using an oxidized sampling bucket. These errors result in slightly lowered values, but there is no way to correct them and, in most cases, no way to even detect these biases. Such data are entered in the data bank. As a resulting constraint, any estimate from this SSCC data set must be developed from many data, in order to minimize the effect of a few possibly biased values.

### Mapping Techniques

In a previous work (Dandonneau and Gohin 1984) the principles of objective analysis were applied to compute best estimates of SSCC at a given place and time in the southwestern tropical Pacific. The studied area in the current study is much larger and more complex, and the density of data is not high enough to allow good estimates of the statistics of the field. Hence, the use of an objective analysis of the SSCC data has been excluded. The SSCC mapped here on Figure 1 have been estimated using

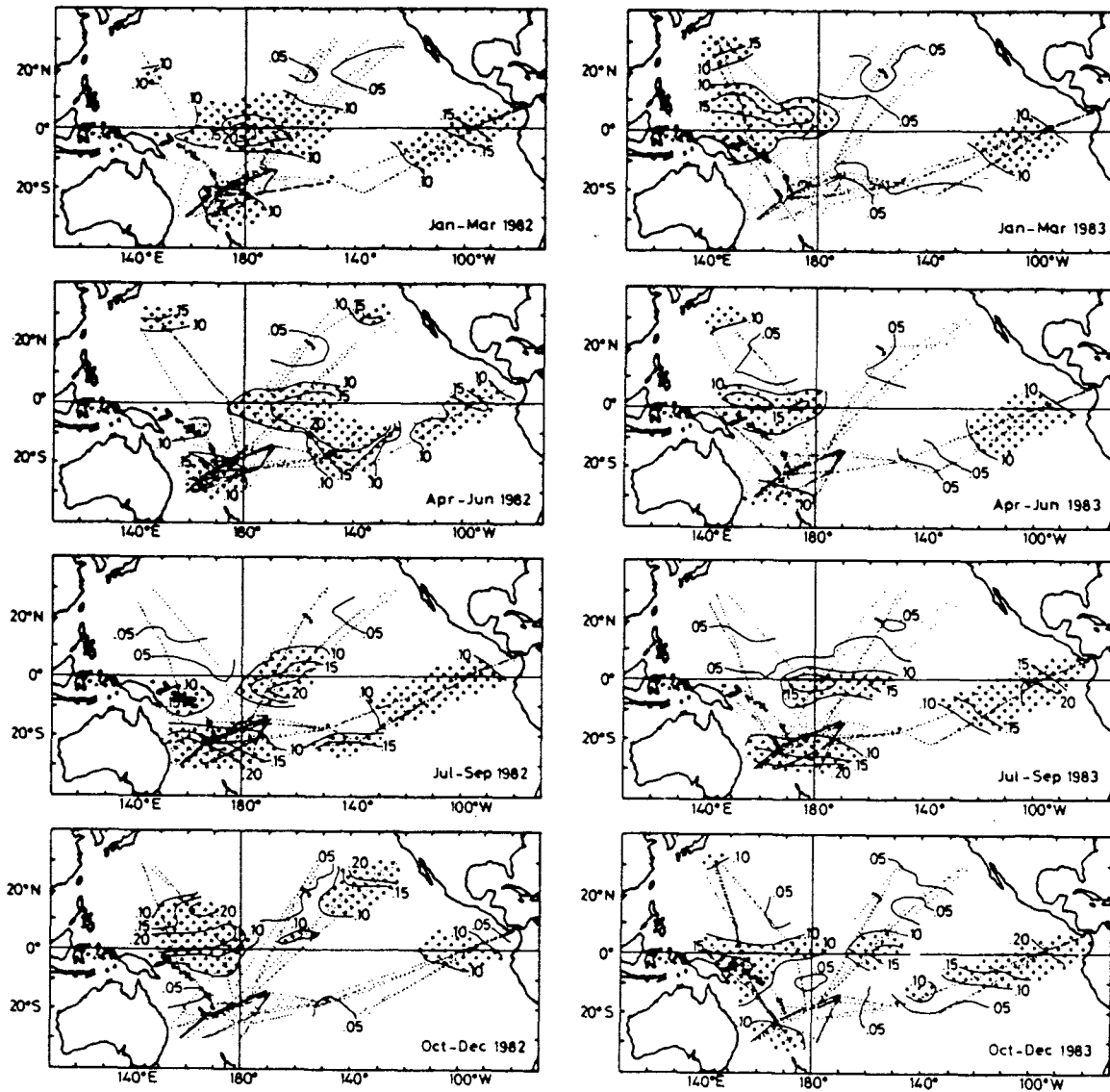


FIGURE 1.—Quarterly charts of SSCC (sea surface chlorophyll concentrations) in the tropical Pacific from January 1, 1982 to December 31, 1983. Areas where SSCC is  $>0.10 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  are shaded with large dots. Smaller dots represent the data points.

$$\bar{t}_j = \frac{\sum_{i=1}^{n_i} p_{ij} t_i}{\sum_{i=1}^{n_i} p_{ij}}$$

where  $\bar{t}_j$  is the SSCC estimate at longitude  $x_j$  and latitude  $y_j$ , and  $p_{ij}$  is the weight given to observation  $t_i$  for the estimation  $\bar{t}_j$ .  $p_{ij}$  is given by

$$p_{ij} = [R^2 + (x_i - x_j)^2 + a^2 (y_i - y_j)^2]^{-1}$$

where  $a$  accounts for anisotropy of the SSCC variations in space. We used  $a = 2$ , so that observations

at a distance  $\Delta y$  in latitude are given the same weight as observations at a distance  $\Delta x = 2\Delta y$  in longitude.  $p_{ij}$  was set to zero when  $(x_i - x_j)^2 + a^2 (y_i - y_j)^2$  was  $>160$ , so that the observations were considered as "non useful" when outside an ellipse centered at  $(x_j, y_j)$  with a principal axis equal to about  $25^\circ$  longitude, and a small axis equal to about  $13^\circ$  latitude. In order to avoid hazardous estimates at the margin of the contoured area,  $\bar{t}_j$  has not been estimated when  $n_j$  (the number of useful observations) was  $<12$ .

$R = 0$  would give an infinite weight to an observation  $k$  available at  $x_k = x_j$  and  $y_k = y_j$ . We would then obtain  $t_j = t_k$  regardless of the other observations. This is acceptable only if the instrumental and sampling errors on  $t_k$  were null, which is not the case. Thus,  $R$  accounts for the errors on the observations. We choose  $R^2 = 25$ , which, together with  $a = 2$  and  $p_{ij} > (25 + 160)^{-1}$ , performed an efficient smoothing and preserved the large-scale information.

## RESULTS

The sequence of quarterly mean SSCC for 1982 and 1983 is presented in Figure 1, together with the positions of the data. The western part, north of lat.  $20^\circ\text{N}$ , is poorly sampled. The data range between 0.05 and  $0.20 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ . The highest values are found during the northern spring of 1982, and the northern winter of 1983. The 1982 winter, and the spring and fall of 1983 exhibit a few values  $>0.10 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ . The 1982 winter and fall show low SSCC, like the summer of both years, below  $0.10 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ .

The eastern part, north of lat.  $10^\circ\text{N}$ , has generally low SSCC values, often below  $0.05 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ . Exceptions are the spring of 1982 at the extreme north, and, mainly, the fall of 1982 during which the mean values exceeded  $0.20 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  off California.

Low SSCC values are observed in the western part between the Equator and lat.  $20^\circ\text{N}$  until the summer of 1982. They are abruptly replaced at the end of 1982 by high values which persist until March 1983. Later, low values, generally below  $0.05 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ , dominate again between lat.  $5^\circ\text{N}$  and  $20^\circ\text{N}$ , while SSCC  $>0.10 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  shift back southward to the Equator.

The equatorial zone shows high SSCC in January-March 1982, between America and long.  $160^\circ\text{E}$ . Values higher than  $0.10 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  spread from lat.  $10^\circ\text{N}$  and  $10^\circ\text{S}$  in the central Pacific, and to  $15^\circ\text{S}$  at  $120^\circ\text{W}$ . From April to June 1982, the enriched zone shifts eastwards and southwards. The eastwards shift continues between July and September and is accompanied by a decrease of SSCC in the eastern Pacific, with mean values  $<0.15 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ . From October 1982 to June 1983, a narrow band with SSCC between 0.10 and  $0.15 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  in the eastern Pacific is the only remnant of the equatorial enrichment. A normal situation returned after the El Niño, in July-September 1983, with SSCC values  $>0.15 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  spreading westwards to long.  $170^\circ\text{E}$ . In October-December 1983, SSCC  $>0.10 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  are seen all along the Equator.

South of lat.  $20^\circ\text{S}$ , an SSCC increase is observed

during the austral winter. The increase started in April-June in 1982, the maximum was reached in July-September, with SSCC  $>0.20 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  spreading northward to  $22^\circ\text{S}$ , and low values were seen again in October-December. The increase during the austral winter of 1983 was of a lesser extent, being well developed only during July-September, with SSCC  $>0.20 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  limited to the south of  $28^\circ\text{S}$ .

The intermediate zone, from lat.  $10^\circ\text{S}$  to  $20^\circ\text{S}$ , between the equatorial upwelling and higher latitudes where a winter increase is observed, generally has low chlorophyll concentrations, below  $0.10 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ . The lowest concentrations are seen in austral summer, from October 1982 to June 1983, and in October-December 1983. The highest concentrations are associated with a strengthening of the equatorial upwelling (around long.  $140^\circ\text{W}$  in April-June 1982; westwards spreading of richer waters from the eastern Pacific in July-September 1982 and 1983).

When looking at the whole series of maps, the most striking feature is the reduction of the equatorial upwelling enriched area after the onset of El Niño. The most pronounced stage was in April-June 1983, with poor waters over most of the tropical Pacific. On the contrary, a zone centered at lat.  $10^\circ\text{N}$ , west of the dateline, which is usually occupied by chlorophyll-poor waters, had higher SSCC during the 1982-83 El Niño.

## DISCUSSION

### Equatorial Upwelling

The collapse of the equatorial upwelling after the onset of El Niño, when westerlies have replaced the trade winds at the Equator, consistently results in a decrease in SSCC. This decrease has already been documented for the eastern Pacific in the Galapagos Islands region by Feldman et al. (1984) using sea color satellite images. It corresponds to a decrease in primary production of the whole photic layer (Barber and Chavez 1983). The data presented here show that the equatorial zone was impoverished westwards to nearly  $180^\circ$ . This is in agreement with the reproductive failure and disappearance of seabird communities at Christmas Atoll (lat.  $2^\circ\text{N}$ , long.  $157^\circ\text{W}$ ) in November 1982; Schreiber and Schreiber (1984) attributed these events to the establishment of an oligotrophic oceanic ecosystem instead of a productive one. Successful reproduction started again for some birds species in June 1983, and hatching occurred in July-September 1983, when SSCC

higher than  $0.15 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  reappeared at the Equator (Fig.1).

**Western Pacific Around Lat. 7°N.**

Under normal conditions (see Figure 1: January to March 1982, July to December 1983) the equatorial upwelling also drives a chlorophyll-rich zone west of  $180^\circ$ . This does not appear on the map of Koblenz-Mishke et al. (1970) on the primary production in the world ocean, but is described as an episodic feature by Oudot and Wauthy (1976). The area with  $\text{SSCC} > 0.15 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  which appears north of the Equator, centered at about  $7^\circ\text{N}$  from October 1982 to March 1983 (Fig. 1) has nothing to do with the equatorial upwelling. Based on approximately 100 SSCC data points obtained by three different merchant ships, this chlorophyll-rich area can hardly be thought to result from measurement errors. It rather may be related to the eastward draining of warm water from the western tropical Pacific and consequent thinning of the surface mixed layer and drop of the sea level (Wyrтки 1985). A

simultaneous cooling of the sea surface by  $1^\circ\text{C}$  occurred in this region during El Niño, which can be explained by advection of cooler water, and also by other potentially important processes which are more difficult to quantify (Meyers and Donguy 1984). The observed SSCC increase supports the hypothesis that vertical mixing of cooler nutrient-rich deep water might be one of these processes. Even if vertical mixing is unlikely, the 50 m rise of the thermocline which has been observed at lat.  $7^\circ\text{N}$  between January 1982 and January 1983 (Meyers and Donguy 1984) allows more light to penetrate to the deep chlorophyll maximum. This hypothesis is supported by the shift which occurred between January 1982 and January 1983 in the nitrate-temperature relationship (Fig. 2; data collected by the Japan Meteorological Agency along long.  $137^\circ\text{E}$  aboard RV *Ryofu Maru*; Anonymous 1972-84). The nitrate concentration at a given temperature (which we assume to represent a given water mass) dropped by about  $2 \mu\text{moles} \cdot \text{L}^{-1}$ . Shifts in the nitrate-temperature relationship provide information on the consumption of nitrate by the phyto-

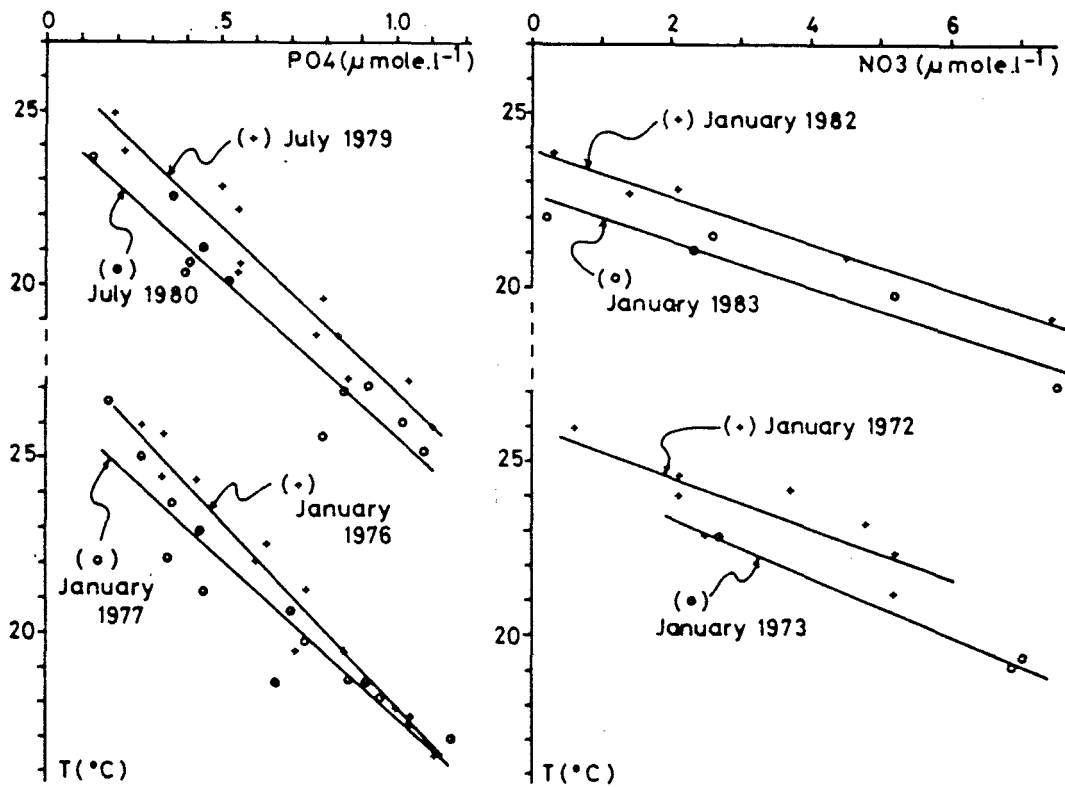


FIGURE 2.—Nutrient-temperature relationships between lat.  $6^\circ\text{N}$  and  $9^\circ\text{N}$ . Crosses: observations before an El Niño; open circles: observations after an El Niño. (Data from the RV *Ryofu Maru* cruises at long.  $137^\circ\text{E}$ , Anonymous 1972 to 1984).

plankton (Voituriez and Herbland 1984). We can then suggest that new nitrates have been assimilated during El Niño in the western Pacific at lat. 6-9°N. The  $2 \mu\text{moles} \cdot \text{L}^{-1}$  drop in nitrate concentration is observed in the interval 17°-22°C, corresponding to a 35 m thick water layer (Anonymous 1972-84), so that the amount of new nitrates used by photosynthesis is  $70 \mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2}$ , or  $980 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$ . If  $C/N = 9.01$  and  $C/\text{Chl} = 114$  in surface waters of the oligotrophic central North Pacific (Sharp et al. 1980), this amount of nitrogen corresponds to  $77 \text{ mg Chl a} \cdot \text{m}^{-2}$ . It represents an important supply in an ecosystem where the chlorophyll concentration is usually low.

Figure 3 shows the variations of integrated chlorophyll (0-200 m) between lat. 6°N and 9°N at long. 137°E, obtained from the *Ryofu Maru* data (Anonymous 1972-84). Values during the 1982-83 El Niño are similar to those since July 1981, i.e., below  $50 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2}$ . SSCC from the same data set also shows low values during the 1982-83 El Niño, conflicting with the results mapped on Figure 1. Recent El Niño events in 1972 and 1976 resulted in a drop of the sea level in the western Pacific (Meyers 1982). Low sea level was also recorded during an El Niño like event in the western Pacific in 1979-80 (Donguy and Dessier 1983). These low sea level episodes during which the thermocline is shallow (Wyrtki 1978), yet do not correspond to high SSCC

or high integrated chlorophyll values in the *Ryofu Maru* results (Fig. 3). It seems however that the nutricline depth is shallower during these four episodes (Fig. 3). All of them are moreover characterized by a shift in the nutrient-temperature relationship (Fig. 2) indicating a consumption of new nutrients. We are dealing with an SSCC enrichment in the northwestern tropical Pacific which persists for several months (October 1982-March 1983) and is consistent with an input of new nutrients from below, but which does not appear in the chlorophyll concentrations measured every 6 mo on the *Ryofu Maru*. Both data sources have weaknesses. The SSCC monitoring does not measure what occurs below the surface. A significant correlation exists between SSCC and integrated chlorophyll on broad data sets (Lorenzen 1970; Platt and Herman 1983), but oligotrophic ecosystems often show no relationship or, sometimes, inverse relationships (Hayward and Venrick 1982). The *Ryofu Maru* data at 137°E between 6°N and 9°N allow a look at this problem (Fig. 4): the correlation between SSCC and integrated chlorophyll is significant at the 1% level. The value  $r = 0.52$  obtained with individual stations increases to  $r = 0.70$  when enlarging the spatial scale (i.e., taking mean values between 6°N and 9°N instead of individual stations); a further improvement would probably be obtained by enlarging the time scale, but appropriate time series do not exist

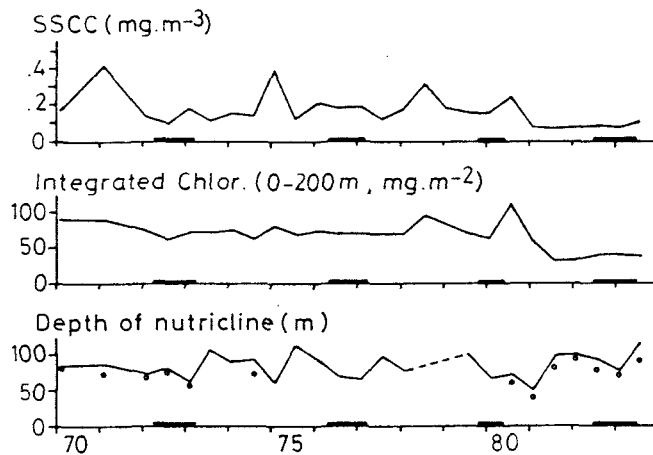


FIGURE 3.—Long-term evolution of lat. 6°N-9°N averaged parameters related to the primary production (data from the RV *Ryofu Maru* cruises at long. 137°E, Anonymous 1972 to 1984). Upper and middle panels: the chlorophyll concentrations primarily expressed in active chlorophyll a and pheophytin have been converted into chlorophyll a equivalents (Dandonneau 1979). Lower panel: the continuous line joins the depth of  $\text{PO}_4 = 0.35 \mu\text{mole} \cdot \text{L}^{-1}$ ; open circles represent the depths of  $\text{NO}_3 = 1 \mu\text{mole} \cdot \text{L}^{-1}$ . Thickened marks on the horizontal axis indicate the low sea level episodes in the western tropical Pacific.



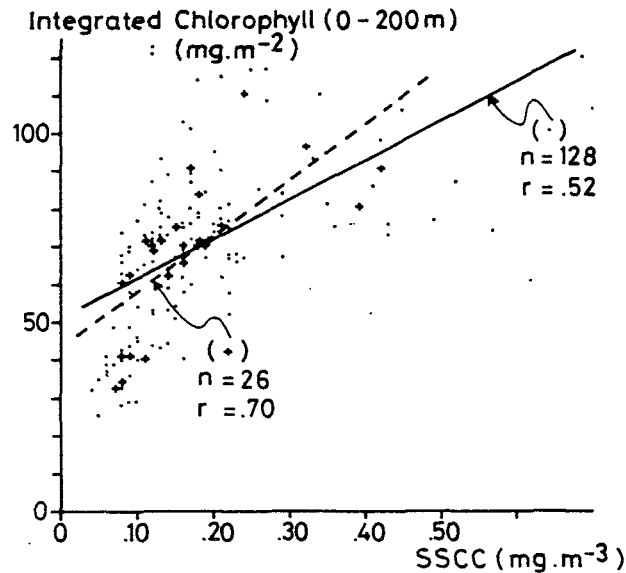


FIGURE 4.—Integrated chlorophyll (0-200 m)/SSCC relationship between lat. 6°N and 9°N (data from the RV *Ryofu Maru* cruises at long. 137°E, Anonymous 1972 to 1984). Points and continuous line: individual stations. Crosses and dashed line: averaged values for each cruise.

in this region. We can thus conclude that SSCC is a reasonable index of the chlorophyll content in the photic layer. The weakness of the *Ryofu Maru* data series is that only 4-6 stations within 3 d are available for each El Niño episode. This sampling pattern can describe the vertical structure of the ocean, but it is not helpful in large-scale studies based on chlorophyll, in which the signal to noise ratio is very low (Dandonneau and Gohin 1984).

### Subtropical Zones

At the start of the 1982-83 El Niño (and a possible cause of it?) strong southerly winds were recorded east of Australia in June and July 1982 (Harrison and Cane 1984). In the Coral and Tasman Seas, a chlorophyll enrichment occurs in austral winter between 22°S and higher latitudes (Dandonneau and Gohin 1984). This chlorophyll enrichment can be seen in austral autumn and winter of 1982 (Fig. 1), while it only appears in winter in 1983. Moreover, SSCC higher than  $0.15 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  spread northward to lat. 20°S in July-September 1982 around long. 160°E, but only to 24°S in July-September 1983 at the same longitude. The long and intense SSCC winter increase in this area in 1982 may be the result of advection of richer water from the south after the strong wind anomaly. In the Northern Hemisphere, a zone with high SSCC

values is observed off North America during the fall of 1982 (Fig. 1); this feature is especially noteworthy since most regions of the Pacific (even those from the same merchant ship voyage) show low SSCC values. Like other El Niños, the 1982-83 one resulted in temperatures and sea levels higher than normal along the California coast, and strong westerly winds at about 30°N. One would not expect increased chlorophyll concentrations with higher temperatures, and according to Chelton et al. (1982), El Niño episodes are likely to diminish advection of water from the north which generates a higher biomass. However, our data points corresponding to the enriched zone were far offshore (Fig. 1) and the thermal anomaly there did not greatly differ from zero. The high SSCC values off North America during the fall of 1982 might then be related to the severe wind conditions which prevailed during this time, and probably induced vertical mixing of deep nutrients.

A few more features which appear on Figure 1 would be worthy of discussion, but conclusion is hindered by the lack of accordance with a poorly known field of oceanic properties and by the risk of sampling or instrumental errors in SSCC measurements. For instance the shape of the area with SSCC  $>0.15 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$  centered slightly south of the Equator at 165°W in July-September 1982 (Fig. 1), while the upwelling was collapsing, is sur-

prisingly similar to the shape of the maximum of cloudiness in September 1982, derived from satellite measurements of outgoing long wave radiation (Gill and Rasmusson 1983). Similarity might be causal, i.e., high SSCC values might result from a response of the phytoplankton to attenuation of light by the clouds, or from enhanced phytoplankton growth caused by precipitation of dust and aerosols by the rain (Menzel and Spaeth 1962). It may also result, at least partly, from sampling artifacts.

The major features shown by this SSCC monitoring experiment are in agreement with the large-scale processes that affect the tropical Pacific during El Niño episodes. The collapse of the equatorial upwelling in October 1982 resulted in a nearly complete disappearance of the chlorophyll-rich area which is usually located across the Equator. A moderate enrichment persisted, however, east of long. 120°W. In the northwestern tropical Pacific, the eastward drift of the warmwater pool was followed by conditions which stimulated photosynthesis: a shallower thermocline, and more light penetrating to the nutrients gave rise to unusually high chlorophyll concentrations west of 180° from October 1982 to March 1983. In April-June 1983, the equatorial upwelling in the eastern Pacific was still reduced by the El Niño conditions, and the enrichment in the northwestern tropical Pacific was less intense; during this period, low chlorophyll concentrations prevailed over most of the tropical Pacific.

### ACKNOWLEDGMENTS

I would like to thank Henri Walico for the thousands of chlorophyll measurements which are the basis of the present work. I am indebted to the captains and crews of the merchant ships who call at Nouméa for kindly and carefully sampling and filtering at sea.

### LITERATURE CITED

- ANONYMOUS.  
1972-84 The results of marine meteorological and oceanographical observations. Jpn. Meteorol. Agency, Tokyo, Nos. 47-72.
- BAKER, K. S., R. C. SMITH, AND J. R. NELSON.  
1983. Chlorophyll determinations with filter fluorometer: lamp-filter combination can minimize error. *Limnol. Oceanogr.* 28:1037-1040.
- BARBER, R. T., AND F. P. CHAVEZ.  
1983. Biological consequences of El-Niño. *Science* 222:1203-1210.
- BJERKNES, J.  
1966. Survey of El-Niño, 1957-58 in its relation to tropical Pacific meteorology. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.* 12:25-86.
- CANE, M. A.  
1983. Oceanographic events during El-Niño. *Science* 222:1189-1195.
- CHELTON, D. B., P. A. BERNAL, AND J. A. MCGOWAN.  
1982. Large scale interannual physical and biological interaction in the California Current. *J. Mar. Res.* 40:1095-1125.
- DANDONNEAU, Y.  
1979. Concentrations en chlorophylle dans le Pacifique tropical sud-ouest: comparaison avec d' autres aires océaniques tropicales. *Oceanol. Acta* 2:133-142.  
1982. A method for the rapid determination of chlorophyll plus phaeopigments in samples collected by merchant ships. *Deep-Sea Res.* 29:647-654.
- DANDONNEAU, Y., AND F. GOHIN.  
1984. Meridional and seasonal variations of the sea surface chlorophyll concentration in the southwestern tropical Pacific (14 to 32°S, 160 to 175°E). *Deep-Sea Res.* 31:1377-1393.
- DONGUY, J. R., W. BOUR, P. GALENON, AND J. A. GUEREDRAT.  
1978. Les conditions océanographiques et la pêche de la bonite (*Katsuwonus pelamis*) dans le Pacifique occidental. *Cah. ORSTOM, Ser. Oceanogr.* 16:309-317.
- DONGUY, J. R., AND A. DESSIER.  
1983. El-Niño like events observed in the tropical Pacific. *Mon. Weather Rev.* 111:2136-2139.
- DONGUY, J. R., AND C. HENIN.  
1976. Anomalous navifacial salinities in the tropical Pacific Ocean. *J. Mar. Res.* 34:355-364.
- FELDMAN, G., D. CLARK, AND D. HALPERN.  
1984. Satellite color observations of the phytoplankton distribution in the eastern equatorial Pacific during the 1982-83 El-Niño. *Science* 226:1069-1070.
- GILL, A. E., AND E. M. RASMUSSON.  
1983. The 1982-83 climate anomaly in the equatorial Pacific. *Nature* 306:229-234.
- HARRISON, D. E., AND M. A. CANE.  
1984. Changes in the Pacific during the 1982-83 event. *Oceanus* 27(2):21-28.
- HAYWARD, T. L., AND E. L. VERNICK.  
1982. Relation between surface chlorophyll, integrated chlorophyll and integrated primary production. *Mar. Biol. (Berl.)* 69:247-252.
- HOLM-HANSEN, O., C. J. LORENZEN, R. W. HOLMES, AND J. D. STRICKLAND.  
1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons.* 30:3-15.
- KOBLENTZ-MISHKE, O. J., V. V. VOLKOVINSKY, AND J. G. KABANOVA.  
1970. Plankton primary production of the world ocean. In W. S. Wooster (editor), *Scientific exploration of the southern Pacific*. Nat. Acad. Sci., Wash., D.C., p. 183-193.
- LORENZEN, C. J.  
1970. Surface chlorophyll as an index of the depth, chlorophyll content, and primary productivity of the euphotic layer. *Limnol. Oceanogr.* 15:479-480.
- MENZEL, D. W., AND J. P. SPAETH.  
1962. Occurrence of ammonia in Sargasso sea water and in rain water at Bermuda. *Limnol. Oceanogr.* 7:159-162.
- MEYERS, G.  
1982. Interannual variation in sea level near Truk Island - A bimodal seasonal cycle. *J. Phys. Oceanogr.* 12:1161-1168.
- MEYERS, G., AND J. R. DONGUY.  
1984. The north equatorial countercurrent and heat storage

DANDONNEAU: MONITORING SEA SURFACE CHLOROPHYLL CONCENTRATION

- in the western Pacific Ocean during 1982-83. *Nature* 312: 258-260.
- OU DOT, C., AND B. WAUTHY.  
1976. Upwelling et dôme dans le Pacifique tropical occidental distributions physico-chimiques et biomasse végétale. *Cah. ORSTOM, Sér. Oceanogr.* 14:27-48.
- PLATT, T., AND A. W. HERMAN.  
1983. Remote sensing of phytoplankton in the sea: surface layer chlorophyll as an estimate of water column chlorophyll and primary production. *Int. J. Remote Sensing* 4:343-351.
- QUINN, W. H., D. O. ZOPF, K. S. SHORT, AND R. T. W. KUO YANG.  
1978. Historical trends and statistics of the Southern Oscillation, El-Niño, and Indonesian droughts. *Fish. Bull., U.S.* 76:663-678.
- SCHREIBER, R. W., AND E. A. SCHREIBER.  
1984. Central Pacific seabirds and the El-Niño southern oscillation: 1982 to 1983 perspectives. *Science* 225:713-716.
- SHARP, J. H., M. J. PERRY, E. H. RENGER, AND R. W. EPPLEY.  
1980. Phytoplankton rate processes in the oligotrophic waters of the central north Pacific Ocean. *J. Plankton Res.* 2:335-353.
- VOITURIEZ, B., AND A. HERBLAND.  
1984. Signification de la relation nitrate/température dans l'upwelling équatorial du Golfe de Guinée. *Oceanol. Acta* 7:169-174.
- WALKER, G. T.  
1924. World weather II. *Mem. India Meteorol. Dep.* 24: 275-332.
- WALSH, J. J.  
1981. A carbon budget for overfishing of Peru. *Nature* 290: 300-304.
- WYRTKI, K.  
1978. Monitoring the strength of equatorial currents from XBT sections and sea level. *J. Geophys. Res.* 83C:1935-1940.  
1985. Sea level fluctuations in the Pacific during the 1982-83 El-Niño. *Geophys. Res. Lett.* 12:125-128.
- YAMANAKA, H.  
1984. The relationship between El-Niño episodes and fish migration and yields in the western Pacific. *Trop. Ocean-Atmos. Newsl.* 25:2-4.

