

# Cycle biogéochimique du phosphate : rôle dans le contrôle de la production planctonique et conséquences sur l'exportation de carbone de la couche éclairée vers l'océan profond

Thierry MOUTIN

Laboratoire d'océanographie et de biogéochimie  
Centre d'océanologie de Marseille  
Case 901  
Campus de Luminy  
13288 Marseille cedex 09  
France  
*moutin@com.univ-mrs.fr*

**Mots clés :** phosphore, phosphate, production primaire, océan

## Résumé

La quantification de la production primaire dans l'océan de surface et son devenir représentent un enjeu essentiel de l'océanographie contemporaine. Si la disponibilité de l'azote est considérée comme le principal facteur de contrôle de cette production, le rôle du phosphate, encore peu connu, apparaît comme essentiel. Dans de nombreux systèmes océaniques, et en particulier en Méditerranée, les très faibles concentrations mesurées en période de stratification, de l'ordre de la nanomole par litre, exercent un contrôle des productions, à la fois bactérienne et algale. L'accumulation massive de carbone organique dissous, observée durant cette période, en est probablement une conséquence directe. La disponibilité du phosphate apparaît ainsi comme un facteur clé dans la structuration du réseau trophique et dans l'exportation du carbone de la couche éclairée vers l'océan profond.

***Biogeochemical phosphate cycle as a key factor  
in the control of planktonic production  
and carbon export from the photic  
to the aphotic zone***

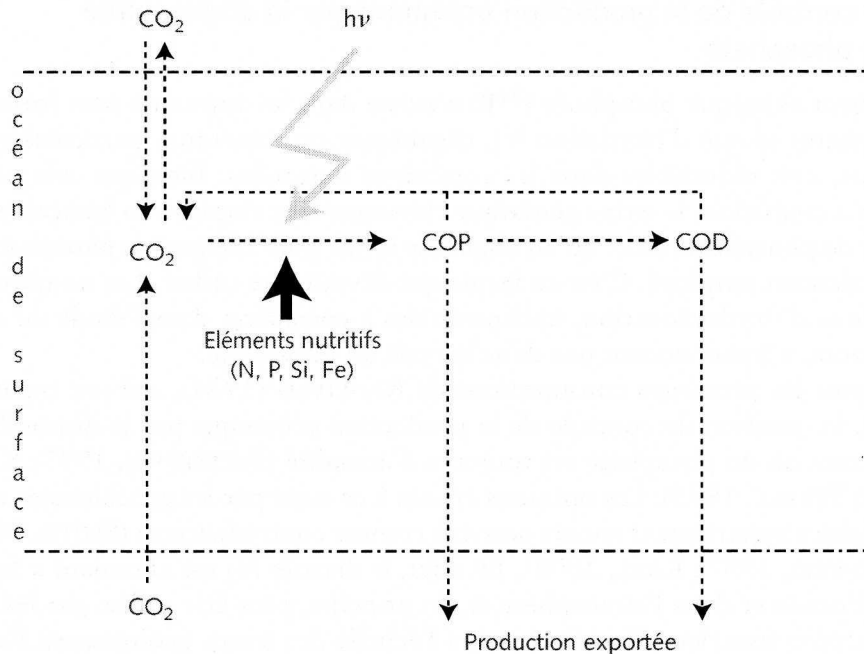
**Keywords:** phosphorus, phosphate, primary production, ocean

**Abstract**

Quantification of primary production in the upper ocean and its fate are major objectives of present-day oceanography. Although nitrogen is still considered to be an essential factor controlling algal production, little is known about the availability and the role of phosphate as limiting factor of organic production. In numerous oceanic environments, and particularly in the Mediterranean sea, extremely low phosphate concentrations, in the < 1 nM range, have been shown to control both bacterial and algal production. The large dissolved organic carbon accumulation occurring in these situations may be seen as a direct consequence of this control. Thus, phosphate appears as a key factor controlling the food chain structure and carbon export from the photic to the aphotic zone.

## **1. Introduction**

La concentration du dioxyde de carbone dans l'atmosphère augmente du fait de l'activité humaine (SIEGENTHALER & SARMIENTO, 1993). Le rôle que peut jouer l'océan dans la fixation de ce CO<sub>2</sub> supplémentaire est une question centrale de l'océanographie contemporaine. Les flux de carbone échangés à l'interface atmosphère-océan sont, d'une part, associés à des échanges physiques de CO<sub>2</sub> (pompe thermodynamique) et, d'autre part, à la capture photosynthétique du CO<sub>2</sub> (production primaire) et à son exportation vers l'océan profond (pompe biologique) (DUCKLOW & HARRIS, 1993). La pompe biologique (figure 1) correspond donc au transfert de carbone à l'intérieur de l'océan par des processus biologiques. La majeure partie de la matière organique photosynthétisée est recyclée à l'intérieur de la couche éclairée, et le CO<sub>2</sub> formé est restitué à l'atmosphère à une échelle de temps relativement courte, allant de quelques jours à quelques mois. Une fraction quitte la couche de surface sous forme de particules et est ainsi exportée vers les eaux plus profondes (EPPLEY & PETERSON, 1979). Une autre fraction, dont la quantité est encore mal connue, est directement exportée sous forme organique dissoute (LEGENDRE & GOSSELIN, 1989; TOGGWEILER, 1989; COPIN-MONTÉGUT & AVRIL, 1993). C'est précisément cette production exportable (somme de ces deux flux), qui nécessite d'être quantifiée pour évaluer l'importance de l'océan, en tant que puits de CO<sub>2</sub> atmosphérique, dans les bilans mondiaux du carbone.



**Figure 1** — Schéma représentant le transfert de carbone à l'intérieur de l'océan par des processus biologiques : la pompe biologique. (CO<sub>2</sub> : carbone minéral, incluant les carbonates dissous dans l'eau ; COP : carbone organique particulaire ; COD : carbone organique dissous).

