



CONTRÔLE NUTRITIF DE LA BIOMASSE DU SESTON DANS UNE LAGUNE TROPICALE DE CÔTE D'IVOIRE. I. ÉTUDE MÉTHODOLOGIQUE ET PREMIERS RÉSULTATS

P. DUFOUR

ORSTOM, 24 rue Bayard, 75008 Paris, France

et

J. L. CREMOUX et M. SLEPOUKHA

C.R.O., B.P. V 18, Abidjan, Côte D'Ivoire

Resumé: Quatre méthodes d'évaluation du contrôle nutritif de la biomasse sestonique ont été utilisées: (1) composition biochimique du seston in situ, (2) concentration en éléments nutritifs dissous in situ, (3) réaction du seston naturel à des enrichissements différentiels in vitro, et (4) évolution de la composition biochimique du seston in vitro. Ces quatre méthodes sont complémentaires et doivent être utilisées simultanément.

La méthode 3 est nécessaire pour examiner le rôle de tous les éléments nutritifs. Nous en avons déduit que ni le fer, ni les oligo-éléments métalliques, ni les vitamines, ni les substances complexantes ne sont limitants en lagune Ebrié. Le C peut intervenir exceptionnellement dans les régions les plus eutrophes et les périodes de dessalure extrême. Seuls l'N et le P sont susceptibles de contrôler couramment la biomasse du seston. La 4ème méthode confirme l'ordre de limitation par l'N et le P. Elle permet en outre de calculer les concentrations internes minimales en dessous desquelles le seston ne croît plus. Ces concentrations, peu variables en lagune Ebrié, sont pour l'N de 0,089 at N/at C, et pour le P de 0,0055 at P/at C. En outre, l'N et le P assimilables du milieu sont bien évalués par les formes minérales dissoutes seules.

Les deux méthodes in vitro sont longues et difficiles à utiliser en routine, mais les résultats qu'elles fournissent sur quelques échantillons représentatifs donnent une base d'utilisation pour les méthodes in situ seules. Une synthèse des méthodes 1 et 2 est alors proposée, tenant compte à la fois des réserves nutritives internes et externes au seston. Elle permet de déterminer rapidement lequel de l'N ou du P est plus limitant et si cette limitation nutritive est effective ou potentielle in situ.

Abstract: In the coastal and tropical Ebrié lagoon, four methods have been used to determine the nutrients controlling the biomass of seston: (1) biochemical composition of the in situ seston, (2) relative concentrations of the dissolved nutrients in situ, (3) bioassays in vitro using the natural seston, and (4) in vitro changes in the biochemical composition of natural seston. These four methods have been used simultaneously and have been shown to be complementary.

Method 3 was used to test the contribution of each nutrient to growth of seston. It demonstrated that neither metals, vitamins, nor chelators are limiting biomass of seston in the lagoon Ebrié. Although C could be limiting in fresh and extremely eutrophicated waters, the main limiting nutrients are N and P. Method 4 was in agreement with Method 3 when determining limitation order of N and P. It was also used to determine internal subsistence quota of sestonic N and P. These quota showed little variation between samples, with mean values of 0.089 at N/at C for k_{ON} and 0.0055 at P/at C for k_{OP} . It was also shown that concentrations of inorganic dissolved N and P give a good approximation of N and P concentrations available for sestonic growth. Nutrient limitations observed in vitro were not always effective in situ.

The two in vitro methods are time consuming and difficult to use routinely, but the results obtained

35 NOV 1983

O. R. S. I. O. M. Fonds Documentaire

N° : 3738

Cote : B

B3738

on some representative samples give a basis for the use of in situ methods alone. Thus a synthesis of Methods 1 and 2 is proposed by which one can determine rapidly whether N or P is the more limiting nutrient, and whether this nutrient limitation is effective or potential.

INTRODUCTION

Les lagunes côtières de Côte d'Ivoire, du fait de l'urbanisation et de l'industrialisation de leurs bassins versants, sont soumises à des apports nutritifs d'importance croissante, qui en certains secteurs provoquent de préoccupants phénomènes d'eutrophisation (Dufour & Slepoukha, 1975). Une des manifestations évidentes de ces phénomènes est l'importance des biomasses du seston observée dans les secteurs pollués. Le contrôle de ces biomasses nécessite des moyens d'action fondés sur une bonne connaissance des mécanismes fondamentaux de leur production, l'effet des éléments nutritifs notamment.

Plusieurs méthodes ont été utilisées jusqu'ici pour évaluer la nature des éléments nutritifs limitant la biomasse du seston d'un milieu au sens de la loi de Liebig. Deux d'entre elles utilisent le dosage des éléments nutritifs in situ: dans le seston d'une part (1), dans le milieu d'autre part (2). Les deux autres méthodes nécessitent la mise en œuvre de cultures in vitro du seston naturel. Elles sont basées sur la réponse du seston à l'addition d'éléments nutritifs dans son milieu de culture (3), et sur l'évolution des concentrations nutritives internes du seston cultivé dans son eau d'origine (4). Si la 1ère méthode est utilisée de manière routinière, les trois autres sont par contre assez souvent négligées. De plus, les protocoles diffèrent selon les auteurs. Comme il n'existe pas pour l'instant d'appréciation comparative des informations qu'elles apportent respectivement, nous avons entrepris une étude en les appliquant simultanément sur douze prélèvements de la lagune Ebrié. Ceci doit nous permettre de déterminer quelles méthodes sont les plus adéquates pour les recherches à entreprendre ultérieurement sur des prélèvements plus nombreux. Cette approche doit nous fournir également les premières informations sur le contrôle de la biomasse du seston en lagune Ebrié.

PRÉLÈVEMENTS ET MÉTHODES

PRÉLÈVEMENTS

Cette étude a été menée sur la plus étendue des lagunes ivoiriennes, la lagune Ebrié, milieu saumâtre de 550 km² (Fig. 1), dont on trouvera une description topographique et climatique dans Tastet (1974), Varlet (1978), et Pagès *et al.* (1979). Les eaux de cette lagune, recevant des apports océaniques et continentaux, ont une composition qui varie notablement selon les lieux et les époques. C'est pourquoi nous avons effectué nos prélèvements en cinq situations représentatives des principales régions de la lagune (Fig. 1 et 2). La station E est dans le chenal central de la

région d'estuaire, non loin de l'unique communication avec l'océan. Les stations I ou K sont dans deux baies de la région d'estuaire polluées par les effluents de l'agglomération d'Abidjan (1 million d'habitants). La station 1H est dans une baie

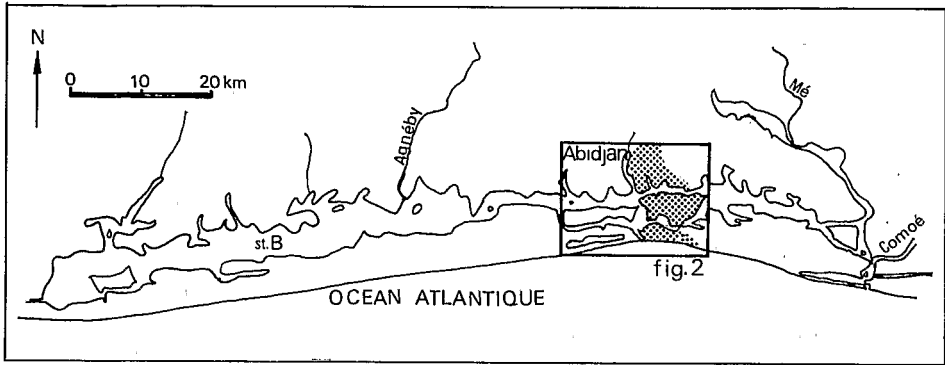


Fig. 1. La lagune Ebrié: position de la station B.

