

# RECHERCHES SUR LA PRODUCTION PRIMAIRE BENTHIQUE EN MILIEU MARIN TROPICAL

## I. Variations de la production primaire et des teneurs en pigments photosynthétiques sur quelques fonds sableux. Valeur des résultats obtenus par la méthode du $^{14}\text{C}$

MARIE-REINE PLANTE-GUNY

Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M. Centre O.R.S.T.O.M., B.P. 68, Nosy-Bé (République malgache) et Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie des Lions, 13007 Marseille (France)

### RÉSUMÉ

Quatre stations de sables situées entre  $-5$  m et  $-38$  m, en zone tropicale, ont été étudiées sur une période de cinq jours consécutifs durant la saison sèche. L'assimilation de carbone à la lumière et à l'obscurité a été évaluée par la méthode du  $^{14}\text{C}$  en flacons in situ. La fixation moyenne par jour à la lumière est de  $490 \text{ mgC.m}^{-2}$  à 5 m,  $350 \text{ mgC.m}^{-2}$  à 15 m,  $100 \text{ mgC.m}^{-2}$  à 25 m,  $80 \text{ mgC.m}^{-2}$  à 38 m. Les analyses de variances montrent que la source de variation la plus importante est le facteur station. L'importance des facteurs « jours » et « flacons » et les variations au cours des divers moments du jour ont été également étudiées. La fixation à l'obscurité est forte ( $60$  à  $114 \text{ mgC.m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ ,  $16$  à  $61$  % de la fixation à la lumière suivant la profondeur). Par l'extraction à l'acétone à  $90$  % sur le sédiment humide, suivie de mesures spectrophotométriques, les teneurs en chlorophylle a, en phéopigments, et les rapports des densités optiques lues à  $430 \text{ nm}$  et à  $665 \text{ nm}$  avant et après acidification ont été déterminées. Le rapport  $\text{Chl a} / \text{Phéo.}$  varie de  $1,72$  à 5 m jusqu'à  $0,08$  à 38 m. Il est voisin de 1 à 15 m. La production primaire est de  $410 \text{ mgC.m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$  à 5 m,  $232, 40, 9 \text{ mgC.m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$  à 15, 25 et 38 m. On observe une corrélation très étroite entre la production primaire et le rapport  $\text{Chl a} / \text{Phéopigments}$ .

### ABSTRACT

Primary production, by means of  $^{14}\text{C}$  technique in vials in situ, and photosynthetic pigment contents were studied in sands and muddy sands near coral reefs, between  $-5$  m and  $-38$  m, during a five days period in the dry season.

Analysis of variances and correlations allow some conclusions of general value:

$1^{\circ}$  The main factor of variation is the depth of stations. Light carbon fixation varies between  $490$  and  $80 \text{ mgC.m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ , dark fixation between  $114$  and  $60 \text{ mgC.m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ , chlorophyll a content between  $34$  and  $3 \text{ mg.m}^{-2}$ , pheopigments between  $48$  and  $18 \text{ mg.m}^{-2}$ , primary production between  $410$  and  $9 \text{ mgC.m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ . Furthermore variations among several measurements are greater in intertidal zone than deeper. Thus the best way to get a good idea of benthic primary production in a given area is to make measurements at several levels.

2° The  $^{14}\text{C}$  technique involved in this study gives rather consistant and valuable results: 4 vials are enough, an incubation time of 6 morning hours appears correct, and measurements made during a single day in a given area provide a good estimate of primary production as long as wealther is uniform enough. Dark fixation of  $^{14}\text{C}$  is high and has to be taken in account (16 to 61 % of light fixation, reaching 87 % at  $-38$  m).

3° Measurements of chlorophyll suggest that a very important photosynthetic potential exists; a small part of which is actually used. The ratio  $\text{Chla}/\text{Phéopigments}$  or the ratio  $\text{DO } 665\text{o}/\text{DO } 665\text{a}$  appear as very important in benthos: they give very good indications of primary production, with which they are highly correlated ( $r = +0,970$ ;  $p \leq 0,001$ ).

4° Comparison with other studies of benthic primary production in sand shows that malagasian bottoms give higher productivity rates than temperate and mediterranean ones. On the other hand, comparison with phytoplankton show differences mainly in pigment contents and efficiency of these pigments.

## 1. INTRODUCTION

Les microphytes des sédiments jouent un rôle important dans la chaîne alimentaire des organismes côtiers (MARE 1942, FENCHEL 1969, ODUM 1970). Aussi l'estimation de la production primaire qui leur est due commence-t-elle à faire l'objet de nombreux travaux en milieux marins et lacustres. Selon WETZEL (1965), BERVALD (1939) indiquait déjà que dans le lac peu profond de Piavochnoye en 1937, la productivité du « périphyton épipélique » évaluée par mesure des changements de teneur en oxygène, était plus que double de celle du phytoplancton sur une surface de un mètre carré. POMEROY en 1961 à la Conférence d'Hawaii sur la mesure de la production primaire n'hésite pas à avancer que dans les eaux marines côtières, la part de production primaire revenant aux végétaux benthiques surpasse largement, par unité de surface, celle qui est due au phytoplancton.

Parmi les méthodes généralement appliquées à l'étude de la production primaire, j'ai utilisé celle qu'on a coutume d'appeler « méthode du  $^{14}\text{C}$  », c'est la plus fréquemment utilisée dans le milieu marin et elle semble actuellement la plus adéquate. Son adaptation au domaine benthique est relativement récente mais a intéressé rapidement les spécialistes des milieux dulcaquicoles et marins. (GRØNTVED 1960, 1962, 1966 au Danemark, suivi par GARGAS 1970, 1971, et HUNDING 1971). De leurs côtés, WETZEL (1963, 1964, 1965), GOLDMAN, MASON et WOOD (1963) en milieu lacustre, TAYLOR et PALMER (1963), BURKHOLDER, REPAK et SIBERT (1965), STEELE et BAIRD (1968), HICKMAN (1969), LEACH (1970), HICKMAN et ROUND (1970) en milieu marin, développèrent des variantes de cette technique. J'ai exposé et commenté les principales formes de ces adaptations dans un article précédent (PLANTE-CUNY 1971). Récemment, SKAUVEN, MARSHALL et FRAGALA (1971) ont amélioré le rendement du

comptage de la radioactivité par un traitement qui permet le passage des échantillons de sédiment au spectromètre à scintillation liquide (MARSHALL 1970, BUNT et alii 1972).