ANNEXE F

## An empirical approach to the island mass effect in the south tropical Pacific based on sea surface chlorophyll concentrations

YVES DANDONNEAU\* and LOIC CHARPY†

(Received 29 February 1984; in revised form 22 August 1984; accepted 7 January 1985)

**Abstract**—The island mass effect is defined here as the relationship between sea surface chlorophyll concentration (SSCC) and distance to the nearest island (DNI), assuming that SSCC is an index of biomass in the entire photic layer and that variable currents in this region result in evenness of effects around islands. The study uses about 8500 SSCC randomly sampled by ships of opportunity in the tropical Pacific from 0° to 25°S between 160°E and 130°W, and determination of DNI for each sample.

At each place of the field, the mean SSCC value and the SSCC–DNI correlation and regression slope have been computed using all SSCC–DNI pairs available at a distance of <240 nmi from that place. The highest mean SSCC values are found near the equator and originate from upwelling; south of 20°S, relatively high SSCC mean values are found in the western part corresponding to winter enrichment. These large-scale climatic features give more variance than presence or absence of islands, biasing the SSCC–DNI correlation in transition zones; significantly negative correlations (i.e., SSCC increase when approaching islands) are found mainly in a large patch between 13° and 20°S, including Vanuatu, Fiji, Tonga, and Samoa islands. Since these islands have rivers and no closed lagoon, the island mass effect is supposed to result mostly from land drainage. Positive correlations for the Tuamotu Archipelago (low atolls) suggest that the dominant effect could be predation by the coral reef benthic communities. Involving opposite phenomena, island mass effects are weak in the south tropical Pacific and, on the average, SSCC generally does not increase by more than 10% in 40 mi.

### INTRODUCTION

MANY changes occur in the ocean near islands. They are especially noticeable in tropical regions, where fishes, even pelagic species, are found in greater abundance in the vicinity of islands (BLACKBURN, 1965; SUND *et al.*, 1981). The "island mass effect" was introduced by DOTY and OGURI (1956) for the shoreward increase in phytoplankton productivity which they believed explained, in part, the increased concentration of grazers and predators. GILMARTIN and REVELANTE (1974), using more data, found a similar trend in the chlorophyll distribution. The distributions of biomass and productivity around an island, however, are extremely variable, and a regular shoreward increase is not an absolute rule (BENNETT and SCHAEFER, 1960; JONES, 1962; RICARD and DELESALLE, 1982). Among other factors that can generate irregular patterns, an obvious source of heterogeneity is the dispersion of enrichment products by currents whose direction and strength vary with time. A time varying velocity field, combined with the time lag of biological responses, complicate the concept of

---

\* Groupe SURTROPAC, Centre ORSTOM, B.P. A5 – Nouméa, New Caledonia.

† Centre ORSTOM, B.P. 529 – Papeete, French Polynesia.

'upstream' and 'downstream', so that new strategies must be applied for mesoscale studies of island mass effects.

The present study is based on determination of more than 8500 sea surface chlorophyll concentrations (SSCC). Surface seawater samples were collected in the South Pacific during a five-year period (1978 to 1982) as a part of the SURTROPAC program at the Centre ORSTOM de Nouméa. The extremely large data set and the multitude of islands in the region (Fig. 1) allow an empirical approach to the "island mass effect" based on SSCC.

#### MATERIAL AND METHODS

##### *Sampling program*

Crews of cooperating ships of opportunity sailing from New Caledonia to California or Panama sampled the sea surface in regions strewn with islands or in the open ocean. The data are distributed mostly along tracks from New Caledonia—the Solomon Islands—Vanuatu to Fiji and Hawaii or to the Society Islands and Panama, with or without passing through the southern Tuamotu Archipelago. The maximum density of data is found between New Caledonia and the Samoa Islands.

##### *SSCC estimation*

The method of DANDONNEAU (1982) for the determination of SSCC in samples collected by merchant ships was used. Samples (20 ml) are filtered by the crew using Millipore filters HA type, 13 mm in diameter; the filters are stored in the dark until it is possible to measure fluorescence in the laboratory, which is done without extraction. Long-term storage at ambient temperature causes a degradation of active chlorophyll *a* during the first two or three weeks; however, measurements have shown that thereafter fluorescence does not vary for months. The results are expressed as chlorophyll + phaeopigments.

##### *Relationship of SSCC and island mass effects*

Since island mass effects are likely to develop downstream, a previous knowledge of the currents in the South Pacific would be useful for this study. However, they are not well known, but there are many indications that the flows are extremely variable in the south tropical Pacific (ELDIN, 1983). Consequently, no prevailing direction could be assumed and the distance to the nearest island (DNI) was used for each SSCC value. Figure 2 shows the SSCC–DNI relationship at Vanuatu and Tuamotu, areas where many and relatively few samples, respectively, were collected. Previously, DOTY and OGURI (1956) related  $^{14}\text{C}$  fixation to the distance from shore. As a sufficiently complete computerized coastline is not available for the South Pacific, information has been drawn from marine charts and processed as follows. A matrix A, 125 lines  $\times$  350 rows, in which each element represents a  $12' \times 12'$  square has been opened. Thus the matrix represents  $25^\circ$  in latitude  $\times$   $70^\circ$  in longitude, corresponding to the study area. The matrix was first set to zero, then the value 1 was assigned to the elements where an island (or part of an island or a reef) was present (Fig. 1).

Each of the 8565 SSCC values can be positioned in matrix A at coordinates  $X_0$  and  $Y_0$ . The space around  $(X_0, Y_0)$  is then thoroughly explored farther and farther until an element of A is found equal to unity, i.e. until the nearest island is encountered. The distance between the observation and the nearest island is then given in nautical miles by  $\text{DNI} = 12 ((X_0 - X_i)^2 + (Y_0 - Y_i)^2 \cos^2 \Phi)^{1/2}$ , where  $\Phi$  is the latitude of the observation and  $X_i$  and  $Y_i$  are the coordinates of the nearest island in matrix A.

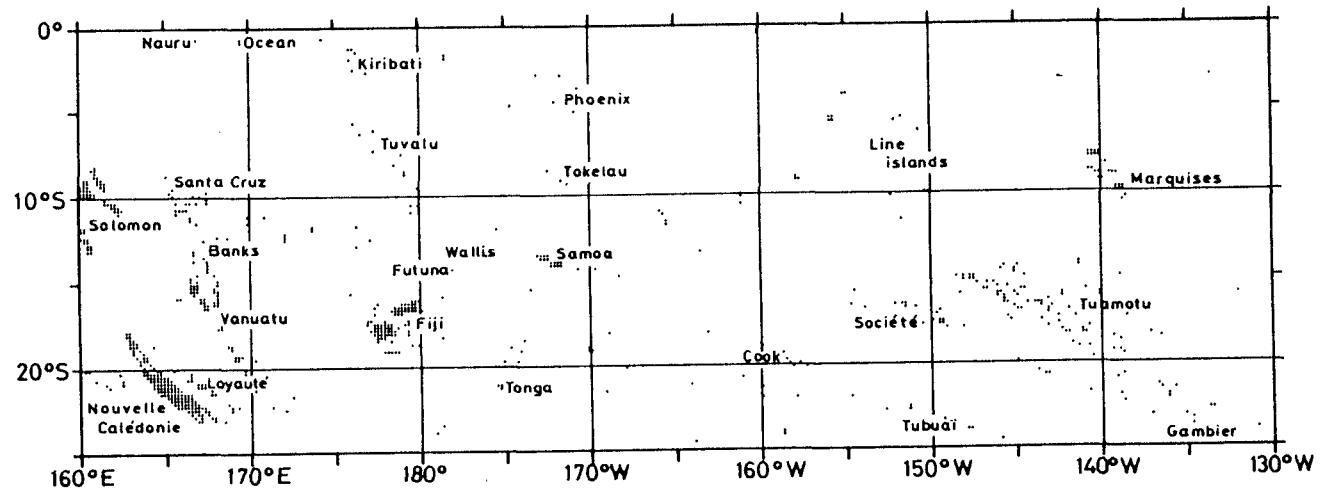


Fig. 1. Study area, showing position of islands (presence or absence of islands or banks in 12' squares).

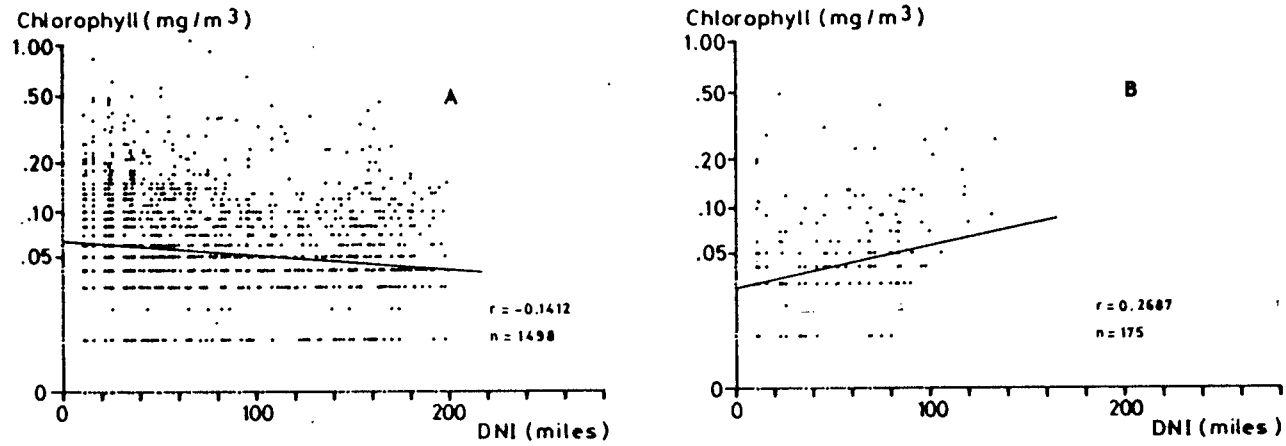


Fig. 2. SSCC-DNI relationships at points A (Vanuatu) and B (Tuamotu). The positions of A and B are shown in Figs 3 to 7.



Thus DNI is defined as 12 mi due to the grid adopted for matrix A. This definition is coarse compared to the studies of DOTY and OGURI (1956) and GILMARTIN and REVELANTE (1974) where DNI was within 16 or 22 mi, respectively. However, the range of distances we can examine is much wider (Fig. 2) and the poor precision associated with the 12' × 12' grid is unimportant for the present large-scale study.

## RESULTS

To map statistical properties of the field [mean SSCC, correlation and regression slope between  $\text{Log}(1 + \text{SSCC})$  and DNI], the estimate at a place ( $X, Y$ ) of the ocean has been computed using all the available observations taken from a circle with its center at ( $X, Y$ ) and a radius  $R$  (Fig. 3). These statistical properties may vary according to  $R$ , and a convenient scale must then be adopted. Results corresponding to various  $R$  values are shown in Table 1; they have been obtained at three places: point A is at 20°S, 171°E, east of the Vanuatu Islands; point B is at 15°S, 142°W, north of the Tuamotu Archipelago (A and B are representative of two wide areas with opposite properties). The third point is at 16°S, 180°, close by Vanua Levu (a large island of the Fiji Islands), allowing a relatively small-scale study focused on a single island.

The statistics estimated from <100 observations are generally not significant (Table 1). The lower limit of  $R$  is then a function of the density of observations (Fig. 3). At point A,  $R = 36$  nmi gives the best correlation and the strongest slope, suggesting that small-scale phenomena are dominant. However, this scale does not give significant results in the Fiji or in Tuamotu islands, where data are scarce. Enlarging the scale up to 400 mi does not improve the results at any of the three points; large-scale geographical trends in SSCC probably tend to dominate island mass effects. A radius equal to 240 nmi has been adopted since it appears that this distance gives both significant correlations and strong regression slopes (Table 1). Furthermore, it allows statistical estimates with more than 50 SSCC–DNI pairs over a large part of the studied area (Fig. 3). The areas where fewer than 50 observations are available within 240 nmi of an island exhibit unstable and unreliable correlation coefficients and will be ignored hereafter.

The mean SSCC values that cover 5 years (1978 to 1982) are shown in Fig. 4. The areas where SSCC is lower than  $0.06 \text{ mg m}^{-3}$  spread in a basin between the Fiji and Tokelau islands and east of 170°W where they include the Cook and Tuamotu islands. The south edge of the studied zone exhibits SSCC mean values higher than  $0.08 \text{ mg m}^{-3}$  west of 170°W, corresponding to an area where winter vertical mixing alternates with oligotrophic summer conditions (DANDONNEAU and GOHIN, 1984). Equatorial upwelling results in SSCC higher than  $0.10 \text{ mg m}^{-3}$  north of the Marquesas Islands (10°S) in the east, north of the Tokelau Islands (6°S) in the central part, and north of the Solomon Islands (12°S) in the west, where doming mechanisms may also interfere (OUDOT and WAUTHY, 1976).

Positive and negative correlation coefficients between  $\text{Log}(1 + \text{SSCC})$  and DNI are equally abundant (Fig. 5). The correlation coefficient for all 8565 data points is  $r = 0.051$ . Negative correlations (i.e., increasing SSCC when approaching islands) dominate between the Vanuatu and Samoa islands and around the Society Islands, in regions where the density of data is highest (point A, Fig. 2). Areas with negative correlations also are seen in the Coral Sea, around the Solomon Islands, to the equator at 165°W, and south of the Tuamotu Archipelago, in regions where the density of data is relatively low. Positive correlations (i.e., an inverse island mass effect!) are seen west and north of Vanuatu, west of the Tuvalu

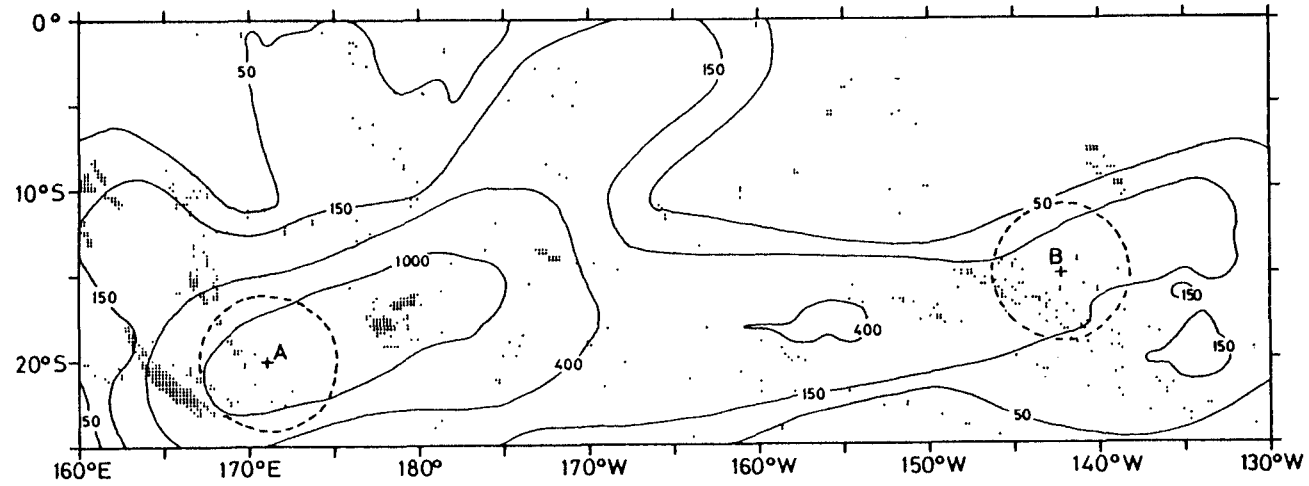


Fig. 3. Density of data (numbers correspond to the amount of SSCC data within 240 nmi). + indicates center of circle with radius of 240 nmi for (A) Vanuatu Islands, (B) Tuamotu Archipelago.

Table 1. Effect of varying scale

		Radius of the circle in which observations are taken into account (nmi)							
		400	320	240	180	120	90	60	36
A: Vanuatu Islands 20°S, 171°E	<i>n</i>	2534	2045	1498	907	430	285	146	37
	<i>r</i>	-0.13	-0.16	-0.14	-0.11	-0.13	-0.08	-0.16	-0.37
	<i>b</i>	$-0.18 \times 10^{-2}$	$-0.21 \times 10^{-2}$	$-0.18 \times 10^{-2}$	$-0.16 \times 10^{-2}$	$-0.26 \times 10^{-2}$	$-0.18 \times 10^{-2}$	$-0.53 \times 10^{-2}$	$-3.19 \times 10^{-2}$
	<i>P</i>	$2 \times 10^{-9}$	$2 \times 10^{-10}$	$7 \times 10^{-8}$	$1 \times 10^{-3}$	$6 \times 10^{-3}$	$18 \times 10^{-2}$	$5.3 \times 10^{-2}$	$2.5 \times 10^{-2}$
B: Tuamotu Archipelago 15°S, 142°W	<i>n</i>	405	270	175	130	77	55	32	15
	<i>r</i>	0.22	0.33	0.29	0.19	0.02	0.03	-0.11	0.15
	<i>b</i>	$0.40 \times 10^{-2}$	$0.68 \times 10^{-2}$	$0.67 \times 10^{-2}$	$0.48 \times 10^{-2}$	$0.05 \times 10^{-2}$	$0.08 \times 10^{-2}$	$-0.36 \times 10^{-2}$	$0.97 \times 10^{-2}$
	<i>P</i>	$7 \times 10^{-6}$	$2 \times 10^{-8}$	$1 \times 10^{-4}$	$2.9 \times 10^{-2}$	$89 \times 10^{-2}$	$84 \times 10^{-2}$	$55 \times 10^{-2}$	$59 \times 10^{-2}$
Fiji Islands 16°S, 180°	<i>n</i>	2566	1796	1230	876	523	340	135	40
	<i>r</i>	-0.02	-0.10	-0.16	-0.16	-0.15	-0.10	-0.21	-0.09
	<i>b</i>	$-0.03 \times 10^{-2}$	$-0.21 \times 10^{-2}$	$-0.35 \times 10^{-2}$	$-0.39 \times 10^{-2}$	$-0.39 \times 10^{-2}$	$-0.33 \times 10^{-2}$	$-0.76 \times 10^{-2}$	$-0.51 \times 10^{-2}$
	<i>P</i>	$33 \times 10^{-2}$	$2 \times 10^{-3}$	$3 \times 10^{-8}$	$4 \times 10^{-6}$	$8 \times 10^{-4}$	$6.5 \times 10^{-2}$	$2 \times 10^{-2}$	$57 \times 10^{-2}$

*n*, Number of observations; *r*, correlation coefficient between Log (1 + SSCC) and DNI; *b*, regression slope of Log (1 + SSCC) on DNI; and *P*, probability of the null hypothesis.

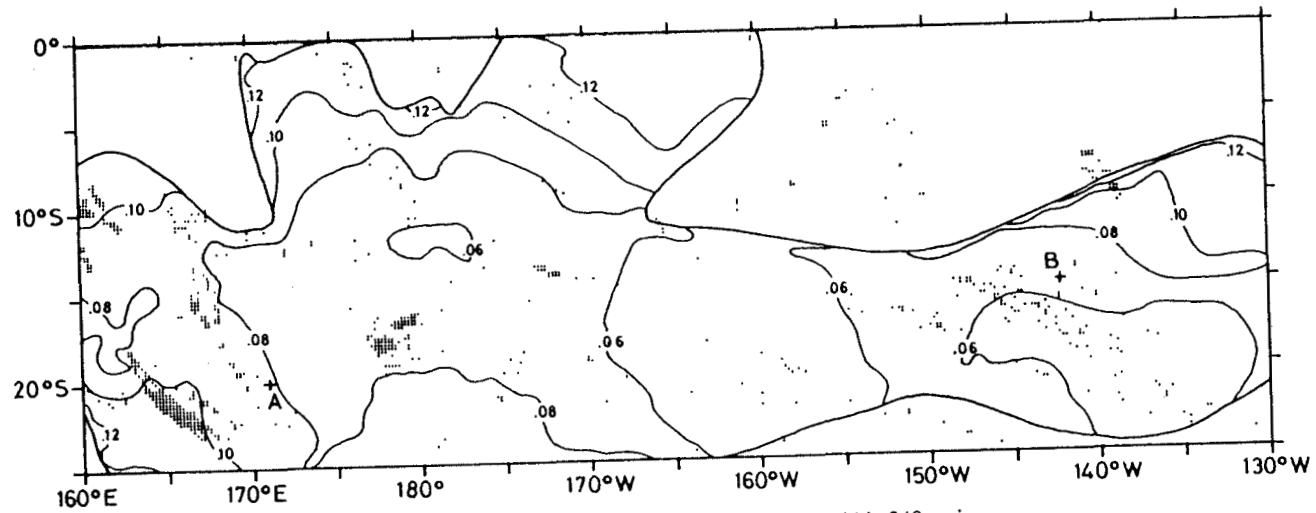


Fig. 4. Mean SSCC estimated from observations within 240 nmi.



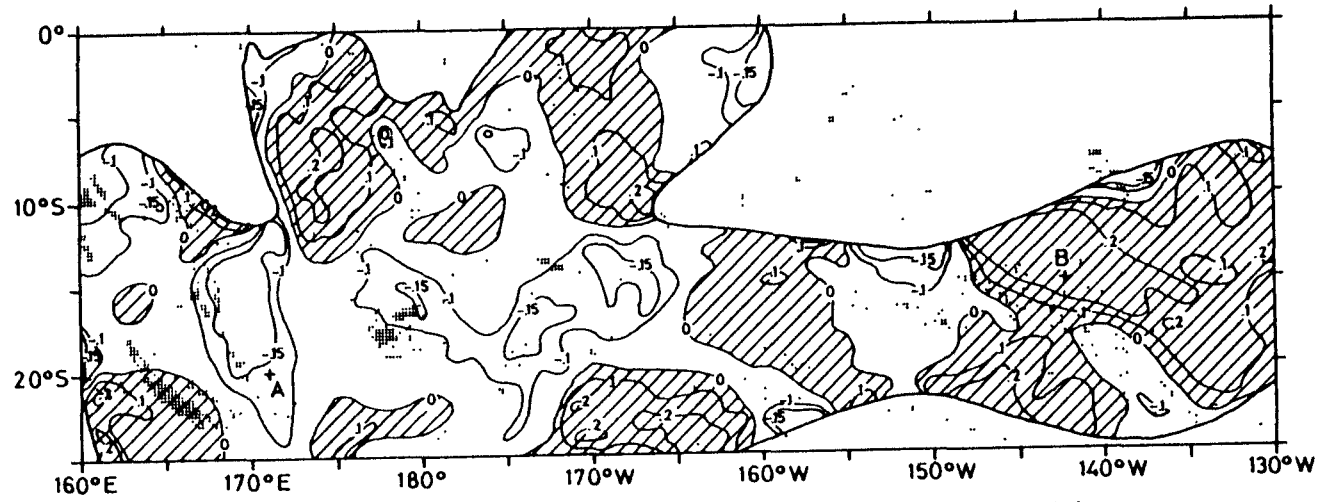


Fig. 5. SSCC-DNI correlations estimated from observations within 240 nmi. Positive correlations (hatched) indicate decreasing SSCC when approaching islands.

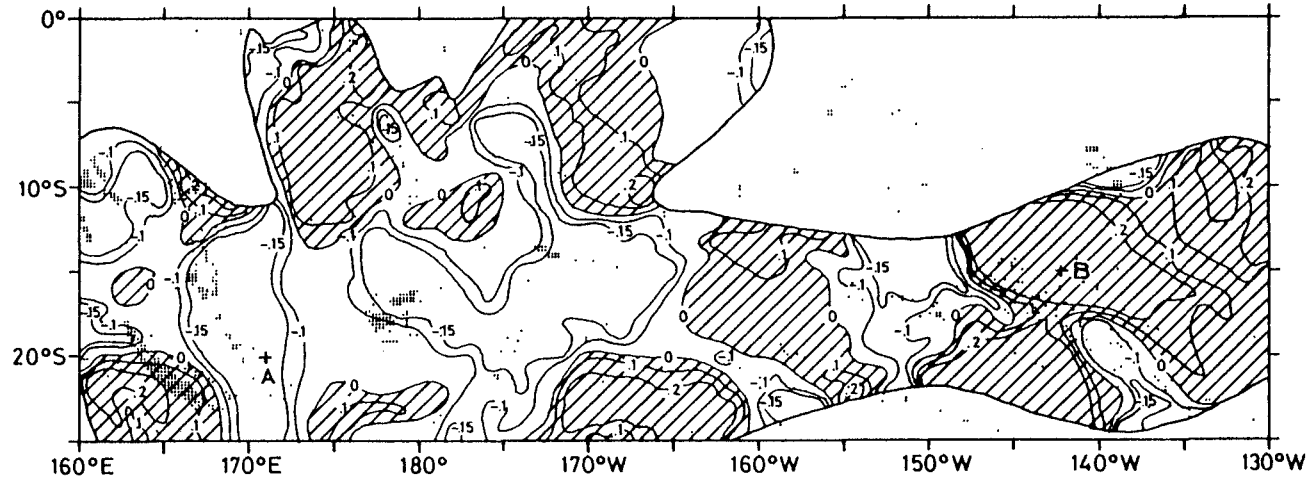


Fig. 6. Regression slopes of SSCC on DNI estimated from observations within 240 nmi. Positive regressions (hatched) indicate decreasing SSCC when approaching islands.

