

Mesure de la production primaire dans une lagune tropicale

Bilan de la production par la méthode au ^{14}C

Jean PAGÈS* et Lionel LEMASSON**

RÉSUMÉ

Nous utilisons les résultats d'incubations courtes (2 h) au ^{14}C , réalisées en surface sous lumière naturelle lors de missions de couverture.

Le nombre d'assimilation, P , atteint un maximum de $10 \mu\text{g C} \cdot \mu\text{g chl a}^{-1}\text{h}^{-1}$; le taux de doublement, μ , est de l'ordre de $0,06 \text{ h}^{-1}$; la médiane des productions intégrées est de $1,0 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$.

La reminéralisation, évaluée par l'utilisation du ^{14}C -glucose, est un facteur important de la production: P , μ et β (quotient de P et de l'éclairement) sont corrélés avec un estimateur de la reminéralisation de l'azote et du phosphore. Ces mêmes critères de production sont corrélés négativement avec le rapport N/P des formes minérales dissoutes. La composition chimique du seston agit également sur la production. Le quotient d'assimilation $\Delta\text{C}/\Delta\text{P}$ est proportionnel au rapport C_p/P_p de constitution du seston, et fonction inverse de l'éclairement. $\Delta\text{C}/\Delta\text{P}$ et C_p/P_p ont des valeurs fortes qui indiquent une assimilation superflue de carbone.

Un bilan général est tenté pour les deux saisons considérées; le temps de renouvellement du carbone particulaire est de 2,7 jours en mars, de 4 jours en décembre.

MOTS-CLÉS : Production primaire — Lagune tropicale.

ABSTRACT

PRIMARY PRODUCTION MEASUREMENT IN A BRACKISH TROPICAL LAGOON. TOTAL PRODUCTION BY THE ^{14}C METHOD

We consider the results of short (2 hr) ^{14}C incubations made under natural light during surveys.

Assimilation number, P , reaches a maximum value of $10 \mu\text{g C} \cdot \mu\text{g chl a}^{-1} \cdot \text{hr}^{-1}$. Doubling rate, μ , is around $0,06 \text{ hr}^{-1}$. Integrated production has a median value of $1.0 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$.

Remineralisation, as evaluated by ^{14}C -glucose uptake, appears an important factor of production. P , μ and β (ratio of P to irradiance) are positively correlated with an estimation of nitrogen and phosphorus remineralisation rate. P , μ and β show a negative correlation with the N/P ratio of the dissolved inorganic forms. Chemical composition of seston also has an influence on production. Assimilation ratio $\Delta\text{C}/\Delta\text{P}$ is proportional to seston C_p/P_p ratio, inversely proportional to irradiance. Both $\Delta\text{C}/\Delta\text{P}$ and C_p/P_p show high values, indicative of a carbon luxury uptake.

Turn-over times of particulate organic carbon are high: 2.7 days in march, 4 days in december.

KEY WORDS: Primary production — Tropical Lagoon.

* Océanographe O.R.S.T.O.M., C.R.O. de Dakar-Thiaroge, B.P. 2241, Dakar, Sénégal.

** Océanographe O.R.S.T.O.M. Adresse actuelle : Antenne O.R.S.T.O.M., Station I.N.R.A., avenue de Corzent, 74203 Thonon-les-Bains, France.

1. INTRODUCTION

L'étude d'un écosystème vise, comme but final, à présenter un bilan des flux d'énergie comparant la production et l'utilisation de la matière organique aux différents niveaux du réseau trophique.

Dans le cadre d'une étude pluri-disciplinaire d'une lagune tropicale saumâtre, la lagune Ebrié, nous avons tenté d'établir le bilan de la production de matière organique particulaire, en vue de comparer les divers niveaux de production les uns aux autres et à la production des pêcheries.

Nous présentons ici les résultats d'une série de campagnes de couverture avec mesures de surface,

extrapolés à la colonne d'eau et à la journée, résultats portant sur la production primaire déterminée par la méthode au ^{14}C . Le dépouillement des données obtenues par la méthode de l'oxygène est en cours.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les résultats étudiés ici ont été obtenus en 18 stations (fig. 1) occupées au cours de deux sorties de couverture effectuées en décembre 1976 et en mars 1977 ; une troisième sortie, en juin 1977, n'a couvert que la partie ouest de la lagune Ebrié.

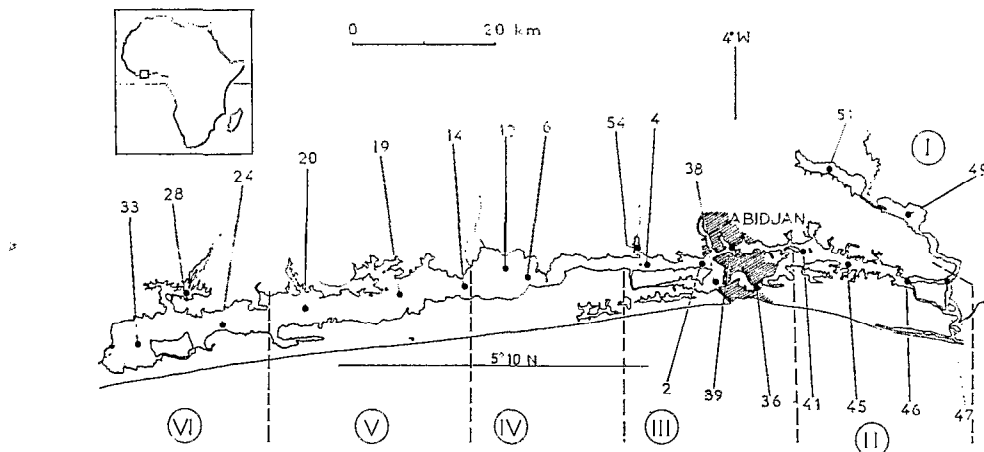


FIG. 1. — Carte de la lagune Ebrié et localisation des stations.

Les méthodes de mesure des divers paramètres du milieu sont les méthodes classiques en océanographie (STRICKLAND et PARSONS, 1968), et ont été décrites plus en détail (PAGÈS *et al.*, 1980). La chlorophylle a , dosée par fluorimétrie des extraits acétoniques (YENTSCH et MENZEL, 1963), n'a pas été ici corrigée des phéopigments. L'ATP est dosé suivant le principe de la méthode de HOLM-HANSEN et BOOTH (1966). Pour l'éclairement incident, nous avons utilisé les données de la station météorologique de l'O.R.S.T.O.M., située à proximité de notre station 54 (GOSSE et ELDIN, O.R.S.T.O.M., données non publiées).