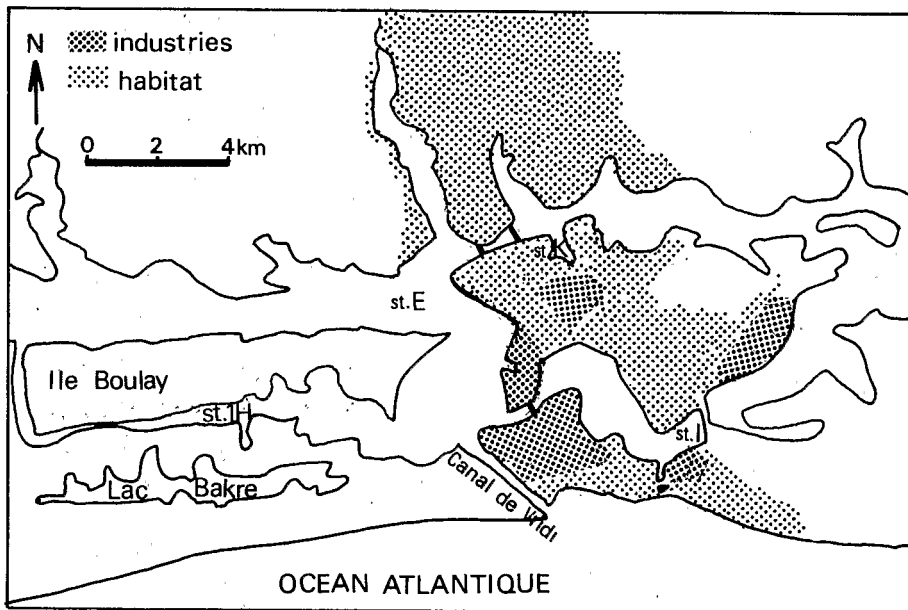


Fig. 2. La région d'estuaire: position des stations 1H, E, I et K.

de la région d'estuaire à l'écart de ces pollutions. La station B est dans le chenal central d'une région continentale.

Ces cinq situations ont été visitées au maximum de développement des principales saisons caractérisées par Pagès *et al.* (1979): en mars pour la saison sèche, en juin

ou juillet pour la saison des pluies, en octobre ou novembre pour la saison des crues.

A chacune des 12 stations, de l'eau de subsurface a été passée sur une soie à plancton de 200 μm et scindée en trois fractions.

ANALYSE CHIMIQUE DU SESTON ET DU MILIEU IN SITU

Sur la première fraction du prélèvement, la fluorescence *in vivo* a été mesurée, puis le seston a été recueilli sur un filtre en fibre de verre Gelman type A, de porosité moyenne 0,3 μm sous une dépression de 100 mbar. La composition élémentaire du seston ainsi recueilli, a été déterminée à l'analyseur CHN Hewlett-Packard 185 B pour le C et l'N et par la méthode de Menzel & Corwin (1965) pour le P. La chlorophylle *a* active a été évaluée par dosage fluorimétrique des extraits acétoniques avant et après acidification (Holm-Hansen *et al.*, 1965). Sur le filtrat, on a évalué l'azote et le phosphore total dissous par la méthode d'Armstrong & Tibbits (1968), ainsi que les concentrations en NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ , et PO_4^{3-} selon les protocoles recommandés par Strickland & Parsons (1972). Ces analyses nous ont permis de mettre en œuvre les 1ère et 2ème méthodes signalées dans l'introduction.

ÉVOLUTION IN VITRO DE LA BIOMASSE DU SESTON EN FONCTION DES ENRICHISSEMENTS NUTRITIFS

La seconde fraction du prélèvement d'origine contenant donc tout le seston de dimension inférieure à 200 μm a été répartie dans 7 à 18 séries (selon les prélèvements) de quatre flacons de 300 ml. Une série a servi de témoin tandis que les autres subissaient des enrichissements de un, plusieurs ou tous les éléments nutritifs suivants: N, P, groupe de vitamines, groupe de métaux, C minéral, EDTA. Les concentrations utilisées sont adaptées du milieu ASP 2 de Provasoli *et al.* (1957). NaNO_3 : 50 mg/l (588 $\mu\text{atg N} \cdot \text{l}^{-1}$); K_2HPO_4 : 5 mg/l (29 $\mu\text{atg P} \cdot \text{l}^{-1}$); H_3BO_3 : 3,42 mg/l; ZnCl_2 : 30 $\mu\text{g/l}$; CoCl_2 : 0,665 $\mu\text{g/l}$; CuCl_2 : 0,32 $\mu\text{g/l}$; $\text{NaMoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$: 7,26 $\mu\text{g/l}$; vit. B_1 : 100 $\mu\text{g/l}$; vit. H: 1 $\mu\text{g/l}$; vit. B_{12} : 1 $\mu\text{g/l}$; HNaCO_3 : 229 mg/l (2,7 matg. C. l^{-1}). Le silicium n'a pas été fourni, les eaux lagunaires en contenant de 1 à 8 mg $\text{Si} \cdot \text{l}^{-1}$ (Varlet, 1978), quantités non limitantes pour la production phytoplanctonique. Ces flacons ont ensuite été incubés sous lumière naturelle dans un bac thermiquement régulé par circulation d'eau. Ils ont été recouverts de béciers autorisant le passage de l'air et agités plusieurs fois par jour pour favoriser la remise en suspension des cellules et les échanges avec l'atmosphère. La fluorescence *in vivo* dans chacun d'eux a été mesurée quotidiennement entre 17 et 18 h. Cette mesure a été transformée en chlorophylle *a* par une relation de proportionnalité déterminée quotidiennement sur les milieux témoins et enrichis de la troisième fraction du prélèvement. Les concentrations en chlorophylle *a* ainsi évaluées nous ont permis de déterminer la réaction du seston végétal aux différents types d'enrichissement (troisième méthode de l'introduction).

ÉVOLUTION DE LA COMPOSITION CHIMIQUE DU SESTON IN VITRO

La troisième fraction de chaque prélèvement d'origine a été répartie dans deux bouteilles de 3000 ml. L'une a servi de témoin, l'autre a subi l'enrichissement total N + P + EDTA + métaux + vitamines + C aux concentrations ci-dessus rapportées. Ces bouteilles ont été mises en incubation dans les mêmes conditions que les flacons de la deuxième fraction. Nous y avons mesuré quotidiennement entre 17 et 18 h, à la fois la fluorescence in vivo et la chlorophylle *a* active. On a par ailleurs analysé chaque jour la composition CNP du seston par les méthodes signalées plus haut. Ces analyses nous ont permis de mettre en œuvre la 4ème méthode de l'introduction.

SYMBOLES ET UNITÉS

Dans la suite du texte, les symboles suivants ont été utilisés: N_p , azote du seston; P_p , phosphore du seston; C_p , carbone du seston; N_i , azote minéral dissous = $NO_3^- + NO_2^- + NH_4^+$; P_i , phosphore minéral dissous = PO_4^{3-} ; N_o , azote organique dissous; P_o , phosphore organique dissous; Q_E , concentration interne de l'élément E dans le seston; C_{pot} , biomasse carbonée potentielle autorisée par les éléments nutritifs; C_{max} , biomasse carbonée maximale atteinte au cours des incubations in vitro; C_{obs} , biomasse carbonée observée in situ; et k_Q , concentration interne minimale d'un élément donné (= subsistence quota de Droop).

Dans le texte toutes les concentrations sont exprimées en $\mu\text{atg} \cdot \text{l}^{-1}$ et les rapports de concentrations en $\text{at} \cdot \text{at}^{-1}$.

RÉSULTATS

Les caractéristiques chimiques des 12 prélèvements d'origine sont portées sur le Tableau I. On observe que la salinité, qui varie entre 4 et 30‰, recouvre l'essentiel de la gamme de celles couramment observées en lagune (Varlet, 1978; Pagès *et al.*, 1979):

PREMIÈRE MÉTHODE: COMPOSITION CHIMIQUE DU SESTON

Pour les populations naturelles du seston, les rapports atomiques C/N/P moyens de 106/16/1 ont été les plus fréquemment cités depuis Redfield (1934). En fait, il est désormais acquis que pour une cellule donnée, l'excrétion et l'absorption excédentaires ("luxury uptake"), ne permettent pas de concevoir ces rapports comme constants. Pour un élément nutritif, la concentration intracellulaire est susceptible de varier dans certaines limites en fonction de la phase de croissance et de la disponibilité de cet élément dans le milieu. Droop (1973, 1974, 1975) définit pour chaque espèce de phytoplancton et chaque élément nutritif E, une concentration interne minimale k_{QE} ("subsistence quota"), au-dessous de laquelle il n'y a plus de

TABLEAU I

Caractéristiques des prélèvements in situ: Colonne 8, chlorophylle *a* active en $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$; Colonnes 9 à 11, carbone, azote et phosphore particulaire en $\mu\text{atg} \cdot \text{l}^{-1}$; Colonnes 12 et 13, azote et phosphore minéral dissous en $\mu\text{atg} \cdot \text{l}^{-1}$; Colonnes 14 et 15, azote et phosphore organique dissous en $\mu\text{atg} \cdot \text{l}^{-1}$.