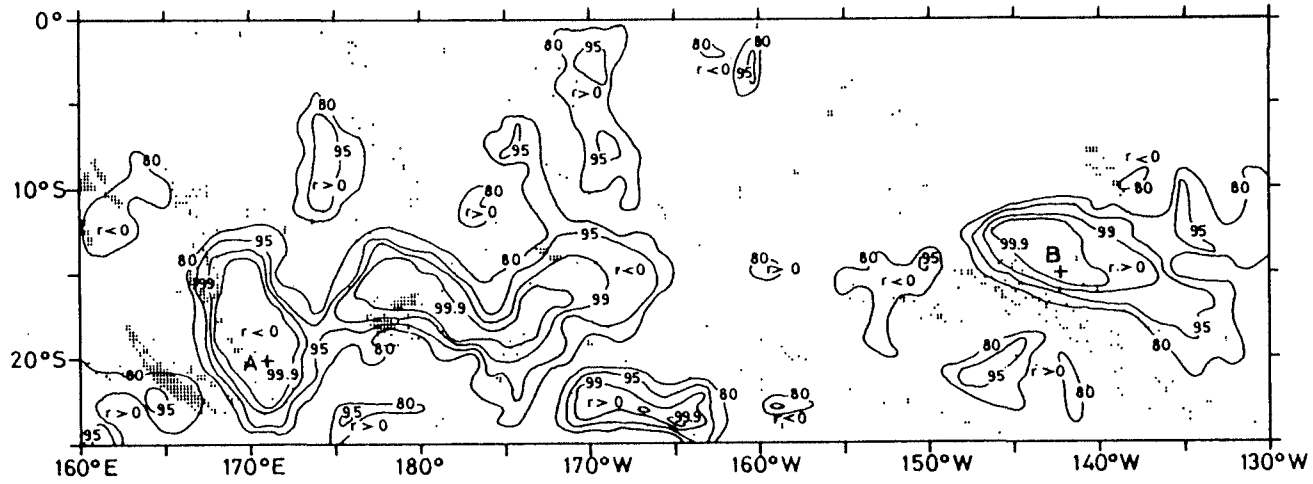


Fig. 7. Probability of positive or negative correlations (in percent) = probability of  $t < |r|((n-2)/(1-r^2))^{1/2}$ , computed using series expansions (ABRAMOWITZ and SEGUN, 1965).

Islands, east of the Tokelau and Phoenix islands, south of the Fiji and Tonga islands, around the Cook Islands and east and south of the Tuamotu Archipelago (point B, Fig. 2). Only around New Caledonia, north of Wallis and Futuna, south of Fiji, and north of the Cook Islands are positive correlations encountered corresponding to more than 400 available data points (Figs 3 and 5). Regression slopes follow a similar pattern (Fig. 6). The significance of the correlation coefficients between  $\text{Log}(1 + \text{SSCC})$  and DNI mapped on Fig. 5 cannot be estimated in a simple way. For each estimate  $r$  of the correlation coefficient, we know the number of observations  $n$ , and we can compute the probability  $P$  of  $t > |r| (n-2)^{1/2} (1-r^2)^{-1/2}$  under the null hypothesis of no relationship. The probability varies according to the scale of study (Table 1). It is obvious too that neighbouring  $r$  estimates are not independent, since the data used for each  $r$  determination partly overlap; in this bearing, the significance of a correlation coefficient obtained at one locality is improved if similar  $r$  values are found nearby. The significance levels  $(1-P)$  that are mapped therefore are indices for the comparison of the computed correlations rather than exact levels of significance. Since most tables of Student's  $t$  are not convenient for small  $r$  values and large numbers of observations (Figs 3 and 5),  $P$  has been computed using series expansions (ABRAMOWITZ and SEGUN, 1965). Significance levels  $(1-P)$  better than 95% are mainly found in two wide areas: between the Vanuatu and Samoa islands, corresponding to negative  $r$  values, and northeast of the Tuamotu Archipelago, where  $r$  is positive, implying a significant SSCC decrease when approaching islands. Smaller areas where  $1-P$  is  $>95\%$  appear at the periphery; they mostly correspond to positive SSCC-DNI correlations (Fig. 7).

#### DISCUSSION

Primary production results from processes in the whole photic layer and the role of the subsurface chlorophyll maximum has often been emphasized (e.g., VERNICK *et al.*, 1973; HERBLAND and VOITURIEZ, 1979). A close relationship between SSCC and integrated primary production has been shown by LORENZEN (1970), but HAYWARD and VERNICK (1982) warn against an excessive use of this relationship, especially in oligotrophic zones where the compensation depth and nutrient-rich waters are very deep. Most of the south tropical Pacific relates to oligotrophic conditions (MCGOWAN, 1974), so that the conclusions of this study might be limited. However, a positive relation between SSCC and integrated primary production can reasonably be expected, mainly because, due to specific aspects of the sampling by ships of opportunity, our SSCC observations in all parts of the studied area are evenly distributed throughout the five-year period. On such a time scale, either an inverse relation, or no relation, between SSCC and integrated primary production is unlikely.

The modifications to the oceanic environment due to an island are relevant to three categories of factors (SANDER, 1981). The first is land drainage from river outflows, human wastes, or springs of underground waters; the effects differ whether large communities are present or not, whether agriculture is developed and fertilizers are used, and whether a barrier reef maintains most of the enrichment in a lagoon. Whatever the specific conditions are, an SSCC increase is expected. The second category is relevant to benthos-water interactions; animals are especially abundant on the slopes of the Pacific islands where corals and associated species are adapted for feeding on plankton biomass and on seston. These forms would clear up the sea water if they were not simultaneously excreting; thus, an immediate effect of the coral reef benthos is a decrease in the phytoplankton biomass, while further utilization of regenerated nutrients can lead to an increase downstream at remote distances. The third category, internal waves, was identified by SANDER (1981) as a dominant



phenomenon allowing vertical mixing and input of new nutrients from deeper waters into the surface mixed layer. Turbulence generated in a current by an island (BARKLEY, 1972) may also favour vertical mixing or divergent eddies. An SSCC increase is expected to result from this category of factors, the effects of which will vary in intensity, place, and time according to the variability of the currents. To summarize, only if predation by benthic animals is very important will SSCC decrease when approaching an island. The other island mass effects are expected to produce an SSCC increase when DNI decreases, and thus is a negative correlation.

The correlation coefficients shown on Fig. 5 are low and their significance at the 5% level is only obtained on a small part of the studied area (Fig. 7). The large patch between the Vanuatu and Samoa islands with significant negative correlations also corresponds to the zone where sampling density is maximum (Fig. 3). In most places, data are not abundant enough to draw any conclusions. The patches with significant positive correlations bring up a problem; in these patches, SSCC decreases with DNI, which, if related to island mass effects, could only be explained by the dominance of grazing close to the islands. The patch with significantly positive SSCC–DNI correlations between Tuvalu and the Santa Cruz islands covers a region where SSCC is relatively high due to equatorial upwelling (Fig. 4) and where few islands are present (Fig. 1). Thus, the selection of SSCC–DNI pairs within 240 mi, which initiates the statistical computations, brings in many pairs with large DNI (due to the scarcity of islands) and large SSCC (due to equatorial upwelling). In this patch, positive correlations result from the repartition of islands and from the existence of an enrichment phenomenon that dominates the island mass effect. This is also true for the patches with significantly positive correlations south of the Fiji Islands, and south of New Caledonia. Higher SSCC to the south (Fig. 4) result from a winter enrichment due to enhanced vertical mixing (DANDONNEAU and GOHIN, 1984) and, in addition, islands are scarce. Consequently, at 22°S, 164°E, for instance, the correlation coefficient ( $r = +0.10$  for 410 observations) is equal to  $-0.03$  for 213 observations (non significant), when winter data (May to October) are ignored.

The large patch with  $r$  significantly positive northeast of the Tuamotu Archipelago perhaps requires more attention. It corresponds to a transition zone between oligotrophic waters in the southwestern part and northeastern waters coming from the rich equatorial and eastern Pacific; the SSCC gradient northeast of the Tuamotu Islands (Fig. 4) results from this transition. However, when the effects of the gradient are partly reduced, by using smaller scales of study, significance is lost, but  $r$  is still positive (Table 1). This archipelago spreads in a region with a poorly known but apparently uniform physical environment; the contours of most properties reveal weak horizontal gradients (BARKLEY, 1968), and XBT data from ships of opportunity sailing from Tahiti to Panama show that the thermocline topography is flat in the Tuamotu area. At the latitude of the Tuamotu Archipelago, the South Equatorial Current flows westwards (ELDIN, 1983) through the thick and widespread island network. The benthic filter feeder communities of these coral islands seem able to exert an important grazing pressure on the passing plankton populations, thereby reducing the phytoplankton and zooplankton biomasses. It seems unlikely that the resulting decrease in grazing by zooplankton would be sufficient for an enhanced phytoplankton growth, because the mixed layer is nutrient depleted and the nutricline is very deep in this region. Furthermore the Tuamotu Archipelago consists of atolls, so that land drainage is reduced and mostly benefits the closed lagoon. Thus, a grazing effect by the benthic communities of the Tuamotu Archipelago may contribute to the positive SSCC–DNI correlation in this region.

It is noteworthy that the islands in the largest patch with significantly negative correlations

(Fig. 7) are high islands without closed lagoons (Vanuatu, Fiji, Tonga, and Samoa). Such configurations are favorable for land drainage and input of terrigenous nutrients to the sea. New Caledonia is also a high island but is surrounded by a lagoon which retains most of the inputs from land, resulting in positive or non significant SSCC–DNI correlations.

The regression slopes of  $\text{Log}(1 + \text{SSCC})$  on DNI mapped in Fig. 6 are very low. Absolute values generally are  $<0.0025$ , corresponding to a 11% variation in 40 mi. The slopes do not describe a phenomenon developing in a few determined directions from an island, but rather an empirical relation observed on the entire circumference. Hence, our observations are more accountable for presumably unaffected large sectors than for narrow sectors where an island mass effect can be expected to develop. The resulting confusion is partly responsible for the low regression slopes. As a comparison, similar data processing has been applied to the results from a cruise around the Scilly Islands, where an island mass effect on SSCC was observed in two main directions, due to vertical mixing of nutrients (SIMPSON *et al.*, 1982). For SSCC–DNI pairs we found that  $r$  is equal to  $-0.67$  and slope  $b$  is equal to  $-0.037$ , with DNI ranging from a few miles to 40. The slope is one order of magnitude larger than those found during the present work, in spite of a similar empirical approach. Hence, it seems that the island mass effect on SSCC is weak in the south tropical Pacific, if compared to temperate seas where shallow nutrients can be brought to the surface by island-induced turbulence. In the South Pacific, weak currents (ELDIN, 1983) and a deep nutricline make such mixing difficult; land drainage and benthos–sea interactions are weak but probably dominate island mass effects.

#### CONCLUSIONS

In a previous work (DANDONNEAU, 1979), island mass effects were suggested as an explanation for the relatively high chlorophyll concentrations in the southwestern tropical Pacific. The present study indicates that this opinion probably must be moderated since the mean SSCC values (Fig. 4) from a larger data set are distributed in agreement with large-scale climatic factors and the vicinity of islands apparently has only a slight effect on SSCC. A significant negative SSCC–DNI correlation is mainly found from Vanuatu to Samoa, where high islands lack closed peripheral lagoons so that water from land drainage enriches the ocean. Low islands or atolls of the central South Pacific have no rivers and the relation between SSCC and DNI is uncertain. A SSCC decrease when approaching islands in the Tuamotu area even suggests that grazing by the rich coral reef communities dominates other island mass effects; then, the mature reef ecosystem would exploit the pelagic one, as often observed at interfaces between two ecosystems (FRONTIER, 1978). This scheme is a possible explanation for the discrepancy between well-known fish concentrations around islands and the uncertainty of an enrichment at the primary production level. Exploitation of planktonic living forms by the coral reef communities realizes a short cut between primary producers and pelagic fishes, with loops as complex as ammonium excretion by fishes benefiting coral ecosystems (MEYER *et al.*, 1983). Turbulent vertical mixing of nutrients could not be identified here as an important mechanism for inducing phytoplankton growth. This is probably due to slow currents and deep nutricline (below 200 m in the central South Pacific).

*Acknowledgements*—This study was made possible by the kind cooperation of the officers of many merchant ships that call at Nouméa; the patient sampling and careful filtrations enabled us to investigate the entire tropical South Pacific. We also wish to thank Henri Walico for his diligence in filter processing and chlorophyll measurements.

## REFERENCES

- ABRAMOWITZ M. and I. A. SEGUN (1965) *Handbook of mathematical functions with formulas, graphs, and mathematical tables*. Dover Publications, Inc., New York.
- BARKLEY R. A. (1968) *Oceanographic atlas of the Pacific Ocean*. University of Hawaii Press, Honolulu, 20 pp., 156 figs.
- BARKLEY R. A. (1972) Johnston Atoll's wake. *Journal of Marine Research*, **30**, 201–216.
- BLACKBURN M. (1965) Oceanography and the ecology of tunas. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review*, **3**, 299–322.
- BENNETT E. B. and N. B. SCHAEFER (1960) Studies of physical, chemical and biological oceanography in the vicinity of the Revillaz Gagedo Islands during the "Island current survey" of 1957. *Inter American Tropical Tuna Commission, Bulletin*, **4**, 219–317.
- DANDONNEAU Y. (1979) Concentrations en chlorophylle dans le Pacifique tropical sud-ouest: comparaison avec d'autres aires océaniques tropicales. *Oceanologica Acta*, **2**, 133–142.
- DANDONNEAU Y. (1982) A method for the rapid determination of chlorophyll plus phaeopigments in samples collected by merchant ships. *Deep-Sea Research*, **29**, 647–654.
- DANDONNEAU Y. and F. GOHIN (1984) Meridional and seasonal variations of the sea surface chlorophyll concentration in the southwestern tropical Pacific (14 to 32°S, 160 to 175°E). *Deep-Sea Research*, **31**, 1377–1393.
- DOTY M. S. and M. OGURI (1956) The island mass effect. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **22**, 33–37.
- ELDIN G. (1983) Eastward flows of the South Equatorial Central Pacific. *Journal of Physical Oceanography*, **13**, 1461–1467.
- FRONTIER S. (1978) Interface entre deux écosystèmes: exemple dans le domaine pélagique. *Annales de l'Institut Océanographique, Paris*, **54**, 95–106.
- GILMARTIN M. and N. REVELANTE (1974) The "island mass" effect on the phytoplankton and primary production of the Hawaiian islands. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **16**, 181–204.
- HAYWARD T. L. and E. L. VERNICK (1982) Relation between surface chlorophyll, integrated chlorophyll and integrated primary production. *Marine Biology*, **69**, 247–252.
- HERBLAND A. and B. VOITURIEZ (1979) Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic. *Journal of Marine Research*, **37**, 87–101.
- JONES E. C. (1962) Evidence of an islands effect upon the standing crop of zooplankton near the Marquesas islands, Central Pacific. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **27**, 223–232.
- LORENZEN C. J. (1970) Surface chlorophyll as an index of the depth, chlorophyll content, and primary productivity of the euphotic layer. *Limnology and Oceanography*, **15**, 279–480.
- MCGOWAN J. A. (1974) The nature of oceanic ecosystems. In: *The biology of the Pacific Ocean*, C. B. MILLER, editor, Oregon State University Press, pp. 9–28.
- MEYER J. L., E. T. SCHULTZ and G. S. HELFMAN (1983) Fish schools, an asset to corals. *Science*, Wash., **220**, 1047–1049.
- OUDOT C. and B. WAUTHY (1976) Upwelling et dome dans le Pacifique tropical occidental: distributions physicochimiques et biomasse végétale. *Cahiers ORSTOM, Série Océanographie*, **14**, 27–48.
- RICARD M. and B. DELESALLE (1982) Approche d'un effet de masse insulaire en Polynésie Française: phytoplankton des eaux cotières de Tahiti. *Oceanis*, **8**, 309–318.
- SANDER F. (1981) A preliminary assessment of the main causative mechanisms of the "island mass" effect of Barbados. *Marine Biology*, **64**, 199–205.
- SIMPSON J. H., P. B. TETT, M. L. ARGOTTE-ESPINOZA, A. EDWARDS, K. J. JONES and G. SAVIDGE (1982) Mixing and phytoplankton growth around an island in a stratified sea. *Continental Shelf Research*, **1**, 15–31.
- SUND P. N., M. BLACKBURN and F. WILLIAMS (1981) Tunas and their environment in the Pacific ocean: a review. *Oceanography and Marine Biology, Annual Review*, **19**, 443–512.
- VERNICK E. L., J. A. MCGOWAN and A. W. MANTYLA (1973) Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific Ocean. *Fishery Bulletin*, **71**, 41–52.

ANNEXE G

# Southwestward extent of chlorophyll-enriched waters from the Peruvian and equatorial upwellings between Tahiti and Panama

Y. Dandonneau & G. Eldin

Groupe SURTROPAC, Centre ORSTOM, BP A5, Nouméa, New-Caledonia

**ABSTRACT:** The transition zone between waters deriving from the Peruvian and equatorial upwellings, and oligotrophic waters of the Central South Tropical Pacific, was examined by sea-surface chlorophyll sampling carried out by merchant ships on the Tahiti-Panama track. The results from 118 transects (December 1979 to September 1985) show that this transition is generally associated with convergences between the westward South Equatorial Current and eastward flows, as indicated by contemporaneous temperature sections obtained from expendable bathythermographs. The transition position varies between 5 and 17 °S and variations occur mostly on time scales of a month or less. The Tuamotu atolls (15 to 22 °S, 135 to 150 °W) were observed to be reached by waters deriving from the upwellings on 14 % of the transects; this might help to explain the anomalous abundance of life on these atolls. The 1982-1983 El Niño resulted in a fall in chlorophyll concentrations in the Eastern Tropical Pacific, but did not cause a significant change of the position of the transition.

## INTRODUCTION

The Peruvian and equatorial upwellings in the eastern Pacific are of particular interest to oceanographers for their contributions to marine life and to global air-sea carbon dioxide exchange (Bacastow et al. 1980, Walsh 1981). Photosynthesis in this region is indeed very active due to intense upward motion of deep, nutrient-rich seawater. El Niño/Southern Oscillation (ENSO) episodes are known to lessen the intensity of the upwelling in most of the region, resulting in a drop in phytoplankton biomass and in carbon fixation rates (Barber & Chavez 1983, Dandonneau 1986). On a smaller time scale, the size of the cool water tongue which marks the equatorial upwelling at the sea surface (Wyrтки 1981) varies seasonally, showing its maximum extension and lowest temperatures in August, and its minimum extension and highest temperatures in March and April (Robinson 1976). Seasonal variations of primary production would generally be expected to follow a similar pattern, but available information is too scarce to permit any definite conclusions. When information exists, it does not always show a primary productivity maximum during the austral winter associated with the maximum intensity of the equatorial upwelling (Owen & Zeitzschel 1970).

Dessier & Donguy (1985) describe a seasonal cycle at the equator in the eastern Pacific with a chlorophyll and zooplankton maximum in August, and a smaller chlorophyll maximum from March to May; these features agree with the seasonal variations in equatorial upwelling shown by Wyrтки (1981). One may thus expect that the size of the area influenced by the upwelling varies in relation to the size of the equatorial cool water tongue. This size would partly determine the total amount of carbon fixed by the equatorial upwelling ecosystem. Drastic variations in the size and position of the productive habitat in the area of the Galapagos Islands were documented by satellite sea color data (Feldman 1986). This oceanic region is also known for having low chlorophyll content in nutrient-rich surface waters south of the equator (Thomas 1979), which can perturb the relation between the upwelling strength and the size of the enhanced productivity area.

South of the equatorial upwelling, the central South Pacific is in a quasi steady state with a 100 to 150 m deep mixed layer exhausted in nutrients, and a low biomass (Desrosieres & Wauthy 1972). The zooplankton populations in the equatorial upwelling ecosystem and in the central South Pacific are strikingly different (McGowan 1974, Dessier 1983). The boundary be-

tween the 2 ecosystems is examined here using about 4000 sea-surface chlorophyll concentrations (Fig. 1) measured in samples taken by merchant ships on 2 tracks between Tahiti and Panama (SURTROPAC programme, Centre ORSTOM de Noumea). These data represent 135 transects covering the period January 1980 to December 1985. The transects generally show a relatively high sea-surface chlorophyll concentration (SSCC) in the equatorial area, and low SSCC in the Central South Pacific. The boundary between the 2 zones is marked by a more or less pronounced step-like SSCC variation, which we shall designate the 'upwelled waters / oligotrophic waters transition' (UW-OW transition). Vertical profiles of temperature from expendable bathythermographs (XBTs) launched from the same ships are analysed in order to provide a contemporaneous knowledge of the water masses' structure.

#### MATERIAL AND METHODS

Sea-surface chlorophyll concentrations (SSCC) were obtained according to the method described by Dandonneau (1982). Sampling and filtration (Millipore HA filters, 13 mm in diameter) were carried out by the crews of merchant ships. The filters were returned when the ships called at Nouméa (New Caledonia) and measurements were made in the laboratory. Pigment fluorescence was measured without solvent extraction: the membrane filters were placed in a specially adapted fluorometer door, and the fluorescence of the filter surface measured. Small filtered volumes (20 ml), and chlorophyll concentrations rarely exceeding 1 mg

$m^{-3}$ , limited the density of cells on the filters, so that self-absorption of the fluoresced light was negligible. Fluorescence is then linearly related to the chlorophyll concentration. Long storage (weeks to months) at ambient temperature causes degradation of the chlorophyll; moreover the results represent the sum of chlorophyll and pheopigments, and must be considered as only an index of the phytoplankton abundance. The risk of bias between different transects cannot be neglected.

On the other hand, when the SSCC data from one transect are considered, the UW-OW transition generally appears as an abrupt step in SSCC values (Fig. 2) and its position can be known with reasonable precision. In order to preserve this information, the SSCC data were processed transect by transect. Each one of the 135 merchant ships' voyages between Tahiti and Panama thus corresponds to an observation of the UW-OW transition at a given position and date. The position of the UW-OW transition was objectively fixed from the best fit of a hyperbolic tangent function with the SSCC observations at longitude X:

$$Y = A + 0.5 B (1 + \tanh C [X - X_0]) \quad (1)$$

where A = the mean SSCC value in the oligotrophic waters of the Central South Pacific observed during the transect; B = the SSCC increase from oligotrophic waters to upwelled waters;  $X_0$  = the position of the point of inflexion and will be assigned hereafter to the position of the UW-OW transition; and C = the slope of the curve at  $X_0$ . X was assigned to the longitude of the observations rather than to the latitude, because, for a part of the track through the Southern Tuamotu Islands, one latitude would correspond to 2 positions

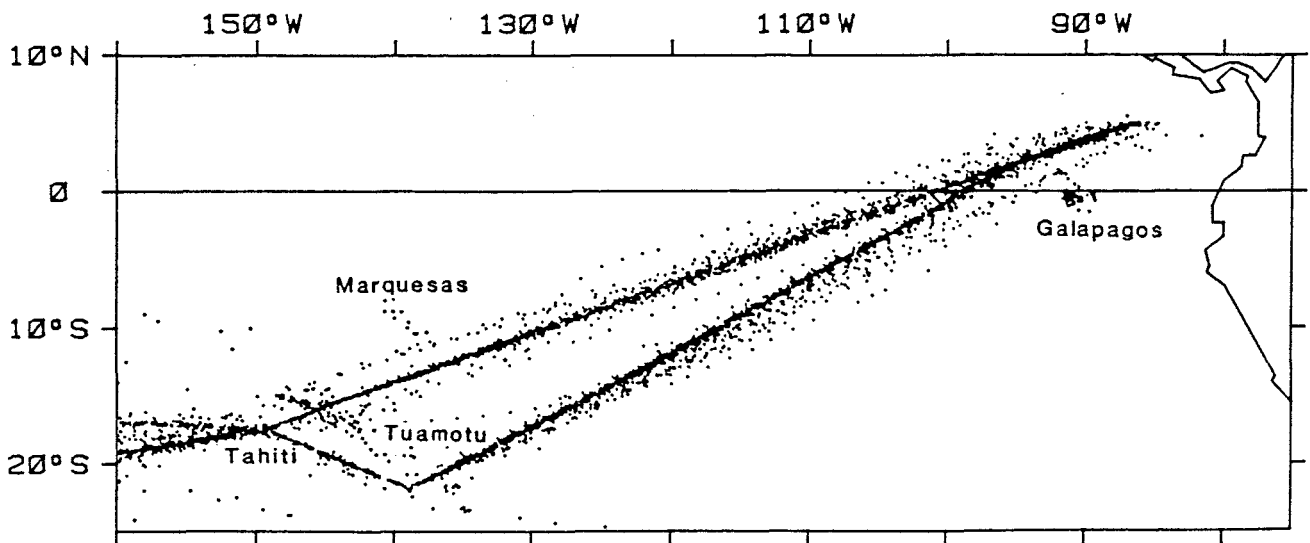


Fig. 1. Distribution of data on the northerly and southerly ship tracks from Tahiti to Panama (December 1979 to September 1985)

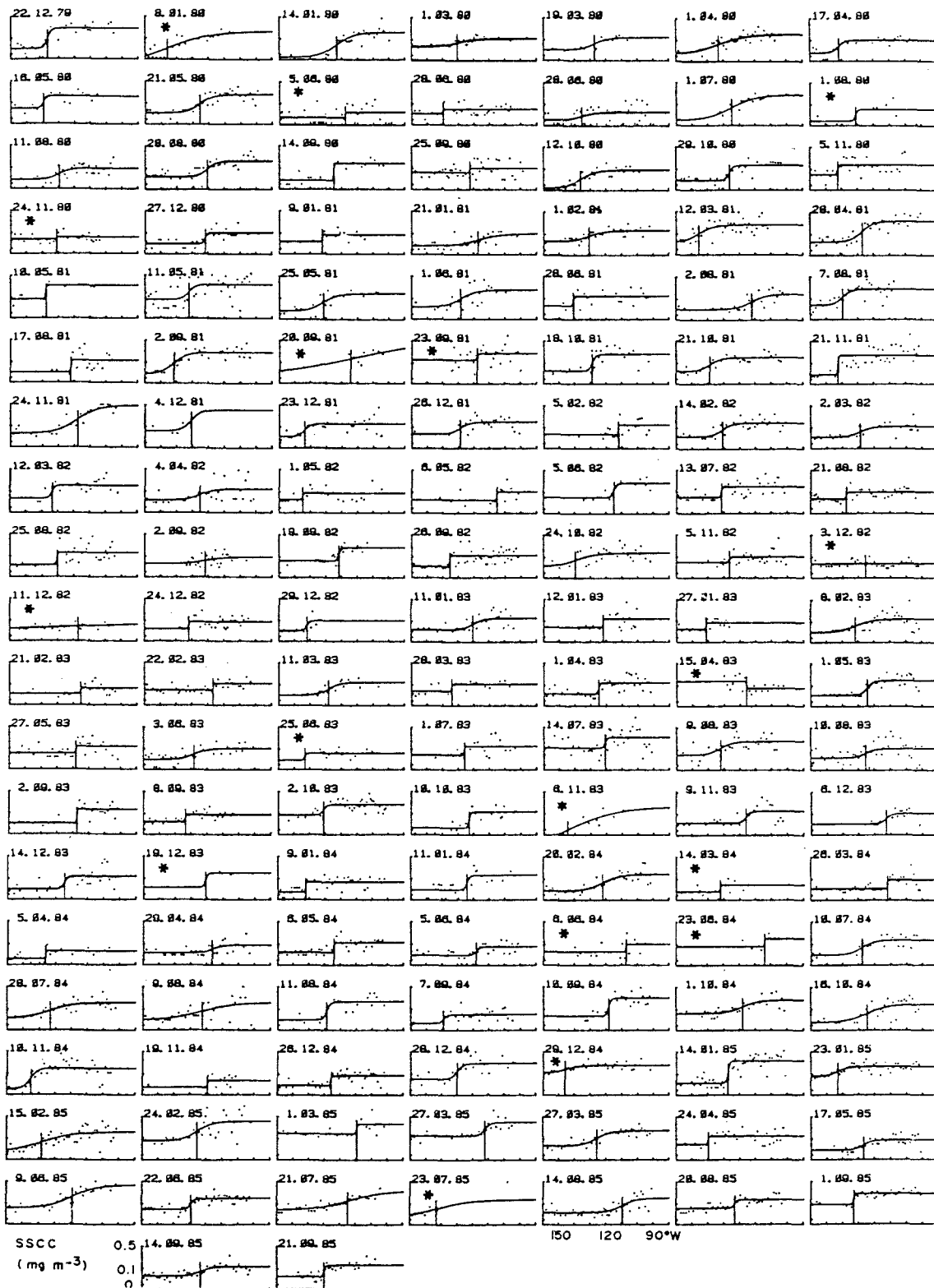


Fig. 2. SSCC versus longitude for the 135 Tahiti-Panama transects, and best fits of  $Y = A + B(1 + \tanh C[X - X_0])$ . Asterisks mark the 17 transects which were excluded from further analysis

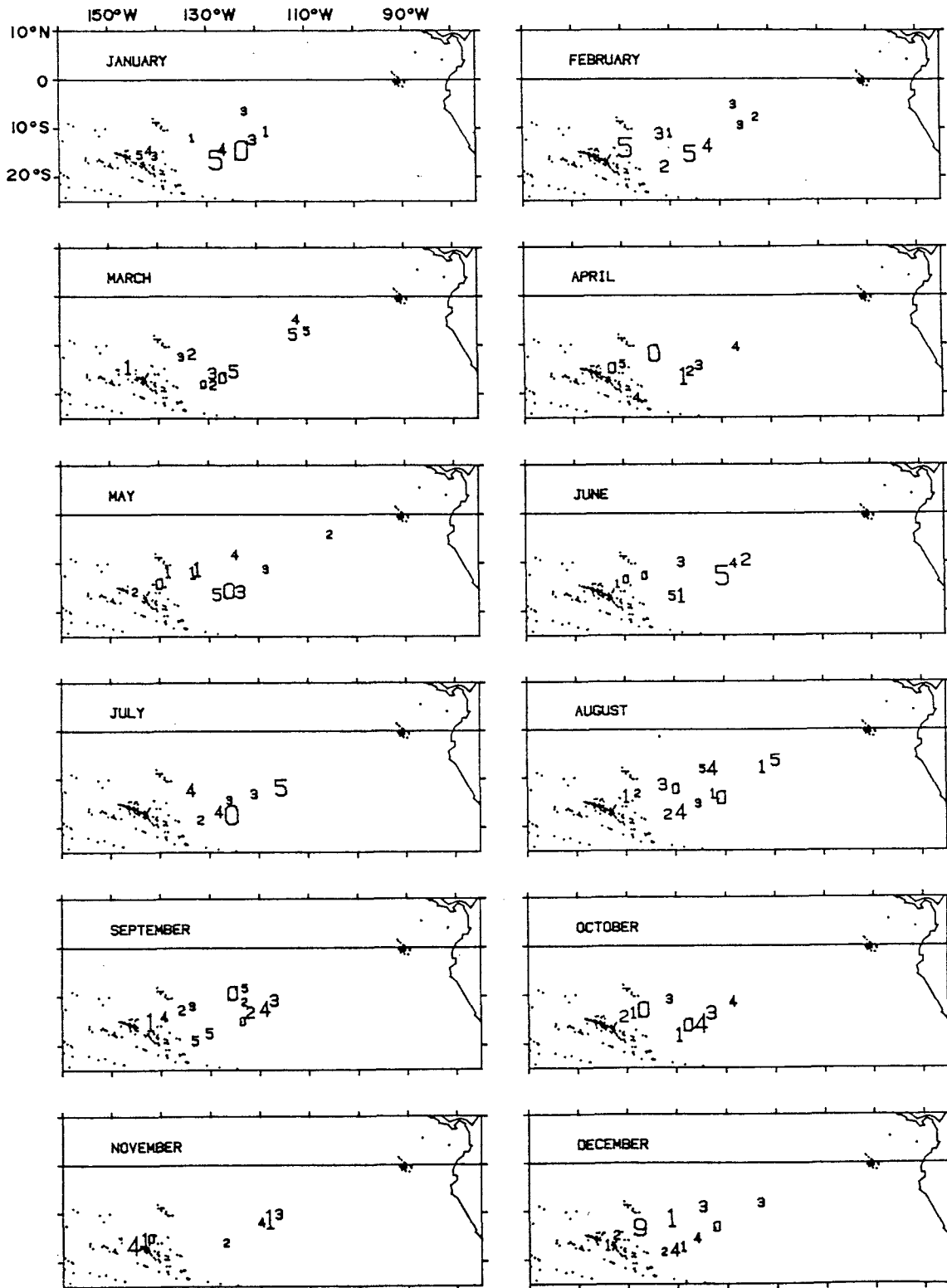


Fig. 3. Monthly positions of the UW-OW transition. Digits refer to the year (e.g. '3' corresponds to a transition observed in 1983). The size of the digit is related to the difference in SSCC between upwelled and oligotrophic waters. The many dots on the charts are islands or atolls



(Fig. 1). The constants  $A$ ,  $B$ ,  $C$  and  $X_0$  were estimated using a continuous approach technique (adapted from the Newton-Raphson method) tending to minimize the sum of  $(SSCC-Y)^2$ .