Au cours des travaux réalisés sur ce thème à Madagascar en 1969 et 1970, j'ai prospecté une bande côtière allant de 0 à plusieurs dizaines de mètres de profondeur. J'ai été amenée à adopter des modalités méthodologiques très voisines de celles de STEELE et BAIRD qui ont étudié des stations allant de 0 à 12 m de profondeur, alors que les autres travaux cités, marins ou lacustres, sont limités à des profondeurs de quelques mètres, voire quelques centimètres.

Seuls sont traités ici les résultats d'une étude expérimentale portant sur cinq jours consécutifs, du 2 au 6 juin 1970 : le but était d'évaluer les différences possibles d'assimilation du carbone, entre les heures successives d'un jour donné, entre la matinée et l'après-midi, et de comparer l'assimilation à la lumière et l'assimilation à l'obscurité.

Le nombre appréciable de données recueillies devait permettre de tirer des conclusions sur la validité et les limites de la méthode.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 2.1. Choix des stations et caractères écologiques étudiés.

#### 2.1.1. LOCALISATION.

Les trois stations, TK 1, TK 2, TK 3, sont situées à des profondeurs croissantes, à proximité de l'îlot de Tany Kely au Sud de l'île de Nosy-Bé,  $\varphi = 13^{\circ}29'$  Sud,  $G = 48^{\circ}14'30''$  Est (fig. 1). TK 1 est à environ  $-5$  m, TK 2 à  $-15$  m et TK 3 à  $-25$  m. Une partie seulement des manipulations a pu être réalisée dans une quatrième station, TK 4, à  $-38$  m.

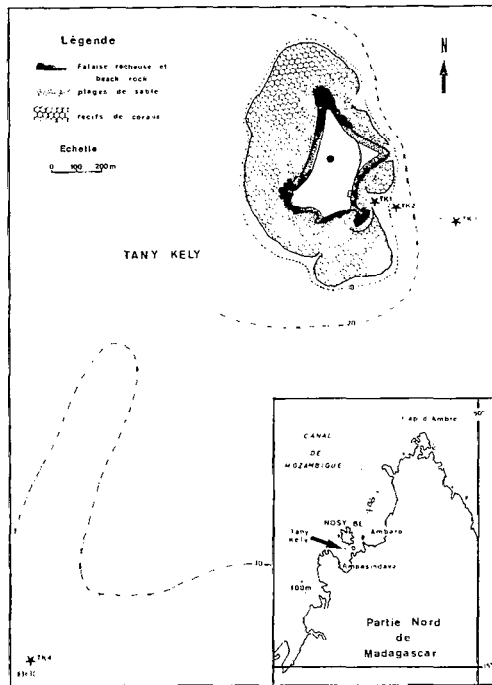


Fig. 1. — Localisation des stations.

Nous verrons dans l'étude de ces biotopes que des profondeurs croissantes signifient :

1° granulométrie de plus en plus fine (= augmentation de la fraction fine);

2° diminution de l'hydrodynamisme dû principalement aux courants de marée;

3° diminution de l'éclairement en qualité, en quantité, en durée.

#### 2.1.2. LE MICROPHYTOBENTHOS RESPONSABLE DE LA PRODUCTION PRIMAIRE.

La composition taxinomique du peuplement algal de ces sables n'est pas abordée en détail ici. C'est une communauté très riche dont les diatomées sont une des composantes les plus intéressantes. Mais les flagellés, les cyanophycées, les bactéries autotrophes jouent sans doute également des rôles importants.

À la station TK 3, une population permanente de grands foraminifères *Amphisorus hemprichii* Ehrenberg 1840 apporte sa contribution à la photosynthèse; les cellules sont en effet très nettement colorées en vert par des algues photosynthétiques symbiotiques (Zooxanthelles). Ce phénomène est bien connu chez d'autres foraminifères dont *Amphisorus duplex* (DIETZ-ELBRÄCHTER 1971) et *Margino-*

*pora vertebralis* (Ross 1972). Ross donne comme symbiontes les plus communs de *Marginopora* et aussi d'*Amphisorus hemprichii* dans la « Great Barrier Reef », les dinoflagellés *Gymnodinium obesum* et *G. rotundatum*. Ils donnent à ces foraminifères leur remarquable coloration « vert-jaune brunâtre ». Dans nos prélèvements, il a été trouvé 200 à 250 µg de chlorophylle *a* par gramme de foraminifères.

M'intéressant plus particulièrement aux diatomées, j'ai pu observer, avec la profondeur croissante et l'évolution granulométrique, les populations suivantes : dans la première station, de sables propres, agités par la marée, outre de nombreux flagellés verts et diverses cyanophycées dont des *Oscillatoria*, une communauté de diatomées dominée par des *Achnanthes*, des *Cocconeis*, des *Navicula*, des *Amphora* dont beaucoup sont de petite taille. Certaines de ces espèces et surtout les *Achnanthes* et *Cocconeis* sont solidement attachées aux grains de sables. On a vu aussi des espèces mobiles de *Nitzschia*, *Diploneis*, *Pleurosigma*.

À la station TK 2, de sable moins grossier, le nombre des *Nitzschia* (*N. longissima*, *N. closterium*, *N. angularis*, groupe des Sigmoides, des Spathulées) et des *Amphora* augmente. On trouve aussi des *Donkinia* et des petits *Diploneis*. Les Naviculaceae et surtout les Achnanthaceae perdent du terrain. Des individus appartenant à des groupes phyto-planctoniques tels que les *Rhizosolenia* sont quelquefois présents.