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Prélèvement	Date 1977	Saison	Stat. no.	Région	Zone	S (‰)	Chl <i>a</i>	C _p	N _p	P _p	N _i	P _i	N _o	P _o
1	17 mars	Sèche	1H	Estuaire	Baie naturelle	30	3,76	28,04	3,61	0,31	5,14	0,79	9,96	0,27
2	18 mars	Sèche	I	Estuaire	Baie urbaine	27	11,95	50,67	8,39	0,79	7,17	2,08	14,46	0,79
3	23 mars	Sèche	B	Continentale	Chenal central	4,5	13,09	99,52	14,41	0,86	9,90	0,36	27,87	0,33
4	31 mars	Sèche	E	Estuaire	Chenal central	22	5,59	61,96	6,67	0,51	0,98	0,66	18,62	1,10
5	2 juin	Pluies	I	Estuaire	Baie urbaine	24	20,26	—	—	—	5,75	0,66	22,35	0,88
6	9 juin	Pluies	1H	Estuaire	Baie naturelle	14,5	9,86	—	—	—	5,06	0,45	26,74	1,01
7	1 juillet	Pluies	B	Continentale	Chenal central	4	22,96	—	—	—	9,82	0,41	25,18	0,73
8	4 oct.	Crues	1H	Estuaire	Baie naturelle	4	9,14	86,37	11,52	0,93	8,12	0,67	20,28	0,58
9	11 oct.	Crues	E	Estuaire	Chenal central	4	10,16	100,86	11,93	1,04	11,51	0,45	19,00	0,78
10	18 oct.	Crues	I	Estuaire	Baie urbaine	4	52,63	457,82	47,79	2,78	10,62	0,35	24,38	0,85
11	4 nov.	Crues	B	Continentale	Chenal central	4	9,86	123,92	12,89	0,81	1,53	0,11	24,27	0,54
12	21 nov.	Crues	K	Estuaire	Baie urbaine	14	7,84	156,38	15,63	1,31	50,15	1,90	—	—

croissance. Le facteur nutritif le plus limitant est celui dont la concentration interne Q_E est la plus proche de cette concentration minimale. L et I étant deux éléments nutritifs, si $Q_L/k_{QL} < Q_I/k_{QI}$, ou encore $Q_L/Q_I < k_{QL}/k_{QI}$, L est plus limitant que I.

Seules les concentrations internes en N et P ont été considérées ici. La suite de l'étude montrera que cela suffit, N et P étant les principaux éléments limitants en lagune Ebrié. Ces concentrations ont été rapportées au C_p choisi comme expression de la biomasse: $N_p/C_p = Q_N$ et $P_p/C_p = Q_P$, $(N_p/C_p)_{\min} = k_{QN}$ et $(P_p/C_p)_{\min} = k_{QP}$.

Le rapport k_{QN}/k_{QP} évalue la composition N_p/P_p optimale, pour laquelle les concentrations intracellulaires en N et P sont équilibrées, l'une et l'autre étant également limitantes. Le problème consiste à évaluer la valeur de k_{QN}/k_{QP} pour la comparer aux compositions N_p/P_p observées in situ et déterminer ainsi lequel de l'N ou du P y est le plus limitant. Hélas, ce rapport est susceptible de larges variations selon les organismes. C'est ainsi que Rhee (1978) le trouve de 30 $\text{at} \cdot \text{at}^{-1}$ pour *Scenedesmus* sp., alors qu'il est de 23 pour *Skeletonema costatum* et de 45 pour *Pavlova lutheri* (Sakshaug & Holm-Hansen, 1977) et de 5,6 pour *Chlorella pyrenoidosa* (Ketchum & Redfield, 1949). Pour une population naturelle multi-spécifique, la connaissance du rapport N_p/P_p optimal est donc impossible. Chaque espèce à son propre rapport, ce qui serait une des bases des compétitions inter-spécifiques (Ryther, 1954; Rhee, 1978): les espèces dont ce rapport optimal est le plus proche de celui disponible dans le milieu sont les mieux adaptées. Cette compétition entraîne une modification de la composition taxonomique de la population (Lehman *et al.*, 1975). Cependant, cette modification ne peut avoir lieu indéfiniment; au-delà d'une certaine valeur de N_p/P_p , il y a manifestation limitation par l'élément présent en relativement moins grande quantité. Sur du seston

TABLEAU II

Évolution de la composition interne du seston non enrichi entre le moment du prélèvement in situ et le moment du maximum de la biomasse carbonnée in vitro: les concentrations internes minimales k_{QN} et k_{QP} sont en italiques.

1	2		3		4		5		6		7	
	No. prélèvement	N_p/C_p ($\text{at} \cdot \text{at}^{-1}$)		P_p/C_p ($\text{at} \cdot \text{at}^{-1}$)		N_p/N_p ($\text{at} \cdot \text{at}^{-1}$)						
	In situ	Au C_{\max}	In situ	Au C_{\max}	In situ	Au C_{\max}	In situ	Au C_{\max}				
1	0,129	<i>0,095</i>	0,0111	0,0114	11,8	8,3						
2	0,166	<i>0,066</i>	0,0156	0,0092	10,6	7,2						
3	0,145	<i>0,096</i>	0,0086	<i>0,0050</i>	16,8	19,2						
4	0,108	<i>0,091</i>	0,0082	0,0094	13,1	9,8						
8	0,133	<i>0,097</i>	0,0108	0,0094	12,4	10,3						
9	0,118	<i>0,083</i>	0,0103	0,0070	11,5	11,9						
10	0,104	0,109	0,0061	<i>0,0054</i>	17,2	20,3						
11	0,104	<i>0,100</i>	0,0065	0,0083	16,0	12,1						
12	0,100	0,128	0,0084	<i>0,0060</i>	11,9	21,3						

océanique limité par l'N, N_p/P_p varie de 5,4 à 17 (Menzel & Ryther, 1964), tandis que ce rapport est compris entre 17 et 24 dans les eaux pauvres en P du lac Canadarago (Fuhs *et al.*, 1972).

Les rapports N_p/P_p de nos prélèvements d'origine sont compris entre 10,6 et 17,2 (Tableau II, Col. 6). D'après les données de la littérature, ils se situeraient donc plutôt dans la gamme des limitations par l'N. Nous ne pouvons cependant être affirmatifs. D'abord, on ne connaît pas les rapports N_p/P_p optimaux (k_{QN}/k_{QP}) des populations phytoplanctoniques lagunaires. Ensuite, le seston qui nous intéresse ici est contaminé par des particules non phytoplanctoniques dont la composition n'a, a priori, aucune raison d'être la même que celle optimale du phytoplancton.

DEUXIÈME MÉTHODE: COMPOSITION CHIMIQUE DU MILIEU IN SITU

La concentration des éléments nutritifs dissous est utilisée depuis longtemps pour tenter d'expliquer et de prévoir la production primaire (Ketchum *et al.*, 1958). Nous n'avons considéré ici que l'N et le P, ce que nous démontrerons être suffisant.

D'après les données du Tableau I, les rapports de l'N au P dissous varient dans une large gamme, de 1,5 à 30,3 pour les formes minérales et de 17 à 84 pour les formes organiques. De la comparaison de cette composition du milieu à celle optimale du seston (k_{QN}/k_{QP}), on devrait déduire l'élément le plus limitant. Or on ne connaît pas, on l'a vu, la composition optimale du seston lagunaire. En outre, on ignore quelles formes organiques peuvent être assimilées. On ne connaît donc pas non plus le rapport des sels assimilables du milieu.

A ce point de l'étude, force est de reconnaître que les concentrations en éléments nutritifs dans le seston et le milieu dissous in situ (méthodes 1 et 2) ne fournissent que peu d'indications sur le régime nutritif du seston.