For a few transects, the solution obtained at the first attempt was unrelated to the UW-OW transition. Generally, the cause was the high and variable chlorophyll concentrations in the 'productive habitat' of the equatorial upwelling (Feldman 1986) which accounted for most of the variance and attracted the solution. A log-normal transform was applied to all the SSCC values to remedy this difficulty. Some aberrant solutions remained, resulting from a few high SSCC values on the oligotrophic side of the UW-OW transition which were either due to island mass effects (Dandonneau & Charpy 1985) or to vertical mixing in winter south of  $20^\circ\text{S}$  (Dandonneau & Gohin 1984). These values were also removed, after it was verified that they originated from within a few miles of an island, or from south of  $20^\circ\text{S}$  during the winter months.

Temperature data were obtained from expendable bathythermographs (XBTs). Routine corrections and elimination of errors were made in the laboratory. Temperature data are also presented transect by transect, in the form of vertical sections. Some of the XBT records do not reach 400 m depth. They were retained, however in order to preserve the spatial definition along these sections; thus only the surface isotherms (temperatures greater than  $20^\circ\text{C}$ ) were considered. Geostrophic currents could not be significantly computed in such conditions, and the discussion will be based on currents inferred from visual examination of the vertical sections and relative to the  $20^\circ\text{C}$  isotherm. According to geostrophic principles, a poleward (equatorward) increase of the isotherms' depth will be

interpreted as a westward (eastward) flow, and a trough will be interpreted as a convergence. Conclusions thus are not derived from absolute flows, but only from relative surface currents, which seem however reliable for interpretation of surface phytoplankton features. In this way, 101 out of the 135 SSCC transects are documented by contemporaneous XBT sections. When XBT transects with large gaps and SSCC transects with gaps or imprecise UW-OW transition are excluded, 65 'good' SSCC transects paralleled by XBT data allow an attempt to associate the UW-OW transition to the distribution of water masses. Of these 65 transects, 54 will be considered as representative of normal conditions while the remaining 11 refer to the El Niño conditions which prevailed in 1982–1983.

## RESULTS

SSCC values generally greater than  $0.1\text{ mg m}^{-3}$  in the eastern part of the ship's tracks and less than this around Tahiti allow in most cases a good agreement between the hyperbolic tangent model and the observations. The best fits of Eqn (1) are presented in Fig. 2. The position of the UW-OW transition, given by the inflexion point of the curve, is identified by a date. Results were inadequately based for 20 Sep 1981, 6 Nov 1983, 23 Jun 1984 and 23 Jul 1985, due to sampling interruption during these transects. For some other transects, the position obtained for the UW-OW transition looks unreliable, due to gaps in sampling (1 Aug 1980, 25 Jun 1983 and 19 Dec 1983), uncertainty in the position of the boundary between the 2 distinct ecosystems (8 Jan 1980, 5 Jun 1980, 24 Nov 1980, 23 Sep 1981, 14 Mar 1984, 6 Jun 1984 and 29 Dec 1984) or

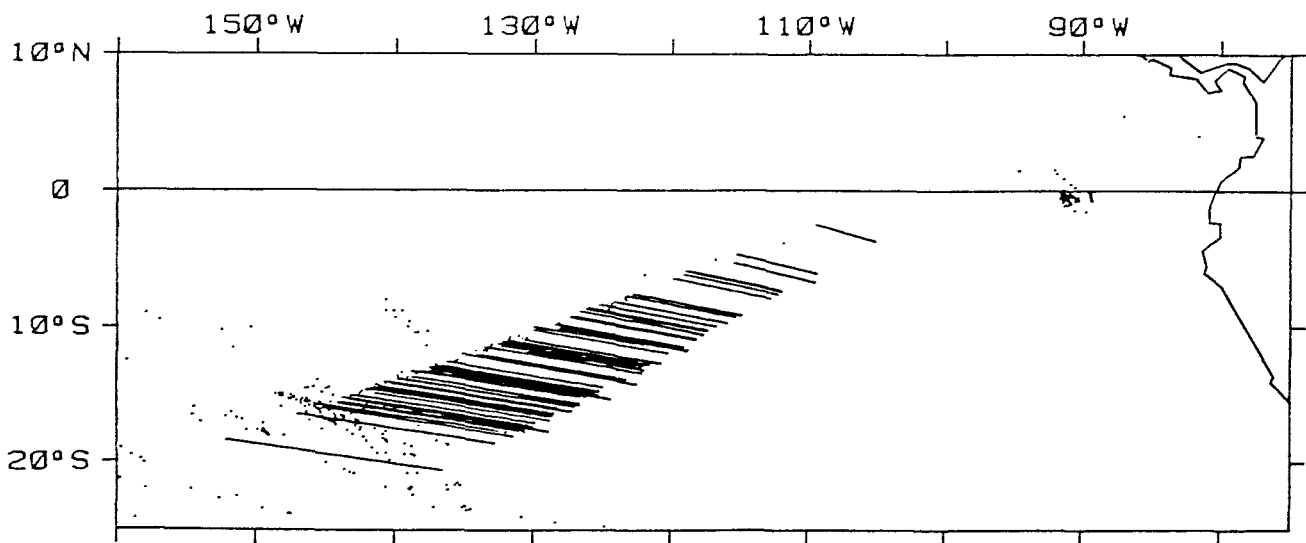


Fig. 4. Homogenization of the UW-OW transition positions on both tracks. Positions (latitude, longitude) on the southern track have been transformed in order to have the same mean and standard deviation as the positions on the northern track

abnormal situations during the 1982–1983 ENSO (3 Dec 1982, 11 Dec 1982 and 15 Apr 1983). Results from these 17 transects are excluded for the rest of the analysis. The remaining transects provide estimates of the position of the UW-OW transition which are plotted on Fig. 3. For all months, this position appears to be highly variable, ranging between 127 and 158°W on the northern shipping track and between 110 and 132°W on the southern one. Differences between months are not striking; one may however note a slight tendency for the enriched waters to exert an influence farther southwestwards in November and December.

The northern and southern tracks are not far away from one another and we can assume that the UW-OW transition displacements on both tracks are related to the same causes. We can thus refer these causes to a single index. The results from the southern track were empirically made compatible with those from the northern track as follows: a linear transformation was applied to the latitudes of the southern track UW-OW transitions in such a way that the transformed latitudes had the same mean and standard deviation as the UW-OW transition latitudes obtained on the northern track. A similar transformation was applied to the longitudes. The vectors corresponding to these transformations are shown in Fig. 4. They are approximately parallel to the surface isotherms which delineate the equatorial tongue of cool water, confirming the role of the equatorial upwelling for SSCC variations in this region. The latitude of the UW-OW transition (results from the northern track plus transformed results from the southern track) appears to be dominated by short-term variations (Fig. 5). A least squares Fourier series analysis indicates that the 1 yr period has a small and uncertain amplitude (0°29' in latitude) and accounts for only 1.13% of the total variance. The semi-annual period has a negligible amplitude. None of the Fourier components between 6 yr and 3 mo has an amplitude greater

than 1° in latitude. Periods less than 3 mo account for 60% of the total variance, indicating that short-term displacements of the UW-OW transition (the 'noise') are more important than a hypothetical large-scale signal. A more complete spectral analysis could not be performed because of the limited number of observations and their irregular spacing in time.

Temperature versus depth sections are presented in Fig. 6 to 9, together with the SSCC data obtained during the same ship's voyage. Sections made during the 1982–1983 ENSO are presented in Fig. 9 and are considered separately. When the slope of the isotherms reverses, forming a trough around 15°S, the UW-OW transition is often found in this trough, which corresponds to the convergence between the South Equatorial Current and a pronounced eastward flow (Fig. 6). This is the most frequent situation, which was observed on 31 transects. On other transects, the convergence is indistinct; then, the entire South Equatorial Current has high SSCC and the UW-OW transition is found between the southern edge of this current and the northern edge of a pronounced eastward flow (Fig. 7); the results from 10 transects are relevant to this situation. On 13 transects, the UW-OW transition was found in the South Equatorial Current; the southern part of this current was then characterized by low SSCC (Fig. 8). The 1982–1983 ENSO episode includes 11 transects (the first on 26 Sep 1982, the last on 1 May 1983). The warming and deepening of the surface mixed layer at the equator can be seen on the temperature sections presented in Fig. 9. The southward slope of the isotherms between 5 and 15°S indicates however that the South Equatorial Current persisted through the period, and that, on most sections, it was characterized by waters with high SSCC. Exceptions are the observations of 3 and 11 Dec 1982, where SSCC between Tahiti and Panama showed no trend (Fig. 2), and the observation of 15 Apr 1983 (Fig. 9) where high SSCCs are in

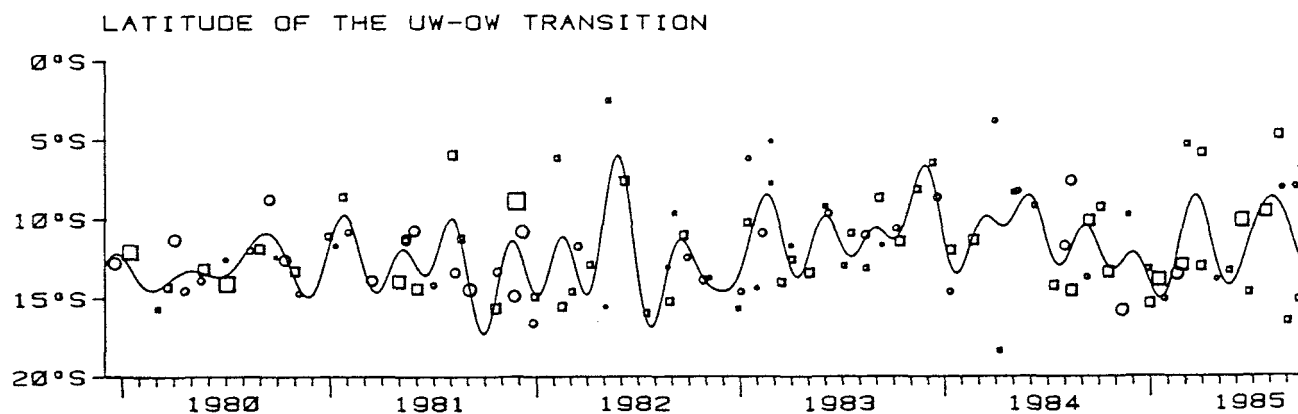


Fig. 5. Time evolution of the UW-OW transition latitude. Circles: results obtained on the northern track. Squares: homogenized results from the southern track. The size of the squares or circles is related to the difference in SSCC between upwelled and oligotrophic waters. The continuous line represents the results of a low pass Fourier filter (cutoff period: 3 mo)

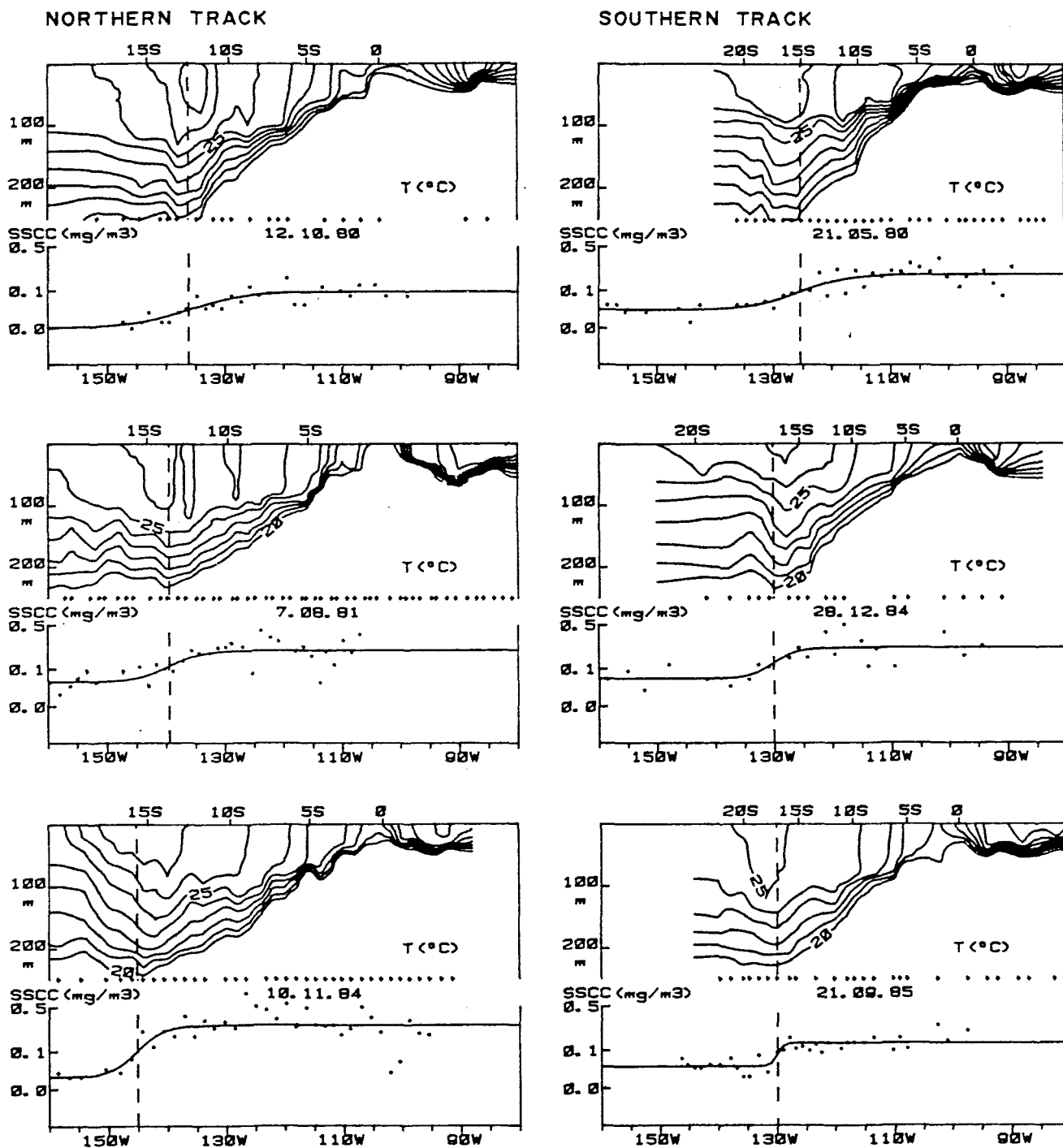


Fig. 6. Temperature and SSCC sections showing a UW-OW transition associated with a distinct trough in the isotherms. This trough corresponds to a convergence between the South Equatorial Current and an eastward flow

the southwest and low SSCCs are between 5°S and Panama.

DISCUSSION

The belt enriched by equatorial upwelling appears narrow on the chart drawn by Koblentz-Mishke et al.

(1970): the contour of daily carbon fixation equal to 100 mg m<sup>-2</sup> cuts the Tahiti-Panama ship's track at about 7°S. Our results indicate that the upwelling influence on SSCC is felt as far as 13°30'S (the mean latitude of the UW-OW transition on the northern track; Fig. 5), with peaks at 15°S on the northern track and 18°S on the southern track (Fig. 3). It also appears in

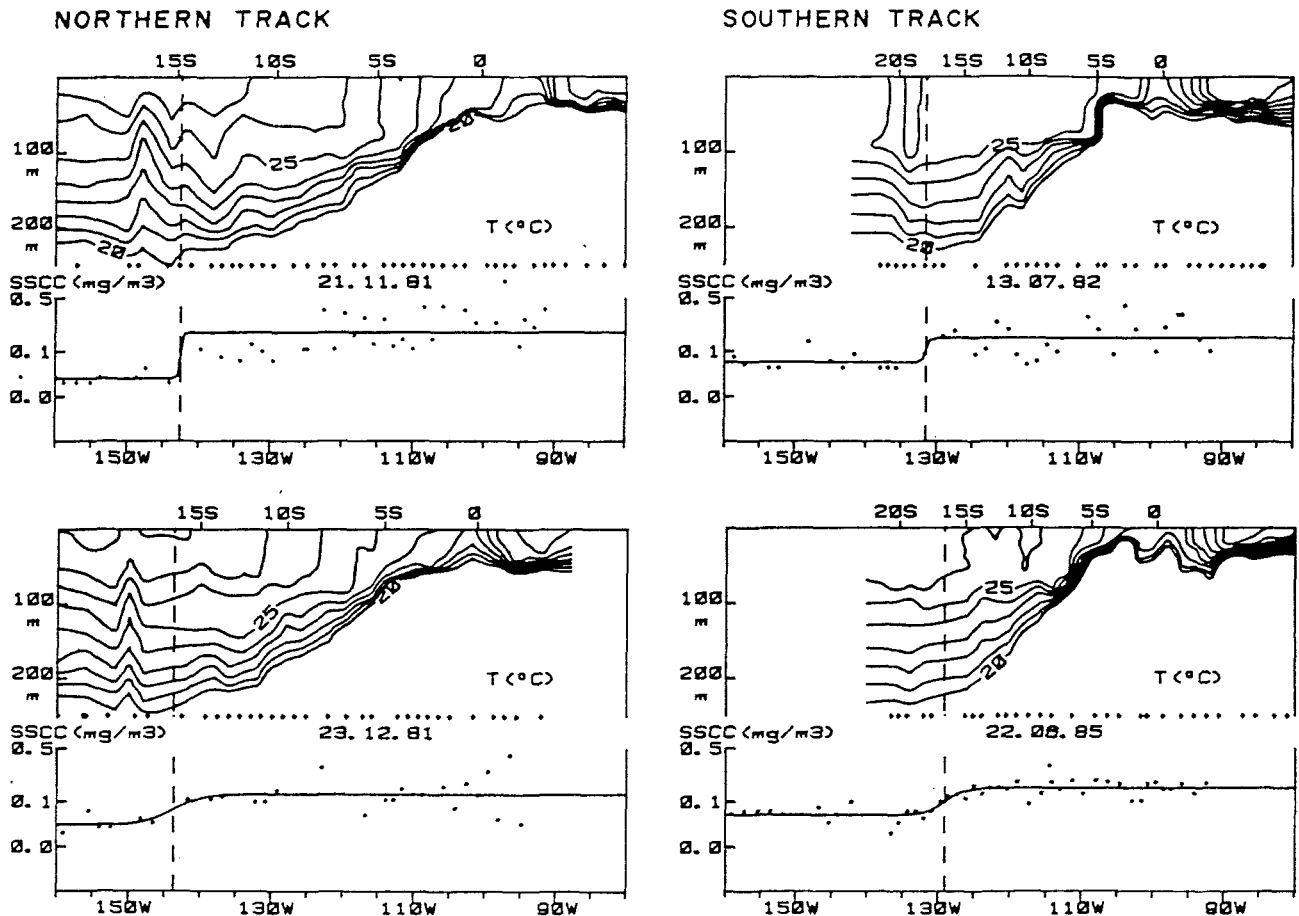


Fig. 7. Temperature and SSC sections showing a UW-OW transition associated with an imprecise convergence zone south of the South Equatorial Current

the present work that the relatively high SSC values on the equator side of the UW-OW transition are found in most cases in the entire South Equatorial Current and are limited to the south by the South Equatorial Countercurrent or related eastward flows (Fig. 6 & 7). This not well-established current has been described between 130°W and America by Tsuchiya (1974) and between 160 and 150°W over shorter time intervals by Eldin (1983). It can be split into several small branches which transport eastwards water with higher temperature and slightly lower salinity than the surrounding South Equatorial Current. According to Eldin (1983), transport by this current is weak and irregular, and the positions of its branches are unstable. Furthermore, an explanation by zonal currents is distorted by the tracks' direction which makes a small angle with the parallels (Fig. 1). Nevertheless, the South Equatorial Current was entirely occupied by high SSC at 41 (31 + 10) transects for which the transition was found at the convergence between the 2 currents (Fig. 6 & 7). Surface water coming from the west, as indicated by an equatorward slope of the isotherms, has a low chlorophyll content. The 13 transects for which the

UW-OW transition was found in the South Equatorial Current represent a different situation: then, an important part of this current was characterized by low SSC (Fig. 8). It can be noted however that a small local inversion of the isotherms slope often coincided with the UW-OW transition (Fig. 8: observations of 14 Dec 1983, 6 May 1984 and 9 Nov 1983); 8 out of the 13 transects present such an inversion of the isotherms at the UW-OW transition, and 11 present a salinity minimum (according to salinity data contemporaneous with the SSC observations, not presented here) which also marks eastwards flows (Eldin 1983). Such slope inversions are common in all the transects, and coincidences with the UW-OW transition are coarse; it might thus be countered that the coincidences result simply from chance. The present results however demonstrate that relatively high SSCs related to the upwelling ecosystem occupy a large part of the South Equatorial Current and are generally limited to the south by eastward currents. These currents indeed transport oligotrophic, nutrient-exhausted water from the west.

The time variations of the position of the UW-OW

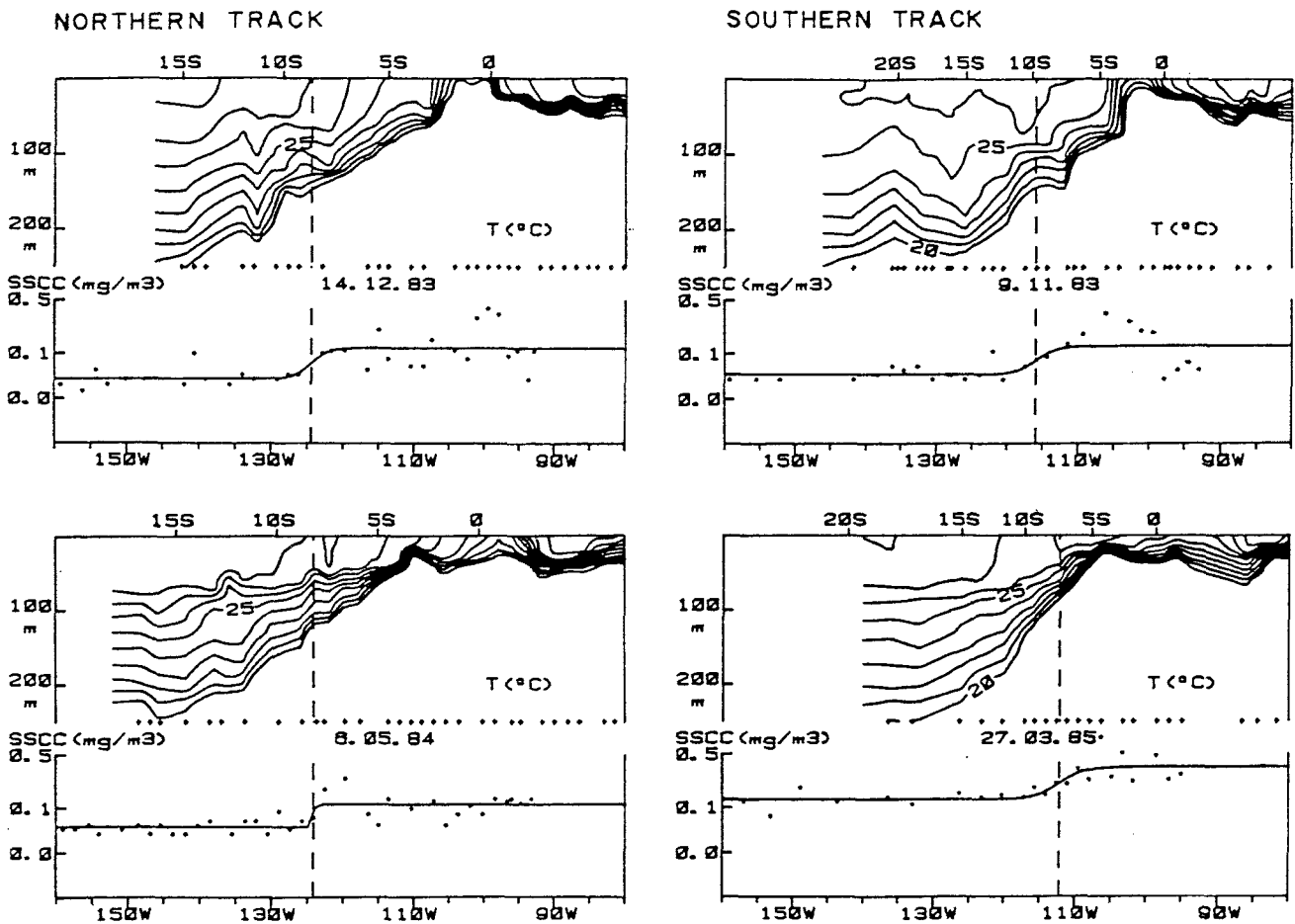


Fig. 8. Temperature and SSCC sections showing a UW-Ow transition in the South Equatorial Current. During such sections, the southern part of this current was characterized by low SSCC

transition shown in Fig. 5 appear to be dominated by short-term variations. These may result from several factors. The positions found for the UW-Ow transition are subject to error: the SSCC gradient at the UW-Ow transition is sometimes weak (Fig. 2) and the noise in SSCC cannot be resolved when sampling 90 km apart. This error however is probably not more than  $1^\circ$  in latitude. The eastward flows, which bound the upwelled waters ecosystem, are unstable and their latitudes vary between 7 and  $14^\circ$  S (Eldin 1983), covering most of the zone where the transition moves to and fro. The Peruvian and equatorial upwellings, which are the sources of the chlorophyll-enriched waters, are located far from our area of interest. Assimilation of nutrients while these waters are drifting at the surface is slowed by intense grazing (Walsh 1976) which is considered to be the cause of abnormally low chlorophyll concentrations in nutrient-rich waters in this region. Small variations of the speed of nutrient assimilation can drastically affect the time and place where oligotrophy takes over from mesotrophy. A rapid assimilation of nutrients would thus explain the easternmost UW-Ow

transitions located in the South Equatorial Current (Fig. 8). Equatorial upwelling at  $150^\circ$ W has been shown to have a pulsatory regime, in relation with trade wind bursts (Showers 1982, Wyrski & Eldin 1982), also representing a source of variability. Thus, the Peruvian and equatorial upwelling strength can undergo seasonal variations (Wyrski 1981), but the size of the area where SSCC is influenced by upwelling is dominated by short-term variations which mask the effects of these seasonal variations.