L'exportation de carbone, associée à des processus biologiques, n'est pas conditionnée par la présence de CO<sub>2</sub> dont la disponibilité ne constitue pas un facteur limitant pour la croissance du phytoplancton (GOLDMAN, 1999), mais par celle d'autres éléments biogènes (azote, phosphate, silicium, fer), qui sont des éléments indispensables à la synthèse de matière organique et qui vont contrôler (limiter ou, au contraire, permettre) le fonctionnement de la pompe biologique du carbone. Depuis les travaux de THOMAS (1969) et d'EPPLEY & PETERSON (1979), une attention particulière a été portée à l'étude de la dynamique du cycle de l'azote dans l'océan, et relativement peu d'études ont été consacrées à la dynamique du cycle du phosphate. Cet article présente le cycle du phosphate ainsi que des résultats nouveaux permettant d'envisager différemment son rôle dans le contrôle de l'exportation du carbone de la couche éclairée vers l'océan profond.

## 2. Le contrôle de la production océanique par la disponibilité du phosphate

L'élément chimique phosphore ( $^{31}\text{P}$ ) n'existe dans les eaux que sous forme de phosphates (degré d'oxydation V), organiques ou minéraux, particuliers ou dissous, non réductibles dans les conditions naturelles. Bien que cela puisse prêter à confusion, le terme générique classiquement employé en français est le terme de phosphore, alors qu'en anglais le terme plus adéquat de phosphate est généralement employé. C'est ce terme qui devrait être utilisé. Les nombreuses réactions d'oxydoréduction, indispensables à considérer dans l'étude du cycle de l'azote, n'interviennent pas dans le cycle du phosphate.

Depuis les premières constatations de REDFIELD (1934), qui ont ouvert le débat, la question du contrôle de la production océanique par la disponibilité de l'azote ou du phosphate est toujours d'actualité (FALKOWSKI, 1997 ; KARL, 2000 ; TYRELL, 1999). Les opinions émises à ce sujet par les géochimistes et les biologistes apparaissent encore souvent comme contradictoires (SMITH, 1984 ; FALKOWSKI, 1997 ; KARL, 2000). En effet, le diazote  $\text{N}_2$  est abondant à la fois dans l'océan et dans l'atmosphère et, en principe, peut être utilisé par les cyanobactéries fixatrices d'azote. Ainsi, à l'échelle des temps géologiques, l'azote ne peut pas être le facteur limitant (REDFIELD, 1958 ; BARBER, 1992 ; TYRELL, 1999). Le stock océanique de nitrate peut augmenter grâce à la fixation d'azote atmosphérique. Le phosphate, qui n'a pas de sources atmosphériques significatives, doit être l'ultime élément limitant la productivité biologique. En considérant que le rapport N:P de la matière organique particulaire exportée est largement supérieur au rapport N:P des éléments minéraux dissous à l'intérieur de l'océan, le flux de nutriments vers la surface doit être légèrement enrichi en P pour subvenir aux besoins élémentaires des photo-autotrophes (REDFIELD, 1958). En s'appuyant sur cette remarque, FALKOWSKI (1997) considère que la disponibilité de l'azote conditionne (ou limite) pour une large part le développement du phytoplancton marin et, par conséquent, la fertilité des océans. Des travaux récents ont néanmoins montré que le phosphate joue un rôle déterminant dans la productivité de nombreuses régions océaniques, en mer Méditerranée (BONIN, 1988 ; DIAZ *et al.*, 2001 ; MOUTIN & RAIMBAULT, sous presse), dans le tourbillon subtropical du Pacifique nord (KARL *et al.*, 1997), dans l'Atlantique tropical (RAIMBAULT & PUJO-PAY, 1993) et dans l'Atlantique nord (WU *et al.*, 2000). À ce propos, KARL *et al.* (2000) considèrent que les efflorescences de *Trichodesmium* observées dans le Pacifique équatorial depuis les années quatre-vingt ont provoqué un changement dans la limitation de la productivité. Ce contrôle précédemment attribué à la disponibilité de l'azote serait actuellement dû à la disponibilité du phosphate. La

limitation par le phosphate pourrait donc également être envisagée comme une conséquence du réchauffement planétaire.

D'une manière générale, le fonctionnement de la pompe biologique est contrôlé par la disponibilité de ces deux éléments nutritifs (FALKOWSKI, 1997), et il semble utile de développer en parallèle ces deux « approches » du système productif océanique. De nombreux nouveaux résultats, comme la mise en évidence de très faibles concentrations en phosphate dans les milieux oligotrophes, ainsi que la possibilité d'une limitation non seulement de la croissance du phytoplancton mais également du bactérioplancton par la disponibilité du phosphate sont susceptibles d'apporter de profondes modifications dans la compréhension du système productif océanique et des flux de carbone associés.

### 3. Le cycle biogéochimique du phosphate dans l'océan

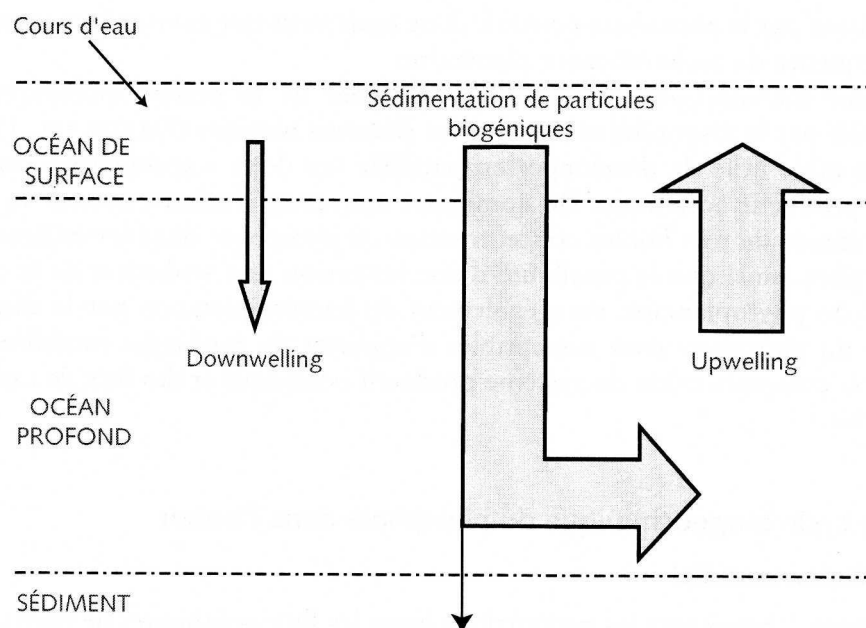
#### 3.1. Océan mondial

La figure 2 représente les proportions entre les flux océaniques de phosphate, calculés selon le modèle du premier ordre (océan à deux couches) de BROECKER & PENG (1982). Ce modèle très simple permet de montrer que l'essentiel des apports de phosphate dans l'océan de surface provient de l'océan profond et que les pertes correspondent en majorité à la sédimentation de particules biogéniques. Les apports dans l'océan proviennent des cours d'eau, donc essentiellement de l'érosion des sols.