TROISIÈME MÉTHODE: ENRICHISSEMENTS DIFFÉRENTIELS IN VITRO

Quand on ajoute un élément nutritif à un de nos prélèvements, la biomasse sestonique n'est augmentée que si cet élément était limitant avant l'addition. Dans le cas contraire, la réponse est identique à celle des témoins cultivés dans de l'eau non enrichie. Si le premier élément limitant est fourni en excès, la croissance est alors arrêtée lorsque le deuxième élément est limitant. Ce deuxième élément fourni entraînera une nouvelle augmentation de biomasse, et ainsi de suite. On peut théoriquement déterminer les éléments nutritifs limitant successivement la biomasse. Pratiquement on est limité par l'intervention, au-dessus d'une certaine biomasse, d'un facteur du milieu non nutritif. Nous avons mis en œuvre cette méthode sur nos 12 prélèvements d'origine.

Le paramètre estimatif de la biomasse est ici la chlorophylle *a* active. Seule la fraction chlorophyllienne et par conséquent phytoplanctonique du seston est donc considérée. En outre, seuls les maximums de chlorophylle atteints par chaque flacon au cours de son incubation ont été considérés. Nous ne nous sommes donc

intéressés qu'aux facteurs limitant la biomasse chlorophyllienne maximale, et non aux facteurs de la production à un instant donné. Les moyennes des maximums de chlorophylle atteints par les 4 flacons de chaque série (voir méthodes), ont été comparées par un test statistique de *t*. Nous ne reviendrons pas sur le détail de l'expérimentation et la discussion des résultats présentés Tableau III (Col. 2 à 4) car ceci fait l'objet d'une autre publication (Dufour & Slepoukha, en prép.).

TABLEAU III

Ordre des éléments limitant la biomasse chlorophyllienne d'après les expériences d'enrichissements, et la biomasse carbonée d'après la composition du seston: Colonne 7, rapport atomique de l'azote minéral dissous au phosphore minéral dissous dans le milieu; Colonne 8, rapport atomique de l'azote "utile" au phosphore "utile" dans le milieu.

No. prélèvement	Éléments limitants la biomasse					$\frac{N_i}{P_i}$	$\frac{N_i + N_p}{P_i + P_p}$
	Chlorophyllienne			Carbonée			
	1er	2ème	3ème	1er	2ème	In situ at · at ⁻¹	In situ at · at ⁻¹
	1	N	P	—	N	P	6,5
2	N	P	—	N	P	3,5	5,42
3	N + P	—	C	P	N	27,5	19,93
4	N	P	C	N	P	1,5	6,54
5	N	P	C	—	—	8,7	—
6	N	P + C	—	—	—	11,2	—
7	N	P + C	—	—	—	23,9	—
8	N	P	C	N	P	12,1	12,28
9	N ou P	—	C	N	P	25,5	15,73
10	N + P + C	—	—	P	N	30,3	18,66
11	N	P	C	N	P	13,9	15,67
12	N + P	—	C	P	N	26,7	20,49

Les éléments limitants primaires et secondaires sont l'N et le P. Le C n'intervient qu'une seule fois en premier, conjointement à l'N et au P. Ce qui est probablement dû à un artefact expérimental comme il en sera discuté plus loin. Par contre, le fait qu'il intervienne dans les autres prélèvements, après l'N et le P, suppose que le fer, les oligo-éléments testés et les substances complexantes sont présents en quantité suffisante, et qu'aucun autre élément nutritif important n'a été omis dans nos enrichissements.

Il résulte de ces expériences que l'N et le P apparaissent être les éléments nutritifs limitant le plus la biomasse chlorophyllienne (= phytoplanctonique) en lagune Ebrié. Or les éléments nutritifs, fournis ici sous forme minérale, sont d'abord utilisés pour l'essentiel par le phytoplancton avant d'être transférés aux autres fractions du seston: bactéries, nanno- et micro-zooplancton, tripton. On en déduit que l'N et le P sont les éléments nutritifs limitant le plus la croissance du seston en lagune

Ebrié. Ce qui justifie la considération de ces deux éléments seuls par les trois autres méthodes.

QUATRIÈME MÉTHODE: ÉVOLUTION DE LA COMPOSITION BIOCHIMIQUE DU SESTON IN VITRO

Le sens d'évolution des concentrations internes du seston est aussi susceptible de fournir des indications sur les limitations nutritives (Sakshaug & Holm-Hansen, 1977). Si la concentration interne d'un élément diminue, c'est que cet élément est déficitaire dans le milieu et que le seston utilise ses réserves, ce qu'il peut faire jusqu'à la concentration interne minimale. Au contraire, si la concentration interne d'un élément augmente, c'est que les cellules vivantes du seston sont en train de constituer des réserves au-delà de leur concentration interne minimale. Dans ce cas, l'élément en question n'est pas limitant. Si la concentration interne d'un élément L diminue plus vite que celle d'un élément E, L est relativement plus limitant que E. Pour déterminer lequel des deux éléments nutritifs N ou P est le plus limitant, il conviendra de comparer l'intensité des variations des concentrations internes N_p/C_p et P_p/C_p ; ce qui revient à étudier le sens de variation du rapport N_p/P_p .

C'est ce qui a été fait dans les bouteilles témoins (non enrichies) de la troisième fraction du prélèvement d'origine (voir les méthodes). Nous avons mesuré le rapport N_p/P_p au moment où la biomasse C_p du seston est maximale et nous l'avons comparé à la valeur de ce rapport au moment du prélèvement in situ (Tableau II, Col. 6 et 7). Les conclusions que nous en tirons quant à l'ordre des limitations nutritives sont reportées Tableau III (Col. 5 et 6). Elles correspondent bien à celles déduites des expériences d'enrichissement (même Tableau, Col. 2 et 3).

LIMITATIONS NUTRITIVES EFFECTIVES OU POTENTIELLES IN SITU

Les résultats qui précèdent ne nous informent que sur les intensités relatives des limitations par l'N et le P, non sur la réalité de ces limitations in situ. La limitation par un élément peut n'être que potentielle, c'est-à-dire ne pas jouer au moment du prélèvement (elle pourra être effective plus tard, à moins qu'elle ne soit masquée par une autre limitation, de type non nutritif intervenant avant: lumière, broutage, sédimentation par exemple).

Examinons les informations fournies par les quatre méthodes à ce sujet. Première méthode: en reprenant la notation utilisée précédemment, si L est l'élément nutritif le plus limitant et si $Q_L \leq k_{QL}$ in situ, la limitation est effective in situ. Par contre si $Q_L > k_{QL}$, la limitation n'est que potentielle in situ. Là encore, nous nous heurtons à notre méconnaissance des k_Q . Deuxième méthode: à l'exception des prélèvements 4 et 11, les concentrations en N_i sont supérieures à $5 \mu\text{atg} \cdot \text{l}^{-1}$ (Tableau I), ce qui est supérieur aux constantes de demi-saturation (K_s) pour la consommation de populations naturelles de seston issues de régions eutrophes (MacIsaac & Dugdale, 1969). Les concentrations en P_i ne sont jamais nulles. Celle du prélèvement 11 est

TABLEAU IV

Biomasse chlorophyllienne et carbonée initiales (Lignes 2 et 5) et maximales (Lignes 3, 4 et 6) au cours des incubations des milieux témoins: Ligne 7, indice de limitation nutritive (voir texte).

1	Prélèvement no.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
2	Chl <i>a</i> in situ ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$)	3,76	11,95	13,09	5,59	20,26	9,86	22,96	9,14	10,16	52,63	9,86	7,84
3	Chl <i>a</i> max in vitro ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) (bouteilles)	5,52	28,56	23,82	5,87	—	—	—	11,78	15,98	52,63	9,86	48,42
4	(flacons)	5,35	33,66	28,11	6,44	38,42	32,26	32,20	10,10	10,71	52,63	9,86	45,26
5	C_p in situ (C_{obs}) ($\text{matg} \cdot \text{m}^{-3}$)	28,04	50,67	99,52	61,96	—	—	—	86,37	100,86	457,82	123,92	156,38
6	C_{max} in vitro (C_{max}) ($\text{matg} \cdot \text{m}^{-3}$)	81,58	276,64	234,25	102,33	—	—	—	173,46	240,11	507,97	133,27	442,69
7	$C_{\text{pot}}/C_{\text{obs}}$ ($\text{at} \cdot \text{at}^{-1}$)	3,51	3,45	2,23	1,39	—	—	—	2,55	2,61	1,24	1,29	3,73