The period of observations covers the 1982–1983 El Niño episode. Except a few transects for which no transition was observed (Fig. 2: 3 and 11 Dec 1982, 15 Apr 1983), it does not seem that El Niño caused an equatorward retreat of the UW-Ow transition (Fig. 5). A decrease in SSCC in the eastern tropical Pacific during the El Niño has been reported (Barber & Chavez 1983, Dandonneau 1986) but the winds favourable to upwelling off Peru did not weaken and upwelling persisted through the event; nevertheless, the upwelled water was lower in nutrients than during non El Niño conditions (Barber & Chavez 1983). The poleward

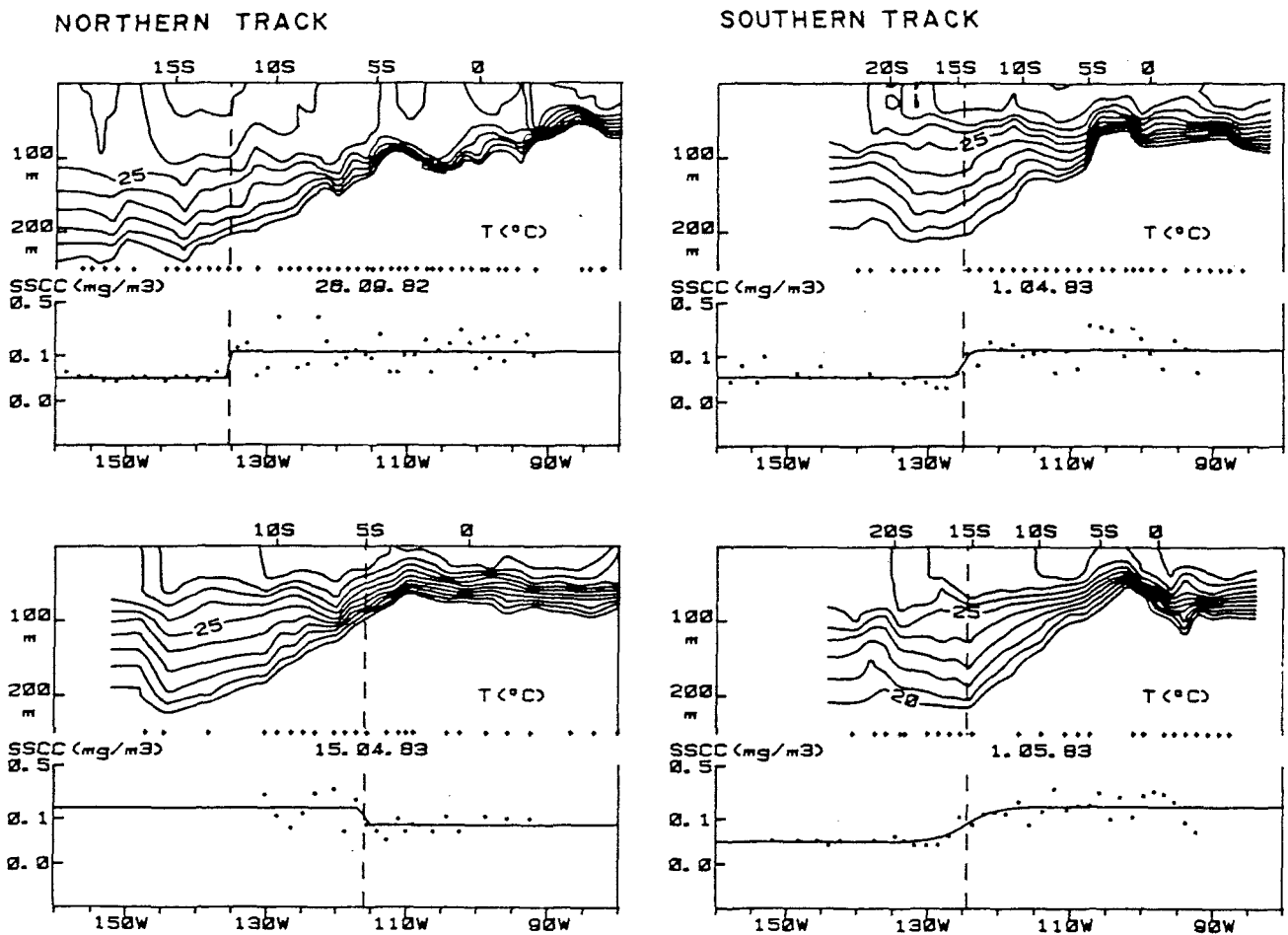


Fig. 9. Temperature and SSCC sections during the 1982-1983 El Niño. The South Equatorial Current was still characterized by higher SSCC

slope of the isotherms between 5 and 15 °S associated with the South Equatorial Current continued to be related to relatively high SSCC (Fig. 9). The surprising inversion of the UW-OW transition on 15 Apr 1983 might perhaps be due to vertical mixing after a typhoon (Iverson 1977): austral summer typhoons had abnormally easterly trajectories in 1983 and typhoon Veena passed Tahiti on 12 April. Vertical mixing and phytoplankton growth could follow westward to 115 °W (Fig. 9). This hypothesis must be considered with caution because SSCC sampling was interrupted west of 130 °W, and a trough in the isotherms can be seen at about 143 °W which could indicate a normal, non-detected, UW-OW transition. Setting apart this transect, the UW-OW transition during the El Niño episode was found on 8 occasions at the convergence between the South Equatorial Current and the South Equatorial Countercurrent or water masses with uncertain geostrophic motions; on 2 occasions, it was found in the South Equatorial Current. Conditions during the El Niño thus were greatly modified in coastal areas (Feld-

man 1986), but did not differ qualitatively from normal conditions in offshore areas.

The Tuamotu archipelago in the southwest of the studied area has been described as an oligotrophic area (Desrosieres & Wauthy 1972). It is indeed situated on the oligotrophic side of the UW-OW transition. However, the transition sometimes reaches these atolls (Fig. 3). These intrusions of relatively rich waters represent an alternate regime for the Northern Tuamotu atolls which in their anomalous abundance of life have been compared to oases in a desert (Rougerie & Wauthy 1986). Of the 118 UW-OW transition latitudes plotted in Fig. 5, 16 (i.e. 14 %) reach 15 °S and correspond to high SSCCs surrounding these atolls. The ocean can thus episodically contribute to the food of atoll communities as considered by Dandonneau & Charpy (1985) who observed chlorophyll depletion around the Tuamotu atolls.

The transition from an ecosystem connected with the upwellings of the Eastern Pacific to the oligotrophic ecosystem of the Central South Pacific is seen here

using chlorophyll concentrations at the ocean surface. Surface chlorophyll has been shown to be a good index of chlorophyll content and primary productivity (Lorenzen 1970, Platt & Herman 1983). A risk of error exists however, especially in oligotrophic areas where inverse relations between SSCC and water-column productivity have sometimes been found (Hayward & Venrick 1982). We are here partly dealing with oligotrophic waters and prudence is necessary. The complexity of the region which sometimes presents nutrient inversions (Thomas 1972) also calls for prudence. The SSCC increase from which we have inferred the position of the UW-OW transition cannot definitely be converted into a primary productivity increase. It represents however an increase in biomass which differentiates the waters in the northeast from the oligotrophic waters of the South Pacific central gyre. Southwest of the observed SSCC increase, the possibility that surface waters with a low chlorophyll content cap an active chlorophyll maximum cannot be excluded. The chlorophyll maximum at or near the surface in divergent zones is expected to sink and progressively weaken at convergences (Vinogradov et al. 1970); our UW-OW transition detected at the sea surface might then underestimate rather than overestimate the width of the enriched zone.

## CONCLUSION

A large fraction of the organic matter synthesized in the Southeastern Pacific upwellings is exported through the zone studied in the present work. Few oceanographic cruises including biological observations have been organized between the Tuamotu islands and the Galapagos islands, so that this region is only known through a few sets of data covering short periods. Our data, which cover the period from December 1979 to September 1985 at a mean rate of one transect every 13 d, show that mesoscale variability is important. The UW-OW transition moves rapidly on time scales of about 1 mo or less. Seasonal variations may be important for the absolute chlorophyll concentrations on the northern side of the transition, but they do not seem to influence the position of the transition. On the track between Tahiti and Panama, 95% of the transitions are found between 5 and 17 °S; the area between these extremes is characterized by alternation of the upwelling and oligotrophic ecosystems. Pelagic communities which accompany the water masses are probably not affected by these oscillations. However, benthic communities on the archipelagos of this region alternately live in oligotrophic and upwelled waters. The 2 regimes should be considered when the ecology of these communities is studied.

The South Equatorial Current waters are enriched by the upwelling off South America and the equatorial upwelling. High SSCC in these waters is then generally the rule. On the other hand, eastward flows transport oligotrophic water with low SSCC. Convergences between these 2 flows are then likely to produce frontal zones for which the UW-OW transitions discussed here are a coarse representation, due to sampling 75 to 110 km apart for both SSCC and XBTs. Temperature contrasts in this region are often weak, and the relationship shown here between the UW-OW transition and eastward-westward flow convergences suggests that the sea color measured by satellites would perhaps be a better indicator of these flows. Very incomplete knowledge of the eastward flows in the South Tropical Pacific Ocean makes it an interesting proposition to analyse sea color satellite data in this region.

*Acknowledgements.* We are grateful to the captains and crews of M.S. *Cezanne*, *Gauguin*, *Rodin*, *Rostand*, *Rousseau*, and *Utrillo* of the *Compagnie Générale Maritime* for kind and careful sampling at sea. We also thank Henri Walico for his help in chlorophyll measurements, and Maryse Sicard and Marie-José Langlade for attending to the XBT data bank. XBT probes were provided by the US-NOAA under an agreement between ORSTOM and the Scripps Institution of Oceanography.

## LITERATURE CITED

- Bacastow, R. B., Adams, J. A., Keeling, C. D., Moss, D. J., Worf, T. P., and Wong, C. S. (1980). Atmospheric carbon dioxide, the Southern Oscillation, and the weak 1975 El Niño. *Science* 210: 66–68
- Barber, R. T., Chavez, F. P. (1983). Biological consequences of El Niño. *Science* 222: 1203–1210
- Dandonneau, Y. (1982). A method for the rapid determination of chlorophyll plus phaeopigments in samples collected by merchant ships. *Deep Sea Res.* 29: 647–654
- Dandonneau, Y. (1986). Monitoring the sea surface chlorophyll concentration in the Tropical Pacific: consequences of the 1982–1983 El Niño. *Fish. Bull. U.S.* 84: 687–695
- Dandonneau, Y., Charpy, L. (1985). An empirical approach to the island mass effect in the South Tropical Pacific based on sea surface chlorophyll concentrations. *Deep Sea Res.* 32: 707–721
- Dandonneau, Y., Gohin, F. (1984). Meridional and seasonal variations of the sea surface chlorophyll concentration in the southwestern tropical Pacific (14 to 32 °S, 160 to 175 °E). *Deep Sea Res.* 31: 1377–1393
- Desrosieres, R., Wauthy, B. (1972). Distribution du phytoplancton et structure hydrologique dans la région des Tuamotu (Océan Pacifique Central). *Cah. O.R.S.T.O.M. (sér. océanogr.)* 10: 275–287
- Dessier, A. (1983). Variabilité spatiale et saisonnière des peuplements épiplanctoniques des copépodes du Pacifique tropical sud et équatorial (Est Pacifique). *Oceanologica Acta* 6: 89–103
- Dessier, A., Donguy, J. R. (1985). Planktonic copepods and environmental properties of the eastern equatorial Pacific:

- seasonal and spatial variations. *Deep Sea Res.* 32: 1117-1133
- Eldin, G. (1983). Eastward flows of the South Equatorial Central Pacific. *J. Phys. Oceanogr.* 13: 1461-1467
- Feldman, G. C. (1986). Patterns of phytoplankton production around the Galapagos islands. In: Bowman, J., Yentsch, M., Peterson, W. T. (ed.), *Tidal mixing and plankton dynamics*. Springer-Verlag, Heidelberg, p. 77-106
- Hayward, T. L., Venrick, E. L. (1982). Relation between surface chlorophyll, integrated chlorophyll, and integrated primary production. *Mar. Biol.* 69: 247-252
- Iverson, R. L. (1977). Mesoscale oceanic phytoplankton patchiness caused by hurricane effects on nutrient distribution in the Gulf of Mexico. In: Andersen, N. R., Zahuranec, B. J. (ed.) *Oceanic sound scattering prediction*. Plenum Press, New York, p. 767-778
- Koblentz-Mishke, O. J., Volkovinsky, V. V., Kabanova, J. G. (1970). Plankton primary production of the world ocean. In: Wooster, W. S. (ed.) *Scientific exploration of the southern Pacific*. National Academy of Sciences, Washington, D. C., p. 183-193
- Lorenzen, C. J. (1970). Surface chlorophyll as an index of the depth, chlorophyll content, and primary productivity of the euphotic layer. *Limnol. Oceanogr.* 7: 479-480
- McGowan, J. A. (1974). The nature of oceanic ecosystems. In: Miller, C. B. (ed.) *The biology of the Pacific Ocean*. Oregon State University Press, Corvallis, p. 9-28
- Owen, R. W., Zeitzschel, B. (1970). Phytoplankton production: seasonal change in the oceanic eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.* 7: 32-36
- Platt, T., Hermann, A. (1983). Remote sensing of phytoplankton in the sea: surface-layer chlorophyll as an estimate of water-column chlorophyll and primary production. *Int. J. Remote Sens.* 4: 343-351
- Robinson, M. K. (1976). Atlas of North Pacific Ocean monthly mean temperatures and mean salinities of the surface layer. Ref. Publ. 2, 173 fig. Naval Oceanogr. Office, Washington, D. C.
- Rougerie, F., Wauthy, B. (1986). Le concept d'endo-upwelling dans le fonctionnement des atolls-oasis. *Oceanol. Acta* 9: 133-148
- Showers, W. J. (1982). Isotropic trends in calcareous plankton across the equatorial Pacific high productivity zone. Ph. D. dissertation, University of Hawaii, Honolulu
- Thomas, W. H. (1972). Nutrient inversions in the southeastern tropical Pacific Ocean. *Fish. Bull. U.S.* 70: 929-932
- Thomas, W. H. (1979). Anomalous nutrient-chlorophyll interrelationships in the eastern tropical Pacific Ocean. *J. mar. Res.* 37: 327-335
- Tsuchiya, M. (1974). Variations of the surface geostrophic flow in the eastern intertropical Pacific Ocean. *Fish. Bull. U.S.* 72: 1075-1086
- Vinogradov, M. E., Gitelson, I. I., Sorokin, Y. L. (1970). The vertical structure of a pelagic community in the tropical ocean. *Mar. Biol.* 6: 187-194
- Walsh, J. J. (1976). Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. *Limnol. Oceanogr.* 21: 1-13
- Walsh, J. J. (1981). A carbon budget for overfishing in Peru. *Nature, Lond.* 290: 300-304
- Wyrтки, K. (1981). An estimate of equatorial upwelling in the Pacific. *J. Phys. Oceanogr.* 11: 1205-1214
- Wyrтки, K., Eldin, G. (1982). Equatorial upwelling events in the Central Pacific. *J. Phys. Oceanogr.* 12: 984-988

This article was submitted to the editor; it was accepted for printing on April 27, 1987



ANNEXE H

## VARIATIONS SAISONNIERES DE LA CONCENTRATION EN CHLOROPHYLLE EN SURFACE A PROXIMITE DE LA NOUVELLE CALEDONIE

D'après les résultats de l'Annexe D (voir aussi le chapitre 4.2.) la Nouvelle Calédonie se trouve à la limite entre des eaux où, toute l'année, la concentration en chlorophylle à la surface de l'océan est faible, et qui présentent donc en permanence une structure tropicale typique (Herbland et Voituriez, 1979), et des eaux plus au sud où le mélange vertical hivernal est la cause de concentrations en chlorophylle relativement élevées dans la couche de surface. Il est remarquable de constater que cette situation n'a pas été perçue malgré l'activité à Nouméa depuis environ vingt ans d'un laboratoire d'océanographie.

Les mesures de SSC à partir des prélèvements effectués par les navires de commerce montrent que cette limite se situe habituellement vers 20-22°S, et une série de sorties mensuelles a été organisée en 1983-1984 sur le navire océanographique Vauban. A cause de l'exiguité du navire, et de contraintes techniques, les mesures ont été limitées à la température, salinité, chlorophylle, fixation de carbone, et zooplancton. Il n'a pas été possible d'y effectuer des mesures de sels nutritifs. A chacune de ces sorties, trois stations étaient occupées, chacune débutant à 20 heures par des prélèvements de zooplancton et s'achevant à 12 heures après une incubation de carbone 14 in situ. Seuls les résultats de la station la plus au sud (22°32'S, 165°42'E) sont examinés ici; les deux autres stations, plus proches de la côte, peuvent en effet avoir subi l'influence de la masse insulaire de la Nouvelle Calédonie; les résultats de ces deux stations ne sont d'ailleurs pas fondamentalement différents de ceux de la station à 22°32'S, du moins pour le sujet abordé ici. Pour l'ensemble des paramètres observés ou calculés, l'existence de variations saisonnières n'apparaît pas d'une manière évidente (figure 8-1, à droite). Toutefois, la grande profondeur de la thermocline en août paraît normale: c'est en effet durant ce mois que la température de la surface de l'océan passe par un minimum; l'eau est alors homogène

jusqu' à 170 m environ, profondeur à laquelle la température ne varie pas au cours de l' année. La production primaire dépasse 300 mgC/m<sup>2</sup>/j en juillet, août, octobre et novembre 1983. La chlorophylle intégrée dans la colonne d' eau présente un pic en octobre 1983, deux valeurs relativement élevées en février et mars 1984, et une valeur élevée en juillet 1984. On retrouve des maxima aux mêmes dates pour la chlorophylle mesurée en surface, et aussi des valeurs élevées en juillet et en août 1983, alors qu' en octobre, où la chlorophylle intégrée est maximale, la concentration mesurée en surface est modeste (figure 8-1, à droite). L' irrégularité des courbes,, et un manque de cohérence, rend difficile l' exploitation de ces résultats. En particulier, la différence entre les mois de juillet 1983 (production primaire moyenne, chlorophylle intégrée faible, chlorophylle en surface élevée) et 1984 (production primaire faible, chlorophylle intégrée et chlorophylle en surface fortes) ne contribue pas à confirmer l' existence de variations saisonnières dans cette région, pourtant mises en évidence par les données de SSCC du programme SURTROPAC (Annexe D et figure 10). La partie de gauche de la figure 8-1 montre les valeurs de SSCC à 22°32'S extraites du champ latitude x temps représenté sur la figure 10. De faibles valeurs pendant les mois d' été (octobre à mars) et un maximum en hiver de juillet à septembre caractérisent pratiquement toute la période de 1978 à 1984. S' écartent de ce schéma, sans toutefois l' infirmer, les fortes valeurs de SSCC des étés 1978, 1979-80, et de novembre-décembre 1984 (probablement dus à des blooms de Trichodesmium: voir Annexe D, et Dupouy et al., 1987), et des valeurs modestes au cours des hivers de 1980, 1983 et 1984. Malgré ces anomalies, le cycle annuel de SSCC basé sur un maximum hivernal et un minimum estival est particulièrement net, bien qu' on se trouve là près de la limite au nord de laquelle l' amplitude de ce cycle annuel devient nulle.

On remarque (mais comment aurait-on pu le prévoir à l' avance) que l' année 1983-84 est précisément celle où il aurait fallu éviter de placer ces sorties du N.O. Vauban. Les résultats de ces sorties ne remettent pas en question le cycle annuel donné par les mesures de SSCC obtenues grâce aux navires de commerce; c' est en effet au mois d' août 1983, au milieu de l' hiver austral, qu' on observe des valeurs élevées à la fois

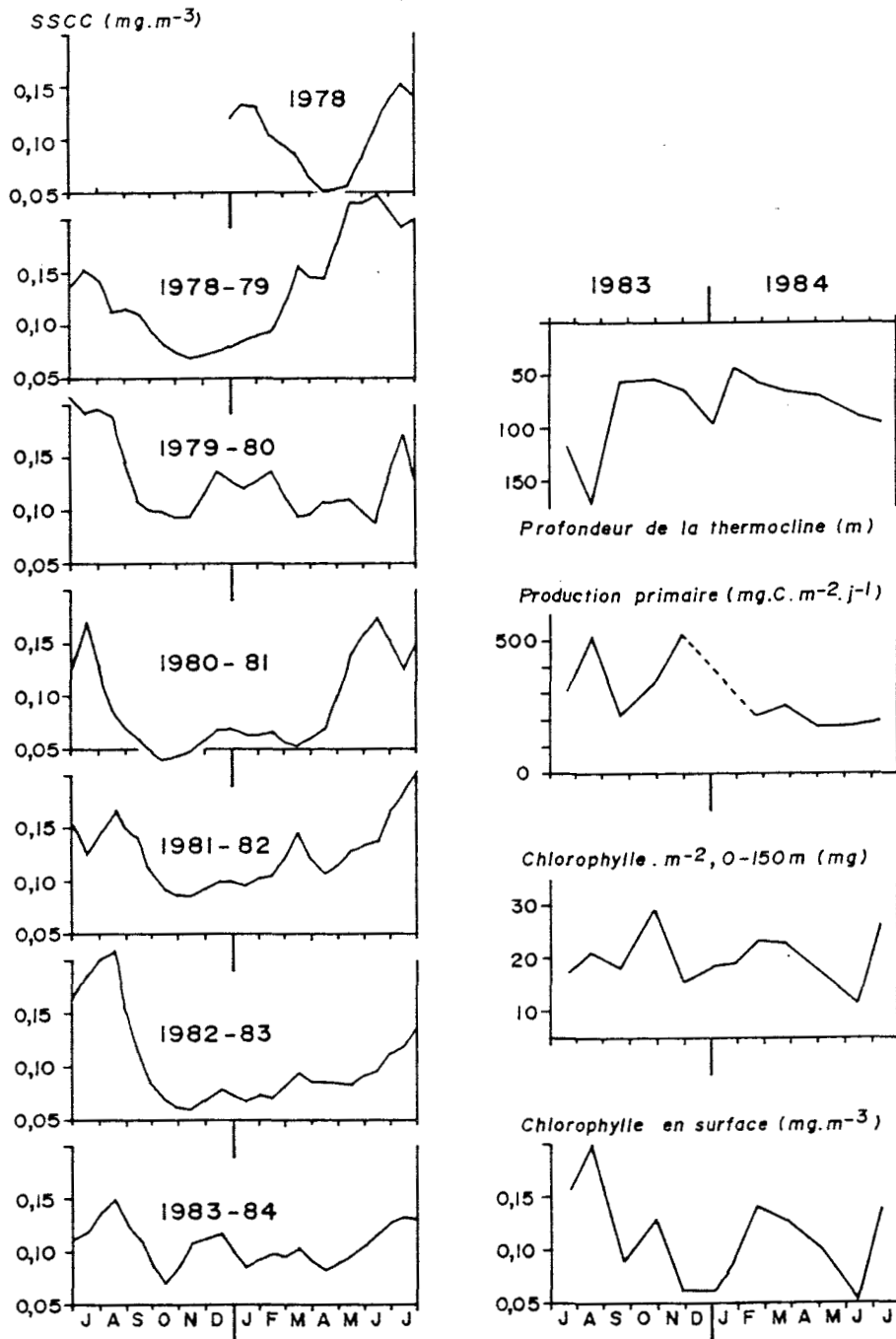
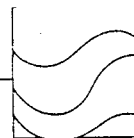


Figure H.1: Variations annuelles à 22°32'S, 165°42'E. A gauche: SSCC extraite d'une analyse objective des résultats obtenus grâce au réseau de navires de commerce du programme SURTROPAC. A droite, résultats obtenus au cours d'une série de sorties du N.O. Vauban en 1983-84. La profondeur de la thermocline est estimée comme la profondeur à laquelle la température est inférieure de 1°C à la température en surface. La production primaire et la chlorophylle dans la colonne d'eau ont été intégrées par la méthode des trapèzes.

pour la production primaire, la chlorophylle intégrée, et la chlorophylle en surface. Mais, isolés, ils n' auraient pas permis de soupçonner qu' un enrichissement hivernal pouvait jouer un rôle important dans les bilans de matière de cette région. Or, l' essentiel des connaissances en matière de production planctonique vient de campagnes océanographiques pour lesquelles le facteur temps est insuffisamment pris en compte. L' exemple ci-dessus montre qu' une surveillance très légère (ici: un index de la concentration en chlorophylle à la surface de l' océan) mais continue dans le temps, peut contribuer à faire progresser ces connaissances.

ANNEXE I



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

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

Y. Dandonneau

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

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

## RÉSUMÉ

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

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

## ABSTRACT

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

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

0.66 mg/m<sup>3</sup>) indicates that methods of measurement powerfully affect the results obtained, and the above values should thus be treated with caution. Nevertheless, the south-west tropical Pacific may be considered as an area where chlorophyll concentrations are high.  $Z_m$  values are highest and "hardness" is lowest in the PTSO. As the thermocline is deeper and less pronounced in the PTSO than in the ATE, this richness in chlorophyll may result from a vertical diffusion of nutrients through the thermocline, and the phenomenon of "island effects" is invoked in this connection.