À la station TK 3, le sable est colmaté par une fraction fine de plus en plus importante et les courants sont faibles. On trouve surtout des *Pleurosigma* (groupe Angulati principalement), des *Gyrosigma*, beaucoup de *Nitzschia* (*N. spathulata*, *N. punctata*, *N. sigma*, *N. longissima*), *Bacillaria paradoxa*, *Toxonidea challengeriensis*, beaucoup de grandes *Amphora*, des *Navicula* du groupe des Lyratae, des *Galoneis*, des *Mastogloia* et des *Diploneis* petits et grands.

Enfin à la station TK 4, proche d'une zone de vases, on trouve des espèces grandes et surtout longues : genre *Pleurosigma* (*P. strigosum*, *P. angulatum*, *P. naviculaceum*, *P. aestuarii*, *P. normanii*), genres *Gyrosigma*, *Rhoicosigma* et grandes espèces sigmoïdes de *Nitzschia*. La grande espèce *Trachyneis aspera* devient abondante, ainsi que de nombreuses espèces différentes du genre *Diploneis* et quelques espèces de *Surirella* et *Campylodiscus* (PLANTE-CUNY sous-presse).

#### 2.1.3. GRANULOMÉTRIE.

Les sédiments des quatre stations sont des sables calcaires, d'origine corallienne, de plus en plus fins au fur et à mesure que l'on s'éloigne du rivage et que la profondeur augmente.

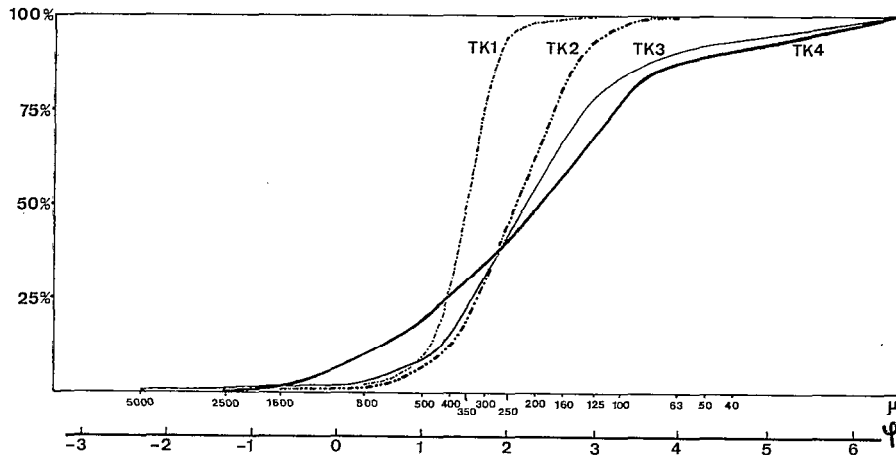


Fig. 2. — Courbes cumulatives des distributions de la taille des particules dans les quatre sédiments étudiés.

TABLEAU I  
Caractéristiques granulométriques des sédiments étudiés

Stations	Profondeurs	Fraction grossière (> 50 μ)	Fraction fine	Médiane Md	Indice de classement Dφ	Indice d'asymétrie Skφ
TK 1	—5 m	100 % de 800 à 125 μ	0	350 μ	0,225 extrêmement bien classé	—0,025 symétrie
TK 2	—15 m	100 % de 1600 à 63 μ	0	235 μ	0,450 très bien classé	—0,050 symétrie
TK 3	—25 m	92 % de 5000 à 50 μ	8 % 3 % limon 5 % argile	220 μ	0,650 bien classé	0 symétrie
TK 4	—38 m	89 % de 2500 à 50 μ	11 % 8 % limon 3 % argile	190 μ	0,950 bien classé	—0,200 asymétrie négative

Les courbes cumulatives ont été tracées (fig. 2). On a porté en abscisse à la fois la taille des particules en microns (échelle logarithmique), depuis les plus grossières jusqu'aux plus fines, et les valeurs φ (Wentworth) qui servent à calculer les indices de classement et de symétrie des grains ( $\phi = -\log_2$  du diamètre des particules en millimètres).

Le tableau I regroupe, pour les 4 stations :

— le pourcentage de la fraction grossière avec les tailles limites des particules en microns;

— le pourcentage de la fraction fine (particules de  $\phi < 50 \mu$ ). La fraction fine est subdivisée en limons (50 à 2 μ) et argiles (< 2 μ) (1) ;

— la médiane (Md), le degré de classement (Dφ) et le degré d'asymétrie (Skφ) sont calculés d'après les formules préconisées par BUCHANAN dans le manuel n° 16 de l'I.B.P. (1971, p. 43).

$$D\phi = \frac{75 \% \phi - 25 \% \phi}{2}$$

$$Sk\phi = \frac{(25 \% \phi + 75 \% \phi)}{2} - Md\phi$$

(1) Les analyses granulométriques ont été réalisées aux laboratoires de Géologie sous-marine du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé et de Pédologie du Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive que je remercie vivement pour leur aide.

Il est clair que ces différents indices s'ordonnent selon des gradients, positifs ou négatifs, correspondant à la profondeur croissante des stations. On peut noter cependant qu'entre les stations TK 2 et TK 3, les différences entre les grandeurs évaluées sont souvent faibles. L'asymétrie négative notable pour le sable de la station TK 4 indique la présence d'éléments grossiers en proportion plus importante qu'elle ne serait dans un sédiment à courbe de fréquence assimilable à une courbe de Gauss (particules déposées selon les lois du hasard; WEYDERT 1971). A la station TK 3 on notera aussi la présence d'éléments très grossiers (jusqu'à 5 mm de  $\varnothing$ ).