la plus faible: $0,11 \mu\text{atg}\cdot\text{l}^{-1}$. En outre, on observe toujours une concentration élevée en azote et phosphore organique dissous. Ces concentrations élevées suggèrent, sans en apporter la preuve, que l'N et le P ne sont pas effectivement limitants in situ. Troisième méthode: si la biomasse sestonique des bouteilles ou des flacons témoins croît, c'est qu'il y avait dans le prélèvement d'origine (in situ), les éléments nutritifs nécessaires à cette croissance. Dans ce cas, la limitation nutritive révélée in vitro par les enrichissements idoines n'est que potentielle in situ. La biomasse sestonique au moment du prélèvement était en phase d'accroissement, ou bien elle était limitée par des facteurs non nutritifs. Pourquoi dans ce cas la limitation par ces facteurs non nutritifs serait-elle levée in vitro? Sans y apporter de réponse définitive, suggérons qu'in vitro, la lumière n'est pas limitante comme elle peut l'être in situ sur la moyenne de la couche homogène; le broutage est partiellement éliminé par la filtration sur $200 \mu\text{m}$; la sédimentation est supprimée par l'agitation des flacons. Par contre, si la biomasse sestonique des bouteilles et flacons témoins ne croît pas, alors qu'elle croît dès qu'on enrichit par l'élément limitant, c'est qu'il y a limitation nutritive effective. On observe Tableau IV que la limitation nutritive n'est nettement effective pour la chlorophylle *a* et pour le carbone particulaire que dans les prélèvements 10 et 11. Quatrième méthode: si la concentration interne de l'élément le plus limitant croît entre le prélèvement et le moment du maximum de biomasse, la limitation n'est pas nutritive; elle est le fait d'un autre facteur du milieu. Par contre, si la concentration interne de l'élément nutritif le plus limitant L diminue entre le prélèvement et le moment du maximum de biomasse, la limitation peut être effective ou potentielle. Elle est effective si $Q_L \leq k_{QL}$ au moment du prélèvement, elle est potentielle dans le cas contraire. L'utilisation de cette méthode nécessite donc aussi la connaissance des k_Q .

On voit que seule la troisième méthode utilisée isolément peut permettre de détecter si les limitations nutritives sont effectives ou potentielles. Les autres méthodes doivent être étalonnées.

DISCUSSION

DÉTERMINATION DIRECTE DES LIMITATIONS NUTRITIVES PAR LES MÉTHODES IN VITRO

Les artefacts induits par le confinement que les deux méthodes in vitro imposent, ainsi que par les enrichissements artificiels, ont souvent été examinés (e.g. Berland *et al.*, 1972; Lee, 1973). Dufour & Slepoukha (en prép.) ont examiné ceux qui risquent d'avoir une importance particulière du fait de notre protocole expérimental et de notre milieu d'étude. Nous avons conclu que ni les concentrations des enrichissements utilisés, ni la durée des incubations, ni le choix de la fluorescence in vivo pour estimer la biomasse dans les flacons, ni enfin les impuretés apportées par les produits chimiques et le matériel utilisés, ne peuvent introduire d'erreur

grave dans la détermination des éléments nutritifs limitant la biomasse sestonique de nos douze prélèvements. Par contre, il convient d'examiner quelle est la réalité de la limitation primaire par le C mise en évidence sur le prélèvement 10.

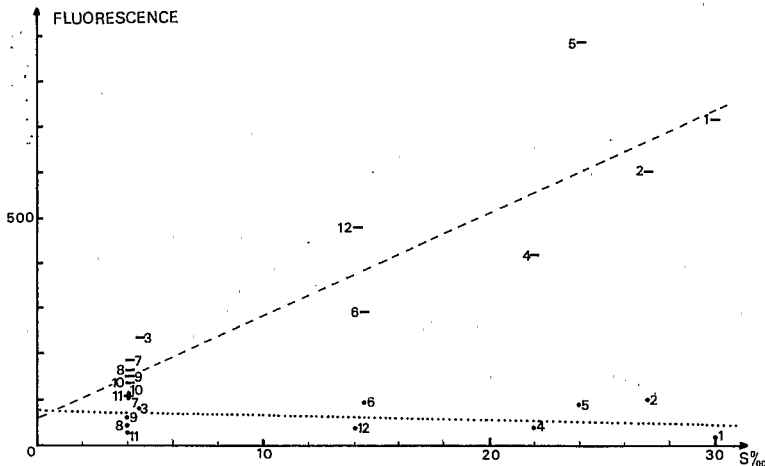


Fig. 3. Fluorescence maximale atteinte par les témoins (●) et par les séries enrichies en N et P (-), en fonction de la salinité du prélèvement.

En présence d'N et de P fournis en excès, on constate (Fig. 3), que la biomasse maximale atteinte in vitro est proportionnelle à la salinité du prélèvement. Autrement dit, plus les eaux sont salées, moins le troisième élément, en l'occurrence le C, est limitant. Cette curiosité s'explique par la relation de proportionnalité entre la salinité et le C minéral total établi pour la lagune par Lemasson (comm. pers.). Autrement dit, une échelle croissante de C minéral total peut se substituer à celle de S‰ de la Fig. 3. La limitation par le C observée in vitro est tout à fait artificielle dans les eaux à forte salinité. Elle n'intervient en effet qu'après l'utilisation d'enrichissements en N et P très importants (de l'ordre de $2,5 \text{ mg d'N} \cdot \text{l}^{-1}$ pour le prélèvement 5). De tels enrichissements, outre qu'ils ont une faible probabilité de se produire in situ, n'en ont aucune de ne pas être accompagnés par le C nécessaire à leur utilisation biologique, comme le montre la composition CNP habituelle des eaux d'origine urbaine ou rurale (Jaworski *et al.*, 1972; Forsberg, 1976). Par contre on voit (Fig. 3 encore) que, pour les faibles salinités, la biomasse autorisée par l'N et le P ajoutés en excès est rapidement limitée par le C. On peut même, en extrapolant pour une salinité nulle, envisager une limitation primaire par le C. Il ne faut cependant pas perdre de vue que cette figure a été établie à partir de tests in vitro, dans lesquels malgré l'agitation bi-quotidienne, les apports de CO_2 atmosphérique sont limités, et ceux des couches plus riches de la zone aphotique supprimés. Il y a donc une forte probabilité pour que cette limitation carbonée ne se produise qu'in

vitro. Si elle joue in situ, elle est de toute façon très localisée dans le temps aux périodes d'extrême dessalure, et dans l'espace aux zones les plus exigeantes en C, donc les plus eutrophes. Hormis ces situations exceptionnelles, seuls l'N et le P sont limitants primaires en lagune Ebrié.

Concernant l'importance respective de ces deux éléments, nous avons observé que les expériences d'enrichissement (troisième méthode) et l'évolution de la composition du seston (quatrième méthode) sont en bon accord. Nous avons aussi vu que l'observation de l'évolution des biomasses dans les flacons ou bouteilles témoins permet de déterminer si cette limitation est effective ou potentielle in situ. Nous pourrions arrêter là notre étude du contrôle nutritif de la biomasse sestonique en lagune Ebrié, si nous avions observé une situation homogène pour nos 12 prélèvements. Cela n'étant pas (Tableau III), il serait hasardeux de tirer des conclusions sur les variations géographiques et saisonnières en lagune Ebrié à partir d'un seul prélèvement par station et par saison. Il faut donc poursuivre cette étude à partir de prélèvements plus serrés dans le temps et dans l'espace, ce que les méthodes 3 et 4, mettant en œuvre des cultures, ne permettent pas facilement. Par contre, les méthodes indirectes 1 (composition du seston in situ) et 2 (composition du milieu in situ) sont beaucoup plus faciles à réaliser sur de nombreux prélèvements. Cependant, on a vu qu'utilisées isolément, elles ne fournissent pas les informations recherchées. Il convient de les étalonner, non à partir des données de la littérature établies sur des milieux trop différents du nôtre, mais à partir de notre propre milieu. Cet étalonnage est rendu possible, grâce à leur utilisation simultanément aux méthodes 3 et 4 qui viennent d'être discutées et qui elles, permettent une détermination directe des limitations nutritives. C'est ce que nous allons entreprendre dans les paragraphes suivants.