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

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

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

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

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

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

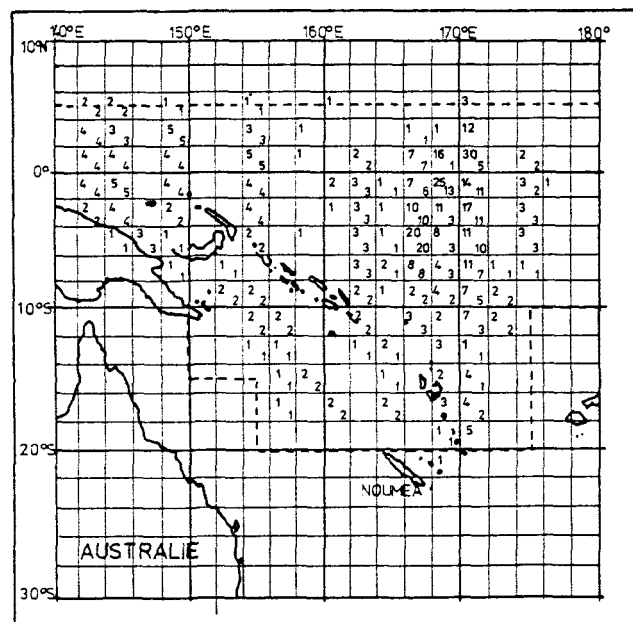
## PRÉPARATION DES DONNÉES

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

Figure 1

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

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





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

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

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

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

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

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

Quant aux mesures par fluorescence *in vivo* réalisées à partir d'Abidjan dans l'Atlantique, elles ont été étalonnées à partir de D 665. L'homogénéisation des données est complétée en faisant V (volume filtré) = 1 l, v (volume extrait) = 1 cm<sup>3</sup> et l (longueur de la cuve) = 1 cm. Afin d'exprimer ces données par des unités plus familières, cette absorption à 665 mμ dans des conditions standard a été divisée par 0,089, coefficient d'absorption pour une concentration égale à 1 mg/m<sup>3</sup> (Parsons, Strickland, 1973). Le résultat final (CHL) est très proche de la chlorophylle « a » définie par les équations de Parsons et Strickland (1963) (CHL P.S.) : en effet, sur 297 mesures prises parmi celles effectuées à Nouméa selon la méthode de Parsons et Strickland, on obtient :

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

Figure 2

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

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

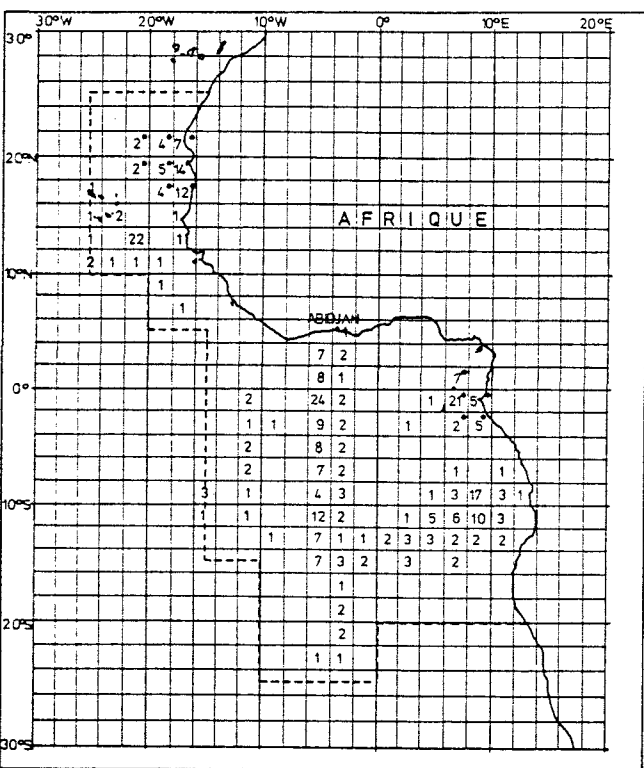
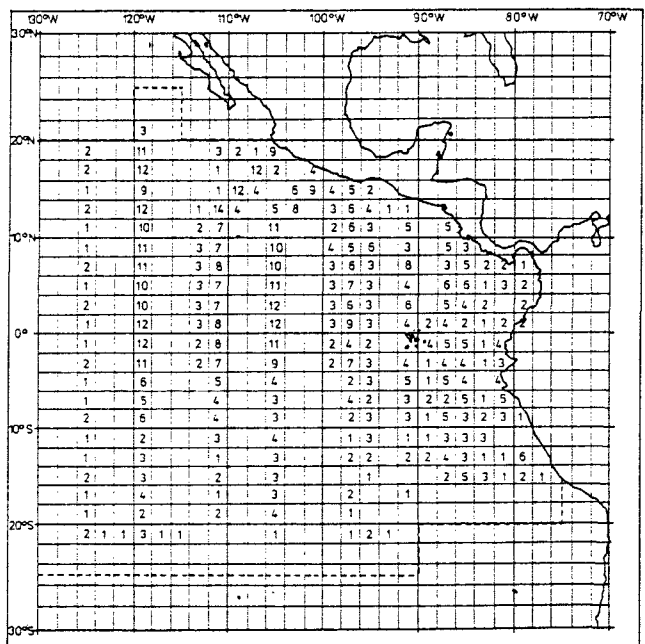


Figure 3

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

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



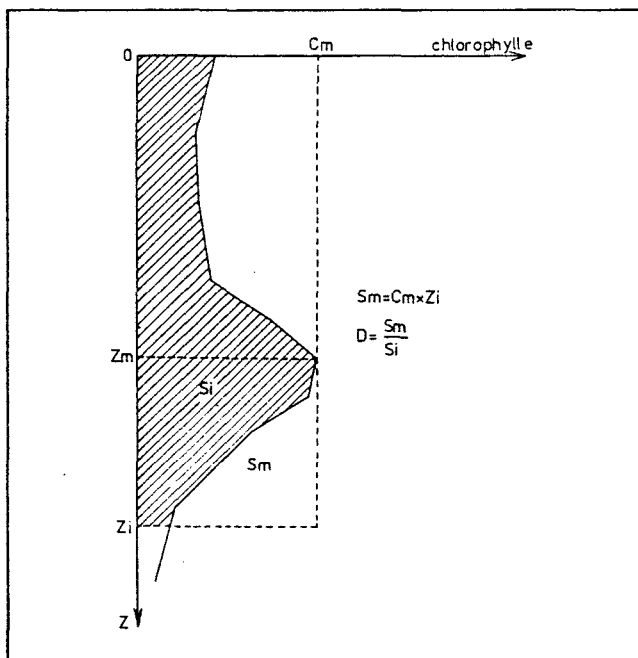
D'autre part, cette valeur, qui dépend uniquement de la densité optique à 665 mμ, présente avec la production primaire une corrélation aussi étroite que la chlorophylle « a » (Anderson, Banse, 1965). Incluant à la fois chlorophylle et phéophytine en minimisant cette dernière, elle constitue un bon indice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

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

Figure 4

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

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



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

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

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

RÉSULTATS

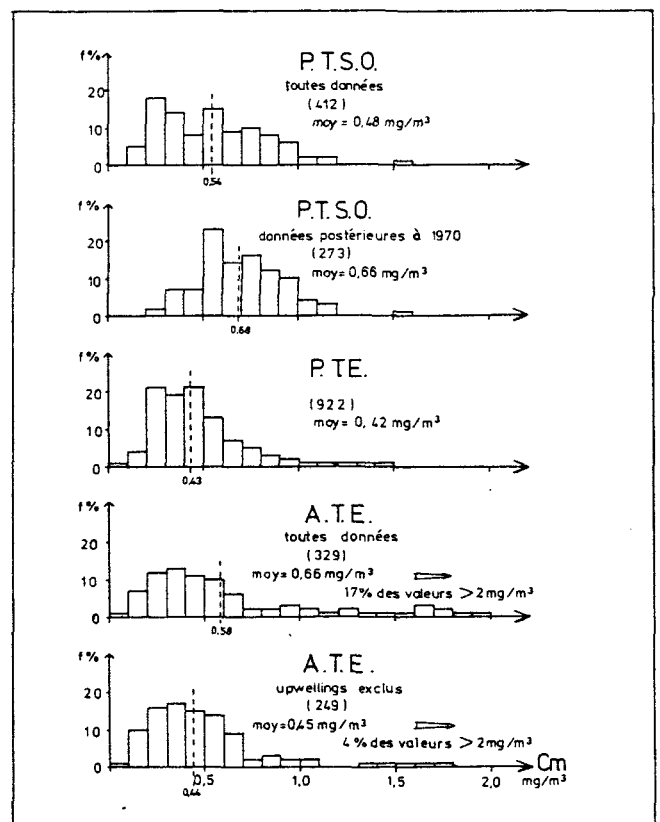
Concentration maximale en chlorophylle à chaque station ( $C_m$ )

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

Figure 5

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

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



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

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

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

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

**Profondeur du maximum de chlorophylle à chaque station ( $Z_m$ )**

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

Figure 6

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

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

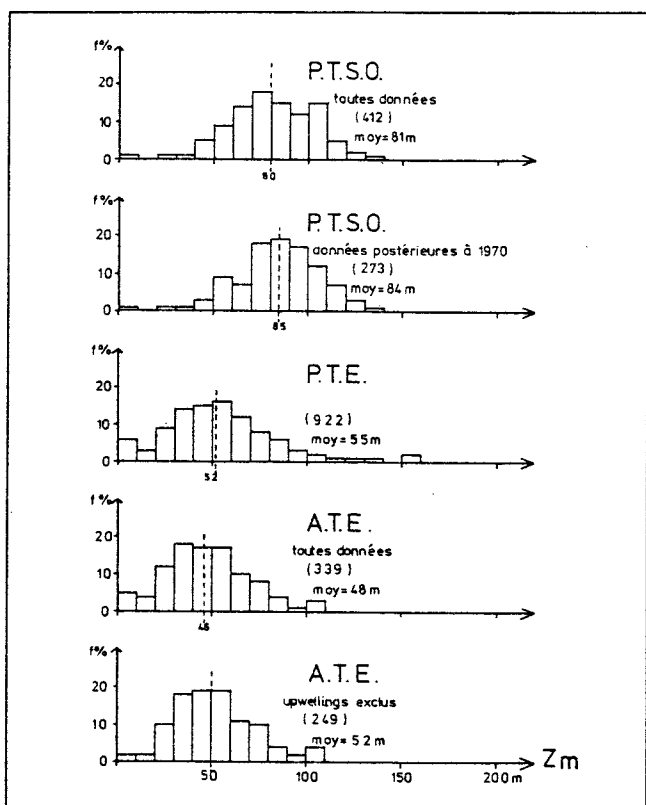
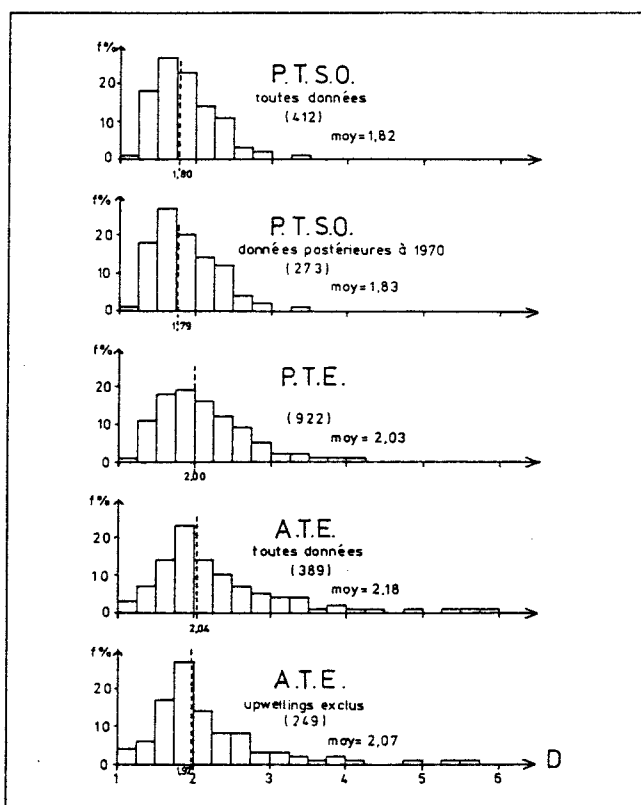


Figure 7

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

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



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

**Dureté du profil de chlorophylle à chaque station (D)**

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

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

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

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

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

La figure 8 montre, par carré de 2° de côté, la répartition de  $C_m$ . Les aspects les plus marquants sont une large zone à l'ouest où  $C_m$  est supérieur à 0,67 mg/m<sup>3</sup>, et une zone centrée sur 5°S où on trouve les valeurs les plus faibles (moins de 0,56 mg/m<sup>3</sup>). La première est certainement due à l'échantillonnage : toutes les stations à l'ouest de 160°E proviennent d'une seule campagne. Foc 2, réalisée en juin-juillet 1971, et traduisent

Figure 8  
Répartition des valeurs du maximum de chlorophylle (mg/m<sup>3</sup>) dans le Pacifique tropical sud-ouest (données postérieures à 1970). Dans chaque carré figure la moyenne des valeurs trouvées à toutes les stations effectuées dans ce carré.  
*Distribution of the chlorophyll maximum values (mg/m<sup>3</sup>) in the southwest tropical Pacific (stations performed later than 1970). The value shown in each square is the arithmetical mean of the values for all the stations in the square.*

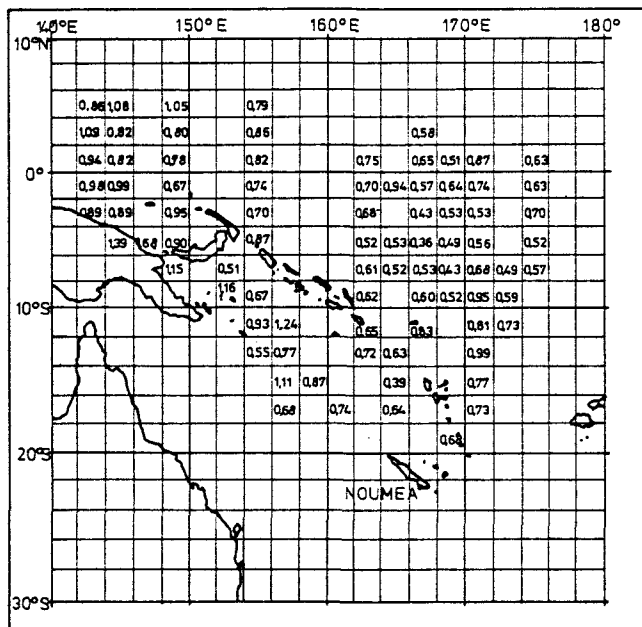
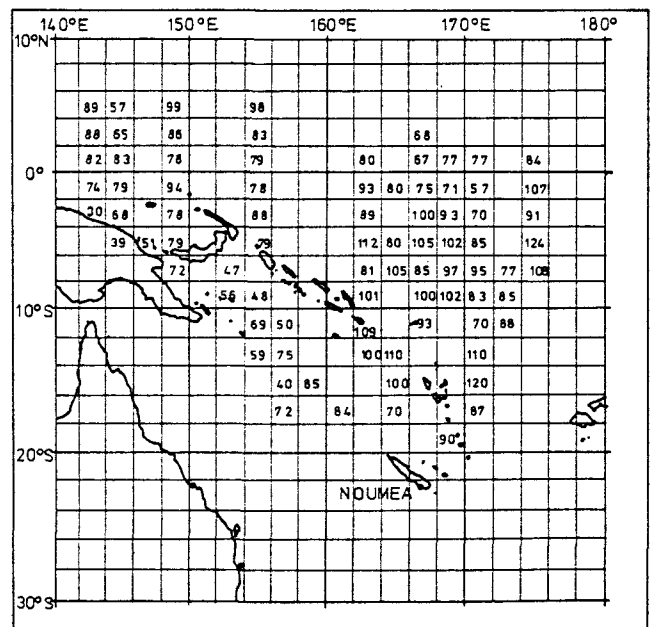


Figure 9  
Répartition des profondeurs du maximum de chlorophylle (m) dans le Pacifique tropical sud-ouest (données postérieures à 1970). Dans chaque carré figure la moyenne arithmétique des valeurs trouvées à toutes les stations effectuées dans ce carré.  
*Distribution of the depth (m) at which  $C_m$  is obtained in the southwest tropical Pacific (stations performed later than 1970). The value shown in each square is the arithmetical mean of the values for all the stations in the square.*



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

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

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

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

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

DISCUSSION

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

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

Figure 10

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

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

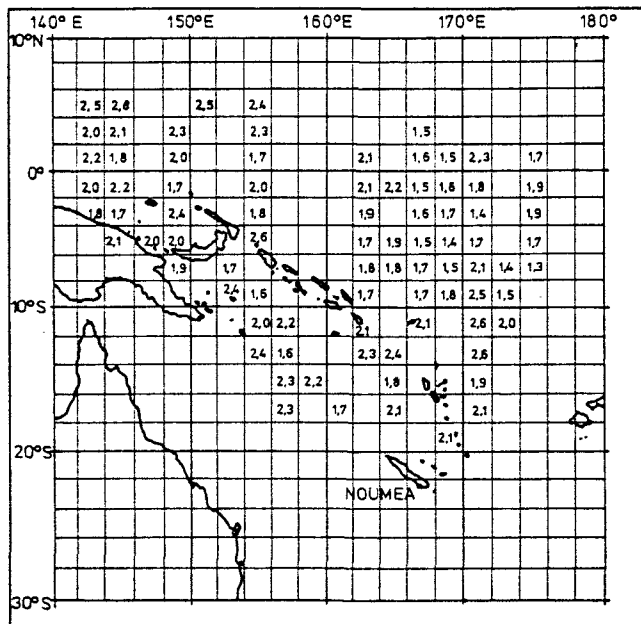
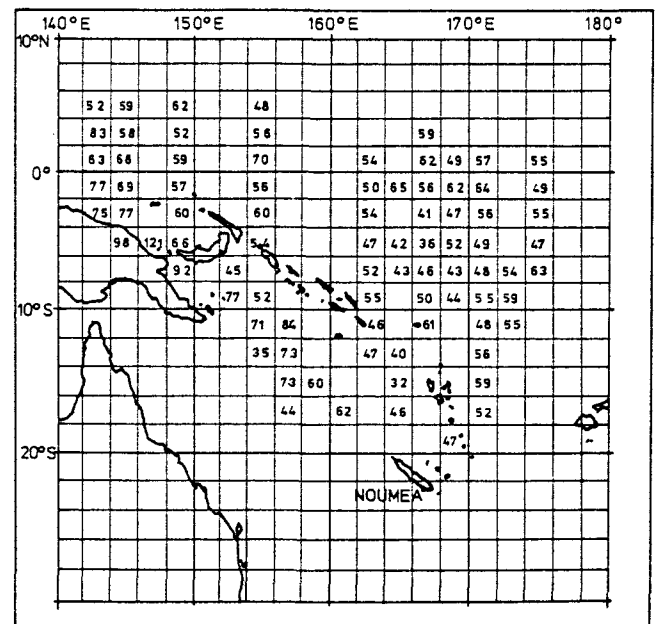


Figure 11

Répartition des quantités de chlorophylle (mg/m<sup>2</sup>) entre 0 et 150 m dans le Pacifique tropical sud-ouest (données postérieures à 1970). Dans chaque carré figure la moyenne arithmétique des valeurs trouvées à toutes les stations effectuées dans ce carré.

*Distribution of the amounts of chlorophyll (mg/m<sup>2</sup>) between 0 and 150 m in the south-west tropical Pacific (stations performed later than 1970). The value shown in each square is the arithmetical mean of the values for all the stations in the square.*



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

Jitts (1965) publie des profils verticaux moyens de chlorophylle « a »; les zones qu'il désigne par « D » et « E », et qui correspondent au sud-ouest de la région étudiée ici présentent des valeurs de  $C_m$  de l'ordre de 0,18 et 0,13 mg/m<sup>3</sup>. Kouzmina (1975) entre 6°N et 10°S, et 162°E et 178°W, en été austral 1970-1971, trouve aussi des concentrations en chlorophylle très faibles et ses données permettent de calculer un  $C_m$  moyen égal à 0,17 mg/m<sup>3</sup>. Koblents-Mishke *et al.* (1971) trouvent dans la région comprise entre la Nouvelle Calédonie, la Nouvelle-Guinée, et l'équateur, à quatre « polygones » (stations répétées dans une zone restreinte) les quantités suivantes de chlorophylle « a » + phéophytine entre 0 et 150 m : 6,5; 13,2; 17,4 et 56 mg/m<sup>3</sup>. Ces valeurs sont beaucoup plus faibles que celles acquises à partir de Nouméa (fig. 11), et ce d'autant plus que la somme chlorophylle + phéophytine est supérieure à la chlorophylle « a » mesurée au moyen des équations trichomatiques. Les valeurs de  $C_m$  à ces quatre polygones appellent les mêmes remarques. Une seule valeur, 56 mg/m<sup>3</sup>, pourrait prendre place figure 11; elle provient d'une baie eutrophique de l'île Bougainville (Nouvelle-Guinée). Enfin, au voisinage de l'équateur, Taniguchi (1972) rapporte des concentrations en chlorophylle en surface assez élevées (0,25 et 0,37 mg/m<sup>3</sup>). Mais les profils verticaux qu'il publie permettent d'estimer deux maximums de chlorophylle égaux à 0,80 et 0,13 mg/m<sup>3</sup>, seul le premier pouvant facilement prendre place sur la figure 8.

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

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

On en tire  $X = 26$

c'est-à-dire  $C_m$  (avant 1970) = 0,26 mg/m<sup>3</sup>.

On est donc passé dans la même région, avec la même équipe de travail, de 0,26 à 0,66 mg/m<sup>3</sup>; les mêmes filtres (Millipore HA) ont pourtant été utilisés avant et après 1970. L'échantillonnage peut en cela avoir joué un certain rôle : on retrouve rarement les mêmes conditions quand on revient dans une zone de travail, et les fortes valeurs de  $C_m$  observées au nord de la Nouvelle-Guinée (fig. 8), et qui ont un poids indéniable dans le bilan global, sont toutes postérieures à 1970 (elles proviennent d'une seule campagne : Foc 2). Il est certain aussi que l'allègement du travail à bord des navires rendu possible par l'usage de la fluorescence a permis de multiplier les profondeurs d'échantillonnage, et donc de mieux approcher la vraie valeur de  $C_m$ . Il semble tout de même indéniable que sur le même échantillon,

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

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

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

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

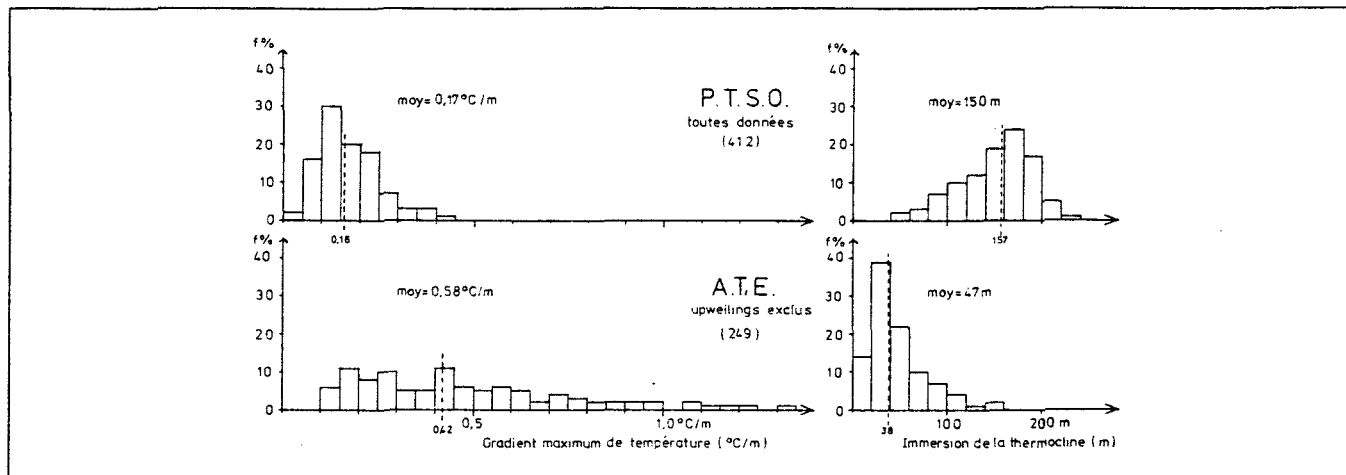


Figure 12

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

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

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

La comparaison des thermoclines dans l'ATE et le PTSO offre des compléments d'interprétation (fig. 12) : la couche homogène en température (et, généralement, épuisée en sels nutritifs) est beaucoup plus épaisse dans le PTSO (moyenne 150 m, médiane 157 m) que dans l'ATE, upwelling exclus (47 m et 38 m respectivement). La lumière qui parvient aux couches pourvues en sels nutritifs dans le PTSO est donc moins intense que dans l'ATE, même si on considère une pénétration lumineuse meilleure. Cet aspect est défavorable à la production primaire. En revanche, les gradients de température (dont dépendent étroitement les gradients de densité) sont très faibles dans le PTSO (moyenne  $0.17^{\circ}\text{C}/\text{m}$ , médiane  $0.16^{\circ}\text{C}/\text{m}$ ) alors qu'ils sont élevés dans l'ATE upwellings exclus (moyenne  $0.48^{\circ}\text{C}/\text{m}$ , médiane  $0.42^{\circ}\text{C}/\text{m}$ ). Cette faible stratification verticale dans le PTSO permet (ou reflète) des échanges verticaux importants, et par conséquent un apport possible de sels nutritifs. Facteur défavorable lorsque la couche homogène est beaucoup plus épaisse que la couche euphotique (Sverdrup, 1953), favorable lorsque les sels nutritifs manquent et qu'elle peut en amener, l'instabilité verticale joue vis-à-vis de la production primaire un rôle ambigu et mal connu parce que difficile à aborder sous son aspect physique. La relative richesse du PTSO tendrait à montrer que les aspects favorables à la production primaire l'emportent sur les aspects défavorables. C'est un point très important dans l'écologie de la thermocline mais les connaissances manquent encore et cette étude n'a pas la prétention d'y répondre. Contentons-nous de relever le fait que, dans l'ATE,

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

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

## CONCLUSIONS

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

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

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

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

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

## REFERENCES

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



ANNEXE J

---

## Water-column chlorophyll in an oligotrophic environment: correction for the sampling depths and variations of the vertical structure of density, and observation of a growth period

Y. Dandonneau and L. Lemasson

Centre ORSTOM, BP A5, Noumea, New Caledonia

---

**Abstract.** The chlorophyll content of a water column (*WCC*), which is commonly used as an index of the phytoplankton abundance, is affected by the choice of the sampling depths and by the variations of the vertical structure of density. For instance, the thickness of the water layer, between two sigma-*t* values, which contains the deep chlorophyll maximum, can vary with internal waves. The resulting noise often dominates the mesoscale variations of the observed water-column chlorophyll (*OWCC*). Sigma-*t* dependent statistics (mean, standard deviation) of the chlorophyll concentration are computed using the observations at 29 casts from a 22-day-long fixed station in an oligotrophic environment at 15°S, 173°E. For each cast, these statistics, the sampling depths, and the water density at these sampling depths, allow the estimation of a station-dependent 'expected water-column chlorophyll' (*EWCC*). The ratio of *EWCC* to the overall likelihood of *WCC* during the fixed station (i.e. the mean of all *OWCC*) is a measure of the effect of sampling and variable density structure at each cast. When this effect is removed, the noise in *WCC* estimates decreases significantly. The time variations of *WCC* during the fixed station then show a trend with relatively high values during the first days, followed by a 12-day-long period with low values. A regular increase occurred from 1 October, which was accompanied by high carbon fixation rates and was mainly due to an increase of the chlorophyll concentration between the surface and the deep chlorophyll maximum. New production during this active phase was estimated to be 535 mgC m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>, corresponding to 62% of the total production. Breaking of internal waves which were recorded at the beginning of the growth phase and vertical mixing of nutrients can explain the observation.

---

### Introduction

Tropical oligotrophic areas are generally in a near steady state (Sharp *et al.*, 1980) and variations at the scale of a few days, or tens of kilometers are expected to be low (Hayward *et al.*, 1983). The occurrence of vertical mixing events which pump nutrients from below into the surface mixed layer has however been taken into consideration (McGowan and Hayward, 1978). Such short events are of considerable importance for the biogeochemical fluxes in the oceans, because they carry out in a few days a large fraction of what occurs over much longer periods (Platt and Harrison, 1985). Mixing events have been documented in coastal waters (Cullen *et al.*, 1983) but the phytoplankton growth phase after these events has never been described in oligotrophic areas because observations at a fixed station have generally not been more than a few days long: among others, a 10-day station has been occupied at 28°N in the Pacific in 1969 (Venrick *et al.*, 1973), and a 6-day station in the Atlantic at 16°N (Voituriez and Dandonneau, 1974). The probability of observing (i) a mixing event and (ii) the resulting increase of the phytoplankton biomass, is very small in such short periods. The French research vessel *Jean Charcot* occupied a 22-day fixed station at 15°S, 173°E (PROLIGO expedition, September–October 1985) during which many physical and biological observations were made. The results of these observations are used to examine

whether the ecosystems in this region remained in a steady state, or if the steady state was interrupted by growing phases, resulting in an increased phytoplankton biomass.

One of the most commonly used indicators of the abundance of phytoplankton is the total amount of chlorophyll in a vertical water column with a  $m^2$  section, limited upwards by the sea surface and downwards by an arbitrary depth  $Z_m$ . This total amount is named 'chlorophyll content of the euphotic layer' (Lorenzen, 1970), 'integrated chlorophyll' (Hayward and Venrick, 1982) or 'water column chlorophyll' (Platt and Herman, 1983).  $Z_m$  can be taken as the depth of the photic layer, but is often fixed at an arbitrary depth, large enough to include the entire layer of the deep chlorophyll maximum (*DCM*) and minimize the amount of chlorophyll which exists below.  $Z_m$  being fixed, the observed water column chlorophyll (*OWCC*) can be represented by:

$$OWCC = t\overline{WCC} + e$$

where :  $t$  is the effect of a possible mesoscale trend:  $e$  is the small-scale error;  $\overline{WCC}$  is the large-scale expectation of the water column chlorophyll in the region.

If this equation is used to estimate the effect of the trend, which we expect to be small in oligotrophic areas, the unknown error  $e$  will cause uncertainty. This error is partly due to the measurement error, and to the small-scale variability of the chlorophyll concentration in a given water mass. When *OWCC* is computed, we also introduce 'column' errors which are due to the choice of discrete sampling depths, and to short-term variations of the relative amounts of various water masses which make up the water-column. Inadequate sampling schemes can lead to biased estimates of the *WCC* (Venrick, 1978) especially if the *DCM* is missed. The concept of water column admits an often neglected source of variations: water columns are strict boxes which contain a stratification of moving water masses with different densities, but the relative amounts from various water masses change rapidly, mostly with internal waves. For instance, the thickness of the chlorophyll-poor layer can decrease substantially between two stations a few hours part, while the thickness of the intermediate water layers which carry the *DCM* can increase. *OWCC* will then be temporarily high due to a reversible physical process. Water columns are not an absolute reference and special procedures must be developed in order to remedy the looseness of this concept. If  $c$  is the effect of these 'column' errors, the equation becomes:

$$OWCC = tc\overline{WCC} + e \quad (1)$$

$e$ , which is now free of 'column' errors, is smaller, and the estimation of the effect of the trend gains in precision.

#### *Principle of OWCC correction and hypothesis*

A single chlorophyll concentration measurement,  $C$ , can be used to infer the *WCC* at a station, provided that the chlorophyll concentration in the region is statistically known, using:

$$WCC = \overline{WCC} C \overline{C}^{-1} \quad (2)$$

where *WCC* is the water-column chlorophyll estimate,  $\overline{WCC}$  is the expectation of the water-column chlorophyll in the region, and  $\overline{C}$  is the expectation of  $C$  in the same water

mass. Genin and Boelhart (1985) obtained  $\bar{C}$  as a function of temperature using a chlorophyll-temperature diagram in which they defined temperature intervals. For each interval, corresponding to a water mass, they computed a mean chlorophyll concentration  $\bar{C}$  and its standard deviation, to which individual measurements were then compared. We likewise opted for density-defined water masses and  $\bar{C}$  was drawn from the chlorophyll-sigma- $t$  relationship. The existence of such a relationship is based on the reasonable hypothesis that mixing processes or vertical motions are weak and do not upset the vertical structure of the photic layer.