Les mesures de production primaire étaient effectuées selon la méthode classique au ^{14}C , par injection d'environ $0,15 \mu\text{Ci}$ de $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ (Commissariat à l'Énergie Atomique) par échantillon de 65 ml, avec incubation d'environ deux heures en lumière naturelle ; après filtration douce (100 torr) les filtres Whatman GF/C et les filtrats acidifiés (pH 2)

étaient conservés à -15°C , puis comptés en scintillation liquide.

Des incubations simultanées ont étudié l'utilisation de $^{32}\text{PO}_4$ et de ^{14}C -U-glucose.

Les symboles employés, dérivés pour la plupart de la liste I.B.P. (WINBERG, 1971) sont rassemblés tableau I. Le calcul du taux de doublement, μ , est effectué selon la relation donnée par EPPLEY (1972) :

$$\mu = \frac{1}{t} \cdot \log_2 \frac{C_p + \Delta C_p}{C_p}$$

avec ΔC_p la variation de carbone particulaire, obtenue par la mesure de production au ^{14}C , pendant une incubation de durée t (en heures).

La production journalière intégrée est calculée à partir de la production de surface A_0 et de la profondeur de disparition du disque de Secchi, z_s , suivant la relation empirique : $\sum_t \sum_z A = A_0 \cdot z_s \cdot 1,08$. Cette relation a été obtenue et vérifiée au cours de

TABLEAU I

Liste des symboles et unités

A	: production primaire.....	$\mu\text{atg C.l}^{-1}.\text{h}^{-1}$
B	: biomasse évaluée par la chlorophylle.....	$\mu\text{g chl a.l}^{-1}$
β	: rendement spécifique.....	$\mu\text{gC.}(\mu\text{g chl a.h.W.m}^{-2})^{-1}$
C_p	: carbone particulaire.....	$\mu\text{atg C.l}^{-1}$
$\Delta C/\Delta P$: rapport des assimilations de carbone et de phosphore.....	atg.atg^{-1}
ε	: atténuation verticale de la lumière.....	m^{-1}
ε_b	: atténuation due au phytoplancton.....	m^{-1}
I	: éclaircissement.....	W.m^{-2}
k_{glu}	: taux de diminution du glucose dans le milieu.....	h^{-1}
k'_{glu}	: taux d'incorporation du glucose dans la phase particulaire.....	h^{-1}
μ	: taux de doublement.....	h^{-1}
N_{org}	: azote organique dissous (0,5 μ).....	$\mu\text{atg N.l}^{-1}$
N_p	: azote particulaire.....	$\mu\text{atg N.l}^{-1}$
N_T	: azote total dissous (0,5 μ).....	$\mu\text{atg N.l}^{-1}$
P	: nombre d'assimilation.....	$\mu\text{g C.}\mu\text{g chl a}^{-1}.\text{h}^{-1}$
P_p	: phosphore particulaire.....	$\mu\text{atg P.l}^{-1}$
P_T	: phosphore total dissous (0,5 μ).....	$\mu\text{atg P.l}^{-1}$
ρ	: rendement photosynthétique.....	%
r_s	: coefficient de corrélation de rang (Spearman)	
$\Sigma_t \Sigma_z A$: production journalière intégrée sur la colonne d'eau.....	$\text{g C.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$

stations de 24 h effectuées en 8 points de la lagune en janvier 1977 (PAGÈS *et al.*, 1980).

Le rapport $\varepsilon_b/\varepsilon$, part de l'atténuation verticale due aux pigments chlorophylliens présents à la concentration B, est calculé à partir de B et de z_s :

$$\varepsilon_b/\varepsilon = B \cdot z_s \cdot 0,0072$$

en prenant pour atténuation spécifique de la chlorophylle la valeur 0,016 donnée par BANNISTER (1974). Pour le calcul du rendement, l'équivalent calorique du carbone a été choisi comme étant de 10 kcal par g de carbone.

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

Dans ce qui suit, nous ne considérerons que la production particulaire, calculée d'après la radioactivité recueillie sur les filtres. La question de savoir si ces chiffres représentent la production nette, sur la journée solaire au moins, est toujours discutée (HOBSON *et al.*, 1976 ; LEMASSON et PAGÈS, 1980) et la durée de l'incubation est de première importance. Nous ne considérerons ni la respiration, non déterminée ici, ni la production de carbone organique dissous, dont le calcul est aussi sujet à discussion (STORCH et SAUNDERS, 1978).

3.1. Production de surface et intégration verticale

Nous avons regroupé les stations en six régions (fig. 1) délimitées sur la base d'études antérieures (PAGÈS *et al.*, 1979) ; pour chaque région, nous avons déterminé la médiane de différents critères de production (tabl. II) : P, nombre d'assimilation,

TABLEAU II

Valeurs médianes

Région	P	β	$\Delta C/\Delta P$	μ	$\Sigma_t \Sigma_z A$
Décembre 1976					
I.....	15,9	0,024	238	0,078	0,20
II.....	4,7	0,007	111	0,076	0,68
III.....	8,1	0,029	305	0,038	3,03
IV.....	10,5	0,017	356	0,088	1,24
V.....	4,9	0,007	453	0,045	0,77
VI.....	8,5	0,014	188	0,055	1,19
Mars 1977					
I.....	1,6	0,002	102	0,005	0,03
II.....	10,5	0,019	211	0,090	2,09
III.....	4,1	0,008	65	0,050	1,30
IV.....	0,6	0,001	56	0,010	0,06
V.....	3,4	0,007	286	0,060	0,90
VI.....	5,8	0,015	166	0,093	1,44

P en $\mu\text{g C.}\mu\text{g chl a}^{-1}.\text{h}^{-1}$
 β en $\mu\text{g C.}(\mu\text{g chl a.h.W.m}^{-2})^{-1}$
 μ en μh^{-1}
 $\Sigma_t \Sigma_z A$ en $\text{g C.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$.

β , rendement spécifique (quotient de P par l'éclaircissement moyen), μ , taux de doublement.