Même si d'autres processus chimiques comme l'adsorption de phosphate sur des poussières atmosphériques riches en fer transitant dans la colonne d'eau (GUIEU, 2000, ce fascicule) ou la précipitation de phosphate de calcium sous certaines conditions doivent être signalés, les flux dans le cycle biogéochimique du phosphate sont fortement contraints par les processus biologiques dans l'océan de surface.

#### 3.2. Océan de surface

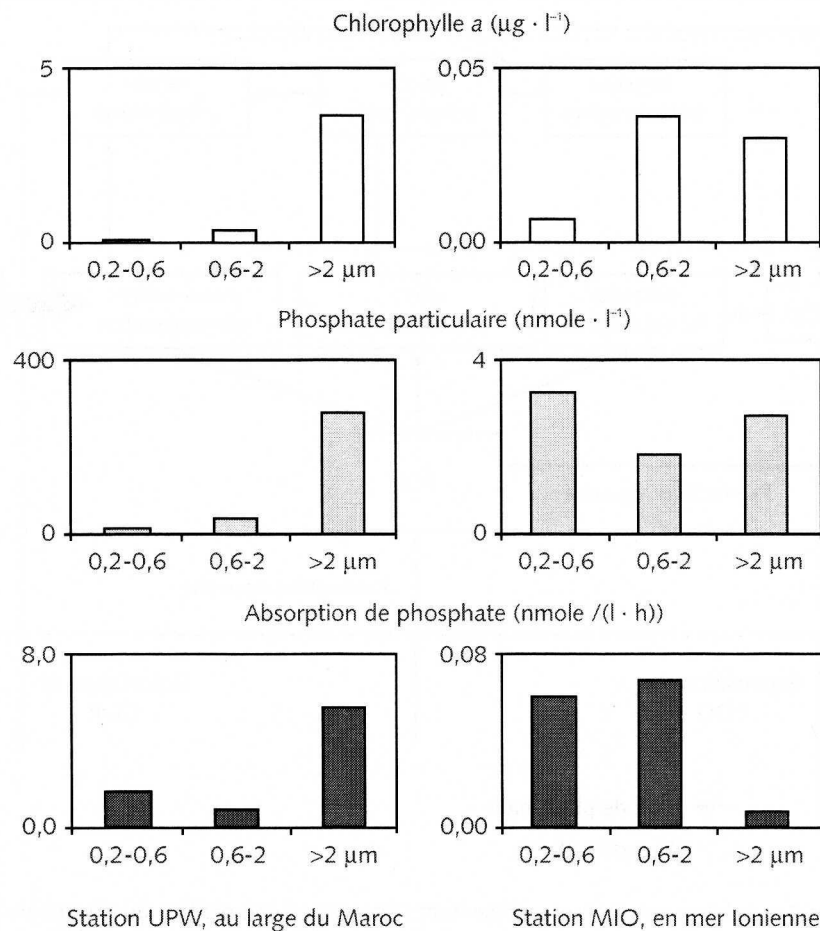
Le cycle du phosphate dans l'océan de surface est abordé à partir d'un exemple comparatif concernant deux stations échantillonnées lors de la mission PROSOPE (septembre 1999) : la station UPW, située dans l'océan Atlantique au niveau de l'upwelling au large du Maroc, et la station MIO, située au centre du bassin ionien en mer Méditerranée (figure 7, § 5.1). Ces deux stations peuvent être considérées comme extrêmes en termes de disponibilité nutritive. Les concentrations en sels nutritifs sont nettement mesurables jusqu'en surface à la station UPW, alors qu'elles sont non détectables ( $\text{PO}_4 < 20 \text{ nM}$ ) jusqu'à



**Figure 2** — Proportion entre les flux océaniques de phosphate, calculés selon le modèle du premier ordre de BROECKER & PENG (1982).

90 mètres de profondeur à la station MIO (le symbole  $\text{PO}_4$  est utilisé pour représenter la forme minérale dissoute du phosphate, essentiellement les orthophosphates). La figure 3 représente de haut en bas la chlorophylle *a* (indicateur de biomasse), le phosphate particulaire et l'absorption de phosphate pour trois classes de tailles de plancton ( $0,2-0,6 \mu\text{m}$  : essentiellement des bactéries hétérotrophes;  $0,6-2 \mu\text{m}$  : le picoplancton; et  $> 2 \mu\text{m}$  : le nano- et le microplancton).

