

UNE SOLUTION GRAPHIQUE D'INTEGRATION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE SUR LA PROFONDEUR ET DANS LE TEMPS

JACQUES LEMOALLE

Hydrobiologiste O.R.S.T.O.M.

Antenne O.R.S.T.O.M., Station d'Hydrobiologie lacustre, INRA, 74203 Thonon-les-Bains.

RÉSUMÉ

Les données nécessaires sont le coefficient ε d'atténuation de la lumière (400-700 nm), le profil de photosynthèse aux environs de midi et les variations de l'énergie globale incidente au cours de la journée. Par planimétrie on évalue la production instantanée par unité de surface à chaque instant, puis la production totale au cours de la journée. La solution reste valable aux faibles éclaircissements incidents.

ABSTRACT

The data used are: i) ε , vertical attenuation coefficient of the incident light (400-700 nm); ii) a photosynthesis profile around midday, and iii) the variation of the incident energy I during the day. Using area measurements, hourly and daily rates of photosynthesis (per square meter) have been determined. The model does not break down for low values of I , but is limited to vertically homogeneous layers.

ZUSAMMENFASSUNG

Die notwendigen Daten sind: i) ε , der senkrechte Verminderungskoeffizient des Lichtes (400-700 nm), ii) das Photosyntheseprofil im Mittag, iii) die Schwankungen der gesamten einfallenden Energie während des Tages. Durch Flächenmessung wird zuerst die augenblickliche Produktion pro Flächeneinheit zu jedem Zeitpunkt geschätzt, darauf die gesamte Produktion tagsüber (die gesamte Tagesproduktion). Diese Lösung bleibt bei schwachen einfallenden Belichtungen gültig, ist aber auf senkrecht homogenen Schichten begrenzt.

Le modèle de TALLING (1957) permettant d'évaluer l'intégrale instantanée ΣA , et l'intégrale étendue à la journée $\Sigma \Sigma A$ de l'activité du phytoplancton dans une colonne d'eau, est basé sur la formule de Smith (1936) et limité aux éclaircissements $I'_0 > I_k$. La formule de Smith néglige l'inhibition de la photosynthèse aux fortes intensités, et certaines conditions atmosphériques peuvent gêner l'application du modèle, notamment en hiver. Néanmoins la validité pratique du modèle comporte de nombreux exemples (RODHE,

1965; TALLING, 1965a, b; VOLLENWEIDER, 1965; LEMOALLE, 1973; BINDLOSS, 1974; GANF, 1975; JEWSON, 1975).

Les modèles plus élaborés (VOLLENWEIDER, 1965; FEE, 1971a, b; 1973 a) exigent des manipulations mathématiques des données comportant, entre autres, l'ajustement des mesures expérimentales à des équations non linéaires. Ces difficultés d'ajustement limitent l'application de ces modèles (GANF, 1975).

FEE (1973b) a proposé un modèle numérique plus souple, qui est en fait une solution numérique basée sur le même principe que la solution graphique qui est proposée ici. Les avantages de la solution graphique sont de deux ordres :

— elle ne nécessite qu'un traitement simple des données expérimentales, avec des moyens réduits (planimètre) ;

— elle permet d'évaluer avec une bonne sécurité l'influence de conditions météorologiques très variables sur la production brute journalière ainsi que les écarts éventuels au modèle de Talling dont l'application est plus simple.

1. PRINCIPE DU MODÈLE GRAPHIQUE

Les hypothèses de base sont :

— une distribution verticale homogène du phytoplancton

— le coefficient ε d'atténuation verticale de la lumière dans le spectre 400-700 nm constant dans la zone trophogène

— la fonction $A = f(I)$, activité photosynthétique du phytoplancton en fonction de l'éclairement I , ne change pas au cours de la journée.

Soit $A = f(z)$ le profil de photosynthèse obtenu au cours d'une incubation aux environs de midi quand l'éclairement subsuperficiel I'_0 est proche de sa valeur I_{\max} . Le bas du profil est situé à la profondeur Z_m . Soit ΣA_{\max} l'intégrale instantanée correspondante obtenue par planimétrie du profil (fig. 1).