Le nombre d'assimilation, P, atteint des valeurs de l'ordre de 10 $\mu\text{g C.}\mu\text{g chl a}^{-1}.\text{h}^{-1}$. MALONE (1977) en eau côtière, ROBERTS (1979) dans un lac africain, observent pour P des valeurs maximales de

20 $\mu\text{g C. } \mu\text{g chl } a^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, MACCAULL et PLATT (1977) mesurent des productions maximales de 12 $\mu\text{g C. } \mu\text{g chl } a^{-1}$ pour des eaux côtières et BARBER et HUNTSMAN (1975) relèvent en zone d'upwelling des nombres d'assimilation de 10. La lagune Ebrié est donc, dans l'ensemble, assez productive; la température élevée (27 à 30 °C) aurait fait atteindre des valeurs plus fortes (MALONE, *op. cit.*; EPPLEY, 1972), mais les concentrations de sels nutritifs sont assez faibles (0,2 à 4 $\mu\text{atg.l}^{-1}$ de $\text{NO}_3\text{-N}$, 0,1 à 1 $\mu\text{atg.l}^{-1}$ de $\text{PO}_4\text{-P}$) et tendent à limiter la production.

PLATT et JASSBY (1976) définissent un coefficient α , pente à l'origine de la courbe de production en fonction de l'éclairement; par analogie, nous définissons β , quotient de P par l'éclairement. β , inférieur à α , tend vers celui-ci pour un éclairement nul. PLATT et JASSBY (*id.*) déterminent une limite supérieure théorique de 0,47 $\mu\text{g C.}(\mu\text{g chl } a \cdot \text{h.W.m}^{-2})^{-1}$ pour α , les valeurs expérimentales pour des eaux côtières ayant une moyenne de 0,21, mais atteignant parfois le maximum théorique; TAGUCHI (1976) mesure en mer des valeurs de α de 0,02 à 0,2 $\mu\text{g C.}(\mu\text{g chl } a \cdot \text{h.W.m}^{-2})^{-1}$. Nos incubations de surface donnent, pour β , des valeurs de 0,001 à 0,04, donc inférieures aux chiffres de α vus plus haut; cela est logique puisque l'efficacité de la photosynthèse décroît aux forts éclaircements (GOLDMAN, 1979; TYLER, 1975; etc.) et que β est une fonction inverse de l'éclairement. Il faut rappeler que les intensités d'éclairement, moyennées sur la période d'incubation, sont déduites de mesures effectuées en un endroit différent de la lagune (voir § Méthodes).

Le taux de doublement, μ , calculé sur le carbone particulaire, varie de 0,01 à 0,09 doublement par heure, la médiane étant de 0,06. EPPLEY (1972) détermine une courbe de μ maximum possible en fonction de la température, en considérant celle-ci comme le seul facteur limitant; pour 30 °C, nous aurions une valeur maximum possible de 5,7 doublements par jour, soit environ 0,5 doublement par heure; MALONE (1977) observe en eau côtière, à 25 °C, un maximum de 0,4 doublement par heure.

La production journalière intégrée sur la zone euphotique, $\Sigma_t \Sigma_z A$, varie de 0,03 à 3 g C.m^{-2} , la médiane étant de 1,0. ROBERTS (1979) considère 6 à 8 $\text{g C.m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$ comme une production très très forte pour des eaux continentales, et cite comme maximum absolu, observé sur un lac salé, un chiffre de 20 $\text{g C.m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$; un chiffre analogue est donné par GOLDMAN (1979) pour des cultures en plein air; la moyenne pour le lac Tchad est de 1,5 $\text{g C.m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$ (LEMOALLE, 1979). La production intégrée est donc assez faible, malgré les biomasses élevées (2 à 20 $\mu\text{g chl } a \cdot \text{l}^{-1}$); la profondeur de

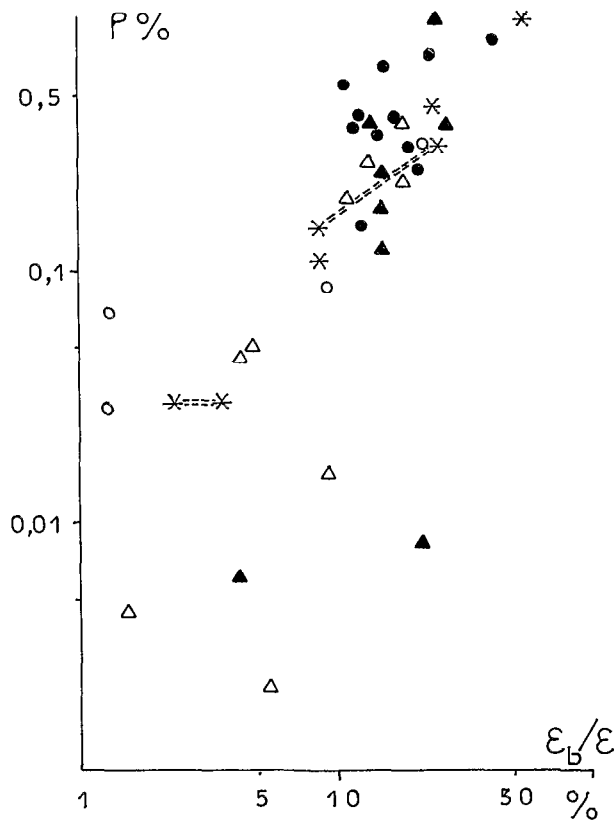


FIG. 2. — Relation entre le rendement intégré, ρ , et le pourcentage de l'atténuation verticale dû à la chlorophylle, ϵ_b/ϵ . Les points expérimentaux correspondant aux différentes sorties sont distingués (● : mars 1977, partie Ouest; ○ : mars 1977, partie Est; ▲ : décembre 1976, partie Ouest; △ : décembre 1976, partie Est). Les astérisques (*) représentent des points tirés des diagrammes de LEMOALLE (1979) et TILZER *et al.* (1975).

disparition du disque de Secchi est de 0,5 à 2 m, et la faible profondeur de la zone euphotique limite la production.