The error on  $WCC$  in equation (2) is given by the error on  $C$ , and if we only have one chlorophyll measurement, this error will be important. If we have  $n$  measurements  $C_i$  at different depths  $Z_i$  on a station, equation (2) becomes:

$$WCC = \overline{WCC} \left( \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n C_i \right) \left( \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \bar{C}_i \right)^{-1} \quad \text{or} \quad WCC = \overline{WCC} C_{st} \left( \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \bar{C}_i \right)^{-1}$$

where  $\bar{C}_i$  are drawn from the chlorophyll-sigma- $t$  relationship and  $C_{st}$  is the mean value of the observed  $C_i$ . The error is now given by the error on  $C_{st}$  and is proportional to  $(n-1)^{-0.5}$ , provided that the measured  $C_i$  are independent. Independence of the  $C_i$  values at different depths  $Z_i$  implies that the superimposed water masses have different horizontal motions, which is our second hypothesis. A further improvement consists of weighting the  $C_i$  and  $\bar{C}_i$  values to account for the variable thickness of the water layers which they represent. We adopted:

$$WCC = \overline{WCC} \sum_{i=1}^n [\frac{1}{2}(Z_{i+1}-Z_i)(C_i+C_{i+1})] / \sum_{i=1}^n [\frac{1}{2}(Z_{i+1}-Z_i)(\bar{C}_i+\bar{C}_{i+1})] \quad (3)$$

If  $Z_1$  corresponds to the sea surface and  $Z_n = Z_m$ , the two sums in equation (3) are respectively  $OWCC$  and an expected, station-dependent, water-column chlorophyll ( $EWCC$ ) computed with the expectation of the chlorophyll concentration at the sea water densities measured at the sampling depths and with the sampling depths' intervals. Then, equation (3) becomes:

$$WCC = OWCC \overline{WCC} EWCC^{-1} \quad (4)$$

If the error resulting from measurement and small-scale noise is not considered the ratio  $WCC$  to  $\overline{WCC}$  represents the effect of mesoscale trends:  $WCC = t \overline{WCC}$ .

Combining (1) and (4) gives:

$$\frac{WCC}{\overline{WCC}} = \frac{OWCC}{EWCC} = t$$

which expresses that the effect of mesoscale trends is the same on the (a) regional or (b) station-dependent water-column chlorophyll, and:

$$\frac{OWCC}{WCC} = \frac{EWCC}{WCC} = c$$

which expresses that the 'column' error has the same effect on the (a) estimated or (b) expected water-column chlorophyll.

This technique requires that sigma- $t$  dependent statistics of the chlorophyll concentration in the region be known, allowing the expectation of the water-column chlorophyll in the region ( $\overline{WCC}$ ) and the station-dependent expected water-column chlorophyll ( $EWCC$ ) to be computed.

## Materials and methods

### *Choice of the site*

The position (15°S, 173°E) occupied during the PROLIGO expedition was chosen for the low sea surface chlorophyll concentrations which are observed there, and for being far enough from the Vanuatu and Fiji islands, and free of possible island mass effects (Dandonneau and Charpy, 1985). Furthermore, no seasonal variations have been detected at 15°S in the western Pacific in a 5-year period (Dandonneau and Gohin, 1984). Climatological analysis of the few existing historical data in this region (Levitus, 1982) shows that the surface mixed layer is ~75 m thick and has a temperature of 27°C. Below, temperature slowly decreases until 150 m depth (24.73°C) and then decreases more quickly (21.61°C at 200 m). A deep and not well-defined thermocline has been mentioned as a characteristic of the southwestern tropical Pacific (Dandonneau, 1979). Oligotrophy of the region is confirmed by Venrick *et al.* (1973) who reported a weak DCM at 150 m depth at 15°S, 155°W in October.

### *Measurements*

The measurements which lasted from 16 September to 7 October, 1985 were interrupted from 26 to 30 September during which the ship put into Suva. Temperature, salinity and density (expressed in sigma- $t$ ) were obtained on 82 casts from a Bisset-Berman CTD probe calibrated with water samples at least once every day. Currents were measured with an Aanderaa current meter mounted on a current profiler. In order to avoid an important bias due to ship drift caused by the wind, the current profiler was allowed to sink along a wire hanging from under a spar buoy. Seven profiles were obtained on 24 and 25 September, one on 5 October and two on 7 October. The zonal and meridional components of the currents were averaged on 20-m intervals and averaged values have been used to compute the vertical shear. An Aanderaa thermistor chain with sensors at 10-m intervals was launched and allowed to drift from 17 to 20 September (maximum depth = 150 m) and from 1 to 4 October (maximum depth = 180 m). Temperature measurements were taken at 10-min intervals.

Samples for chlorophyll determinations were taken on 29 casts using a rosette attached to the CTD probe, generally at 20-m intervals between the surface and 200 m depth, plus one sample at 250 m. Filtration was made on Whatman GF/F filters and chlorophyll measurements were made with a fluorometer after mechanical grinding and extraction by 90% acetone, according to Holm-Hansen *et al.* (1965).  $OWCC$  was computed by integration of the chlorophyll–depth curve from the surface to 250 m depth, with linear interpolation. No duplicates were taken to determine the precision of the chlorophyll measurements. However, on 21 stations, 3–6 sampling depths corresponded to the

surface mixed layer (within an interval of 0.04 sigma-t units); assuming that mixing was efficient, so that the chlorophyll concentration has the same value at all these depths, we can estimate the standard deviation of the error at each of the 21 stations. The mean of the standard deviations was 0.0082 mg chlor m<sup>-3</sup> which can be considered as an estimate of the measurement error. The resulting error on OWCC computed between 0 and 250 m using 12 sampling depths is then:

$$S_m = 0.0082 \times 250 \quad 12-1 = 0.62 \text{ mg chlor m}^{-2}$$

Primary production has been measured by the <sup>14</sup>C technique after *in situ* incubations of 280 ml water samples with 10 μCi of <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> for ~6 h. Carbon fixation has been computed assuming that the concentration of carbonates in sea water was constant and equal to 90 mg l<sup>-1</sup>. Samples were then filtered on Whatman GF/F glass fiber filters and stored until measurement of the radioactivity by liquid scintillation.

*Estimation of the expected water-column chlorophyll (EWCC)*

EWCC has been estimated using the sampling depths, and chlorophyll concentrations given by a chlorophyll-sigma-t relationship (with the sigma-t values found at these depths), instead of the measured chlorophyll concentrations. The first step in the computations consisted of fitting a function to the observed pairs (X<sub>i</sub> = sigma-t, Y<sub>i</sub> = chlorophyll concentration). Abbot *et al.* (1984) used a Gaussian curve to represent the deep chlorophyll maximum. We adopted a similar form:

$$F1 = C_m e^{-A(X-X_m)^2}$$

where C<sub>m</sub> is the chlorophyll maximum, X = sigma-t is the variable, X<sub>m</sub> is the sigma-t value at the depth of the maximum and A is a constant which controls the sharpness of the chlorophyll maximum. This form satisfies the chlorophyll decrease to negligible values in dense, deep waters (Figure 1), but fails to represent the more or less low and even concentrations above the maximum. We meet this requirement by addition of a hyperbolic tangent:

$$F2 = \frac{1}{2} C_s [1 + \tanh (X_p - X)]$$

where C<sub>s</sub> is the chlorophyll concentration in the surface layer and X<sub>p</sub> is the sigma-t value at the point of inflexion. Y(X) = F1(X) + F2(X) tends to constant values on both sides of the observations: C<sub>s</sub> in low density waters and zero in deep waters (Figure 1), and for this advantage, this model was preferred to an easier-to-fit linear one. The five constants C<sub>m</sub>, X<sub>m</sub>, A, C<sub>s</sub>, and X<sub>p</sub> were determined simultaneously by a continuous approach computing technique (derived from the method of Fletcher-Powell, in Cea, 1971) which minimized the sum of squares (Y - Y<sub>i</sub>)<sup>2</sup>. It must be noted that C<sub>m</sub> and X<sub>m</sub>, which correspond to the maximum of F1(X), do not exactly correspond to the maximum of Y(X) after addition of F2(X). The mean chlorophyll concentration, Y, at a given sigma-t, X, is then:

$$Y = C_m e^{-A(X-X_m)^2} + \frac{1}{2} [1 + \tanh (X_p - X)] \quad (5)$$

Subtracting Y(X<sub>i</sub>) from the observations Y<sub>i</sub> produces residuals which have been used to compute the sigma-t dependent standard deviations S of the chlorophyll concentration. Only the residuals Y(X<sub>i</sub>) - Y<sub>i</sub> which satisfied X - ΔX < X<sub>i</sub> < X + ΔX were taken

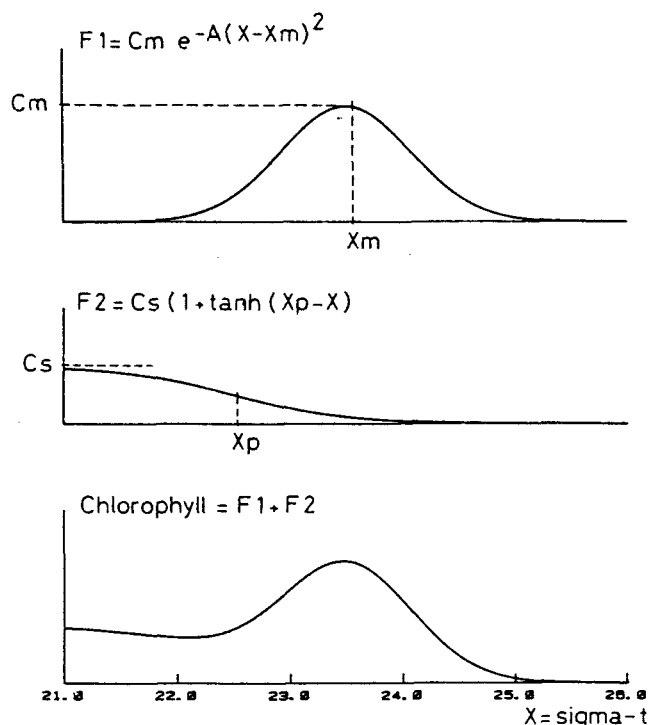


Fig. 1. Schematic representation of the function of sigma-t fitted to the chlorophyll observations.

into account to compute  $S(X)$  at  $\sigma-t = X$ . We used  $\Delta X = 0.3$ ; smoothing was achieved by weighting factors  $p_i = 0.15(|X_i - X| + 0.5)^{-1}$ .

Knowing the mean of the chlorophyll concentration at a given water density makes it easy to simulate vertical profiles of chlorophyll and to compute station-dependent water-column chlorophyll:

for each station, the sampling depths  $Z_i$  and corresponding water densities  $X_i$  from 0 to 250 m are kept unchanged;

at each sampling depth, an expected chlorophyll concentration is obtained by  $Y(Z_i) = F1(X) + F2(X_i)$ ;

a simulated water-column chlorophyll is computed using the expected  $Y(Z_i)$  instead of the observed  $Y_i$ . The result gives *EWCC* which is the likelihood of *OWCC* under the assumption of a steady state, in the conditions of sampling and vertical structure of density which prevailed at the station.

Another solution has been attempted to estimate *EWCC*: the central idea is that the measured chlorophyll concentrations are only individual values among all the possible ones at the same water density, and that *OWCC* is only one realization among all the possible ones. *EWCC* could then be defined as the mean of a large number of such realizations simulated at random. Random chlorophyll concentrations with the same distribution as during the PROLIGO expedition were obtained by

$$Y(Z_i) = F1(X_i) + F2(X_i) + H S_0^{-1}S(X_i)$$

where  $H$  is drawn at random from a series of numbers with a log-normal distribution, zero mean, and standard deviation  $S_0$ , and  $S(X_i)$  is the standard deviation of the chlorophyll concentration at  $\sigma-t = X_i$ . This procedure was abandoned because it uses too much computer time. We present however the results of 1000 such simulations made for each station, which provide interesting information on the potential dispersion of the water-column chlorophyll at each station.

## Results

The hypothesis that the chlorophyll concentrations on a station at various depths are independent from one another due to isopycnal advection of water masses from various directions can be tested using the results of the current measurements: the vertical shears of the currents averaged on 20-m thick layers are shown in Figure 2. The mean shear value is  $4.4 \cdot 10^{-3} \text{ s}^{-1}$ . Considering two water masses sampled at 20-m intervals at a station, this mean shear gives a horizontal distance of 3.8 km after drifting for 12 h, which was in most cases the time between two successive stations. Similarly, the observed extreme shear values,  $0.5 \cdot 10^{-3} \text{ s}^{-1}$  and  $26.5 \cdot 10^{-3} \text{ s}^{-1}$  give horizontal separations equal to 0.43 km and 22.9 km. These estimates correspond to the assumption of steady currents; however, the results of a series of seven current profiles over a 24-h period (24–25 September) indicate that the short-term variability of the currents was high. Trajectories of water particles at different depths between 20 and 180 m during this 24-h period have been put together in Figure 3. They show that the sea water samples taken at station 61 may have been scattered over a 16-km wide zone when station 60 was made (11 h before) and over 9 km when station 62 was made (11 h later).

Chlorophyll concentrations during the PROLIGO expedition ranged between 0 and  $0.42 \text{ mg m}^{-3}$ . The high density of observations at  $\sigma-t = 22.4$  corresponds to the 80-m thick surface mixed layer where about five samples were taken at each station. Values in the surface mixed layer were usually between  $0.03$  and  $0.12 \text{ mg m}^{-3}$ , and values at 250 m depth were close to zero. A deep chlorophyll maximum was observed at each station; its depth ranged between 100 and 150 m, with a mean value at 128 m, very close to the mean value of the depth of the nitricline (Table I). The best fit of

$$Y = C_m e^{-A(X - X_m)^2} + \frac{1}{2} C_s [1 + \tanh(X_p - X)]$$

where  $X$  is the sea water density (in  $\sigma-t$ ) and  $Y$  is the chlorophyll concentration, was obtained for  $C_m = 0.28$ ,  $A = 1.43$ ,  $X_m = 23.46$ ,  $C_s = 0.16$  and  $X_p = 21.55$  (Figure 4). The continuous approach program used to fit the curve has been run several times with different starting values of  $C_m$ ,  $A$ ,  $X_m$ ,  $C_s$  and  $X_p$ , giving each time the same final result for these constants. The standard deviation, estimated from the observed chlorophyll concentration minus  $Y(X)$ , shows a maximum at  $\sigma-t = 23$ , while the chlorophyll maximum is at  $\sigma-t = 23.46$ . The standard deviation decreases evenly towards dense waters but looks unstable at densities less than  $\sigma-t = 22.2$  where few observations are available (Figure 4).  $\sigma-t$  values  $< 22.2$  occurred only at stations 75, 77, 78 and 80 at the sea surface, and reached 80 m depth at station 81 and 40 m depth at station 82. They were caused by low salinities which were observed after a rainy period which started on 4 October, with heavy rains on 5 and 7 October.



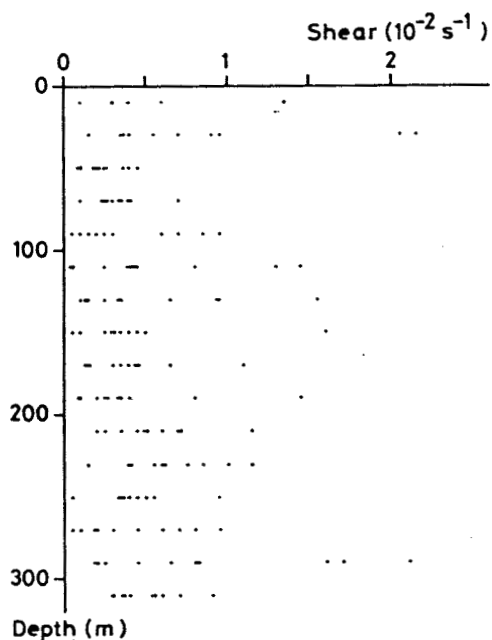


Fig. 2. Vertical shears averages at 10 current profiler stations during the PROLIGO expedition.

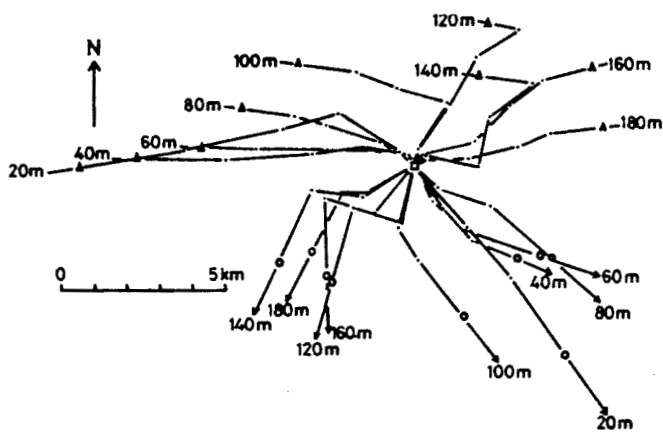


Fig. 3. Trajectories of water particles during a 24-h series of currents observations (PROLIGO expedition). Triangles indicate the position of the particles at the cast of station 60 (24 September, 19.10h) and circles at the cast of station 62 (25 September, 15.35h). The square indicates the position of station 61 (25 September, 6.37h).

The mean *OWCC* and *EWCC* for all stations are nearly equal (Table I). We then adopted:

$$\overline{WCC} = 27.58 \text{ mg chlor m}^{-2}$$

as the expected water-column chlorophyll in the region. Equation (4) can then be written:  $WCC = 27.58 \text{ OWCC EWCC}^{-1}$ . Conforming to the principle of *OWCC* correc-

Water-column chlorophyll in an oligotrophic environment

Table I. Water-column chlorophyll (observed: *OWCC*; expected: *EWCC*; corrected: *WCC*) and some aspects of the photic layer during the PROLIGO expedition.  $Z_n$  is the depth of the nutricline, defined as the depth where nitrate concentration is  $0.1 \mu\text{mol l}^{-1}$ .

Station	Date	Time	<i>OWCC</i> ( $\text{mg m}^{-2}$ )	<i>EWCC</i> ( $\text{mg m}^{-2}$ )	<i>WCC</i> ( $\text{mg m}^{-2}$ )	$Z_n$ (m)	Sigma- $t$ at $Z_n$	Depth of <i>DCM</i> (m)	Surface chlor. ( $\text{mg m}^{-3}$ )
1	16 Sept	10.45	30.50	25.95	32.42	139	23.52	140	0.06
502	17	06.20	32.95	27.45	33.11	129	23.62	100	0.08
3	17	17.45	27.40	25.80	29.29	123	23.36	120	0.05
16	18	17.30	32.10	28.72	30.83	141	23.53	140	0.03
28	19	05.00	24.35	29.08	23.09	125	23.21	140	0.04
40	19	17.05	25.35	27.24	25.67	127	23.23	140	0.04
552	20	07.30	23.20	28.36	22.56	125	23.38	100	0.04
53	20	21.11	25.75	27.07	26.24	140	23.43	140	0.04
54	21	19.00	22.50	26.62	23.31	121	23.23	120	0.04
55	22	07.00	23.60	32.09	20.28	108	23.33	120	0.01
56	22	19.05	27.55	28.59	26.58	105	23.08	120	0.04
57	23	07.10	26.10	28.70	25.08	104	23.20	120	0.05
58	23	18.45	32.05	31.49	28.07	120	23.27	100	0.07
60	24	19.10	26.70	27.60	26.68	123	23.24	140	0.00
61	25	06.37	25.70	28.67	24.72	121	23.30	120	0.04
62	25	15.35	29.35	33.38	24.25	120	23.43	120	0.05
63	1 Oct	16.13	22.95	27.33	23.16	125	23.26	140	0.03
564	2	05.50	25.95	27.95	25.61	122	23.22	120	0.07
67	2	18.00	24.60	25.45	26.66	123	23.17	140	0.05
568	3	05.46	29.95	27.93	29.57	107	23.05	120	0.08
71	3	17.50	23.70	27.30	23.94	107	23.18	120	0.05
72	4	05.00	29.80	26.01	31.60	124	23.37	140	0.07
74	4	20.39	26.25	24.82	29.17	141	23.50	140	0.07
75	5	05.00	23.30	25.63	25.07	150	23.57	150	0.02
77	5	12.50	37.30	28.88	35.62	141	23.43	140	0.09
78	5	17.50	31.85	26.31	33.39	141	23.39	140	0.08
80	6	18.00	36.05	25.14	39.55	129	23.33	100	0.09
81	7	05.00	23.25	26.96	23.78	120	22.52	140	0.04
82	7	17.50	29.60	23.52	34.71	123	23.24	140	0.09
Mean values			27.58	27.59	27.27	125	23.30	128	0.06

tion,  $OWCC - WCC$  is the 'column' error due to the variations of the vertical structure of density and to the choice of the sampling depths. The standard deviation of this error can then be estimated using the results listed in Table I:

$$S_c = 2.16 \text{ mg chlor m}^{-2}$$

This error is greater than the measurement error which we estimated to be  $S_m = 0.62 \text{ mg chlor m}^{-2}$ .

The probable water-column chlorophyll generated by the random process covers a wide range at each station (Figure 5). The mean standard deviation of the results is about  $3.3 \text{ mg chlor m}^{-2}$ , arising from the dispersion of the chlorophyll concentrations at a given sigma- $t$ , i.e. from measurement error, small-scale noise, and possible trends. Since the variations due to the measurement error are small, the two latter causes are

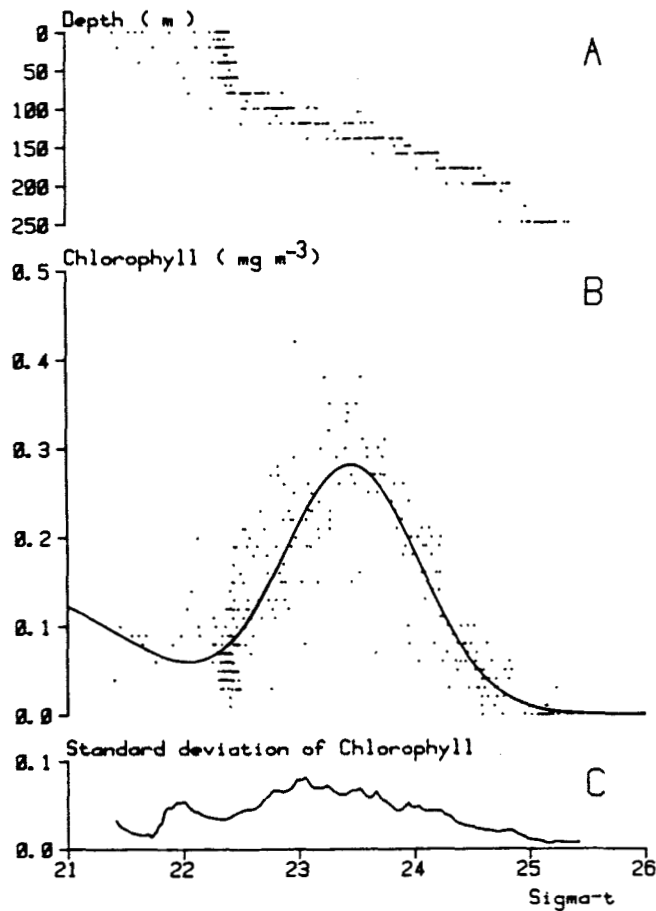


Fig. 4. (A) Sigma-t versus depth during the PROLIGO expedition. (B) Observed sigma-t-chlorophyll pairs and best fit of

$$Y = C_m e^{-A(X-X_m)^2} + \frac{1}{2} C_s [1 + \tanh(X_p - X)]$$

(C) Standard deviation of the observations from the fitted curve.

thus important sources of variance for the water-column chlorophyll. At 11 stations (3, 16, 40, 53, 56, 58, 60, 564, 67, 568, 74 and 75) *OWCC* and *EWCC* do not differ strikingly. But for many stations, discrepancies appear: *OWCC* falls in the 5% largest water-column chlorophyll simulated values at five stations (1, 77, 78, 80 and 82) and in the 5% smallest ones at station 55. Six stations out of 29 are significantly different at the 95% confidence level from what is expected suggesting that something other than isopycnal motions of independent water layers might act.

The time variations of *OWCC* during the 22-day fixed station look uncertain (Figure 6a). Only the periods 19–22 September with evenly low *OWCC*, and 5–6 October

Water-column chlorophyll in an oligotrophic environment

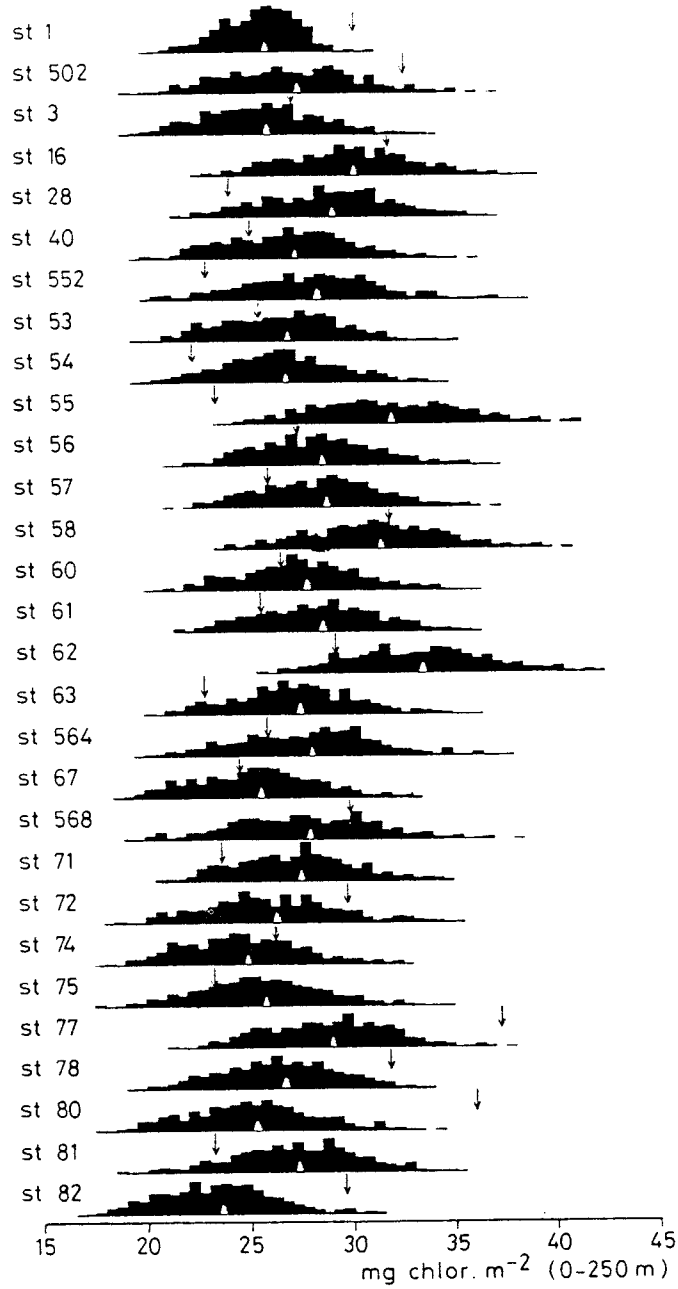


Fig. 5. Distributions of the results of 1000 water-column chlorophyll simulations. For each station, the arrow pointing downwards indicates the observed water-column chlorophyll (OWCC). The white triangle indicates the mean result of the simulations.

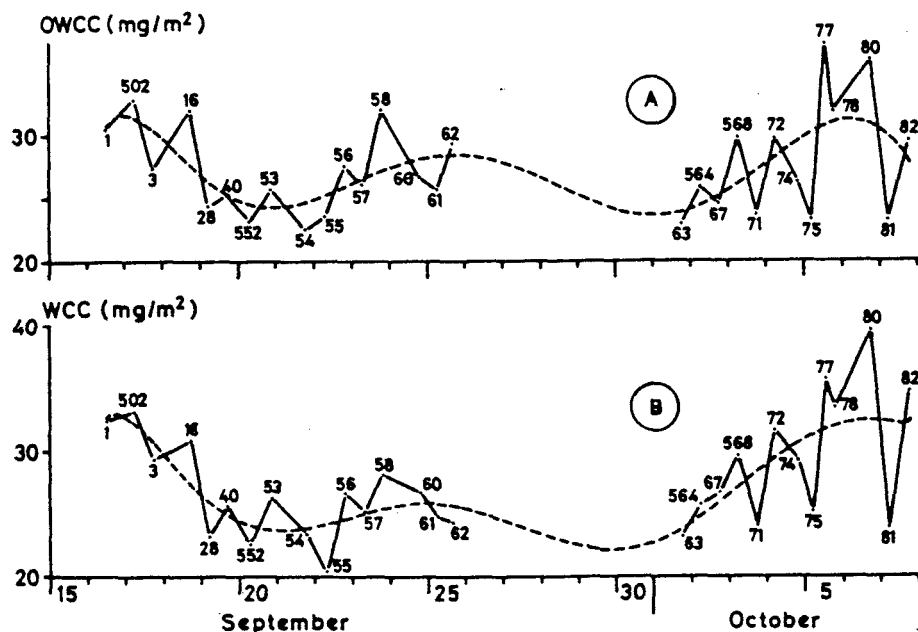


Fig. 6. (A) of  $OWCC$  during the PROLIGO expedition. (B) Evolution of  $WCC = OWCC \overline{WCC} / EWCC^{-1}$  where  $\overline{WCC}$  is the mean value of  $OWCC$  for the 29 stations. The labels are the station numbers.

with high  $OWCC$  stand out against noisy variations. The variance of  $OWCC$  is 16.16. Our series of results only consists of 29 observations irregularly spaced in time, making it difficult to distinguish a trend from the ambient noise. The most commonly used techniques are Fourier analysis, low-pass filters or best fits of functions. We adopted a polynomial fit; the coefficient of determination stabilized from degree seven, and the fraction of extracted variance was then  $r^2 = 0.349$ . The standard deviation of the variations due to the trend (derived from the polynomial approximation) is then  $(16.16 \times 0.349)^{-0.5} = 2.37 \text{ mg m}^{-2}$ , and the standard deviation of the small scale noise (represented by the residuals) is  $[16.16 (1-0.349)]^{-0.5} = 3.24 \text{ mg m}^{-2}$ . We have then:

$$\text{signal-to-noise-ratio of } OWCC = 2.73/3.24 = 0.73$$

If  $WCC$  is plotted instead of  $OWCC$  (Figure 6b), a trend appears more clearly, with high values from 16 to 18 September, low values from 19 September to 2 October, and high values again until the end of the expedition with downward spikes at stations 71, 75 and 81. The variance of  $WCC$  is 21.07. A seven-degree polynomial fit applied to the 29 time- $WCC$  pairs gives  $r^2 = 0.520$ . The standard deviations of the trend and of the residuals become respectively 3.31 and 3.18  $\text{mg m}^{-2}$ , and we now have:

$$\text{signal-to-noise-ratio of } WCC = 1.04$$

Correction of  $OWCC$  for sampling depths and variations of the vertical structure of density has thus increased the signal-to-noise ratio.