Pour un éclairement $I'_0 < I_{\max}$, l'intégrale instantanée prend une valeur ΣA , définie par la surface en grisé figure 1, limitée par le bas du profil (Z_m) et la profondeur z telle

$$\text{Log} \frac{I_{\max}}{I'_0} = \varepsilon z \quad (1)$$

Ce qui revient à dire que le profil se déplace verticalement au cours de la journée (voir par exemple STEEMANN-NIELSEN, 1954 ; TALLING, 1957 ; ou GOLTERMAN fig. 4.10 (1975)). Nous pouvons planimétrer les surfaces successives de ΣA en fonction de la profondeur du profil, et tracer la courbe $\Sigma A = f(z)$. A tout z correspond, à midi, une valeur de l'éclairement I_z . Par un changement de variable, défini par (1), la courbe $\Sigma A = f(z)$ devient, sans changer de forme $\Sigma A = f(\text{Log } I)$ si l'on connaît ε .

Il en résulte que, connaissant I'_0 à un moment de la journée, nous pouvons déterminer ΣA correspondant, pour toute valeur de I comprise entre 0 et I_{\max} . Nous verrons même, sur les exemples suivants, qu'il est possible d'extrapoler légèrement pour

$I'_0 > I_{\max}$ dans le cas de journées non standard avec perturbation de l'éclairement autour de midi.

A partir des valeurs $I'_0 = f(t)$ mesurées au cours de la journée, il est facile de tracer la courbe $\Sigma A / \Sigma A_{\max} = f(t)$. La surface ainsi définie, mesurée par planimétrie, représente l'intégrale de ΣA au cours de la journée, c'est-à-dire $\Sigma \Sigma A$.

2. EXEMPLE D'APPLICATION AU LAC TCHAD

Les deux profils présentés (fig. 1 et 2) ont été obtenus à Bol, entre 10 et 14 heures, au cours de journées de beau temps. Le premier (6 août 1972) correspond à une eau à turbidité minérale, pour une faible transparence ($DS = 0,14$ m) avec forte inhibition de surface (fig. 1). Le deuxième (23 août 1975) a été obtenu en eau organique, avec une inhibition moins marquée et une transparence $DS = 0,36$ m (fig. 2). Les valeurs de $\Sigma A / \Sigma A_{\max} = f(z)$ ont été déterminées par planimétrie successive avec incréments de 5 cm (août 1972) ou de 10 cm (août 1975). On constate que les inhibitions de surface ne modifient pas notablement la courbe pour les faibles valeurs de z .

Le changement de variable s'effectue suivant la formule (1) avec $\varepsilon = 12,0$ en août 1972 et $\varepsilon = 6,0$ en août 1975, ces coefficients étant supposés constants sur l'épaisseur de la zone euphotique dans le spectre 400-700 nm.

Soit ΣA_{\max} et I_{\max} les valeurs de ΣA et de I'_0 mesurées à midi, *in situ*. L'extrapolation vers l'axe des z de la partie linéaire de la courbe $\Sigma A / \Sigma A_{\max} = f(z)$ coupe l'axe en S , valeur qui correspond à une profondeur. Cette partie linéaire a pour équation :

$$\frac{\Sigma A}{\Sigma A_{\max}} = 1 - \frac{1}{S} z \quad (2)$$

ou, en faisant le changement de variable (1)

$$\frac{\Sigma A}{\Sigma A_{\max}} = \frac{\text{Log } I'_0 - \text{Log } I_s}{\text{Log } I_{\max} - \text{Log } I_s} \quad (3)$$

avec I'_0 l'éclairement subsuperficiel à l'instant t
 I_s l'éclairement parvenant à la profondeur S à midi.

Nous pouvons remarquer que la droite ainsi définie, et la courbe expérimentale $\Sigma A = f(\text{Log } I)$ se séparent pour $I \approx 2 I_s$.