#### 2.1.4. FACTEURS LIÉS A LA SAISON.

##### 2.1.4.1. Marée.

L'amplitude de la marée dans la période du 2 au 6 juin était voisine de 3 m. La figure 3 représente

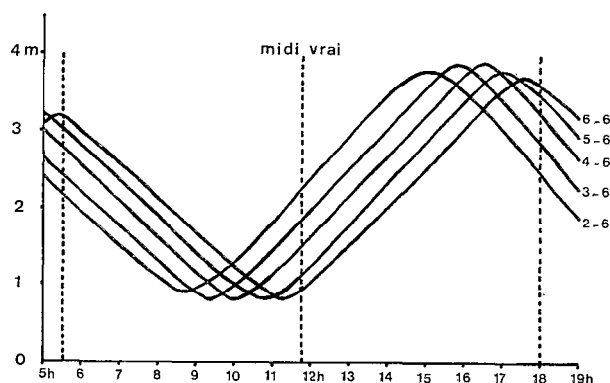


Fig. 3. — Variations du niveau de l'eau avec la marée au cours de cinq jours consécutifs (2-6 au 6-6-1970).

les variations de la hauteur d'eau par rapport au zéro entre le lever ( $\approx 5$  h 30) et le coucher ( $\approx 18$  h) du soleil, pour les cinq jours successifs. Ces données permettent de comprendre l'importance de l'épaisseur réelle de la couche d'eau qui évolue en une station donnée durant une fraction du jour solaire. A la station la moins profonde (TK 1), ce facteur joue un rôle important à cause des différences de pénétration lumineuse et des courants de marées qui en font une station de sables agités.

##### 2.1.4.2. Éclairement.

Pour tester la capacité de la méthode du  $^{14}\text{C}$  à mettre en évidence les éventuelles différences entre stations, il fallait réduire le plus possible les autres causes de variations. J'ai choisi d'expérimenter en saison sèche (hiver austral) pour que l'éclairement

soit assez semblable d'un jour à l'autre : les intensités lumineuses ne sont pas les plus fortes de l'année, mais les nuages sont beaucoup plus rares qu'en saison des pluies (été austral).

On a effectué des mesures tous les jours et à diverses profondeurs. A défaut d'appareil enregistreur, une évaluation de l'éclairement était faite tous les quart d'heure environ à l'aide d'une cellule photo-électrique, à la surface de l'eau (hors de l'eau), durant les matinées d'incubation.

La cellule photo-électrique Lunasix est une cellule photo-résistante au sulfure de cadmium, utilisée en position de mesure de la lumière incidente. La lecture faite sur les graduations est transformée en lux.

Pour la lumière du jour et si l'on considère les radiations de 400 à 700 nm, on admet que  $1 \text{ lux} \approx 4 \text{ ergs. cm}^{-2} \text{ sec}^{-1}$  (Manuel IBP n° 12.1969. VOLLENWEIDER).

Ces mesures sont très imparfaites puisque la sensibilité de la cellule correspond aux limites de l'œil humain, ce qui évidemment ne permet de préjuger en rien des possibilités des végétaux (IVANOFF 1970). La principale lacune concerne les données qualitatives ce qui rend difficiles les comparaisons avec certains travaux par exemple ceux de STEEMANN-NIELSEN et AABYE JENSEN sur les côtes de l'Afrique équatoriale (1957).

Pour les mesures sous l'eau et sur les différents fonds, la même cellule était enfermée dans une boîte étanche en plexiglas.

Elle était posée verticalement sur le fond ; le récepteur était maintenu parallèle à la surface du sédiment. La sensibilité étant très grande aux faibles éclaircissements, on pouvait apprécier les différences existant aux diverses profondeurs.

Des renseignements complémentaires sur la nébulosité évaluée en octa toutes les trois heures de 3 h à 18 h à la Station Météorologique de Fascène (Nosy-Bé), ont confirmé mes propres observations.

##### Éclairement en surface durant les cinq matinées : (tableau II).

Les flacons d'expérimentation séjournèrent *in situ* depuis le lever du soleil (5 h 30) jusqu'au midi vrai (11 h 45 - 11 h 46).

Les cinq courbes d'ensoleillement variaient assez peu d'un jour à l'autre sauf dans le début des matinées où quelques nuages ont persisté (nébulosité 6 ou 7) au moins jusqu'à 7 h 30 le 4 et au plus jusqu'à 9 h 30 le 2. A midi, les valeurs mesurées atteignaient  $44.10^3$  à  $54.10^3$  lux. Les surfaces délimitées par les courbes, obtenues par lecture tous les quart d'heure, ont été intégrées et l'éclairement total de la matinée a été exprimé en unités

TABLEAU II  
Résumé des conditions d'éclairément durant les 5 demi-journées successives

Matinées d'observation	2-6	3-6	4-6	5-6	6-6
ciel $\pm$ couvert puis dégagé à partir de	9 h 30	8 h	7 h 30	8 h 30	8 h 20
principaux pics au cours de la matinée	44 000 lux de 10 h 10 à 11 h 54 000 lux à 11 h 44 000 lux à 11 h 40	44 000 lux de 10 h à 11 h 54 000 lux à 11 h 40	44 000 lux à partir de 10 h	44 000 lux à partir de 10 h 20	44 000 lux à partir de 9 h 20
éclairage total durant la matinée (unités arbitraires)	128	170	174	140	161