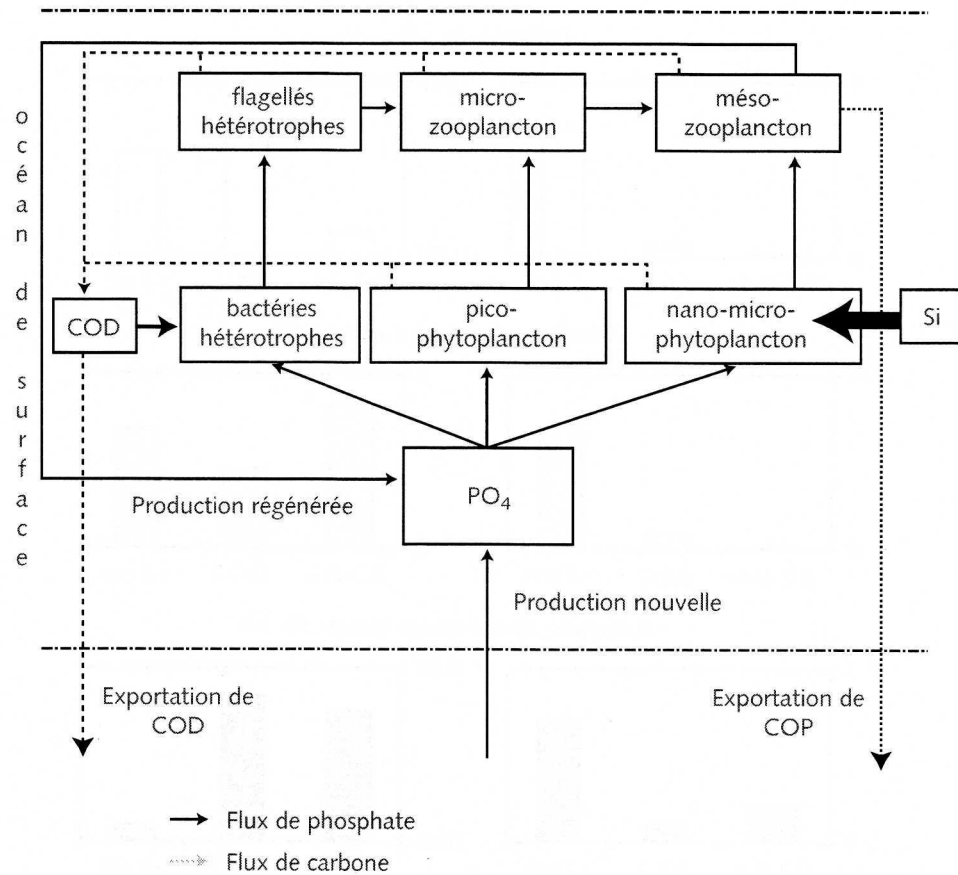
Les deux stations, situées approximativement à la même latitude, sont donc très comparables en termes de disponibilité en lumière à la surface de l'eau. Elles ont néanmoins des caractéristiques très différentes en termes de biomasse et de production primaire (d'environ un facteur 100), qui sont à mettre en relation avec la disponibilité, respectivement forte et faible, en éléments nutritifs. Par ailleurs, le fractionnement de taille est très différent aux deux stations. À la station UPW, l'essentiel de la biomasse est supérieur à  $2 \mu\text{m}$ . C'est cette fraction qui assimile le plus de phosphate. À la station MIO, la fraction  $0,6-2 \mu\text{m}$  (le picophytoplancton) est la plus riche en termes de biomasse chlorophyllienne. La majeure partie de l'absorption de phosphate est réalisée par les organismes contenus dans les fractions de taille  $0,2-0,6 \mu\text{m}$  et  $0,6-2 \mu\text{m}$ , qui représentent, respectivement, essentiellement les bactéries hétérotrophes et



**Figure 3** — Estimations de la biomasse (chlorophylle a), du phosphate particulaire et de l'absorption de phosphate pour différentes fractions de taille, dans les deux stations extrêmes en termes de niveau trophique, UPW et MIO.

le picoplancton. Ces deux groupes sont donc en compétition pour le phosphate.

La figure 4 présente un modèle simple de chaîne trophique, basé sur ce concept. Le phosphate est absorbé de manière compétitive par les bactéries et le phytoplancton, et contrôle le taux de croissance de ces populations (contrôle par la ressource, « *bottom-up control* »). Le zooplancton par le broutage contrôle les biomasses (contrôle par la prédation, « *top-down control* »). Dans un milieu où le phosphate est très peu disponible (comme la station MIO), celui-ci sera pris par les micro-organismes de petite taille (fortes affinités),



**Figure 4** — Schéma conceptuel représentant l'absorption compétitive du phosphate et les implications possibles sur le cycle du carbone dans l'océan, selon un modèle simple de chaîne trophique (THINGSTAD *et al.*, 1997 ; THINGSTAD, 1998).

et le réseau trophique sera de type « microbien », c'est-à-dire dominé par la compétition entre les algues de petites tailles et les bactéries. Cela pourrait expliquer la nette dominance des populations picoplanctoniques observées dans les milieux oligotrophes (VAULOT *et al.*, 1996). Si le phosphate est plus disponible, le phytoplancton de plus grande taille, qui a une affinité plus faible pour le phosphate, peut se développer. C'est l'effet de l'eutrophisation (il y a plus de phosphate à partager) et, donc, cela permet d'obtenir des chaînes trophiques « classiques », plus « étendues ».

Le phytoplancton et le bactérioplancton sont généralement considérés respectivement comme consommateur et reminéralisateur de phosphate. Dans les

modèles biologiques, quand le compartiment bactérien est pris en compte, son rôle se limite en général à la minéralisation de la matière organique. En fait, les rôles des bactéries et du phytoplancton vis-à-vis du phosphate sont sensiblement identiques, et la compétition qui en résulte apparaît comme un processus clé dans l'étude du cycle biogéochimique du carbone et de son exportation de la couche euphotique vers la zone aphotique des océans (THINGSTAD *et al.*, 1997; THINGSTAD & RASSOULZADEGAN, 1999).

#### 4. Implications pour le cycle biogéochimique du carbone ?

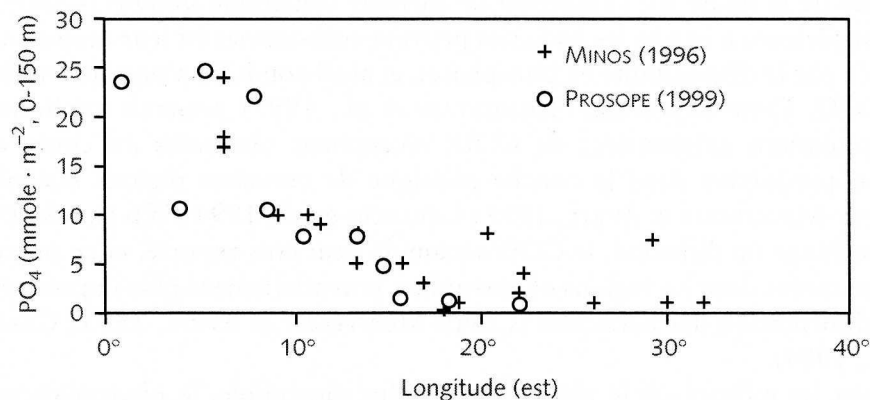
La disponibilité en phosphate peut, non seulement, limiter directement la croissance du phytoplancton comme cela a été montré dans de nombreuses provinces océaniques, mais elle peut également influencer la taille et la structure de la chaîne trophique, et donc modifier les flux de carbone à travers et hors de cette chaîne. Dans les milieux où la disponibilité en éléments nutritifs est faible, le réseau est de type « microbien » (station MIO). Dans ce cas (partie gauche de la figure 4), l'excrétion de carbone organique dissous (COD) peut être supérieure à ce que les bactéries peuvent consommer (si leur croissance est limitée par la disponibilité en phosphate), et ainsi conduire à une accumulation de COD. Cette hypothèse (THINGSTAD *et al.*, 1997) pourrait expliquer les accumulations saisonnières de COD, récemment observées au cours de la saison productive dans la couche photique de certaines régions océaniques (COPIN-MONTÉGUT & AVRIL, 1993; CARLSON *et al.*, 1994; WILLIAMS, 1995). Par mélange ou diffusion, le COD accumulé peut être exporté, et ce processus est, au moins dans les régions oligotrophes, potentiellement plus important que la sédimentation des particules (COPIN-MONTÉGUT & AVRIL, 1993; CARLSON *et al.*, 1994).