En appliquant à $\Sigma A = f(\text{Log } I)$ les variations horaires de I au cours d'une journée standard sur le lac Tchad, nous pouvons tracer la courbe $\Sigma A / \Sigma A_{\max} = f(t)$ dont l'intégration entre le lever et le coucher du soleil donne la production journalière $\Sigma \Sigma A$. Par planimétrie nous obtenons ici :

$$\begin{aligned} \Sigma \Sigma A &= 9,05 \Sigma A_{\max} \text{ le } 6 \text{ août } 1972 \\ \Sigma \Sigma A &= 8,73 \Sigma A_{\max} \text{ le } 23 \text{ août } 1975 \end{aligned}$$

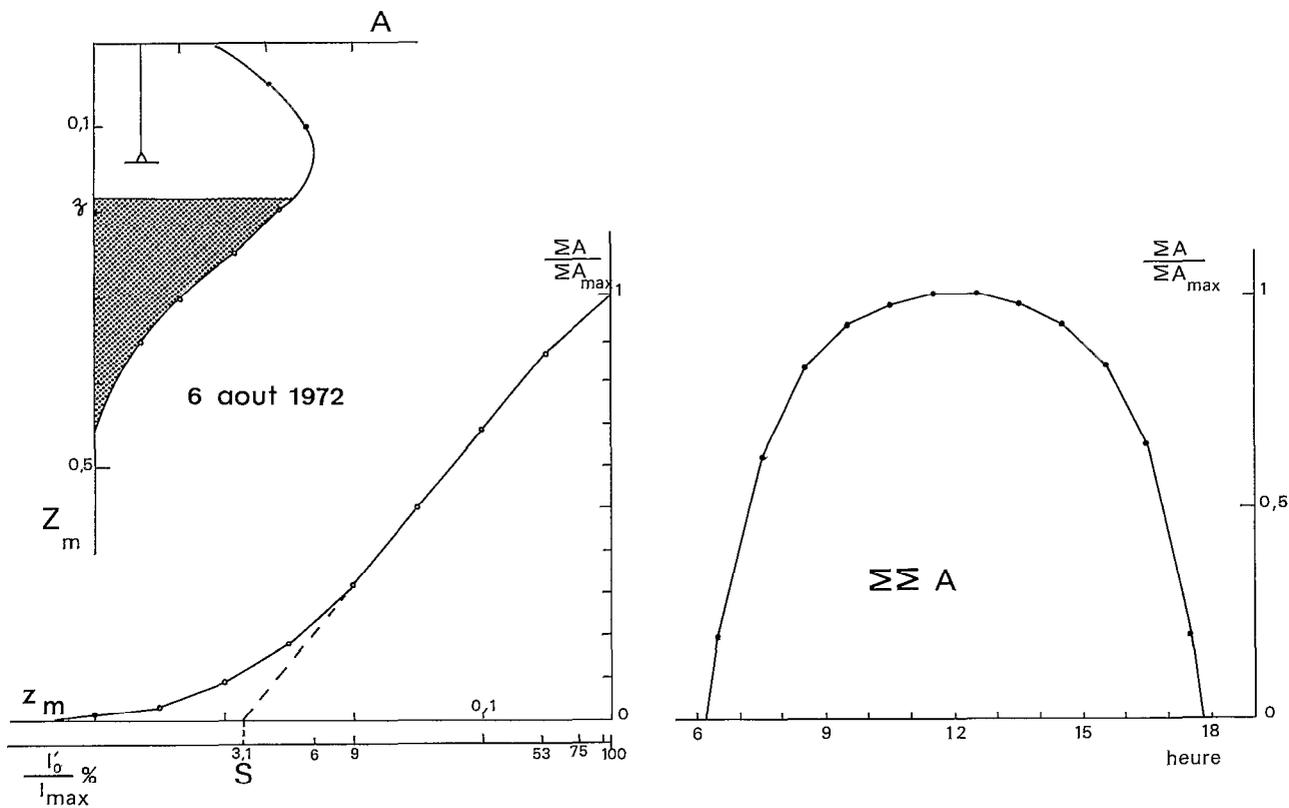


Fig. 1. — Exemple d'application au lac Tchad de la solution graphique de l'intégrale journalière : 6 août 1972 (eau à turbidité minérale) à Bol. Le symbole situé à l'intérieur du profil indique la transparence au disque de Secchi. La partie en grisé correspond à ΣA quand $I'_0 = I'_{\max} e^{-\varepsilon z}$.