CONCENTRATIONS NUTRITIVES DANS LE SESTON: CONCENTRATIONS MINIMALES ET CONCENTRATIONS RELATIVES OPTIMALES

On observe que l'augmentation maximale de la biomasse du seston au cours des incubations est proportionnelle aux concentrations internes en N au départ (Fig. 4). En dessous d'une certaine concentration interne, qui correspond à la concentration minimale en N pour les prélèvements d'abord limités par l'N, il n'y a plus de croissance. Les biomasses carbonées des prélèvements 1, 2, 4, 8, 9 et 11 sont d'abord limités par l'N d'après les expériences in vitro (Tableau III, Col. 5). Lorsque leur croissance in vitro est arrêtée, c'est-à-dire lorsque $C_p = C_{max}$, il n'y a plus d'azote assimilable dans le milieu et les concentrations internes N_p/C_p ont atteint leur minimum k_{QN} . Les valeurs mesurées de ces k_{QN} sont en italiques dans le Tableau II (Col. 3). Les biomasses carbonées des prélèvements 3, 10 et 12 sont d'abord limitées par le P (Tableau III, Col. 5). Au moment où leur biomasse carbonée C_p atteint son maximum C_{max} , les concentrations internes en phosphore P_p/C_p atteignent leur valeur minimale k_{QP} (en italiques Tableau II, Col. 5).

Notons que ces concentrations internes minimales varient peu d'un prélèvement à l'autre. Les coefficients de variation (écart-type/moyenne) ne sont que de 9 et 14% pour k_{QN} et k_{QP} respectivement, ceci malgré l'hétérogénéité des conditions physico-chimiques des milieux d'origine (Tableau I), qui entraîne une grande diversité de la composition des populations phytoplanctoniques (Maurer, 1978), ainsi que de la proportion de seston d'origine non phytoplanctonique (Lemasson *et al.* en prép.).

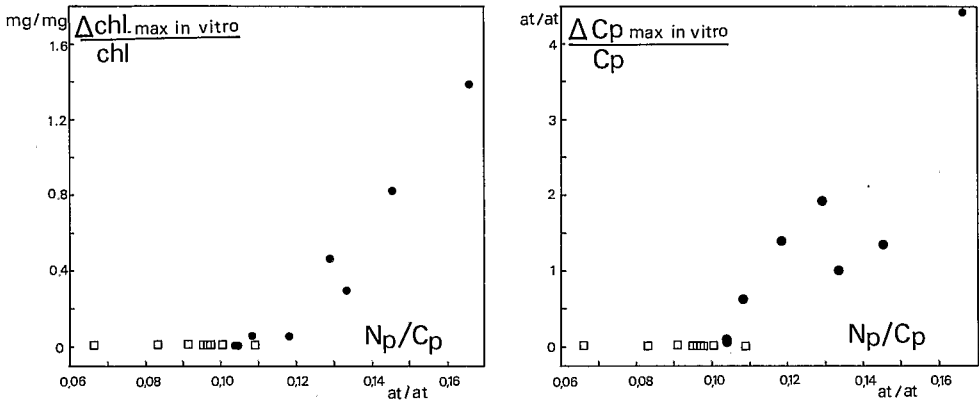


Fig. 4. Croissance relative in vitro de la biomasse chlorophyllienne (à gauche) et carbonée (à droite) dans les bouteilles non enrichies en fonction des rapports atomiques N_p/C_p du seston en début d'incubation (●) et en fin de la phase de croissance (□).

Ces valeurs de k_Q sont sensiblement supérieures à la moyenne de celles calculées d'après Shuter (1978) pour des populations monospécifiques en culture:

	Minimum	Maximum	Moyenne	Écart-type	Nombre d'espèces
k_{QP} (at · at ⁻¹)	0,0002	0,0076	0,0018	0,0016	18
k_{QN} (at · at ⁻¹)	0,010	0,086	0,044	0,022	23

Nos valeurs plus fortes pourraient s'expliquer de plusieurs façons. (1) Le rythme d'un seul prélèvement quotidien serait insuffisant pour intercepter dans les bouteilles le maximum de la biomasse. Pourtant nous avons prélevé en fin d'après-midi, au moment où le carbone particulaire est généralement le plus élevé de la journée. (2) La croissance carbonée ne serait pas limitée par l'élément nutritif pour lequel on a évalué le k_Q . A l'encontre de cette hypothèse, il y a les résultats des expériences d'enrichissement. (3) Eppley & Renger (1974) pensent que les k_Q ne sont pas constants pour une espèce donnée, mais varient en fonction des conditions externes. Droop (1974) et Harrison *et al.* (1976) ont remarqué que les k_Q sont d'autant plus élevés que les cellules sont adaptées aux fortes vitesses de croissance. Nos k_Q ont été évalués sur des cultures à croissance nulle bien sûr, mais peu de temps après la phase exponentielle où les croissances sont rapides (jusqu'à 0,12 · h⁻¹). Nos k_Q sont

donc ceux de populations dynamiques, comme celles de la lagune Ebrié en général, écosystème eutrophe. (4) Enfin, le seston analysé au maximum de sa biomasse in vitro serait fortement contaminé par les bactéries qui se développent abondamment sur les parois des bouteilles (Zobell & Anderson, 1936). Cette hypothèse expliquerait partiellement les fortes valeurs observées puisque, d'après Shuter (1978), les k_Q des Procaryotes sont deux à trois fois plus élevés que ceux des Eucaryotes.

La contamination du seston par du tripton aurait l'effet inverse, les concentrations internes N_p/C_p et P_p/C_p de cette fraction inerte étant généralement plus faibles que celles de la fraction vivante (Riley, 1970; Golterman, 1975; Lemasson *et al.*, en prép.).

Signalons ici que toute notre étude sur la lagune Ebrié est basée sur des prélèvements de seston compris entre 0,3 et 200 μm , incluant non seulement les populations naturelles de phytoplancton, mais aussi les bactéries, le micro- et nanozooplancton et les particules inertes présentes. Les k_Q observés dans ces conditions nous seront donc plus utiles pour la détermination ultérieure des limitations nutritives in situ que ceux obtenus par d'autres auteurs sur des populations phytoplanctoniques monospécifiques dans des conditions de laboratoire fort éloignées de celles qui prévalent en lagune Ebrié.

Le k_{QN} moyen observé Tableau II est de 0,089 (at N/at C) et le k_{QP} moyen de 0,0055 (at P/at C). Il s'ensuit que k_{QN}/k_{QP} qui évalue la composition optimale des populations sestoniques en lagune est de 16 at \cdot at⁻¹. Il est intéressant de constater que cette valeur est équivalente à celle observée sur les populations naturelles d'autres milieux (e.g. Menzel & Ryther, 1964; Fuhs *et al.*, 1972).

DÉTERMINATION DES LIMITATIONS NUTRITIVES PAR LA COMPOSITION DU MILIEU

L'utilisation de la composition minérale du milieu n'est possible que si on la relie à son effet sur la croissance du seston observée in vitro.

On observe Tableau III, une bonne correspondance entre la valeur des rapports de l'azote minéral dissous au phosphore minéral dissous in situ (Col. 7) et l'ordre des éléments limitants observés in vitro (Col. 2 à 6). Les prélèvements exclusivement limités par l'N ont un rapport $N_i/P_i \leq 25.5$. Pour ceux limités par le P ou par P et (ou) N, $N_i/P_i \geq 25.5$.

On ne peut que s'étonner de la bonne correspondance observée ci-dessus. Car les tentatives pour relier les concentrations d'éléments nutritifs d'un milieu à la production sestonique en général et à celle du phytoplancton en particulier, se heurtent à un certain nombre de réserves dont nous ne citerons ici que les trois plus graves. (1) La méconnaissance des formes chimiques utilisables des éléments nutritifs, de l'N et du P en particulier. Après une revue bibliographique approfondie, Lee (1973) conclut que pour ces deux éléments, on peut seulement affirmer que la fraction assimilable est comprise entre la fraction minérale dissoute et la fraction totale dissoute. (2) Possibilité d'un stockage d'éléments nutritifs dans le seston en

cas d'excès dans le milieu: ces éléments stockés peuvent être mobilisés en cas de limitation ultérieure (e.g. Mackereth, 1953; McAllister *et al.*, 1961; Caperon, 1968; Fuhs *et al.*, 1972; Rhee, 1974). Donc, même en l'absence d'éléments nutritifs utilisables dans le milieu, il peut y avoir croissance du seston. (3) Difficulté de connaître, sans déterminations particulières, les compositions biochimiques optimales des populations naturelles du seston auxquelles on doit comparer celle du milieu.