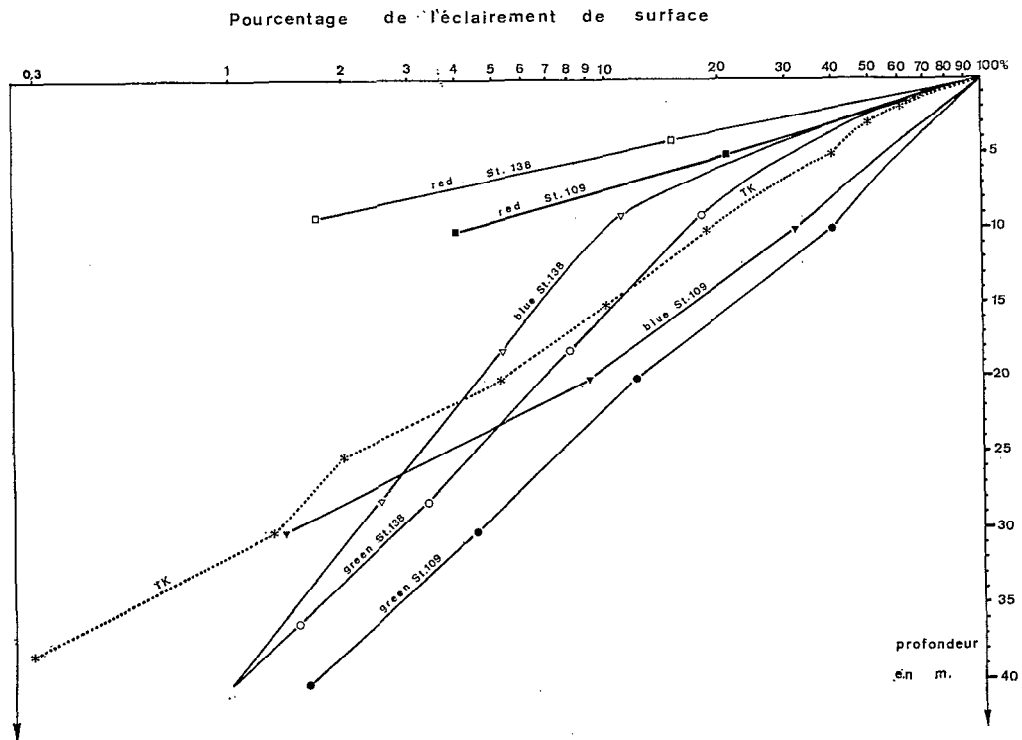


Fig. 4. — Pénétration lumineuse aux environs de midi par un temps sans nuage (pourcentages des radiations de surface) : TK : Tany Kely côte N-W de Madagascar (13°29' S ; 48°14' E). Côte Ouest africaine : St. 138 Courant de Benguela (22°45' S ; 14°15' E) ; St. 109, Côte de l'Angola (12°6' S ; 13°8' E). (d'après Steemann Nielsen et Aabye Jensen 1957).

arbitraires. Comme les observations à Fascène le montrent également, la matinée la plus éclairée fut celle du 4 juin. Ensuite viennent le 3 et le 6 puis le 5 et enfin le 2 (fig. 8). Par rapport aux autres saisons de l'année, aux abords de cet flot tropical, ces cinq demi-journées sont considérées comme

régulièrement ensoleillées, sans pluie et avec assez peu de nuages. A d'autres époques de l'année on pouvait observer des éclairéments beaucoup plus importants, par exemple août 1969 :  $88.10^3$  lux, novembre 1969 :  $110.10^3$  lux, début mai 1970 :  $135.10^3$  lux.

*Éclairement in situ.*

En prenant comme référence l'éclairement reçu à la surface de la mer hors de l'eau, on a pu relever les valeurs moyennes suivantes des éclairements mesurés *in situ* aux environs de midi vrai :

— 2 m : 61 à 62 %	— 20 m : 5,2 %
— 3 m : $\approx$ 50 %	— 25 m : $\approx$ 2 %
— 5 m : 39 à 40 %	— 30 m : 1,3 %
— 10 m : 18 à 19 %	— 38 m : 0,3 %
— 15 m : 10 %	

La *figure 4* reproduit la courbe ainsi obtenue à Nosy-Bé (ciel sans nuage à midi tous les jours d'observation) et quelques courbes de STEEMANN-NIELSEN et AABYE JENSEN (1957) obtenues à des latitudes voisines sur la côte ouest africaine (mesures effectuées « as near as possible to noon and preferably in weather characterized by light air and thin clouds »). Les radiations bleues et vertes encadrent au départ la station malgache. A partir de 30 m, ce sont les radiations bleues de la station 109 (12°6' S) qui se rapprochent le plus des conditions de mes propres observations.

La *figure 5* regroupe les observations relatives aux différentes heures de la journée durant les cinq jours. Les éclairements sont exprimés en pourcentages de l'éclairement de surface.

J'ai pu remarquer que sur les fonds de 15 m, 25 m, 38 m, les pourcentages, pour une profondeur donnée, étaient quasi identiques d'un jour à l'autre. Donc les différences en surface, bien réelles à une heure donnée, semblent s'atténuer dans les tous premiers mètres.

De même, les différences entre certaines heures du jour s'atténuent avec la profondeur : à 9 h aussi bien qu'à 12 h, on trouve un éclairement voisin de 2 % en TK 3 et de 0,3 % en TK 4.

Par contre, dans les premiers mètres (TK 1) et à cause des oscillations de la marée, les différences sont très accentuées.

L'importante question de la pénétration lumineuse à l'intérieur du sédiment n'a pas été étudiée ici. Les travaux de TAYLOR (1964), GOMOU (1967), HUNDING (1971) font état d'une pénétration de l'ordre de quelques millimètres. FENCHEL (1971) montre que la lumière bleue pénètre jusqu'à 3 mm de profondeur quand la taille des particules est faible (62 à 125  $\mu$ ) et jusqu'à 6 mm de profondeur pour des grains de sable de 500 à 1000  $\mu$ . RIZNYK et PHINNEY (1972) indiquent que 10 % des radiations incidentes pénètrent à une profondeur de 2 mm

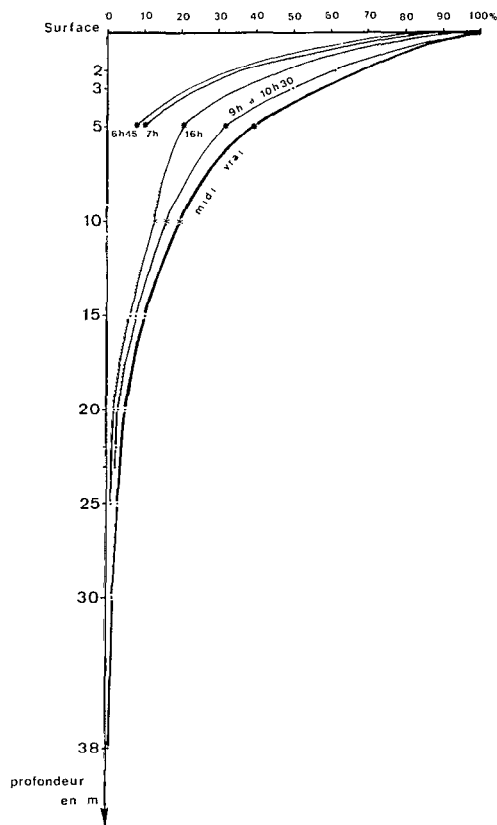


Fig. 5. — Décroissance de l'éclairement avec la profondeur à différentes heures du jour (1<sup>er</sup> au 6 juin 1970). Pourcentages de l'éclairement en surface.

dans les sables et seulement à 0,5 mm dans les vases. Ces dernières ont donc toutes chances d'être moins productives que les sables.