Dans les milieux où le phosphate est plus disponible, le phytoplancton de plus grande taille qui a un taux de perte par sédimentation plus important peut s'établir. Le réseau trophique est de type « classique », avec un export de carbone de la couche éclairée vers l'océan profond essentiellement par sédimentation des particules.

Ce modèle suggère donc un passage des chaînes trophiques dominées par les micro-organismes exportant du COD dans les régions oligotrophes ou semi-oligotrophes limitées par le phosphate, vers des chaînes trophiques classiques exportant du carbone également via la sédimentation de particules dans les régions eutrophes (THINGSTAD *et al.*, 1997).

## 5. La Méditerranée, un cas d'école pour étudier les interactions entre les cycles biogéochimiques du carbone et du phosphate en milieu oligotrophe

Dans la mesure où les apports nutritifs en mer Méditerranée proviennent essentiellement de l'Atlantique par le détroit de Gibraltar, et du principal fleuve s'y déversant de nos jours, le Rhône, il existe un gradient naturel des conditions trophiques de la Méditerranée occidentale à la Méditerranée orientale (MCGILL, 1961 ; SOURNIA, 1973 ; MOUTIN & RAIMBAULT, sous presse). Ce gradient se traduit par l'approfondissement des nutriclines, et en particulier de la phosphacline d'ouest en est. La quantité de phosphate minéral dissous intégrée sur la couche 0-150 m mesurée au cours des campagnes océanographiques MINOS (mai-juin 1996) et PROSOPE (septembre 1999) décroît d'ouest en est (figure 5). Le développement très récent de nouvelles méthodes analytiques a permis de montrer qu'il existait également un gradient de concentration de phosphate en surface.



**Figure 5** — Quantité de phosphate minéral dissous, intégrée sur la couche 0-150 m, en fonction de la longitude (est) en mer Méditerranée (campagnes océanographiques MINOS et PROSOPE).

### 5.1. Mise en évidence expérimentale d'un gradient de concentration en phosphate dans les eaux de surface de la mer Méditerranée

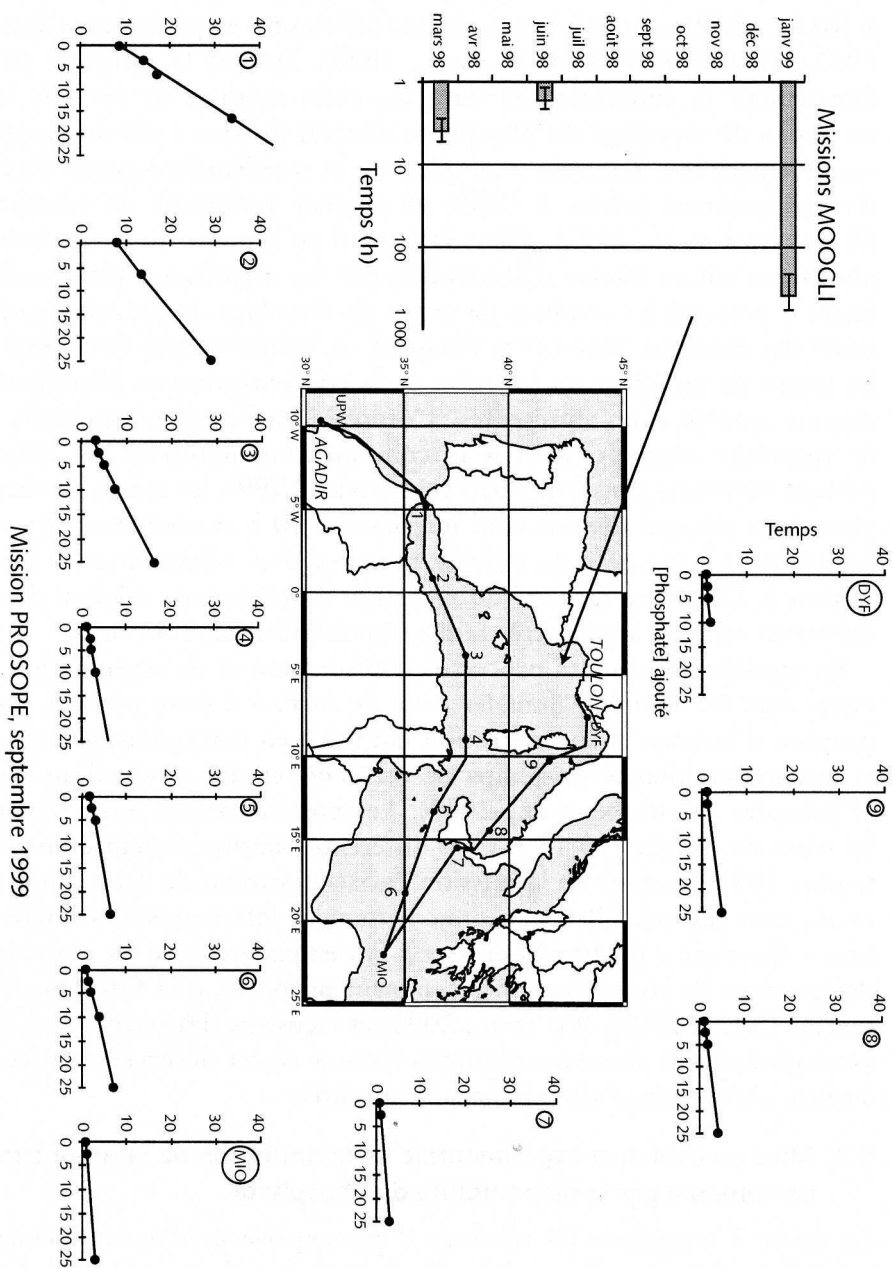
La concentration en phosphate minéral dissous est la variable clé du cycle du phosphate dans l'océan de surface, ce qui lui confère sa position centrale sur la figure 4. Néanmoins, cette concentration est souvent non mesurable dans les régions oligotrophes, car inférieure à la limite de détection de la méthode colorimétrique classique à l'auto-analyseur (20 nM). La méthode

