

PRODUCTION DE FLAGELLÉS EN ZONE APHOTIQUE MÉDITERRANÉENNE

par Francis BERNARD

1) Introduction.

Notre mise au point est basée sur l'étude de 1 146 échantillons d'eau de mer provenant des couches aphotiques (200 à 3 000 mètres) et répartis géographiquement comme suit :

Méditerranée au large de Monaco (1936-39).....	202
Méditerranée au large de Banyuls (1935-38).....	51
Méditerranée au large de l'Algérie occidentale (1948-1960).....	325
Méditerranée au large de la Sardaigne (« Calypso » 1955).....	78
Méditerranée au large de la Lybie et de la Grèce (1955).....	257
Détroit de Gibraltar (1954 et 1960).....	74
Atlantique au large du Maroc nord et du Portugal (« Calypso », 1960)	55
Océan Indien central (« Norsel », 1956).....	86
Sénégal et Açores (« Président-Théodore-Tissier », 1936)	18

Ayant souvent constaté des teneurs importantes en Flagellés dans les couches profondes méditerranéennes, nous hésitions à étendre ces résultats à d'autres mers. En effet, on sait depuis les croisières classiques du « Thor » (1908-10) que la Méditerranée offre, dans ses abysses, des pH et des teneurs en oxygène plus élevés que ceux des océans. Les températures profondes, toujours supérieures à 13° (souvent moins de 9° dans les océans), sont encore plus spéciales à notre mer. Un tel milieu favorise évidemment la sécrétion du calcaire, et justifierait l'abondance profonde des *Cyclococcolithus* et autres Flagellés calcifiés.

Or, je dispose maintenant de plus de 150 prises d'eaux dans la zone sans lumière des océans chauds (Atlantique vers le Sénégal, le Maroc et le Portugal, Océan Indien central) qui se révèlent aussi riches ou plus riches en Coccolithophorides et Myxophycées que les échantillons méditerranéens de mêmes niveaux.

Ces faits sont inattendus, surtout si on les confronte avec les données profondes du « Meteor » dans l'Atlantique sud (HENTSCHEL, 1936), où le savant allemand trouvait des nombres de cellules par litre 4 à 20 fois plus faibles que nos chiffres dans l'Atlantique NE. Mais HENTSCHEL opérait par centrifugation, méthode justement critiquée par STEEMANN-NIELSEN (1938), car elle peut faire perdre plus des 2/3 des Protistes, collant aux parois des tubes. Cela semble particulièrement valable pour les Flagellés calcaires, entourés d'épaisses coques gélatineuses.

Toute l'étude du nanoplancton aphotique est donc à reprendre, d'autant plus que les fertilités découvertes récemment sont de nature à modifier nos idées sur le cycle de la matière vivante marine. Mais, nombreux par litre *in situ*, les petits Flagellés sont-ils capables d'une multiplication profonde assez rapide pour égaler ou surpasser la production euphotique? Tout le problème est là. Aussi, après avoir donné quelques exemples quantitatifs, nous risquons des hypothèses sur la productivité aphotique annuelle, basées sur les observations, encore fragmentaires, que nous ont permis plus de 1 100 échantillons de diverses mers.

Si certaines de ces hypothèses ont une apparence révolutionnaire, nos collègues l'excuseront peut-être en songeant que bien des découvertes étonnantes ont d'abord suscité un scepticisme compréhensible. J'ai soumis mes raisonnements, en mars 1964, à un éminent spécialiste de la fertilité marine, E. STEEMANN-NIELSEN, qui a bien voulu les critiquer et m'écrire ses observations. Il en a été tenu le plus grand compte ici, mais je ne crois pas que toutes les hypothèses ci-dessous doivent être abandonnées pour autant.

2) Exemples numériques.

On trouvera de nombreuses données quantitatives dans nos précédentes publications, et aussi dans un prochain fascicule de la revue de l'Institut océanographique d'Alger *Pelagos*. Ici, un bref résumé suffira. Les nombres E expriment les valeurs moyennes de la couche euphotique (épaisse de 50 à 200 mètres selon les lieux et les saisons étudiés), les nombres A se rapportent aux valeurs aphotiques (généralement basées sur des prises d'eau entre 300 et 2 000 mètres, parfois jusqu'à 3 000 en Méditerranée orientale). A correspond à la moyenne de nos 1 146 échantillons, et E à la moyenne de nos 2 950 échantillons euphotiques.

Moyenne générale des stations connues, pour le total de cellules diverses par ml :

E : 733, A : 728.

Nombre de *Cyclococcolithus* du groupe *fragilis* LOHM. par ml (cellules palmelloïdes) :

E : 256, A : 245.

Nombre de cellules de *Syracosphaeracés* (surtout *Corisphaera* et *Calyptrosphaera*) :

E : 128, A : 119.

Nombre de petits Flagellés nus (surtout Volvocales et Chrysomonadines) par ml :

E : 285, A : 305.