Le rendement global, ρ , quotient de l'énergie incidente et de la production intégrée, varie de 0,002 à 0,8 %; *à priori*, ces valeurs semblent acceptables quant à leur ordre de grandeur. Si nous reportons les valeurs de ρ sur un diagramme en fonction du quotient ϵ_b/ϵ , part de l'atténuation verticale due aux pigments, nous constatons (fig. 2) que les valeurs hautes de ρ sont excessives, comparées aux données d'autres auteurs (TILZER *et al.*, 1975; LEMOALLE, 1979). Il est probable que l'extrapolation de la production de surface, déduite d'une incubation courte, à la journée et à la zone euphotique, introduit une forte imprécision, qui semble ici être par excès.

3.2. Facteurs de la production

Dans ce qui suit, les équations données sont celles des axes majeurs réduits ; les coefficients sont ceux des corrélations de rang de Spearman (***: 0,001 ; **: 0,01 ; * : 0,05).

Plusieurs auteurs ont tenté de relier divers critères d'évaluation de la production à des caractéristiques physico-chimiques du milieu. La lumière est le facteur prépondérant (MACCAULL et PLATT, 1977 ; HARRIS et PICCININ, 1978) ; la température a une action nette sur la production (EPPLEY, *op. cit.*, MALONE, 1977), le Q_{10} étant d'environ 2. L'effet des concentrations d'éléments nutritifs a été également étudié : azote minéral dissous (MALONE, *id.* ; THAYER, 1974), phosphate (THAYER, *id.*), carbone minéral dissous (CAPERON et SMITH, 1978). Dans la lagune Ebrié, la synthèse de biomasse est limitée par le phosphore dans les régions les plus continentales (DUFOUR *et al.*, en préparation).

Outre les sels nutritifs présents à un instant donné, il est concevable que les substances recyclées par reminéralisation jouent un rôle.

Nous avons tenté de dégager des relations entre les caractéristiques chimiques, tant du milieu que du seston, et les diverses évaluations de la production. Après avoir établi les diagrammes de points correspondant aux différents facteurs (tabl. III), nous avons calculé les régressions pour ceux des diagrammes qui semblaient indiquer une relation

TABLEAU III

Recherches des facteurs de la production (+ : corrélation positive ; - : corrélation négative ; 0 : pas de corrélation significative)

	β	μ	P	ρ	$\Delta C/\Delta P$
NO ₃ +NH ₄	0	+	0	0	0
N _T	0	0	0	0	0
P _T	0	0	0	0	0
k _{glu}	0	0	+	0	0
k' _{glu}	0	+	+	0	0
P _T .k _{glu}	+	+	+	0	0
N _{org} .k _{glu}	0	0	+	0	0
C _p /N _p	0	0	0	0	0
C _p /P _p	0	0	0	0	+
N _p /P _p	0	0	0	0	0
C _p					+
P _p					+
chl a/ATP.....	+	0	0	0	0
chl a/P _p	0	+	0	0	+
N _T /P _T	0	0	-	0	0
(N/P) minér.....	-	-	-	0	0
N/P.....	0	0	0	0	0

cohérente. Le rendement global, ρ , n'a pu être relié à aucun des facteurs considérés ; quelques relations significatives existent cependant.

3.2.1. REMINÉRALISATION

Le glucose peut sembler *a priori* un assez mauvais traceur de la matière organique dissoute naturelle, particulièrement du fait des fortes différences de poids moléculaire ; nous avons pourtant pu constater indirectement (PAGÈS et LEMASSON, en préparation) que sa vitesse de disparition du milieu, mesurée par le taux k_{glu}, et son taux d'incorporation dans les cellules, k'_{glu}, sont des indications, sinon des mesures, de l'utilisation de la matière organique dissoute. Les corrélations positives de P, avec k_{glu} et k'_{glu} (fig. 3 a et 3 c) et de μ avec k'_{glu} (fig. 3 b) indiquent le rôle important de la reminéralisation, confirmé par les relations positives entre β , P et μ d'une part, les paramètres (k_{glu}.P_T) et (k_{glu}.N_{org}) d'autre part (fig. 4). Ces deux facteurs, certes assez artificiels, sont cependant une évaluation du taux de reminéralisation du phosphore total dissous et de l'azote organique dissous. N et P sont l'un ou l'autre limitants à la plupart des stations, du moins pour la synthèse de biomasse chlorophyllienne et surtout dans le cas présent d'incubations en surface (DUFOUR *et al.*, *op. cit.*). Il apparaîtrait que le phosphate (ou l'azote minéral) présent à un instant donné soit moins important que le phosphore (ou l'azote) rendu disponible par les hétérotrophes à partir de la matière organique dissoute. Dans le cas particulier du phosphore, les concentrations de phosphore organique dissous sont faibles et assez constantes sur toute la lagune ; il est possible que l'action des phosphate-estérases du phytoplancton soit à l'origine d'une telle distribution uniforme.

Il faut remarquer que toutes les relations incluant k_{glu} ou k'_{glu} ne sont significatives qu'après séparation d'un groupe de stations qui se retrouvent constamment, et qui sont les stations de l'est de la lagune et la station 28, située dans une baie (baie de Tiegba) à l'embouchure d'une rivière. On peut remarquer que ces stations sont plus fortement carencées en phosphore ; en effet, sur un diagramme C_p/P_p en fonction de C_p (fig. 5), elles se détachent des autres par un rapport C_p/P_p relativement fort. Il semblerait donc que les fortes productions relevée à ces stations correspondent à une assimilation superflue (« luxury uptake ») de carbone ; cela n'est cependant pas visible à l'examen des rapports $\Delta C/\Delta P$.