Il résulte de ces réserves que les concentrations du milieu seules sont inutilisables pour la détermination des limitations nutritives potentielles. Cette détermination nécessite la connaissance (1) des quantités assimilables dans le milieu, (2) des réserves du seston, et (3) des concentrations internes minimales dans le seston. Autrement dit, elle nécessite la synthèse de nos méthodes 1, 2 et 4.

BIOMASSE SESTONIQUE POTENTIELLE: SYNTHÈSE DES MÉTHODES; FORMES UTILES D'N ET DE P

La biomasse sestonique qu'un élément nutritif permet de synthétiser est proportionnelle à sa quantité présente sous forme assimilable dans le milieu, et à sa quantité présente sous forme déjà assimilée dans le seston. Elle est inversement proportionnelle à la concentration interne minimale de cet élément (k_Q).

Nous avons déjà évalué les concentrations internes minimales moyennes de nos prélèvements: 0,089 at N/at C pour k_{QN} et 0,0055 at P/at C pour k_{QP} . Nous connaissons les concentrations internes en N et P au moment du prélèvement in situ (Tableau II). Nous ne connaissons pas les formes assimilables d'N et de P dans le milieu. Elles sont au plus constituées de la totalité des formes minérales et organiques dissoutes. Dans ce cas, la biomasse potentielle autorisée par l'N serait égale à:

$$C_{\text{pot}} = \frac{N_i + N_o + N_p}{0,089} \quad (1)$$

Tandis que celle autorisée par le P serait égale à:

$$C_{\text{pot}} = \frac{P_i + P_o + P_p}{0,0055} \quad (2)$$

La biomasse C_{pot} autorisée par les éléments nutritifs sera égale à la plus faible de ces 2 valeurs. Appliquées à nos prélèvements, les relations (1) et (2) donnent des biomasses potentielles C_{pot} (en moyenne de 410 $\mu\text{atg C} \cdot \text{l}^{-1}$) toutes nettement supérieures à la biomasse maximale C_{max} observée in vitro au cours des incubations (en moyenne de 244 $\mu\text{atg C} \cdot \text{l}^{-1}$). Notre estimation des éléments nutritifs encore assimilables dans le milieu est donc trop forte.

Si nous supposons maintenant que les formes chimiques assimilables du milieu sont égales aux formes minérales dissoutes seules:

$$C_{\text{pot}} = \frac{N_i + N_p}{0,089} \quad (3)$$

si N est limitant, et

$$C_{\text{pot}} = \frac{P_i + P_p}{0,0055} \quad (4)$$

si P est limitant.

Les biomasses potentielles ainsi calculées (en moyenne $264 \mu\text{atg} \cdot \text{l}^{-1}$) sont peu différentes des biomasses maximales effectivement observées in vitro (Fig. 5). Le

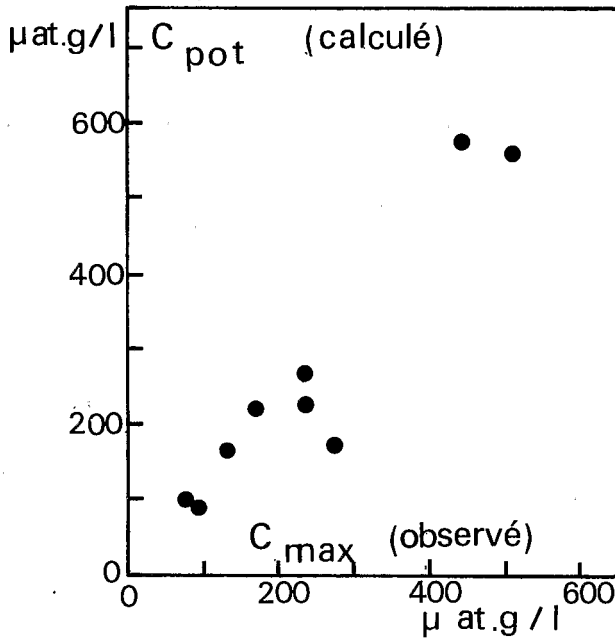


Fig. 5. Pour chaque prélèvement, relation entre la biomasse potentielle C_{pot} calculée d'après les concentrations en éléments limitants in situ à la biomasse maximale C_{max} effectivement observée après incubation in vitro.

coefficient de corrélation qui les lie est de 0,95 et la droite de régression $C_{\text{pot}} = f(C_{\text{max}})$ passe près de l'origine. Ce qui justifie a posteriori nos relations (3) et (4), et donc à la fois les valeurs de k_Q adoptées et la considération des formes minérales seules pour l'estimation des quantités d'N et de P assimilables dans le milieu. Dans les cas étudiés, il n'apparaît donc pas nécessaire de tenir compte des formes organiques dissoutes de l'N et du P présents. Ou bien ces sels organiques dissous ne sont pas métabolisables, comme c'est le cas de l'N et du P lié aux substances humiques (Golterman, 1973); ou bien ces sels organiques dissous résultent de flux permanents opposés et égaux entre la fraction sestonique et la fraction dissoute.

En bref, $N_i + N_p$ et $P_i + P_p$ représentent les quantités d'N et de P utilisés pour la synthèse de la biomasse du seston en lagune Ebrié.

ÉLÉMENT NUTRITIF LE PLUS LIMITANT: SYNTHÈSE DES MÉTHODES

Entre l'N et le P, l'élément le plus limitant est celui qui autorise la biomasse potentielle la plus faible.

$$\text{Si } \frac{N_i + N_p}{k_{QN}} < \frac{P_i + P_p}{k_{QP}}, \text{ soit } \frac{N_i + N_p}{P_i + P_p} < \frac{k_{QN}}{k_{QP}},$$

l'N est plus limitant que le P. Si le rapport k_{QN}/k_{QP} est connu, la valeur du rapport $N_i + N_p/P_i + P_p$ nous permet de déterminer l'élément le plus limitant. Pour nos prélèvements $k_{QN}/k_{QP} = 16$. Pour un rapport mesuré in situ $N_p + N_i/P_p + P_i$ inférieur à cette valeur, il y a plus probablement limitation par l'N que par le P. Plus ce rapport est faible, plus le caractère limitant de l'N par rapport au P est probable. Inversement, au dessus de 16 $\text{at} \cdot \text{at}^{-1}$, la limitation par le P est plus probable.

On vérifie (Tableau III) que tous les prélèvements dont le rapport in situ $N_i + N_p/P_i + P_p$ est inférieur à 16 ont bien leur biomasse carbonée d'abord limitée par l'N d'après la 4ème méthode. Inversement, ceux dont ces rapports in situ sont supérieurs à 16 $\text{at} \cdot \text{at}^{-1}$ manifestent bien une limitation de leur biomasse carbonée in vitro d'abord par le P. Il y a donc accord entre notre synthèse et les observations in vitro.

LIMITATION NUTRITIVE EFFECTIVE OU POTENTIELLE: SYNTHÈSE DES MÉTHODES; INDICE DE LIMITATION NUTRITIVE

Connaissant l'élément nutritif le plus limitant, il est possible de calculer la biomasse potentielle C_{pot} qu'il autorise par l'une des relations (3) ou (4). La comparaison avec la biomasse observée in situ C_{obs} , permet de déterminer si la limitation nutritive est effective ou seulement potentielle in situ. Si C_{pot} est supérieur à C_{obs} , il y a excès d'éléments nutritifs dans le milieu et la limitation nutritive n'est que potentielle. Par contre, si C_{pot} est peu différent de C_{obs} , le prélèvement est en état de limitation nutritive ou en est proche. $C_{\text{pot}}/C_{\text{obs}}$ est donc un indice de limitation nutritive.

On observe (Tableau IV) que les prélèvements dont la biomasse carbonée croît le moins in vitro (4, 10, et 11) sont aussi ceux dont l'indice de limitation nutritive est le plus faible. Là encore, il y a accord remarquable entre la méthode de synthèse et les observations in vitro.