#### 2.1.4.3. Température et salinité de l'eau en contact avec le sédiment (1).

Cette eau était prélevée à l'aide de bouteilles en plastique de six litres (type « Van Dorn »), déposées doucement sur le fond et refermées à la main après stabilisation des conditions environnantes. D'un jour à l'autre, dans une même station, la salinité et la température au fond ne variaient pratiquement pas, situation habituelle en saison sèche. La température était de 28 à 29 °C en surface et de 27 °C à 38 m. A la station TK 1, les conditions étaient toutefois plus variables.

La salinité était en moyenne de 34,6 ‰ à 5 m et de 34,8 ‰ à 38 m.

(1) Dosages effectués par le personnel du Laboratoire d'Océanographie Physique du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé que je remercie ici.

## 2.2. Méthodes.

Le sédiment nécessaire aux mesures d'assimilation de carbone et aux extractions pigmentaires était prélevé en plongée avant le lever du jour. J'utilisais une petite pelle à bord d'attaque de 5 cm. Le sable était prélevé très doucement sur une épaisseur de 0,5 à 1 cm. Chaque pelletée était introduite dans une boîte qu'on remplissait ainsi par petits coups prélevés au hasard à la surface de chacun des quatre lieux de collecte choisis et balisés. On fermait hermétiquement la boîte pour éviter tout lessivage à la remontée. A terre, on vidait le sable dans un entonnoir garni de plusieurs couches de papier filtre très absorbant, surmontées d'un papier filtre Whatman n° 6 à vitesse rapide mais fort indice de rétention. Les sables étaient ainsi essorés. Le sable de la première station, le plus grossier, s'essorait le plus rapidement. Avec une spatule, on malaxait le sable pour éviter les inconvénients ultérieurs d'une stratification. Une portion était prélevée et placée dans un congélateur pour l'étude ultérieure des pigments. L'autre partie servait à la préparation des flacons pour l'incubation avec le 14 C.

### 2.2.1. EXTRACTION DES PIGMENTS.

Des mesures spectrophotométriques étaient réalisées à partir d'extraits acétoniques d'un broyat de sable essoré non séché. Des études comparatives d'échantillons jumeaux traités les uns à l'état humide, les autres après séchage à l'étuve ordinaire, avaient montré une perte très importante de chlorophylle *a* active lors du séchage. Les recommandations générales du groupe de travail n° 17 de SCOR-UNESCO (1966) pour le phytoplancton ont été observées ainsi que celles de STRICKLAND et PARSONS (1968).

Le sédiment étant congelé immédiatement, l'extraction avait lieu dès le retour au laboratoire. Toutes les manipulations décrites plus bas ont été réalisées à la quasi obscurité dans une pièce climatisée. Le broyage était fait dans un mortier de porcelaine. Des tubes à essais en verre (la matière plastique absorbait les pigments), contenant une pincée de  $\text{CO}_2$  Mg pour alcalinisation, étaient desséchés dans une enceinte à « silicagel ». Ils étaient pesés-secs, à l'avance. On y introduisait 3 g de sable broyé humide puis, compte tenu de leur capacité, on ajoutait 9 cm<sup>3</sup> d'acétone à 90 %. On fermait aussitôt avec des bouchons en plastique testés pour leur résistance à l'acétone. On agitait vigoureusement et on plaçait dans des boîtes complètement obscures, dans un réfrigérateur à 4°C pendant au moins 24 heures. On remettait en suspension de temps en temps.

Le sable humide contenant suivant les stations de 20 à 32 % d'eau, il fallait se rapprocher le plus possible d'une

concentration finale de 90 % pour l'acétone. Dans ce but était faite une étude préalable de la teneur en eau de chaque type de sédiment essoré, étude également nécessaire pour la méthode du 14C. Compte tenu de cette quantité d'eau non négligeable sur 3 g et pour 9 cm<sup>3</sup> d'acétone, on ajustait la concentration de l'acétone à verser, en fonction des groupes d'échantillons à traiter.

Juste avant les mesures spectrophotométriques, on centrifugeait jusqu'à l'obtention d'un liquide surnageant limpide. Ces extraits étaient placés dans les cuves de quartz (trajet optique 1 cm) d'un spectrophotomètre Beckman D.U. La première cuve contenait un témoin d'acétone 90 %.

Les densités optiques étaient lues à 750 nm pour les corrections de turbidité, puis à 665 nm et 430 nm. Deux gouttes de 1N HCl étaient alors ajoutées dans chaque cuve (acidification destinée à convertir le matériel chlorophyllien en dérivés phéopigmentaires, cf. LORENZEN 1967, MOSS 1967, LOFTY et CARPENTER 1971). Une lecture était faite à nouveau au bout de 4 à 5 mn. Les tubes contenant le sédiment étaient ensuite desséchés et pesés. On avait ainsi exactement pour chaque échantillon : le poids humide, le poids sec, la teneur en eau, le volume de l'extrait acétonique. Comme le recommandent les auteurs du manuel n° 12 de I.B.P. pour le périphyton (VOLLENWEIDER 1969, p. 33), les seules valeurs calculées concernent la « chlorophylle *a* » (chlorophylle *a* active et chlorophyllide *a*) et les « phéopigments » (ou phaeopigments : produits de dégradation comprenant phéophytine *a* et phéophorbide *a*, PATTERSON et PARSONS 1963). On a calculé en outre la valeur du rapport des densités optiques lues à 665 nm avant et après acidification :  $\frac{665_0}{665_a}$  (1).