3.2.2. QUOTIENTS D'ASSIMILATION

Les quotients d'assimilation $\Delta C/\Delta P$ sont dans l'ensemble assez forts (tabl. III) avec une valeur

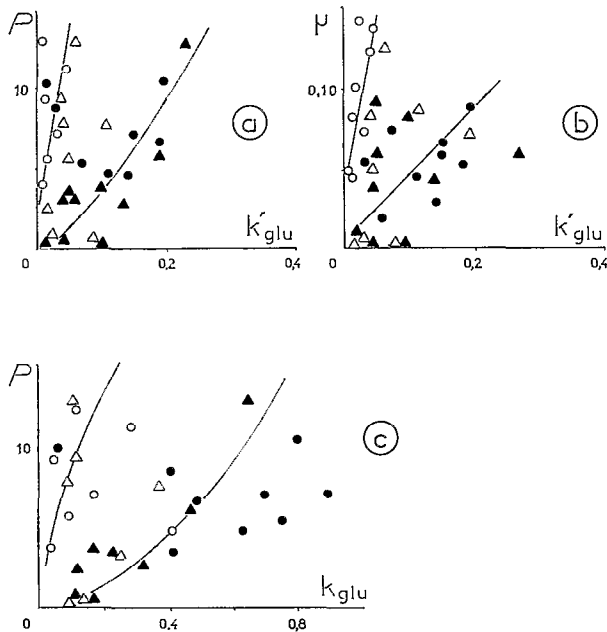


FIG. 3 a. — Relation entre le nombre d'assimilation, P et le taux d'assimilation du glucose, k'_{glu} (symboles : voir fig. 2). Stations de l'Ouest : $\ln P = 1,39 \cdot \ln k'_{glu} + 4,47$ ($r_s = 0,68^{***}$); stations de l'Est : $\ln P = 0,69 \cdot \ln k_{glu} + 4,70$ (n.s.)

FIG. 3 b. — Relation entre le taux de doublement, μ , et le taux d'assimilation du glucose, k'_{glu} (symboles : voir fig. 2). Stations de l'Ouest : $\mu = 0,42 \cdot k'_{glu} + 0,005$ ($r_s = 0,43^*$); stations de l'Est : $\mu = 1,95 \cdot k'_{glu} + 0,04$ (n.s.)

FIG. 3 c. — Relation entre le nombre d'assimilation, P et le taux de disparition du glucose, k_{glu} (symboles : voir fig. 2). Pour les stations de l'Ouest : $\ln P = 1,91 \cdot \ln k_{glu} + 3,18$ ($r_s = 0,78^{***}$); pour les stations de l'Est : $\ln P = 0,59 \cdot \ln k_{glu} + 3,55$ (n.s.)

médiane de 177 (at : at). Ils ne présentent de relation ni avec la reminéralisation, ni avec la composition du milieu. Par contre, ils sont liés avec certaines caractéristiques du seston, les corrélations significatives étant (axes majeurs réduits) :

$$\begin{aligned} \Delta C/\Delta P &= 2,96 \cdot C_p/P_p - 234 & (r_s = 0,64^{***}) \\ \Delta C/\Delta P &= 26,2 \cdot chl a/P_p - 149 & (r_s = 0,40^{**}) \end{aligned}$$

avec C_p et P_p en $\mu\text{atg.l}^{-1}$ et chl a en $\mu\text{g.l}^{-1}$; ces relations confirment indirectement l'existence d'une assimilation superflue de carbone augmentant avec la déficience en phosphore, qui se manifeste dans les rapports C_p/P_p et chl a/P_p .

La relation entre C_p/P_p et C_p (fig. 5) montre une déficience en P croissant avec la biomasse; il est donc logique que, $\Delta C/\Delta P$ étant corrélé avec C_p/P_p , il le soit avec C_p et P_p :

$$\begin{aligned} \Delta C/\Delta P &= 1,3 \cdot C_p - 12 & (r_s = 0,52^{**}) \\ \Delta C/\Delta P &= 261 \cdot P_p - 90 & (r_s = 0,47^{**}) \end{aligned}$$

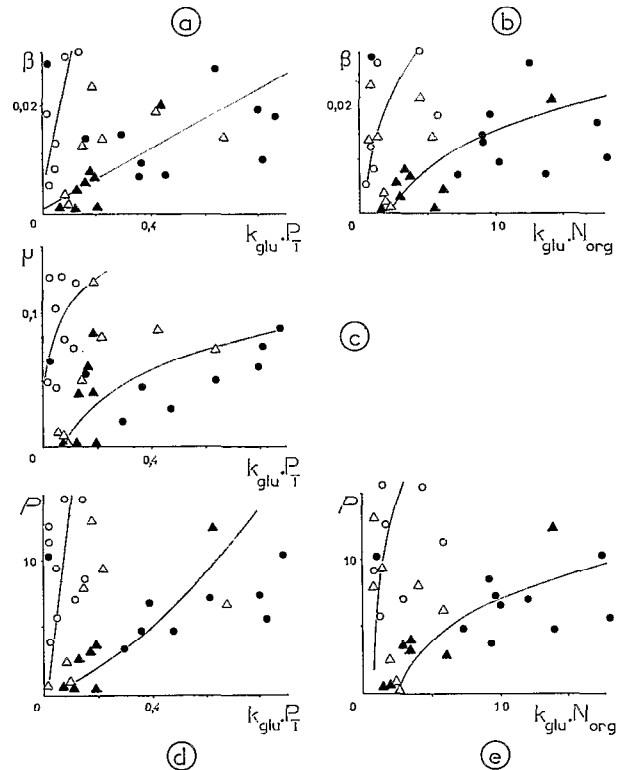


FIG. 4 a. — Relation entre le rendement spécifique, β , et le taux de recyclage du phosphore total dissous (symboles : voir fig. 2). Stations de l'Ouest : $\beta = 0,028 \cdot (k_{glu} \cdot P_T) + 0,001$ ($r_s = 0,68^{***}$); stations de l'Est : $\beta = 0,246$ ($k_{glu} \cdot P_T$) + 0,005 (n.s.)

FIG. 4 b. — Relation entre le rendement spécifique, β , et le taux de recyclage de l'azote organique dissous (symboles : voir fig. 2). Stations de l'Ouest : $\beta = 0,010 \cdot \ln(k_{glu} \cdot N_{org}) - 0,008$ ($r_s = 0,76^{***}$); stations de l'Est : $\beta = 0,012 \cdot \ln(k_{glu} \cdot N_{org}) + 0,013$ (n.s.)

FIG. 4 c. — Relation entre le taux de doublement, μ , et le taux de recyclage du phosphore total dissous, ($k_{glu} \cdot P_T$) (symboles : voir fig. 2). Stations de l'Ouest : $\mu = 0,034 \cdot \ln(k_{glu} \cdot P_T) + 0,088$ ($r_s = 0,67^{**}$); stations de l'Est : $\mu = 0,030 \cdot \ln(k_{glu} \cdot P_T) + 0,176$ (n.s.)