Le 6 août 1972, $A_{\text{opt}} = 2560 \text{ mgO}_2/\text{m}^2\text{h}$, $\Sigma A = 666 \text{ mgO}_2/\text{m}^2\text{h}$, $\Sigma \Sigma A = 6025 \text{ mgO}_2/\text{m}^2\text{j}$, $\varepsilon = 12 \text{ m}^{-1}$.

Fig. 1. — The proposed graphical model applied to Lake Chad : august 6, 1972 (mainly inorganic turbidity). Secchi depth is indicated within the photosynthesis-profile obtained around midday when $I'_0 = I'_{\max}$. In the profile, the shaded area is the instantaneous photosynthesis ΣA when subsurface light intensity is $I'_0 = I'_{\max} e^{-\varepsilon z}$. This allows the computation of ΣA for any value of I'_0 .

The right curve has been obtained for a « standard » day.

August 6, 1972, $A_{\text{opt}} = 2560 \text{ mgO}_2/\text{m}^2\text{h}$, $\Sigma A = 666 \text{ mgO}_2/\text{m}^2\text{h}$, $\Sigma \Sigma A = 6025 \text{ mgO}_2/\text{m}^2\text{j}$, $\varepsilon = 12 \text{ m}^{-1}$.

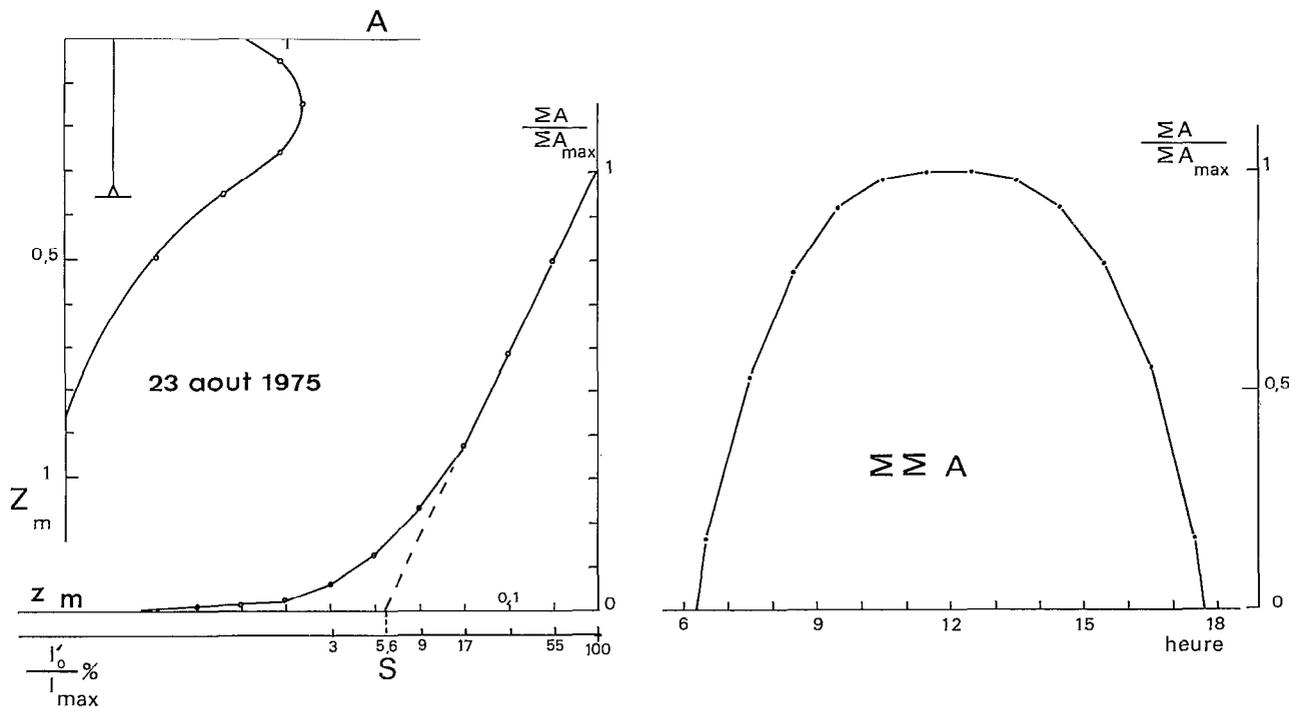


Fig. 2. — Exemple d'application en eau à turbidité organique à Bol. Le 23 août 1975, $A_{\text{opt}} = 1060$, $\Sigma A = 461$, $\Sigma \Sigma A = 4024$, $\varepsilon = 6$.