colorimétrique, qui utilise la complexation entre l'acide orthophosphorique et le molybdate (OSMOND, 1887), a été adaptée pour l'eau de mer (MURPHY & RILEY, 1962) et pour les eaux de mer déficitaires en phosphate (KARL & TIEN, 1992; THOMSON-BULLDIS & KARL, 1998). Devant la difficulté de mesurer directement la concentration dans les eaux marines de surface, la mesure du temps de recyclage du phosphate minéral dissous a été développée. Cette variable peut être déterminée simplement et rapidement à partir d'expériences d'enrichissement suivies à l'aide du traceur radioactif du phosphore,  $^{33}\text{P}$  (THINGSTAD *et al.*, 1993). Elle correspond au rapport de la concentration en phosphate sur sa vitesse d'absorption par les organismes planctoniques. La figure 6 présente les résultats de temps de recyclage du phosphate obtenus au cours des missions MOOGLI et PROSOPE en Méditerranée. Pour cette dernière, les temps de recyclage en fonction de la concentration en phosphate minéral dissous ajoutée sont représentés. L'ordonnée à l'origine représente le temps de recyclage correspondant à la concentration naturelle. En dehors de la période hivernale (mission MOOGLI, janvier 1999), les temps de recyclage du phosphate minéral dissous sont inférieurs à 10 h et atteignent des valeurs de l'ordre de 1 h en période estivale pour les sites échantillonnés à l'est de la station 3. L'extrême rapidité du recyclage du phosphate minéral dissous est à mettre en relation avec sa très faible disponibilité dans ces eaux.

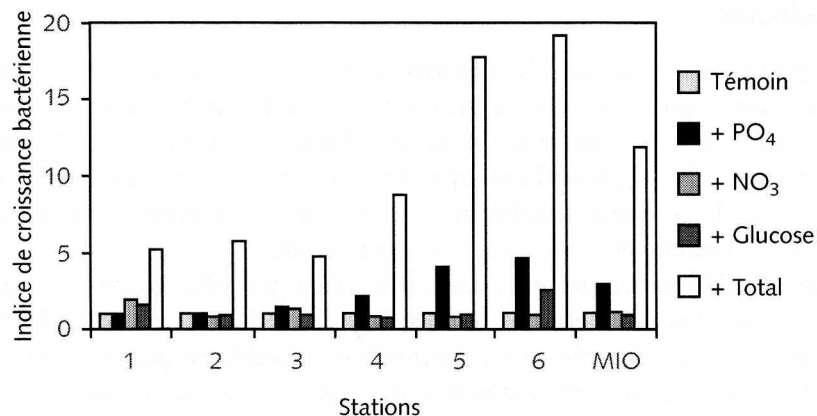
En considérant que les processus d'absorption et de régénération du phosphate sont à l'équilibre dans les eaux de surface à cette période, nous avons proposé d'estimer la concentration naturelle en orthophosphates à partir de la mesure simultanée du temps de recyclage et des productions bactérienne et primaire (MOUTIN *et al.*, 2000). Les concentrations ainsi obtenues dans les eaux de surface (10-15 m) des différentes stations échantillonnées en septembre 1999 au cours de la mission PROSOPE varient de 0,1 à 3 nM (MOUTIN *et al.*, sous presse). Elles sont donc nettement inférieures à la limite de détection « classique » de 20 nM et tout à fait en accord avec les nouveaux ordres de grandeur de concentration récemment proposés, à la fois dans les milieux marins (KARL, 2000; WU *et al.*, 2000) et lacustres (HUDSON *et al.*, 2000). La nette diminution des concentrations d'ouest en est observée dans ces eaux de surface n'avait jusqu'alors jamais été mesurée.

## 5.2. Mise en évidence expérimentale de la limitation de la production bactérienne par la disponibilité du phosphate

La figure 7 représente les résultats d'une expérience d'enrichissement en sels nutritifs réalisée dans le but d'étudier la limitation de la production bactérienne dans les eaux de surface de la mer Méditerranée. À chacune des stations, la production bactérienne est mesurée 24 heures après l'ajout soit de phosphate



**Figure 6** — Carte des stations échantillonnées au cours des missions MOOGLI (mars 1998, juin 1998 et janvier 1999) et PROSOPE (septembre 1999), et temps de recyclage du phosphate minéral dissous dans les eaux de surface (10-15 m). Pour la mission PROSOPE, le temps de recyclage (en h) est présenté en fonction de la concentration en phosphate ajoutée (0-25 nM).



**Figure 7** — Indice de croissance bactérienne dans les eaux de surface de la mer Méditerranéenne : effet de l'addition de phosphate, de nitrate, de glucose, et des trois ajouts simultanés (mission PROSOPE, septembre 1999) (à partir de données extraites de Van Wambeke *et al.*, soumis). Indice de croissance = rapport de la production bactérienne à celle du témoin non enrichi.

uniquement, soit de nitrate uniquement, soit de glucose uniquement, ou bien de la combinaison de ces trois ajouts. À partir de la station 4 et jusqu'à la station MIO en mer Ionienne, l'ajout de phosphate seul stimule la production bactérienne, alors que l'ajout de glucose, un sucre simple, ne la stimule pas. Il existe donc, à ce niveau, une plus forte limitation de l'activité bactérienne par la carence en phosphate que par la disponibilité du carbone organique dissous labile. Des expériences menées en mer Égée ont également permis de mettre en évidence que l'ajout de phosphate stimule la consommation du carbone organique dissous (Van Wambeke, com. pers.). Une limitation de la production bactérienne par le phosphate a également été observée dans une grande variété de milieux aquatiques (ZWEIFEL *et al.*, 1993; POMEROY *et al.*, 1995; TORRÉTON *et al.*, 2000; VADSTEIN, 2000) et en particulier dans l'océan ouvert (COTNER *et al.*, 1997; RIVKIN & ANDERSON, 1997; CARON *et al.*, 2000). Cette limitation par le phosphate, ou plus généralement par les sels nutritifs, de la production bactérienne semble être une règle générale plutôt qu'un cas particulier dans les milieux oligotrophes.