La valeur du rapport des densités optiques à 430 nm et à 665 nm a paru intéressante car la densité optique à 430 nm, DO 430, est un indicateur des caroténoïdes, et le rapport DO 430 / DO 665 a souvent servi à caractériser la composition taxinomique du phytoplancton ou l'état physiologique des populations (MARGALEF 1960, 1961, WAUTHY et LE BOURHIS 1966). Pour permettre des comparaisons avec divers auteurs (cf. 3.2.) les teneurs en pigments sont exprimées dans deux unités différentes : mg par m<sup>2</sup> de sable en place ou µg par g de sable séché. Les formules de calcul des concentrations pigmentaires sont celles de LORENZEN 1967 recommandées par STRICKLAND et PARSONS 1968, simplement modifiées pour rapporter les résultats à une surface ou à un poids sec de sédiment au lieu d'un volume d'eau.

L'équation générale est donnée dans VOLLENWEIDER 1969.

(1) On trouve dans les travaux utilisant les propriétés de fluorescence le rapport comparable Fo/Fa : YENTSCH et MENZEL 1963, YENTSCH 1965 a, HOLM-HANSEN et alii 1965, LORENZEN 1965, TIETJEN 1968.



$\text{Chl } a = (\text{Db} - \text{Da})[\text{R}/\text{R} - 1](10^3/\alpha c)(v/l)$   
où Db est la densité optique à 665 nm (665o).

Da est la densité optique à 665 nm après acidification (665 a)..

R = Db/Da pour la chlorophylle a pure, soit 1,7 valeur maximale du rapport 665 o/665 a en absence de phéopigments (LORENZEN 1967).

$\alpha c$  = coefficient d'absorption spécifique de la chlorophylle a à 665 nm dans l'acétone à 90 %. LORENZEN utilise la valeur de 91 (g/l cm) selon VERNON 1960. WETZEL et WESTLAKE *in VOLLENWEIDER* 1969 préfèrent le coefficient empirique de 84 (g/l cm) déterminé par TALLING et DRIVER 1963, d'où une légère différence dans le terme  $10^3/\alpha c$  : 11,9 au lieu de 11,0.

v = volume de l'extrait acétonique en ml.

l = longueur du trajet optique (largeur de la cuve en cm).

En pratique, les équations pour le sédiment sont :

$$\text{Chl } a (\text{mg. m}^{-2} \text{ ou } \mu\text{g. g}^{-1}) = \frac{26,7 (665 \text{ o} - 665 \text{ a}). v}{\text{pds sédiment (g). l}}$$

$$\text{Phéopigments (idem)} = \frac{26,7 (1,7[665 \text{ a}] - 665 \text{ o}). v}{\text{pds sédiment (g). l}}$$

pds sédiment = poids de sable humide en grammes équivalant à une surface donnée en m<sup>2</sup> de sédiment en place ou poids de sable séché en grammes.

## 2.2.2. MESURE DE L'ASSIMILATION DU 14 C.

J'ai pratiqué, avec quelques modifications mineures, la méthode de BAIRD (STEELE et BAIRD 1968, BAIRD et WETZEL 1968). J'ai expliqué ce choix (PLANTE-CUNY 1971). J'ajouterais ici que les méthodes qui tendent à créer une « sorte de phytoplancton » à partir d'une suspension de phytobenthos (BURKHOLDER et alii 1965, TAYLOR et PALMER 1963, GOLDMAN et alii 1963, HICKMAN 1969, ROUND et HICKMAN 1971) me semblent à éviter si l'on veut se faire une idée aussi exacte que possible de la production au sein du milieu très complexe que constitue le sédiment.

Dans les milieux sableux à granulométrie assez grossière, la méthode des flacons fermés (BAIRD) par opposition à celle des cylindres enfoncés *in situ* et fermés après incubation (WETZEL) est préférable. J'ai observé qu'un liquide coloré injecté dans de tels cylindres diffuse en profondeur dans le sable et finalement s'échappe à l'extérieur. D'autre part, l'hydrodynamisme arrachait 70 % des cylindres avant la fin de l'expérience.

Enfin, contrairement à de nombreux auteurs (GRØNTVED 1960, GARGAS 1970, HUNDING 1971, LEACH 1970) je n'ai pas pratiqué d'incubations sous lumière constante. Dans cette région inconnue et dans un premier temps, j'ai préféré évaluer la production *in situ*.

### 2.2.2.1. Préparation du sable.

Dans une étude préalable, on estime quel poids de sable essoré de chaque station différente est nécessaire pour couvrir, sur 0,5 à 1 cm d'épaisseur, le fond d'un flacon d'incubation (diamètre intérieur : 6 cm, surface : 28.10<sup>-4</sup>m<sup>2</sup>). Pour les stations TK 1, TK 2, TK 3, cette quantité était en moyenne de 25 g, et pour TK 4, de 22 g.

Pour chaque station étaient préparés 4 flacons clairs et 2 flacons noirs. On y introduisait une égale quantité de sable essoré (par ex. 25 g).

### 2.2.2.2. Préparation de l'eau servant de milieu.

Dès le retour à terre après la collecte du sable et de l'eau, l'eau de mer *prélevée au contact de chaque type de fond* était filtrée sur filtre « Millipore HA » porosité 0,45  $\mu\text{m}$ , pour éliminer l'interférence du phytoplancton avec les microphytes du sable dans ces expériences.

Des dosages de salinité sont effectués sur un échantillon d'eau de chaque station pour calculer ensuite la teneur en CO<sub>2</sub>.

### 2.2.2.3. Incubation avec le 14 C.

(A) On remplit les flacons (250 ml) d'eau de mer filtrée du lieu. Dans chaque flacon on introduit le plus rapidement possible le contenu d'une ampoule renfermant 4  $\mu\text{Ci}$  sous forme de NaH <sup>14</sup>CO<sub>3</sub> provenant de l'« International Agency for 14 C determination » de Charlottenlund.

Les flacons sont immédiatement fermés par un couvercle à vis garni de caoutchouc aux silicones pour éviter toute toxicité. Ils sont fixés en position renversée sur un plateau lesté (fig. 6). Le plateau peut être descendu depuis l'embarcation jusqu'au fond. Le fil de nylon du plateau est fixé à une bouée de repère immobilisée par un corps mort. Les temps de manipulation (plongées aux 3 stations, préparation de 6 flacons par station) sont prévus pour que les plateaux soient en place au lever du jour en commençant par le moins profond.