Nombre de cellules de Myxophycées (surtout chaînes d'un petit *Nostoc*) :

E : 246, A : 350.

Telles sont les moyennes générales pour les êtres dominants, car les Dinoflagellés ne jouent qu'un faible rôle en zone aphotique. En volume, les *Cyclococcolithus* assurent une écrasante prépondérance, à cause du volume de chaque cellule (13 000 à 16 000 μ^3), tandis que les autres groupes n'atteignent que 40 à 2 000 μ^3 par cellule, au moins pour les espèces banales. Il en résulte que les *Cyclococcolithus* représentent 94 à 99 p. 100 du volume du phytoplancton dans toutes les régions explorées ici, pour la couche obscure, et 90 à 94 p. 100 pour la zone ensoleillée.

On précisera donc seulement pour les *Cyclococcolithus* les moyennes obtenues par région (cellules par ml) :

Algérie occidentale, de 3 à 50 milles des côtes : E : 213, A : 130;

Au large de la Lybie et de la Grèce : E : 142, A : 130;

Détroit de Gibraltar : E : 136, A : 180;

Atlantique, parages du Maroc N et du Portugal : E : 580, A : 456;

Océan Indien central : E : 210, A : 279.

Donc, pour ce genre calcaire, la Méditerranée occidentale sud atteint des densités analogues à celles de l'Océan Indien central.

Enfin, çà et là, de grands maxima sont observés, surtout dans le courant chaud d'origine orientale au large de l'Algérie et de Gibraltar (290 à 450 m de profondeur). En zone euphotique, les nombres record se tiennent habituellement entre 500 et 1 900 cellules de *Cyclococcolithus* par ml, tandis qu'en zone aphotique les maxima de 2 500 à 4 400 cellules ne sont pas rares.

Ces exemples paraissent suffisants pour aboutir à la conclusion suivante : comme *densité statique* par ml, la couche aphotique a presque autant de Flagellés que la couche euphotique, et parfois plus (comme à Gibraltar et dans l'océan Indien). Reste à se demander si leurs cellules se multiplient assez vite pour aboutir à des taux de production comparables à ceux de surface. C'est l'objet des hypothèses exprimées ci-après.

3) Hypothèses sur la production de nanoplancton aphotique par an.

Là encore, un prochain fascicule de *Pelagos* fournira des justifications plus détaillées. Les raisonnements présents se limiteront au cas des *Cyclococcolithus*, si prépondérants partout en volume, en comparant leur taux de multiplication vers la surface (qui commence à être assez bien établi) avec leur accroissement probable dans les profondeurs sans lumière solaire : les données obtenues dans la région la plus explorée (large de l'Algérie, d'Oran à Bougie) serviront de base.

Divisions cellulaires en zone euphotique.

Nous n'avons pas encore réussi à cultiver les *Cyclococcolithus*, sans doute parce qu'ils sporulent trop vite et que les spores éclosent très difficilement. Même si l'on connaissait leur multiplication en culture, elle n'indiquerait pas grand chose sur leur multiplication au large, comme BRAARUD l'a bien montré pour les *Exoniella* et Périidiens de Norvège.

Près du port d'Alger, des centaines de numérations jour par jour (D. KRUGER, 1950; C. BERTOLDO, 1956; G. BUCALOSI, 1958) prouvent que le nombre de *Cyclococcolithus* par ml n'augmente jamais de plus de 1/6 par 24 heures. Le taux réel moyen par jour varie entre 1/7 et 1/12. A cette cadence, il faut de 5 à 10 jours pour doubler la quantité de cellules.

D'autre part, une vitesse de doublement du même ordre est fournie par les données récentes sur la photosynthèse, mesurée au C₁₄ à Monaco et Villefranche par BROUARDEL et RINCK (1963). D'après les valeurs de carbone synthétisé, par m³ et par jour, en supposant ici que les 3/4 de ce carbone font partie des *Cyclococcolithus*, on peut évaluer la quantité de cellules produite.

Mais la difficulté principale vient de notre ignorance sur la teneur en C des *Cyclococcolithus*. Le seul Flagellé calcaire étudié à cet égard est *Syracosphaera* (*Crycosphaera*) *carterae*, dosé au Canada sur des cultures massives par PARSONS et STRICKLAND (1961). Ces auteurs trouvent une teneur en C du protoplasme frais relativement forte (1/23, au lieu de la valeur moyenne de 1/42 souvent admise pour le phytoplancton à Diatomées et Périidiens).

Appliquons provisoirement cette teneur en C de 1/23 au cas des *Cyclococcolithus* de Villefranche et d'Algérie. Les photosynthèses connues indiqueraient un *doublement de leur nombre de cellules en 7 jours*, ce qui confirme les résultats obtenus par comptages quotidiens près d'Alger, au moins à la belle saison. En hiver, une vitesse de multiplication 2 à 3 fois plus faible est à supposer, à Alger en tout cas. Et la méthode au C₁₄ donne des valeurs trop faibles pour les mers à petits Flagellés, d'après une note récente de STEEMANN-NIELSEN lui-même (1963).