CONCLUSIONS

Nous recommandons la démarche suivie ici pour l'étude des limitations nutritives du seston d'autres écosystèmes aquatiques. Les quatre méthodes sont utiles car

elles sont complémentaires. Puisque les méthodes *in vitro* sont longues et complexes on ne les utilisera que sur un nombre de prélèvements limités, mais soigneusement choisis pour être représentatifs de l'écosystème. Elles permettront de déterminer le ou les éléments nutritifs limitants primaires ainsi que leurs concentrations internes minimales. Il sera ensuite possible d'utiliser les méthodes *in situ* plus faciles à pratiquer sur de nombreux prélèvements, pour une étude plus fine des limitations et de leur origine. Nous nous proposons de mettre en œuvre cette seconde étape pour l'étude des variations géographiques et saisonnières du régime nutritif de la lagune Ebrié (Dufour *et al.*, 1981).

REMERCIEMENTS

Nous remercions pour leur collaboration les chercheurs, techniciens et marins du Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan. Nous remercions Messieurs M. R. Droop, H. L. Golterman, J. Lemoalle, S. Maestrini et A. Sournia d'avoir bien voulu lire et critiquer le manuscrit de ce texte.

RÉFÉRENCES

- ARMSTRONG, F. A. & S. TIBBITS, 1968. Photochemical combustion of organic matter in sea water for nitrogen, phosphorus and carbon determination. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 48, pp. 143-152.
- BERLAND, B. R., D. J. BONIN, S. Y. MAESTRINI & J. P. POINTIER, 1972. Étude de la fertilité des eaux marines au moyen de tests biologiques effectués avec des cultures d'algues. I. Comparaison des méthodes d'estimation. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, Vol. 57, pp. 933-944.
- CAPERON, J., 1968. Population growth response of *Isochrysis galbana* to nitrate variation at limiting concentrations. *Ecology*, Vol. 49, pp. 866-872.
- DROOP, M. R., 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae. *J. Phycol.*, Vol. 9, pp. 264-272.
- DROOP, M. R., 1974. The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 54, pp. 825-855.
- DROOP, M. R., 1975. The nutrient status of algal cells in batch culture. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 55, pp. 541-555.
- DUFOUR, P. & M. SLEPOUKHA, 1975. L'oxygène dissous en lagune Ebrié: influence de l'hydroclimat et des pollutions. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, Vol. 6, pp. 75-118.
- DUFOUR, P., L. LEMASSON & J. L. CREMOUX, 1981. Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de Côte d'Ivoire. II. Variations géographiques et saisonnières. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, Vol. 51, pp. 269-284.
- EPPLEY, R. W. & E. H. RENGER, 1974. Nitrogen assimilation of an oceanic diatom in nitrogen - limited continuous culture. *J. Phycol.*, Vol. 10, pp. 15-23.
- FORSBERG, C., 1976. Nitrogen and phosphorus as algal growth - limiting nutrient in waste-receiving waters. In, *Harvesting polluted waters*, edited by O. Devik, Plenum Publ. Corp., New York, pp. 27-38.
- FUHS, G. W., S. E. DEMERLE, E. CANELLI & M. CHEN, 1972. Characterization of phosphorus-limited plankton algae. In, *Nutrients and eutrophication*, edited by G. E. Likens, Spec. Symp. Am. Soc. Limnol. Oceanogr., Vol. 1, pp. 113-133.
- GOLTERMAN, H. L., 1973. Natural phosphate sources in relation to the phosphate budgets: a contribution to the understanding of eutrophication. *Water Res.*, Vol. 7, pp. 3-17.
- GOLTERMAN, H. L., 1975. *Physiological limnology. An approach to the physiology of lake ecosystems.* Elsevier, Amsterdam, 489 pp.
- HARRISON, P. J., H. L. CONWAY & R. C. DUGDALE, 1976. Marine diatoms grown in chemostats under silicate or ammonium limitation. I. Cellular chemical composition and steady-state growth kinetics of *Skeletonema costatum*. *Mar. Biol.*, Vol. 35, pp. 177-186.

- HOLM-HANSEN, O., C. J. LORENZEN, R. W. HOLMES & J. D. H. STRICKLAND, 1965. Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, Vol. 30, pp. 3-15.
- JAWORSKI, N. A., D. W. LEAR & O. VILLA, 1972. Nutrient management in the potomac estuary. In, *Nutrient and eutrophication*, edited by G. E. Likens, Spec. Symp. Am. Soc. Limnol. Oceanogr., Vol. 1, pp. 246-270.
- KETCHUM, B. H. & A. C. REDFIELD, 1949. Some physical and chemical characteristic of algae grown in mass cultures. *J. cell comp. Physiol.*, Vol. 33, pp. 281-299.
- KETCHUM, B. H., J. H. RYTHER, C. S. YENTSCH & N. CORWIN, 1958. Productivity in relation to nutrients. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, Vol. 144, pp. 132-140.
- LEE, G. F., 1973. Chemical aspects of bioassay techniques for establishing water quality criteria. *Water Res.*, Vol. 7, pp. 1525-1546.
- LEHMAN, J. T., D. B. BOTKIN & G. E. LIKENS, 1975. The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 20, pp. 343-364.
- MACKERETH, F. J., 1953. Phosphorus utilization by *Asterionella formosa*. *J. exp. Bot.*, Vol. 4, pp. 296-313.
- MACISAAC, J. J. & R. C. DUGDALE, 1969. The kinetics of nitrate and ammonia uptake by natural populations of marine phytoplankton. *Deep-Sea Res.*, Vol. 16, pp. 45-57.
- MCALLISTER, C. D., T. R. PARSONS, K. STEPHENS & J. D. H. STRICKLAND, 1961. Measurements of primary production in coastal sea-water using a large volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 6, pp. 237-258.
- MAURER, D., 1978. Phytoplankton et pollution. La lagune Ebrié (Abidjan). Le secteur de Cortiou (Marseille). Thèse doctorat 3ème cycle. Université Aix-Marseille, 121 pp.
- MENZEL, D. W. & J. CORWIN, 1965. The measurement of total phosphorus in sea-water based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 10, pp. 280-282.
- MENZEL, D. W. & J. H. RYTHER, 1964. The composition of particulate organic matter in the western north atlantic. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 9, pp. 179-186.
- PAGÈS, J., L. LEMASSON & P. DUFOUR, 1979. Éléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire. Cycle annuel. *Archs scient. Centre Rech. Oceanogr., Abidjan*, Vol. 5, pp. 1-60.
- PROVASOLI, L., J. J. A. McLAUGHLIN & M. R. DROOP, 1957. The development of artificial media for marine algae. *Arch. Mikrobiol.*, Vol. 25, pp. 392-428.
- 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*, University Press Liverpool, pp. 176-192.
- RHEE, G. Y., 1974. Phosphate uptake under NO_3^- limitation by *Scenedesmus sp.* and its ecological implications. *J. Phycol.*, Vol. 10, pp. 470-475.
- RHEE, G. Y., 1978. Effects of N/P atomic and nitrate limitation on algal growth, cell composition and nitrate uptake. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 23, pp. 10-25.
- RILEY, G. A., 1970. Particulate and organic matter in sea-water. *Adv. mar. Biol.*, Vol. 18, pp. 1-118.
- RYTHER, J. H., 1954. The ecology of phytoplankton blooms in Moriche Bay and Great South Bay of Long Island, New York. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, Vol. 106, pp. 198-209.
- RYTHER, J. H. & W. M. DUNSTAN, 1971. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. *Science*, Vol. 171, pp. 1008-1013.
- SAKSHAUG, E. & O. HOLM-HANSEN, 1977. Chemical composition of *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve and *Pavlova (Monochrysis) lutheri* (Droop) Green as function of nitrate-, phosphate-, and iron-limited growth. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, Vol. 29, pp. 1-34.
- SHUTER, B. J., 1978. Size dependence of phosphorus and nitrogen subsistence quotas in unicellular microorganisms. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 23, pp. 1248-1255.
- STRICKLAND, J. D. H. & T. R. PARSONS, 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, No. 167, 310 pp.
- TASTET, J. P., 1974. L'environnement physique du système lagunaire Ebrié. *Université d'Abidjan. Fac. Sci. Dépt. Sci. Terre. Série Documentation*, Vol. 11, 28 pp.
- VARLET, F., 1978. Le régime de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Travaux et Documents de l'O.R.S.T.O.M. Paris*, Vol. 83, 164 pp.
- ZOBELL, C. E. & D. Q. ANDERSON, 1936. Observations on the multiplication of bacteria in different volumes of stored sea water and the influence of oxygen tension and solid surface. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, Vol. 71, pp. 324-342.