## 6. Conclusion

Le phosphate peut jouer un rôle déterminant dans la productivité de nombreux systèmes océaniques. Les bactéries, tout comme le phytoplancton, assimilent le phosphate et leur croissance peut être limitée par sa disponibilité. Cette compétition pour le phosphate apparaît comme un processus clé dans la structuration de la chaîne trophique et influence directement le flux de carbone exporté de la couche éclairée vers l'océan profond.

La mer Méditerranée présente des caractéristiques oligotrophes particulièrement intéressantes pour étudier le couplage entre les cycles du carbone et du phosphate. La concentration en phosphate disponible en période estivale dans les eaux de surface est extrêmement faible. Des valeurs de l'ordre de quelques nanomoles par litre, près de Gibraltar, à quelques centaines de picomoles par litre, dans le bassin ionien, ont été estimées.

Il existe très peu d'études de la dynamique du cycle du phosphate dans l'océan. Cela provient du fait qu'il a longtemps été considéré que la dynamique du cycle de l'azote pouvait, à elle seule, expliquer suffisamment le système productif océanique et les flux de carbone associés. Les très faibles concentrations récemment découvertes, de plusieurs ordres de grandeurs inférieures à celles précédemment mesurées, suggèrent que l'approche classique du cycle du phosphate dans les eaux marines de surface soit revue. Une meilleure prise en compte de l'échelon bactérien est nécessaire. Le rôle des cyanobactéries, dont certaines comme les *Trichodesmium* sont supposées jouer un rôle essentiel en termes de production nouvelle océanique, doit être précisé.

Mieux comprendre le système productif dans les océans et la pompe biologique du carbone nécessite de développer les études de la dynamique du cycle du phosphate en parallèle avec celles des autres éléments biogènes dont la disponibilité peut également influencer la structure des communautés planctoniques. Les deux caractéristiques essentielles qui font l'intérêt de l'étude du cycle du phosphate à une échelle mondiale sont, d'une part, qu'il n'existe pas de phosphate sous forme gazeuse à prendre en compte et, d'autre part, que le phosphate n'intervient pas dans des réactions d'oxydoréduction. Ces deux caractéristiques propres au cycle du phosphate devraient en principe permettre d'obtenir plus facilement des bilans équilibrés.

## Références bibliographiques

- BARBER R.T., 1992. — In : *Primary productivity and biogeochemical cycles in the Sea* (Falkowski P.G. & Woodhead A., eds), p. 89-106. Plenum, New York.

- BONIN D.J., 1988. — « Rôle du phosphore organique dissous dans la production primaire ». *Océanis*, n° 14(2), p. 381-387.
- BROECKER W.S. & PENG T.H., 1982. — *Tracers in the sea*. Lamont-Doherty Geological Observatory, Columbia University, Palisades NY, 690 p.
- CARON D.A., LIN LIM E., SANDERS R.W., DENNET M.R. & BERNINGER U.G., 2000. — « Responses of bacterioplankton and phytoplankton to organic carbon and inorganic nutrient additions in contrasting oceanic ecosystems ». *Aquat. Microb. Ecol.*, n° 22, p. 175-184.
- CARLSON C.A., DUCKLOW H.W. & MICHAELS A.F., 1994. — « Annual flux of dissolved organic carbon from the euphotic zone in the northwestern Sargasso Sea ». *Nature*, n° 371, p. 405-408.
- COPIN-MONTÉGUT G. & AVRIL B., 1993. — « Vertical distribution and temporal variation of dissolved organic carbon in the north-western Mediterranean Sea ». *Deep-Sea Res.*, n° 40, p. 1963-1972.
- COTNER J., AMMERMAN J., PEELE E. & BENTZEN E., 1997. — « Phosphorus-limited bacterioplankton growth in the Sargasso Sea ». *Aquat. Microb. Ecol.*, n° 13, p. 141-149.
- DIAZ F., RAIMBAULT P., BOUDJELLAL B., GARCIA N. & MOUTIN T., 2001. — « Early spring phosphorus limitation of primary productivity in a NW Mediterranean coastal zone (Gulf of Lions) ». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, n° 211, p. 51-62.
- DUCKLOW H.W. & HARRIS R.P., 1993. — « Introduction to the JGOFS North Atlantic Bloom Experiment ». *Deep-Sea Res.*, n° 40, p. 1-8.
- EPPLEY R.W. & PETERSON B.J., 1979. — « Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean ». *Nature*, n° 282, p. 677-680.
- FALKOWSKI P.G., 1997. — « Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO<sub>2</sub> in the ocean ». *Nature*, n° 387, p. 272-275.
- GOLDMAN J.C., 1999. — « Inorganic carbon availability and the growth of large marine diatoms ». *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, n° 180, p. 81-91.
- GUIEU C., 2000. — « Les apports atmosphériques : sources et devenir dans la colonne d'eau méditerranéenne ». *Océanis*, ce fascicule.
- HUDSON J.J., TAYLOR W.D. & SCHINDLER D.W., 2000. — « Phosphate concentrations in lakes ». *Nature*, n° 406, p. 54-56.
- KARL D.M., LETELIER R., TUPAS L., DORE J., CHRISTIAN J. & HEBEL D., 1997. — « The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean ». *Nature*, n° 388, p. 533-538.