Fig. 2. — Example of photosynthesis-profile when organic turbidity is predominant at Bol : August 23, 1975, $A_{\text{opt}} = 1060$, $\Sigma A = 461$, $\Sigma \Sigma A = 4024$, $\varepsilon = 6$.

La différence entre les deux résultats provient de ce que l'optimum de production A_{opt} en eau organique se produit pour un éclaircissement I_{opt} double de celui nécessaire en eau argileuse.

Une relation expérimentale a été établie à Bol au moyen d'incubations successives in situ au cours de la journée (LEMOALLE, à paraître).

Des incubations successives in situ au cours de la journée, à Bol, en eau argileuse ont permis d'établir (LEMOALLE, à paraître) la relation expérimentale

$$\Sigma \Sigma A = 9,1 \Sigma A_{midi}$$

qui est en accord avec les résultats obtenus ici par le modèle pour un jour moyen.

3. COMPARAISON AVEC LE MODÈLE DE TALLING

Revenons au paramètre S , intersection de l'axe des z avec l'extrapolation de la partie linéaire de la courbe $\Sigma A = f(z)$ (fig. 1). Nous avons observé, pour les deux exemples utilisés, que S est proche de Z_i (défini par $\Sigma A = A_{opt} Z_i$).

Dans le modèle de TALLING, par construction $Z_i = Z_{0,5 I_k}$

En remplaçant S par $Z_{0,5 I_k}$ et I_s par $0,5 I_k$, l'équation (3) devient :

$$\frac{\Sigma A}{\Sigma A_{max}} = \frac{\text{Log } I'_0 - \text{Log } 0,5 I_k}{\text{Log } I_{max} - \text{Log } 0,5 I_k}$$

qui correspond à la formulation du modèle de TALLING pour l'intégrale instantanée.

L'intégrale étendue à la journée se définit, dans le modèle de TALLING par :

$$\frac{\Sigma \Sigma A}{\Sigma A} = \frac{\text{L.D.H.}}{\text{L.D.}} = \frac{[\text{Log } \bar{I}'_0 - \text{Log } 0,5 I_k]}{[\text{Log } I'_0 - \text{Log } 0,5 I_k]} \times 0,9 \times \Delta t \quad (5)$$

où I'_0 est l'éclaircissement correspondant à l'intégrale instantanée ΣA

\bar{I}'_0 l'éclaircissement moyen reçu au cours de la journée
 Δt la durée du jour.

Le coefficient 0,9 vient du fait que c'est $\text{Log } \bar{I}'_0$, le logarithme de l'éclaircissement moyen, et non $\text{Log } I'_0$ la moyenne du logarithme de I'_0 au cours de la journée, qui est utilisé. (Pour le jour moyen à Bol, par planimétrie, nous obtenons effectivement $\text{Log } \bar{I}'_0 / \text{Log } I'_0 = 0,92$.)

Compte tenu de cette correction, l'équation (5) de TALLING correspond à l'équation (3) de la portion linéaire de la relation $\Sigma A = f(\text{Log } I)$ quand $I_s = 0,5 I_k$.

Nous avons vu que l'inhibition de surface a peu d'influence sur la linéarité de la courbe aux fortes intensités. D'autre part, pour un jour moyen au Tchad, $I'_0 < I_k$ se produit dans la demi-heure qui suit le lever du soleil ou qui précède son coucher : la participation de ces deux périodes à $\Sigma \Sigma A$ est faible, et la portion linéaire de $\Sigma A = f(\text{Log } I)$ intervient de façon prépondérante dans la détermination de l'intégrale journalière.

Ces deux raisons font que le modèle de TALLING bien que moins général, est le plus souvent applicable aux mesures de la production dans le lac Tchad.