FIG. 4 d. — Relation entre le nombre d'assimilation, P , et le taux de recyclage du phosphore total dissous, ($k_{glu} \cdot P_T$) (symboles : voir fig. 2). Stations de l'Ouest : $\ln P = 1,50 \cdot \ln(k_{glu} \cdot P_T) + 2,99$ ($r_s = 0,85^{***}$); stations de l'Est : $\ln P = 1,36 \cdot \ln(k_{glu} \cdot P_T) + 5,74$ (n.s.)

FIG. 4 e. — Relation entre le nombre d'assimilation, P , et le taux de recyclage de l'azote organique dissous ($k_{glu} \cdot N_{org}$) (symboles : voir fig. 2). Stations de l'Ouest : $P = 4,34 \cdot \ln(k_{glu} \cdot N_{org}) - 3,06$ ($r_s = 0,86^{***}$); stations de l'Est : $P = 8,40 \cdot \ln(k_{glu} \cdot N_{org}) + 7,57$ (n.s.)

Des incubations *in situ* sur un profil vertical, effectuées lors des stations de 24 heures avec ^{14}C et ^{32}P (PAGÈS *et al.*, 1980), ont montré que le quotient

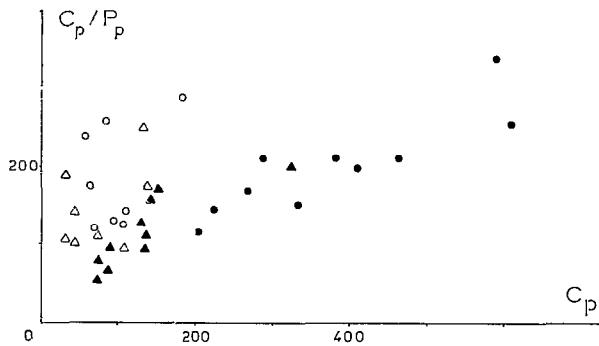


FIG. 5. — Relation entre le rapport de constitution atomique des particules, C_p/P_p , et la biomasse mesurée par le carbone particulaire ($\mu\text{atg C.l}^{-1}$). (Symboles : voir fig. 2)

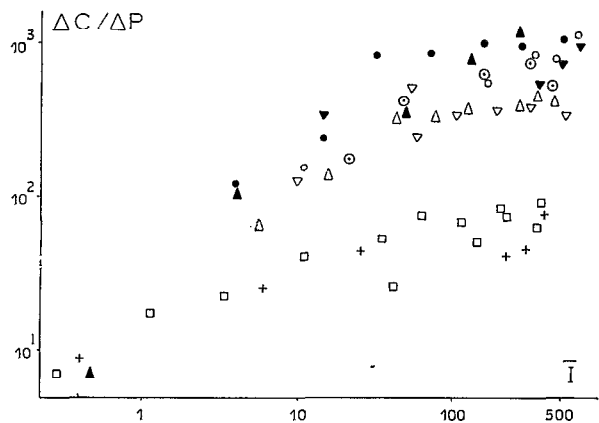


FIG. 6. — Diminution du rapport d'assimilation $\Delta C/\Delta P$ avec l'éclairement moyen I (en W.m^{-2}), lors d'incubations *in situ*. Symboles : st. 2 : \square ; st. 10 : ∇ ; st. 19 : Δ ; st. 20 : \circ ; st. 33 : \bullet ; st. 36 : \blacktriangle ; st. 38 : \blacktriangledown ; st. 41 : $+$; st. 54 : \odot

$\Delta C/\Delta P$ décroît avec l'éclairement (fig. 6) ; de l'ordre de 500 à 1000 en surface, il est de 10 à 50 au bas de la zone euphotique. Cette décroissance s'accompagne d'une tendance à la convergence, à partir de valeurs très différentes en surface. Cet effet des éclaircissements faibles irait dans le sens d'un rétablissement de l'équilibre C_p/P_p dans les couches peu éclairées ; dans la lagune, de faible profondeur et assez homogène quant aux sels nutritifs, ce processus pourrait jouer plus que le mécanisme de sédimentation proposé par LEHMAN (1976) comme palliatif à une déficience en phosphore. Cependant, les forts déséquilibres des rapports C_p/P_p observés en surface (LEMASSON, en préparation) indiqueraient, soit que ce circuit des cellules, avec séjour dans des couches peu éclairées, est insuffisant pour rétablir l'équilibre, soit que la circulation verticale est plus faible que l'homogénéité verticale des paramètres chimiques le laisserait supposer.

3.2.3. ÉLÉMENTS NUTRITIFS DU MILIEU

MYKLESTÅD (1977) observe une relation inverse entre le taux de croissance de cultures et le rapport N/P du milieu. Nous avons également des corrélations négatives entre β , μ et P d'une part et le rapport N/P minéral (nitrate + ammonium/phosphate) du milieu :

$$\begin{aligned} \beta &= -0,0008 \cdot (N/P)_{\text{min}} + 0,0202 & (r_s = -0,56^{***}) \\ \mu &= -0,0042 \cdot (N/P)_{\text{min}} + 0,103 & (r_s = -0,53^*) \\ P &= -0,36 \cdot (N/P)_{\text{min}} + 9,0 & (r_s = -0,70^{**}) \end{aligned}$$

Seul P montre une corrélation significative négative avec le rapport (N_T/P_T) total dissous, qui englobe les parties minérales et organiques des deux éléments :

$$P = 135/(N_T/P_T) - 1,6 \quad (r_s = -0,63^{***})$$

Pris isolément, N_T , P_T et l'azote minéral dissous ne montrent pas de relation significative avec un des paramètres de production, contrairement aux observations de différents auteurs (HUMPHREY, 1974 ; MALONE, 1977 ; PARSONS *et al.*, 1977 ; THAYER, 1974). Nous n'avons pas observé de relation entre la composition N/P du milieu et celle des cellules ; le rapport N_p/P_p , variant entre 8 et 25 (at : at), semble indépendant des rapports N_T/P_T et (N/P) minéral, au contraire de ce qu'observe MYKLESTAD (1977).

3.2.4. COMPOSITION CHIMIQUE DU PHYTOPLANCTON

La composition cellulaire du plancton peut refléter son état physiologique et son activité (EPPLEY, 1972), et cela rejoint indirectement la notion de quotient intracellulaire de DROOP (1975). Nos résultats ne montrent pas de relation entre les rapports C/N/P du seston et les évaluations de la production. Seules apparaissent deux relations significatives, faisant intervenir la chlorophylle *a* ; la première relie le rapport chl *a*/ATP au rendement spécifique, β (fig. 7 a) et les stations du groupe Est sont à nouveau séparées.