Water-column chlorophyll in an oligotrophic environment

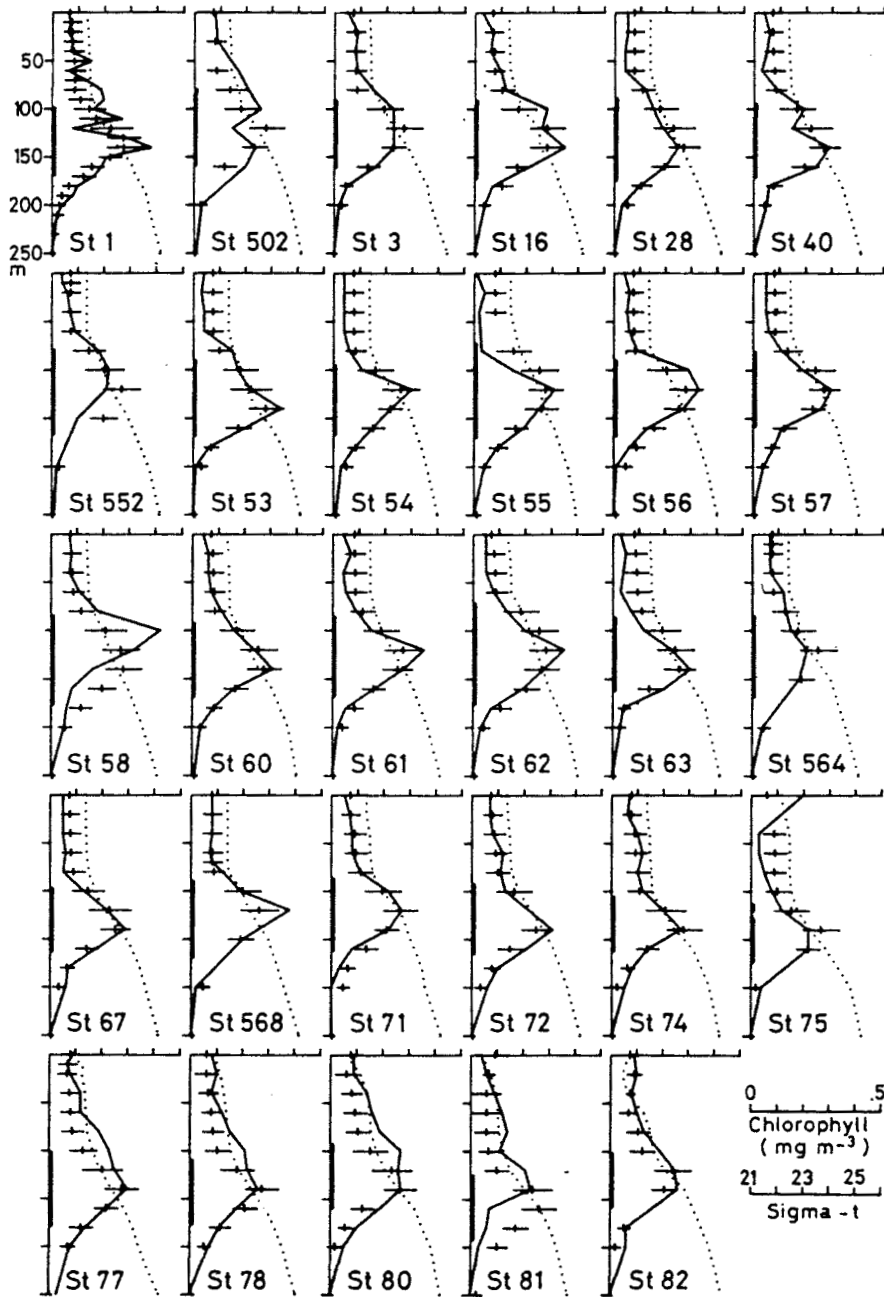


Fig. 7. Vertical profiles from the PROLIGO expedition. Solid line: observed chlorophyll concentration. Horizontal bars: two standard deviations of the chlorophyll concentration at the  $\sigma_t$  of the sampling depth; the short vertical bar indicates the associated mean. Dotted line:  $\sigma_t$ . Vertical reinforced bars on the ordinate indicate the interval between  $\sigma_t = 22.7$  and  $\sigma_t = 24.2$  where the deep chlorophyll maximum is located.

## Discussion

$WCC$  was derived from  $OWCC$  using a correction factor  $\overline{WCC} EWCC^{-1}$ . The expectation of the water-column chlorophyll in the region was considered to be a constant. The trend which appears in Figure 6 implies that  $\overline{WCC}$  might be a function of time, in which case our corrected  $WCC$  results would be underestimated at the beginning and at the end of the fixed station, and overestimated from 19 September to 2 October. On the other hand,  $EWCC$  is derived from  $\overline{C}$  (a function of sigma- $t$ ) which might equally be a trend-like function of time, and compensate for the variations of  $\overline{WCC}$  with time. It is not possible to appreciate exactly the consequences of adopting constant statistics over the length of the fixed station.  $\overline{WCC}$  can be considered as the water-column chlorophyll of an assumed standard water column.  $EWCC$  is the water-column chlorophyll which would be observed under these standard conditions, given the same sampling depths and given the same vertical structure of density as at the station under study. The correction factor  $WCC EWCC^{-1}$  is then based on a unique reference, and can be considered as valid as far as this reference fits the observations. During the fixed station, the depth of the  $DCM$ , the depth of the nutricline and the water density at the depth of the nutricline did not indicate important changes which would require a revision of this reference (Table I). The form given to equation (5) is only one among other possible ones. A bias in  $\overline{WCC} EWCC^{-1}$  may result from this choice, especially because the effect of equation (5) is present in  $EWCC^{-1}$  and not in  $\overline{WCC}$  which was arbitrarily fixed at  $27.58 \text{ mg m}^{-2}$ , i.e. the mean value of  $OWCC$ . This bias however would be very small because the mean values of  $EWCC$  and  $WCC$ , in which equation (5) interferes, are very close to the mean of  $OWCC$  (Table I).

The trend cannot be seen as clearly on  $OWCC$  which is perturbed by small-scale noise. The correlation between  $OWCC$  and corrected  $WCC$  is high ( $r = 0.88$ ), which means that corrections are small and do not produce an upset of the data. Clarity of the trend in the  $WCC$  values results mostly from the increase allotted to stations 1, 80 and 82, and from the decrease allotted to stations 16, 58 and 62 (Figure 6). The correction factor  $\overline{WCC} EWCC^{-1}$  is  $> 1$  when  $EWCC$  is low, which was the case at stations 1, 3, 67, 74, 75, 80 and 82. Low values of  $EWCC$  during the PROLIGO expedition probably do not result from inadequate sampling because samples were generally taken at 20-m intervals, which seems satisfactory for a description of the vertical profile of chlorophyll in a region where all the sea water properties exhibit low vertical gradients (Figure 7). They result rather from a reduced vertical extension of the water layer with sigma- $t$  values between 22.7 and 24.2, where the  $DCM$  is observed (Figure 4). The mean thickness of this layer during the whole PROLIGO expedition was 78 m; at stations 1, 3, 67, 74, 75, 80 and 82, this layer was only 72, 70, 68, 58, 63, 68 and 59 m thick (Figure 7). On the contrary, high  $EWCC$  at stations 16, 55, 58 and 62 results from enhanced vertical spreading of the same water mass which was respectively 80, 97, 95 and 106 m thick at these stations. Such short-term variations of the vertical density structure of the water column are confusing, and the correction factor  $\overline{WCC} EWCC^{-1}$  sets the observations under mean physical conditions of the water column. At station 1, 24 samples were taken instead of 12 as at the other stations. This more intense sampling gives a smaller dispersion of the simulated water-column chlorophyll values which are recorded in the histogram of station 1 in Figure 5. This result is an expected one

since water-column chlorophylls are analogous to mean chlorophyll concentrations between 0 and 250 m, and the variance of the mean of  $n$  individuals is proportional to  $n^{-1}$ .

Low corrected *WCC* values are obtained at stations 28, 552, 54, 55, 62, 63, 71, 75 and 81 (Figure 6). They generally result from abnormally low chlorophyll concentrations in the mixed layer above the *DCM*, except at stations 552, 71, and 81 where they proceed from abnormally low chlorophyll concentrations below the *DCM* (Figure 7). Higher *WCC* values at stations 1, 502, 72, 77, 78, 80 and 82 result from abnormally high chlorophyll concentrations above the *DCM* except at station 72 where deep water is the main cause. In most cases, the water between the surface and the *DCM* is thus responsible for the main variations in the results. Another mark of the predominance of this water layer is given by the greater dispersion of the chlorophyll concentration at low sigma- $t$  values (Figure 4). Interest in the relationships between the sea surface chlorophyll concentration and the water-column chlorophyll has increased due to the possibilities which are offered by satellite-borne sea color sensors. Hayward and Venrick (1982) observed no relationships in the oligotrophic North Pacific central gyre. In our results, the sea surface chlorophyll concentration is not significantly correlated with *OWCC* ( $r = 0.26$ ,  $P > 0.05$ ) but is significantly correlated with the corrected *WCC* ( $r = 0.39$ ,  $P < 0.05$ ), in spite of the confusing station 75 which has a high sea surface chlorophyll concentration and low water-column chlorophyll (Figure 7).

The  $^{14}\text{C}$  incubation experiments made during the PROLIGO expedition confirm the trend of the corrected *OWCC* shown on Figure 6. During the first part of the cruise, carbon fixation was low: 134, 435 and 210  $\text{mg m}^{-2} \text{day}^{-1}$  at stations 502, 552 and 559 (24 September). Carbon fixation was still low at the beginning of the second part (343  $\text{mg m}^{-2} \text{day}^{-1}$  at station 564) but rapidly increased later: 992  $\text{mg m}^{-2} \text{day}^{-1}$  at station 568 and 739  $\text{mg m}^{-2} \text{day}^{-1}$  at station 579 (6 October). *WCC* reached particularly high values from station 77, 2 days after the increase of carbon fixation. Assuming that the 'new production' during the steady-state phase (stations 28–71) was not greatly different from zero (Sharp *et al.*, 1980), we can tentatively estimate the 'regenerated production' as the mean of the production measurements made at stations 552, 559 and 564, i.e. 330  $\text{mg C m}^{-2} \text{day}^{-1}$ . The mean *WCC* value during this phase is 25.05  $\text{mg chlor m}^{-2}$ , giving a productivity index equal to 13.17  $\text{mg C (mg chlor)}^{-1} \text{day}^{-1}$  which can be compared to the value 15.7 found by Sharp *et al.* (1980). Considering that the regenerated production remained constant, and that total production during the growth phase was  $(992 + 739)/2 = 865 \text{ mg C m}^{-2} \text{day}^{-1}$ , new production during the growth phase was then 535  $\text{mg C m}^{-2} \text{day}^{-1}$ , i.e. 60% of the total production. Missing such events when oligotrophic areas are studied can thus lead to incomplete views concerning the dynamics of these ecosystems (Platt and Harrison, 1985).

The cause of the increase of the phytoplankton biomass and productivity does not appear in the variations of the depth of the nutricline (defined as the depth of  $\text{NO}_3$  concentration =  $0.1 \mu\text{mol l}^{-1}$ ) which was influenced by semi-diurnal internal waves (Table I). Presence of nitrates in the mixed layer, or in the upper part of the *DCM*, which would indicate recent vertical mixing events, could not be significantly detected. The vertical profiles of chlorophyll, sigma- $t$ , nitrates and Brunt–Väisälä frequencies at stations 552 (low *WCC* episode) and 568 (growth phase) do not differ strikingly, but carbon fixation at station 568 is much higher than at station 552 (Figure 8). The occurrence of such mixing events must be considered in spite of the absence of measurable nutrients



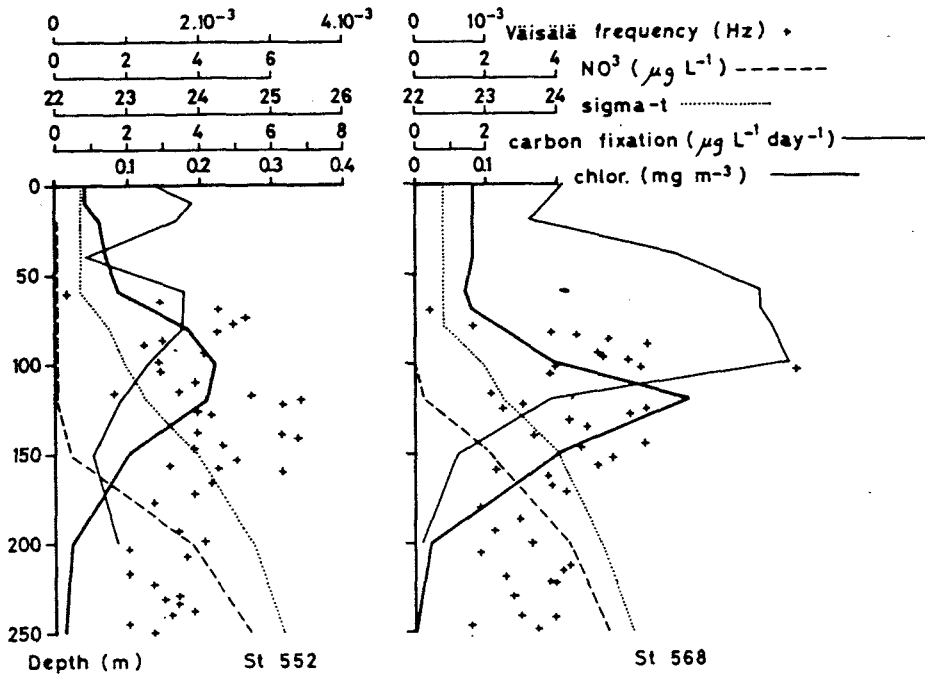


Fig. 8. Vertical profiles at station 552 (20 September, resting phase) and 568 (3 October, growth phase).

Depth of 25.75 °C isotherm (m)

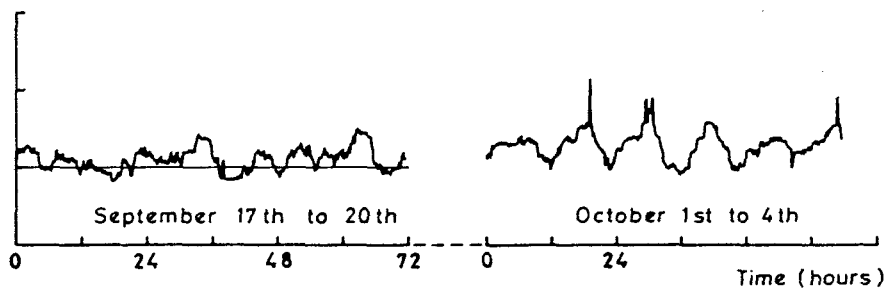


Fig. 9. Internal waves during the PROLIGO expedition. The depth of the 25.75 °C isotherm has been obtained by linear interpolation of the temperatures measured by a thermistor chain. Depths > 150 m during the first series of data have been obtained by extrapolation, using the mean value of the vertical temperature gradient between 25° and 26°C.

in the mixed layer, because of the rapid uptake by the phytoplankton (McGowan and Hayward, 1978). The nutricline does not greatly depart from waters at sigma-t = 23.3 (Table I), except at stations 56, 568 and 81 where the nutricline is found in less dense waters. Such rises of the nutricline might be due to small vertical mixing events. The two series of temperature data given by a thermistor chain allow the internal waves during the PROLIGO expedition (Figure 9) to be described. The thermistor chain was first launched from 17 September at 15.00 h to 20 September at 15.00 h; this period

**Table II.** Richardson numbers at 10 vertical profiles of current, calculated with the mean sea water density and current in the 90–110, 110–130, 130–150 and 150–170 m water layers.

Day	Time	110 m	130 m	150 m
24 Sept	18.20	9.58	13.9	0.89
24	21.55	8.02	210	22.9
25	00.40	0.78	31.7	7.24
25	03.15	398	2.01	20.2
25	05.55	521	4.13	22.1
25	09.30	0.72	14.5	15.4
25	12.00	1.80	57.0	7.24
5 Oct	13.20	10.2	0.59	139
7	11.45	8.99	105	6.44
7	15.00	34.8	2.77	1076

71, 75 and 81 (Figure 6). This does not contradict the hypothesis of an enhanced growth subsequent to mixing events because the breaking of internal waves is likely to be patchy, so that some water masses may remain unaffected. Furthermore, the low *WCC* value at station 81 is due to low chlorophyll concentrations below 150 m while relatively high chlorophyll concentrations above the *DCM* at this station are in agreement with an input of nutrients in the surface layers (Figure 7).

No explanation can be put forward for the relatively high *WCC* at the beginning of the expedition (stations 1–16) because the time of response of *WCC* is of the order of a few days and the cause must be sought in the period before the observations began. Neither can we assess the consequences of the pronounced nitrate intrusion into low density waters on 7 October, when the fixed station came to an end (Figure 10). The period from 22 to 26 September shows a slight *WCC* increase which is not accounted for by the other results: primary production was low on 23 September, and the wind conditions were about normal over the period (Figure 10); a nitrate intrusion up to waters at  $\sigma_t = 23.08$  on 22 September might perhaps explain this slight increase, but evidence of the causality is small.

### Conclusion

The studied area which has a chlorophyll maximum at depths greater than 100 m, chlorophyll concentrations below  $0.45 \text{ mg m}^{-3}$  and a 100–150 m thick nutrient-exhausted mixed layer, can be compared to other tropical oligotrophic areas. Furthermore, its position at  $15^\circ\text{S}$  and  $173^\circ\text{E}$  does not correspond to any divergence or doming (Wyrtki and Kilonsky, 1984; Oudot and Wauthy, 1976), so that an important supply of nutrients from below cannot be expected. The results of the 22-day-long fixed station made during the PROLIGO expedition show however that a mixing event, probably due to breaking of internal waves, was followed by a period of growth and an increase of the water-column chlorophyll. Whether such an observation was likely or not within a 22-day period cannot be determined, unless several such long fixed stations be made. Existing biological data from long fixed stations in oligotrophic areas are few, and generally do not cover a period long enough to include a phase of increased growth. Relatively high *WCC* at the beginning of the PROLIGO expedition is perhaps indicative of a similar period a few days before. If that was the case, vertical mixing

Water-column chlorophyll in an oligotrophic environment

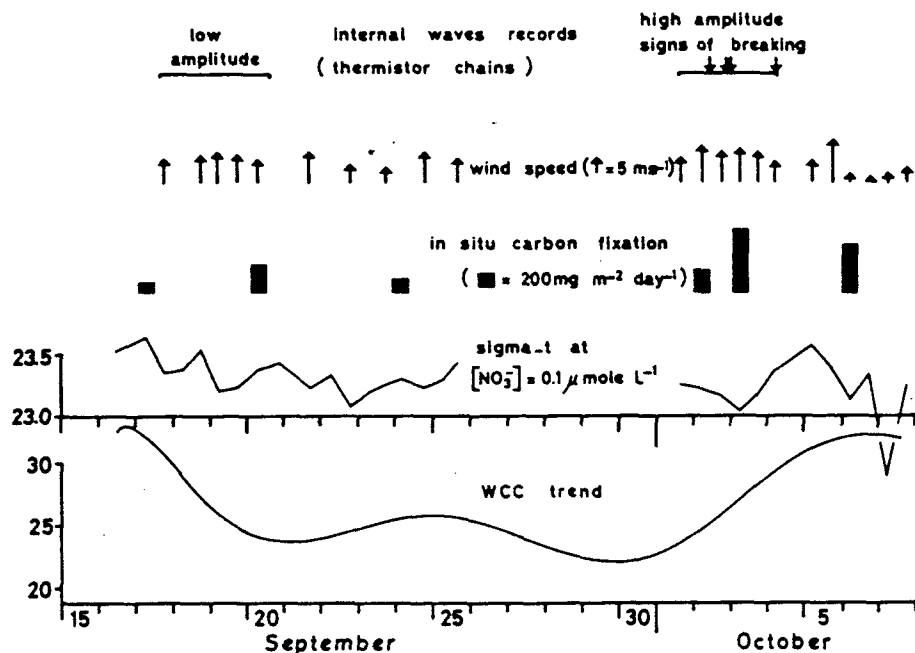


Fig. 10. Summary of the conditions which prevailed during the PROLIGO expedition.

included stations 3, 16, 28, 40 and 552 preceding the low *WCC* episode which lasted until 2 October (Figure 6). Internal waves then had a maximum amplitude of  $< 15$  m and their period was doubtful. The second series of measurements from 1 October at 14.00 h to 4 October at 08.00 h which included stations 63, 564, 76, 568, 71 and 72 shows well-defined, semi-diurnal internal waves with a 18 m mean amplitude. The wind speeds then were noticeably higher than during the first series of measurements (Figure 10). Spikes are superimposed at the crests of the second, third and last waves described by this series (Figure 9). It is noteworthy that the spikes at the second and third waves occurred just before an intrusion of nitrates in waters at  $\sigma_{-t} = 23$  and just between stations 564 and 568, 24 h apart, where primary production was respectively 343 and 992  $\text{mg C m}^{-2} \text{ day}^{-1}$  (Figure 10). The pycnocline during the PROLIGO expedition was dim. Brunt-Väisälä frequencies at the depth of the nutricline are  $N/2\pi = 2.5 \times 10^{-3} \text{ Hz}$  (Figure 8) corresponding to a mean period of  $\sim 7$  min. Such low frequencies do not exclude the possibility of vertical mixing. Averaged values of the Richardson number  $Ri$  between 110 and 150 m depth are greater than 0.25 (Table II) which is often considered as the upper limit of  $Ri$  for conditions of vertical turbulence. However, a few values are smaller than unity, and smaller than those found by Cullen *et al.* (1983) who documented a vertical mixing event. Conditions for vertical mixing are thus within reach and could probably be met sometimes during the fixed station.

Vertical mixing of nutrients by breaking internal waves appears then to be a plausible explanation for the *WCC* increase which distinguishes the second part of the PROLIGO expedition. During this phase of active growth, *WCC* kept low at stations

events are not exceptions at 15°S, 173°E, and the concept of a steady state in this region must be revised. Exchanges between the surface (0–150 m) water which support the photosynthesis and deeper waters where remineralization occurs would then be important. Conditions for an intermittent mixing regime are more favourable in the South Tropical Pacific where the thermocline is broad (Wyrki and Kilonnsky, 1984) than in the North Pacific central gyre where it is sharper (McGowan and Hayward, 1978). The variations in water-column chlorophyll that result from these mixing events however are small, and do not emerge strikingly from the ambient noise. The method developed in this work to eliminate the effects of sampling and density structure variations proved to be efficient in reducing the noise and showing up the trend in water-column chlorophyll.

### Acknowledgements

We thank Gerard Eldin for watching over the physical data collection at sea, and processing of these data, and Henri Walico for the chlorophyll measurements. We are also grateful to the captain and crew of R. V. *Jean Charcot* for their kind assistance at sea.

### References

- Abbot, M.R., Denman, K.L., Powell, T.M., Richerson, P.J., Richards, R.C. and Goldman, C.R. (1984) Mixing and the dynamics of the deep chlorophyll maximum in Lake Tahoe. *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 862–878.
- Cea, J. (1971) *Optimisation. Theorie et Algorithmes*. Dunod, Paris.
- Cullen, J.J., Stewart, E., Renger, E., Eppley, R.W. and Winant, C.D. (1983) Vertical motion of the thermocline, nitracline, and chlorophyll maximum layers in relation to currents on the Southern California shelf. *J. Mar. Res.*, **41**, 239–262.
- Dandonneau, Y. (1979) Concentrations en chlorophylle dans le Pacifique Tropical sud-ouest: comparaison avec d'autres aires océaniques tropicales. *Oceanol. Acta*, **2**, 133–142.
- Dandonneau, Y. and Charpy, L. (1985) An empirical approach to the island mass effect in the South Tropical Pacific based on sea surface chlorophyll concentrations. *Deep-Sea Res.*, **32**, 707–721.
- Dandonneau, Y. and Gohin, F. (1984) Meridional and seasonal variations of the sea surface chlorophyll concentration in the Southwestern Tropical Pacific (14 to 32°S, 160 to 175°E). *Deep-Sea Res.*, **31**, 1377–1393.
- Genin, A. and Boehlert, G.W. (1985) Dynamics of temperature and chlorophyll structures above a seamount: an oceanic experiment. *J. Mar. Res.*, **43**, 907–924.
- Hayward, T.L. and McGowan, J.A. (1985) Spatial patterns of chlorophyll, primary production, macrozooplankton biomass, and physical structure in the Central North Pacific Ocean. *J. Plankton Res.*, **7**, 147–167.
- Hayward, T.L. and Venrick, E.L. (1982) Relation between surface chlorophyll, integrated chlorophyll and integrated primary production. *Mar. Biol.*, **69**, 247–252.
- Hayward, T.L., Venrick, E.L. and McGowan, J.A. (1983) Environmental heterogeneity and plankton community structure in the Central North Pacific. *J. Mar. Res.*, **41**, 711–729.
- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C.J., Holmes, R.W. and Strickland, J.D.H. (1965) Fluorometric determinations of chlorophyll. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, **30**, 3–15.
- Levitus, S. (1982) *Climatological Atlas of the World Ocean*. NOAA Prof. pap. no. 13, US Government Printing Office, Washington DC.
- Lorenzen, C.J. (1970) Surface chlorophyll as an index of the depth, chlorophyll content, and primary productivity of the euphotic layer. *Limnol. Oceanogr.*, **15**, 479–480.
- McGowan, J.A. and Hayward, T.L. (1978) Mixing and oceanic productivity. *Deep-Sea Res.*, **25**, 771–793.
- Oudot, C. and Wauthy, B. (1976) Upwelling et dome dans le Pacifique tropical occidental: distributions physicochimiques et biomasse végétale. *Cah. ORSTOM, Ser. Oceanogr.*, **14**, 27–48.
- Platt, T. and Harrison, W.G. (1985) Biogenic fluxes of carbon and oxygen in the ocean. *Nature*, **318**, 55–58.
- Platt, T. and Herman, A.W. (1983) Remote sensing of phytoplankton in the sea: surface-layer chlorophyll as an estimate of water column chlorophyll and primary production. *Int. J. Remote Sensing*, **4**, 343–351.

Y.Dandonneau and L.Lemasson

- Sharp, J.H., Perry, M.J., Renger, E.H. and Eppley, R.W. (1980) Phytoplankton rate processes in the oligotrophic waters of the Central North Pacific Ocean. *J. Plankton Res.*, **2**, 335-353.
- Venrick, E.L. (1978) Systematic sampling in a planktonic ecosystem. *U.S. Fish. Bull.*, **76**, 617-627.
- Venrick, E.L., McGowan, J.A. and Mantyla, A.W. (1973) Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific ocean. *U.S. Fish. Bull.*, **71**, 41-52.
- Voituriez, B. and Dandonneau, Y. (1974), Relations entre la structure thermique, la production primaire, et la regeneration des sels nutritifs dans le dome de Guinee. *Cah. ORSTOM, Ser. Oceanogr.*, **12**, 241-255.
- Wyrski, K. and Kilonsky, B. (1984) Mean water and current structure during the Hawaii to Tahiti Shuttle experiment. *J. Phys. Oceanogr.*, **14**, 242-254.

*Received April 1986; accepted October 1986*