- KARL D.M. & TIEN G., 1992. — « MAGIC : A sensitive and precise method for measuring dissolved phosphorus in aquatic environment ». *Limnol. Oceanogr.*, n° 37(1), p. 105-116.
- KARL D.M., 2000. — « Phosphorus, the staff of life ». *Nature*, n° 406, p. 31-33.
- KARL D.M., EMERSON S., HARRISON P.J., MICKAELS A.F. & NOJIRI Y., 2000. — « Temporal studies of biogeochemical processes in the world's ocean ». In : *JGOFS Conference « Ocean Biogeochemistry : A New Paradigm »*, 13-17 April 2000. Bergen, Norway, Abstract, p. 122.
- LEGENDRE L. & GOSSELIN M., 1989. — « New production and export of organic matter to the deep ocean : consequences of some recent discoveries ». *Limnol. Oceanogr.*, n° 34, p. 1374-1380.
- MCGILL D.A., 1961. — « A preliminary study of the oxygen and phosphate distribution in the Mediterranean Sea ». *Deep-Sea Res.*, n° 8, p. 259-275.
- MOUTIN T., VAN WAMBEKE F., THINGSTAD T.F., DOLAN J., GARCIA N., LEBLANC K., QUÉGUINER B., RAIMBAULT P. & RIMMELIN P., 2000. — « Phosphate as a key factor controlling production and carbon export in the Mediterranean Sea ». In : *JGOFS Conference « Ocean Biogeochemistry : A New Paradigm »*, 13-17 April 2000. Bergen, Norway, Abstract, p. 89.
- MOUTIN T. & RAIMBAULT P. — « Primary production, carbon export and nutrients availability in western and eastern Mediterranean Sea in early summer 1996 ». *J. Mar. Syst.* (sous presse).
- MOUTIN T., THINGSTAD F.T., VAN WAMBEKE F., MARIE D. & CLAUSTRE H. — « Is the predominance of marine cyanobacteria related to phosphate-uptake competition ? ». *Limnol. Oceanogr.* (sous presse).
- MURPHY J. & RILEY J.P., 1962. — A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analyt. Chim. Acta*, n° 27, p. 31-36.
- OSMOND M.F., 1887. — « Dosage colorimétrique du phosphate ». *Bull. Soc. Chim.*, Paris, n° 47, p. 745-748.
- POMEROY L.R., SHELDON J.E., SHELDON W.M. & PETERS F., 1995. — « Limits to growth and respiration of bacterioplankton in the Gulf of Mexico ». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, n° 117, p. 259-268.
- RAIMBAULT P. & PUJO-PAY M., 1993. — « Activation d'absorption de nitrate par l'addition de phosphate dans les eaux de l'Atlantique tropical ». *C. R. Acad. Sci.*, Paris, n° 319, p. 740-744.

- REDFIELD A.C., 1934. — « On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton ». *In : James Johnstone Memorial Volume* (Daniel R.J., éd.), p. 176-192, University Press, Liverpool.
- REDFIELD A.C., 1958. — « The biological control of the chemical factors in the environment ». *Am. Sci.*, n° 46, p. 205-222.
- RIVKIN R.B. & ANDERSON M., 1997. — « Inorganic nutrient limitation of oceanic bacterioplankton ». *Limnol Oceanogr.*, n° 42, p. 730-740.
- SIEGENTHALER U. & SARMIENTO J.L., 1993. — « Atmospheric carbon dioxide and the Ocean ». *Nature*, n° 365, p. 119-125.
- SMITH S.V., 1984. — Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. *Limnol. Oceanogr.*, n° 29, p. 1149-1160.
- SOURNIA A. 1973. — « La production primaire planctonique en Méditerranée — Essai de mise à jour ». *Newsletter of cooperative investigations in the Mediterranean*, Monaco, n° 5, p. 1-127.
- THINGSTAD T.F., 1998. — « A theoretical approach to structuring mechanisms in the pelagic food web ». *Hydrobiologia*, n° 363, p. 59-72.
- THINGSTAD T.F., SKJOLDAL E.F. & BOHNE R.A., 1993. — « Phosphorus cycling and algal-bacterial competition in Sandsfjord, western Norway ». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, n° 99, p. 239-259.
- THINGSTAD T.F. & RASSOULZADEGAN F., 1999. — « Conceptual models for the biogeochemical role of the photic zone microbial food web, with particular reference to the Mediterranean Sea ». *Progr. Oceanogr.*, n° 44(1), p. 271-286.
- THINGSTAD T.F., HAGSTRÖM A. & RASSOULZADEGAN F., 1997. — « Accumulation of degradable DOC in surface waters : Is it caused by a malfunctioning microbial loop? ». *Limnol. Oceanogr.* n° 42(2) : p. 398-404.
- THOMAS W.H., 1969. — « Phytoplankton nutrient enrichment experiments off Baja California and in the Eastern Equatorial Pacific Ocean ». *J. Fish. Res. Bd Can.*, n° 26, p. 1113-1145.
- THOMSON-BULLDIS A. & KARL D., 1998. — « Application of a novel method for phosphorus determinations in the oligotrophic North Pacific Ocean ». *Limnol. Oceanogr.*, n° 43, p. 1565-1577.
- TOGGWEILER J.R. 1989. — « Is the downward dissolved organic matter (DOM) flux important in carbon transport? ». *In : Productivity in the ocean : past and present* (Berger W.H., Smetacek V.S. & Wefer G., eds), p. 65-83. Wiley, New York.

- TORRÉTON J.-P., TALBOT V. & GARCIA N., 2000. — « Nutrient stimulation of bacterioplankton growth in Tuamotu atoll lagoons ». *Aquat. Microb. Ecol.*, n° 21, p. 125-137.
- TYRELL T., 1999. — « The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production ». *Nature*, n° 400, p. 525-531.
- VADSTEIN O., 2000. — « Heterotrophic, planktonic bacteria and cycling of phosphorus. Phosphorus requirements, Competitive ability and food web interactions ». In : *Advances in Microbial Ecology*, vol 16, p. 115-167 (Schink B., éd.). Kluwer Academic/Plenum, New York.
- VAN WAMBEKE F., CHRISTAKI U., GIANNAKOUROU A., MOUTIN T., SOUVERMEZOGLOU K. — Phosphorus and carbon limitation of heterotrophic bacteria in the Mediterranean Sea : Longitudinal trends. *Microb. Ecol.* (soumis).
- VAULOT D., LEBOT N., MARIE D. & FUKAI E., 1996. — « Effect of phosphorus on *Synechococcus* cell cycle in surface Mediterranean waters during summer ». *Appl. Envir. Microbiol.*, n° 62, p. 2527-2533.
- WILLIAMS P.J. Le B., 1995. — « Evidence for seasonal accumulation of carbon-rich dissolved organic material, its scale in comparison with changes in particulate material and the consequential effect on net C/N assimilation ratios ». *Mar. Chem.*, n° 51, p. 17-29.
- WU J., SUNDA W., BOYLE E.A. & KARL D.M., 2000. — « Phosphate Depletion in the Western North Atlantic Ocean ». *Science*, n° 289, p. 759-762.
- ZWEIFEL U.L., NORRMAN B. & HAGSTRÖM A., 1993. — « Consumption of dissolved organic carbon by marine bacteria and demand for inorganic nutrients ». *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, n° 101, p. 23-32.