La seconde relation apparaît entre le taux de croissance, μ , et le rapport chl *a*/ P_p (fig. 7 b), analogue à la relation observée par SENFT (1978) en culture ou par NICHOLLS et DILLON (1978) pour différents lacs ; les stations de l'Est, bien qu'inclues dans la régression, sont groupées dans la partie supérieure du nuage de points. Ces deux rapports, chl *a*/ATP et chl *a*/ P_p , sont ici indicatifs d'une carence en phosphore ; les corrélations positives avec la production confirment l'existence d'une assimilation superflue de carbone.

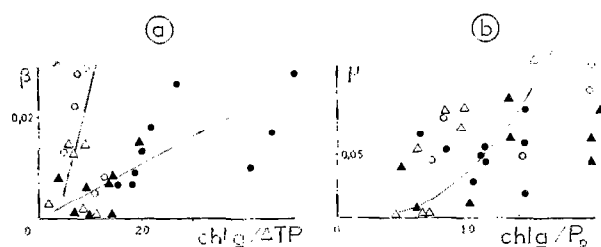


FIG. 7 a. — Relation entre le rendement spécifique, β , et le rapport chlorophylle *a*/ATP ($\mu\text{g}/\mu\text{g}$) (symboles : voir fig. 2). Stations de l'Ouest : $\beta = 0,00055$. ($\text{chl } a/\text{ATP}$) — $0,00059$ ($r_s = 0,64^{***}$); stations de l'Est : $\beta = 0,0049$. ($\text{chl } a/\text{ATP}$) — $0,0180$ (n.s.)

FIG. 7 b. — Relation entre le taux de doublement, μ , et le rapport chlorophylle *a*/phosphore particulaire ($\mu\text{g} \cdot \mu\text{atg}^{-1}$) (symboles voir fig. 2). L'équation de la courbe est : $\ln \mu = 2,65 \cdot \ln(\text{chl } a/P_p) - 9,51$ ($r_s = 0,51^*$)

Le faible nombre de relations significatives relevées, dans ce qui précède, entre les paramètres de production et les facteurs possibles, externes ou internes, est probablement dû aux variations relativement faibles (moins d'un facteur 10 généralement) des facteurs. Un milieu plus contrasté aurait sans doute permis des observations plus fructueuses.

3.3. Extrapolation à l'ensemble de la lagune

Nous devons faire l'hypothèse que chaque station est représentative d'une certaine zone, homogène tant verticalement qu'horizontalement.

À partir d'une carte bathymétrique détaillée (PLANTE-CUNY, 1977) nous avons déterminé par planimétrie les surfaces, puis les volumes de la couche euphotique en utilisant les profondeurs de

TABLEAU IV

Production primaire (PROD. en 10^3 kg de C par jour), carbone particulaire total (« C_p total ») et carbone vivant (« C_p vivant ») en 10^3 kg de C, et temps de renouvellement (« t.r. ») en jours

Région	Décembre					Mars				
	PROD.	C_p total	t.r.	C_p vivant	t.r.	PROD.	C_p total	t.r.	C_p vivant	t.r.
I.....	163	196	1,2	116	0,7	5	99	19,8	58	11,7
II.....	41	158	3,9	93	2,3	116	227	1,9	134	1,1
III.....	115	303	2,6	179	1,5	64	209	3,3	123	1,9
IV.....	166	555	3,3	365	2,2	3	291	82,2	193	54,4
V.....	106	961	9,1	740	7,0	118	463	3,9	355	3,0
VI.....	146	647	4,4	414	2,8	308	357	1,1	229	0,7
TOTAL...	737	2820	4,0	1920	2,7	648	1746	2,7	1173	1,8

disque de Secchi. Cela nous fournit des quantités de carbone particulaire ΣC_p dans la couche euphotique, et de production intégrée $\Sigma_t \Sigma_z A$, pour les différentes régions aux deux saisons considérées (tabl. IV). Les différences assez fortes de ΣC_p entre saisons sont dues à la fois aux variations de concentration et aux différences de profondeur de la zone euphotique. Nous avons évalué aussi la quantité de C_p vivant, d'après les résultats des corrélations C_p -ATP, C_p - P_p et C_p -chl *a* (LEMASSON et PAGÈS, en préparation); par rapport à C_p total, la proportion de carbone particulaire vivant varie, selon les régions et les observations, entre 20 et 80 %, les valeurs médianes étant de 60 à 80 % environ.

La production intégrée totale varie peu, restant comprise entre 650 et 730 10^3 kg de C par jour. Le temps de renouvellement du carbone particulaire

total serait alors de 4 jours en décembre, de 2,7 jours en mars; pour le carbone vivant, ces temps passent à environ 3 jours et 2 jours respectivement; dans les deux cas, de fortes variations régionales apparaissent. Dans les deux cas également, les temps de renouvellement globaux semblent excessifs, par rapport aux chiffres relevés dans des biotopes comparables (EPPLEY, 1972; ROBERTS, 1979) ou pour des régions plus froides (EPPLEY et SHARP, 1975; MALONE, 1977).

Nous n'avons pas considéré la production hétérotrophe, qui peut représenter une part non négligeable (de 15 à 100 % suivant les stations) de la production photosynthétique (PAGÈS et LEMASSON, en préparation); ceci augmenterait la production nette de matière particulaire. Inversement, nous avons négligé les pertes nettes de carbone correspondant à la

respiration et à l'exsudation de matière organique dissoute (PAERL et MACKENZIE, 1977). Ces deux phénomènes, opposés quant à leurs conséquences sur la synthèse nette de matière particulaire, ne sont guère quantifiables à chaque station ; nous sommes amenés à conserver les chiffres de temps de renouvellement obtenus, bien que ceux-ci semblent excessifs.

Le dépouillement des mesures de production par la méthode à l'oxygène est en cours. Les premiers résultats (DUFOUR, comm. pers.) confirment ceux vus ici.