Quelles sont les multiplications vraisemblables sans photosynthèse ? Voici les possibilités déjà publiables, bien que leur caractère conjectural soit évident.

Multiplication possible en zone aphotique.

Tout dépend là du mode de nutrition des Flagellés. Leur grande abondance en profondeur n'aurait pas lieu sans un mode de vie hétérotrophe. Pour les *Cyclococcolithus*, on peut à ce point de vue citer diverses observations concrètes.

1) 2 fois à Monaco et 7 fois en Algérie, nous avons trouvé de jeunes stades de *Cyclococcolithus* (cellules palmelloïdes rouge-orangé de 8 à 12 μ) fixés à des cadavres (carapaces de Copépodes, tuniques de Thaliacés...) dont ils ingéraient sans doute des Bactéries ou des produits de putréfaction.

2) Les rares cellules vues en vie à Monaco sortaient par les pores de leurs coccolithes de petits pseudopodes, capables d'absorber des bactéries ou de menus détritiques.

3) L'abondance de *Cyclococcolithus* en Méditerranée orientale est, *grosso modo*, proportionnelle à celle du seston, débris organiques visibles au microscope, dont il peut y avoir 3 à 1 200 particules par ml, contre 6 à 4 500 cellules de *Cyclococcolithus* dans le même volume d'eau. L'utilisation, au moins, des substances de décomposition de ce seston, est donc très probable.

4) On a déjà précisé ci-dessus que les maxima quantitatifs sont plus élevés en zone obscure, donnant de 2 500 à 4 500 cellules par ml. De telles quantités sont atteintes grâce au grand nombre de stades de multiplication (amas de 32 à 128 cellules), qui sont relativement rares en eaux moins peuplées.

On arrive assez souvent à des amas de 10 000 à 800 000 cellules, visibles à l'œil nu comme des lamelles rouge-orangé dans la mer. J'ai vu du bathyscaphe de telles particules communes dans l'eau, près de Toulon, entre 1 000 et 2 000 m de profondeur. Il peut y en avoir plus de 20 amas visibles par mètre cube.

Si l'on tient compte de ces quatre arguments, il est difficile de ne pas conclure à une multiplication relativement rapide des *Cyclococcolithus* aphotiques. STEEMANN-NIELSEN m'écrit : « In deep sea, the phytoplankton must grow very, very slowly ». J'avoue que je ne suis pas de cet avis, au moins dans le cas des Flagellés calcaires les plus observés en mer chaude.

Même en supposant que les Flagellés profonds se divisent deux fois moins souvent que ceux de surface (chose nullement démontrée), comme vers Alger la couche aphotique va en moyenne de 200 à 2 600 m de profondeur, on trouve que la production annuelle de *Cyclococcolithus* aphotiques pourrait être 7 à 10 fois plus grande que la production par photosynthèse.

Cela n'est pas contraire à la conception classique selon laquelle l'essentiel de l'énergie vitale marine provient du soleil. En effet, cette *fertilité des profondeurs ne paraît valable qu'en mers chaudes*, ou tempérées-chaudes comme au large du Portugal, richement peuplées en *Cyclococcolithus*. En mers froides ou tempérées, les eaux aphotiques sont bien plus pauvres, dépourvues de *Cyclococcolithus* au-dessous de +9°, et STEEMANN-NIELSEN, habitué aux mers nordiques, a sans doute raison pour les eaux froides, où par contre la production chlorophyllienne est si supérieure à celle des océans tropicaux. Seul un bilan général de toutes les mers, qui ne sera pas réalisé demain, permettra d'évaluer l'importance relative de la production aphotique à Flagellés.

Institut océanographique d'Alger.

BIBLIOGRAPHIE

Pour ne pas surcharger cette note, 6 références seulement sont indiquées : on y trouvera l'essentiel des autres travaux.

BERNARD (F.), 1961. — Problèmes de fertilité élémentaire en Méditerranée, de 0 à 3 000 m. — *Campagnes de la « Calypso »*, **16** : 61-159.

— 1963. — Density of Flagellates and Myxophyceae in the heterotrophic layers, related to environment. — *Symp. mar. Microb.*, THOMAS éd. : 215-228.

— 1964. — Le nanoplancton en zone aphotique des mers chaudes. — *Pelagos*, fasc. 3 (sous presse).

BROUARDEL (J.) et RINCK (E.), 1963. — Mesure de la production organique en Méditerranée dans les parages de Monaco, à l'aide du C₁₄. — *Ann. Inst. océanogr.*, **40** (2) : 110-162.

PARSONS (T.R.) et STRICKLAND (J.D.H.), 1961. — On the chemical composition of 11 species of marine phytoplankters. — *J. Fish. Res. Board of Canada*, **18** : 1001-1016.

STEEMANN-NIELSEN (E.) et AABYE-JENSEN (F.), 1957. — Primary oceanic production : the autotrophic production of organic matter in the oceans. — *Galathea Rep.* **1** : 49-136.