4. LIMITATION ET EXTENSION DU MODÈLE GRAPHIQUE

Le profil correspondant à ΣA_{max} se produit, pour un jour standard, autour de midi. Nous avons vu qu'il est possible d'extrapoler $\Sigma A = f(\text{Log } I'_0)$ pour des valeurs légèrement supérieures (10 à 15 %) à celles effectivement enregistrées. Cette possibilité permet d'utiliser le modèle lorsque des nuages limitent légèrement l'éclaircissement au cours de l'incubation, ou quand celle-ci n'est pas faite exactement autour de midi.

On peut d'autre part envisager une variation de la fonction $A = f(I)$ au cours du temps, sous l'effet, par exemple, d'une consommation quasi-complète des sels nutritifs. S'il est possible d'estimer la variation $\Sigma A_{max} = k(t)$ au cours de la journée, le produit $\Sigma A = f(z) \times k(t)$ permet de déterminer la courbe dont l'intégrale sera la valeur $\Sigma \Sigma A$ compte tenu de cette variation (FEE, 1973b).

Par ailleurs, le profil instantané ΣA_{max} peut être remplacé par une courbe $A = f(I)$ en incubateur à plusieurs niveaux d'éclaircissement.

Cependant, l'intérêt de la solution présentée ici réside dans la simplicité des moyens et du mode opératoire. La manipulation d'un grand nombre de facteurs variables serait avantageusement résolue par l'emploi d'un ordinateur selon la solution proposée par FEE (1973b). Nous pouvons donc considérer que son domaine d'application se limite aux cas où un profil instantané a été déterminé en milieu de journée dans un milieu où la distribution verticale du phytoplancton est homogène et où le coefficient d'atténuation vertical de la lumière est constant.

*Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M.
 le 22 décembre 1978.*

RÉFÉRENCES

- BINDLOSS (M. E.), 1974. — Primary productivity of phytoplankton in Loch Leven, Kinross. *Proc. R. Soc. Edinb. (B.)* 74 : 157-181.
- FEE (E. J.), 1971 a. — A numerical model for the estimation of integral primary production and its application to Lake Michigan. Thèse, Univ. Wisconsin, xi+169 p.
- FEE (E. J.), 1971 b. — Digital computer programs for estimating primary production, integrated over depth and time, in water bodies. Spec. rep., Centre for Great Lakes Studies, Univ. Wis., 14, pp. 42.
- FEE (E. J.), 1973 a. — A numerical model for determining integral primary production and its application to Lake Michigan. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 : 1447-1468.
- FEE (E. J.), 1973 b. — Modelling primary production in water bodies : a numerical approach that allows vertical inhomogeneities. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 : 1469-73.
- GANF (G. G.), HORNE (A. J.), 1975. — Diurnal stratification, photosynthesis and nitrogen fixation in a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *Freshwater Biol.*, 5, 1 : 13-40.
- GOLTERMAN (H. L.), 1975. — Physiological Limnology : an approach to the physiology of lake ecosystems. Amsterdam, Elsevier ; 489 p.
- JEWSON (D. H.), 1975. — The relation of incident radiation to diurnal rates of photosynthesis in Lough Neagh. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 60, 6 : 759-767.
- LEMOALLE (J.), 1973. — L'énergie lumineuse et l'activité photosynthétique du phytoplancton dans le lac Tchad. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Hydrobiol.*, vol. VII, n° 2 : 95-116.
- RODHE (W.), 1965. — Standard correlations between pelagic photosynthesis and light. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 (suppl.) : 365-381.
- SMITH (E. L.), 1936. — Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.*, 22, p. 504.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), 1954. — On organic production in the oceans. *J. Cons. int. Expl. Mer.*, 19 : 309-328.
- TALLING (J. F.), 1957. — The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytologist*, 56 : 133-149.
- TALLING (J. F.), 1965 a. — The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 50 : 1-32.
- TALLING (J. F.), 1965 b. — Comparative problems of phytoplankton production and photosynthetic productivity in a tropical and temperate lake. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 (suppl.) : 399-424.
- VOLLENWEIDER (R. A.), 1965. — Calculation models of photosynthesis depth curves and some implications regarding dayrate estimates in primary production measurements. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 (suppl.) : 425-457.