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.,
le 11 juin 1980.*

BIBLIOGRAPHIE

- BANNISTER (T. T.), 1974. — Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production. *Limnol. Oceanogr.* 19/1 : 1-12.
- BARBER (R. T.), HUNTSMAN (S. A.), 1975. — JOINT-I carbon, chlorophyll and light extinction. *R/V Atlantis II* cruise 82. C.U.E.A. Da ta Report 14 (March 1975), 165 pp.
- CAPERON (J.), SMITH (D. F.), 1978. — Photosynthetic rates of marine algae as a function of inorganic carbon concentration. *Limnol. Oceanogr.* 23/4 : 704-708.
- DROOP (M. R.), 1975. — The nutrient status of algal cells in batch culture. *J. mar. biol. Assoc. U.K.* 55 : 541-555.
- DUFOUR (P.), CREMOUX (J.-L.), SLEPOUKHA (M.), 1981. — Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de Côte d'Ivoire. I : Étude méthodologique et premiers résultats (en préparation).
- EPPLEY (R. W.), 1972. — Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull. U.S.* 70/4 : 1063-1085.
- GOLDMAN (J. C.), 1979. — Outdoor algal mass cultures. II : Photo-synthetic yield limitations. *Water Research.* 13/2 : 119-136.
- HARRIS (G. P.), PICCININ (B. B.), 1977. — Photosynthesis by natural phytoplankton populations. *Arch. Hydrobiol.* 80/4 : 405-457.
- HOBSON (L. A.), MORRIS (W. J.), PIRQUET (K. T.), 1976. — Theoretical and experimental analysis of the ¹⁴C technique and its use in studies of primary production. *J. Fish. Res. Board Can.* 33/8 : 1715-1721.
- HOLM-HANSEN (O.), BOOTH (C.), 1966. — The measurement of ATP in the ocean and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.* 11 : 510-519.
- HUMPHREY (G. F.), 1974. — Effects of carbon dioxide and phosphate supplied during growth, on phosphorus content and photosynthetic rates of some unicellular marine algae. *J. mar. biol. Ass. India.* 16/2 : 358-366.
- LEHMAN (J. T.), 1976. — Photosynthetic capacity and luxury uptake of carbon during phosphate limitation in *Pediastrum duplex* (Chlorophyceae). *J. Phycol.* 12/2 : 190-193.
- LEMASSON (L.), PAGÈS (J.), 1980. — Primary production measurement in a tropical lagoon. I : Some theoretical problems related to tracer methods. *J. mar. Res.* (accepted for publication).
- LEMOALLE (J.), 1979. — Biomasse et production phytoplantoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions du milieu. Paris. O.R.S.T.O.M., 311 pp.
- MACCAULL (W. A.), PLATT (T.), 1977. — Diel variations in the photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 22/4 : 723-731.
- MALONE (T. C.), 1977. — Light-saturated photosynthesis by phytoplankton size fractions in the New York Bight, U.S.A., *Mar. Biol.* 42/2 : 281-292.
- MYKLESTAD (S.), 1977. — Production of carbohydrates by marine planktonic diatoms : II. Influence of the N/P ratio in the growth medium on the assimilation ratio, growth rate and production of cellular and extracellular carbohydrates by *Chaetoceros affinis* and *Skeletonema costatum*. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 29 : 161-179.
- NICHOLLS (K. H.), DILLON (P.-J.), 1978. — An evaluation of phosphorus - chlorophyll - phytoplankton relationships for lakes. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 63/2 : 141-154.
- PAERL (H. W.), MACKENZIE (L. A.), 1977. — A comparative study of the diurnal carbon fixation patterns of nanoplankton and net plankton. *Limnol. Oceanogr.* 22/4 : 732-738.
- PAGÈS (J.), LEMASSON (L.), DUFOUR (P.), 1979. — Éléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire. Cycle annuel. *Arch. Scient. Centre Rech. Océanogr.*, Abidjan, 5/1 : 1-60.
- PAGÈS (J.), LEMASSON (L.), DUFOUR (P.), 1981. — Primary production measurement in a brackish tropical lagoon. Effect of light, as studied at some stations by the ¹⁴C method. *Rev. Hydrobiol. trop.* 14 (1) : 3-15.,
- PARSONS (T. R.), BRÜCKEL (K.), KOELLER (P.), TAKAHASHI (M.), REEVE (M. R.), HOLM-HANSEN (O.), 1977. — The distribution of organic carbon in a marine planktonic food web following nutrient enrichment. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 26/3 : 235-247.

- PLANTE-CUNY (M.-R.), 1977. — Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ebrié (Abidjan, Côte d'Ivoire). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 1 : 3-25.
- PLATT (T.), JASSBY (A. D.), 1976. — The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *J. Phycol.* 12/4 : 421-430.
- ROBARTS (R. D.), 1979. — Underwater light penetration, chlorophyll *a* and primary production in a tropical African lake (Lake Mellwaine, Rhodesia). *Archiv Hydrobiol.* 86/4 : 423-444.
- SENF (W. H.), 1978. — Dependence of light-saturated rates of algal photosynthesis on intracellular concentrations of phosphorus. *Limnol. Oceanogr.*, 23/4 : 709-718.
- STORCH (T. A.), SAUNDERS (G. W.), 1978. — Phytoplankton extracellular release and its relation to the seasonal cycle of dissolved organic carbon in a eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* 23/1 : 112-119.
- STRICKLAND (J. D. H.), PARSONS (T. R.), 1968. — A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 167 : 311 pp.
- TAGUCHI (S.), 1976. — Short-term variability of photosynthesis in natural marine phytoplankton populations. *Mar. Biol.* 37/3 : 197-207.
- THAYER (G. W.), 1974. — Identity and regulation of nutrients limiting phytoplankton production in the shallow estuaries near Beaufort, N.C. *Oecologia (Berl.)* 14/1-2 : 75-92.
- TILZER (M. M.), GOLDMAN (C. R.), AMEZAGA (E. de), 1975. — The efficiency of photosynthetic light energy utilization by lake phytoplankton. *Verh. internat. Verein. Limnol.* 19/2 : 800-807.
- TYLER (J. E.), 1975. — The *in situ* quantum efficiency of natural phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.* 20/6 : 976-980.
- WINBERG (G. G.), 1971. — Symbols, units and conversion factors in studies of fresh water productivity. I.B.P., section PF, 23 pp.
- YENTSCH (C. S.), MENZEL (D. W.), 1963. — A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep Sea Res.* 10 : 221-231.