(B) L'incubation *in situ* avec le 14 C dure une demi-journée (lever du jour-midi vrai). En région tropicale ceci représente un peu plus de 6 heures. Pour les cinq jours observés ici, le lever du jour se situait aux environs de 5 h 30 et le midi vrai à 11 h 45 puis 11 h 46. Cette période d'incubation a été choisie après examen de divers travaux traitant de ce sujet dans le phytoplancton et j'ai finalement suivi la recommandation de STEEMANN-NIELSEN pour les mesures *in situ* (Galathea Report 1957, p. 67).

J'ai choisi la première moitié du jour de préférence à la deuxième de crainte que les microphytes fixés sur des sédiments prélevés en pleine matinée, manipulés puis remis en place à midi, ne subissent



Fig. 6. — Flacons d'incubation photographés *in situ* à la station TK3.

des chocs physiologiques trop importants surtout en ce qui concerne la lumière (GOLDMAN et *alii* 1963). La période précédant le lever du jour a été jugée préférable à cet égard.

Au cours de diverses mesures effectuées sur d'autres sédiments plus fins ou plus profonds, j'ai dû pratiquer une technique un peu différente qui consistait à prélever du sédiment dans la soirée, à le traiter, puis à le remettre *in situ* à la nuit tombante afin qu'il soit complètement sédimenté au lever du jour, pour que ne subsiste plus aucune *turbidité*. C'est, par exemple, ce qui a été pratiqué pour la station TK 4 à —38 m. Dans ce cas, il a fallu apprécier l'importance des inconvénients dus au séjour du sédiment en milieu clos pendant une nuit et un demi-jour (cf. 3.1.1.5.).

#### 2.2.2.4. Traitement des échantillons après incubation.

A leur arrivée en surface, les flacons sont détachés, retournés et placés immédiatement à l'obscurité. Dès le retour à terre, on filtre le contenu sur filtres de fibre de verre Whatman GF/C. Les filtres sont exposés à des vapeurs de HCl fumant pour éliminer le  $^{14}\text{C}$  non assimilé, puis placés dans une enceinte à chaux sodée et séchés.

#### 2.2.2.5. Mesures de l'assimilation de $^{14}\text{C}$ .

On remplit de sable sec, à ras, des coupelles d'aluminium ( $\varnothing$  3 cm, profondeur 1,5 mm). Elles sont passées dans un compteur  $2\pi$  à courant de gaz et fenêtre ultra-mince (Nuclear Chicago : modèle « 470 gas flow detector », fenêtre « Micromil »  $150\ \mu\text{g}/\text{cm}^2$ ,  $Q\ \text{gaz} = 98,7\ \%$  hélium, 1,3 % butane; échelle de comptage type CEA). L'ensemble de comptage séjourne en permanence dans une pièce à air conditionné.

Les mesures faites sont :

- pour chaque coupelle 3 comptages au minimum jusqu'à 2500 coups;
- 2 coupelles par flacon;
- 6 flacons par station et par jour (les trois premières stations seules pouvant être traitées tous les jours).

La quantité de carbone assimilée se calcule en utilisant une formule expliquée par BAIRD (BAIRD et WETZEL 1968) et appliquée également par LEACH (1970).

$$\text{mg C/m}^2 = \frac{I. \text{ Co. F. W. V}}{\text{Ca. A}}$$

- I = concentration en carbone inorganique de l'eau de mer au contact du fond, pour la station considérée (mg/l).
- Co = activité observée dans l'échantillon (observed activity : c/mn).
- F = facteur de correction pour les pertes par auto-absorption; convertit Co en activité à

l'épaisseur zéro; facteur propre à chaque type de sédiment.

W = poids sec de l'échantillon (g).

V = volume d'eau au contact des échantillons (l).

Ca = activité introduite (added activity : c/mn).

A = surface d'incubation (surface de base du flacon : m<sup>2</sup>).

L'évaluation de ces différents facteurs est faite suivant les recommandations de STRICKLAND et PARSONS (1968) BAIRD et WETZEL (1968). En ce qui concerne les stations étudiées ici et en particulier le *facteur de correction* F, propre au type de sable, j'ai donné le détail de ces calculs (PLANTE-GUNY 1970, 1971). Une erreur cependant est à réparer; elle concerne l'évaluation du rendement du compteur qui intervient dans le calcul de F.

Après vérifications, le rendement de mon installation a été estimé à 41 % au lieu de 47 %, ce qui conduit à des valeurs de la production de carbone par demi-jour un peu supérieures à celles qui ont été trouvées en premier lieu.

Les facteurs F, de correction pour l'autoabsorption sont : TK 1 : 17, TK 2 : 22; TK 3 : 23; TK 4 : 33.

### 3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

#### 3.1. Assimilation du <sup>14</sup>C.

L'incertitude liée aux résultats obtenus par la méthode du <sup>14</sup>C a été examinée récemment par SOURNIA (1971) pour le phytoplancton. Cet auteur explique très clairement les causes d'imprécision liées aux phénomènes physiologiques mis en jeu : interférences entre photosynthèse et respiration (recyclage du CO<sub>2</sub> au cours de l'expérience), excretion de carbone organique, assimilation de carbone non marqué, discrimination isotopique, effets de bouteille, etc. Beaucoup de remarques faites par cet auteur sont applicables, à plus forte raison, aux mesures faites dans les sédiments. Ainsi la chimiosynthèse est-elle très importante dans ces milieux où abondent les bactéries (BURKHOLDER et *alii* 1965; SEKI et ZOBELL 1967; HUNDING 1971).

Cet aspect de l'étude a été abordé par le biais des flacons noirs qui rendent compte de la fixation du carbone non liée à la présence de lumière. Récemment encore MORRIS et *alii* (1971) insistent tout particulièrement sur l'importance de cette fixation du CO<sub>2</sub> à l'obscurité (dark fixation).

##### 3.1.1. FIXATION DE CARBONE A LA LUMIÈRE.

##### 3.1.1.1. Résultats moyens, stations TK 1, TK 2, TK 3.

Il n'a pas été question d'évaluer la *production brute* car les corrections pour la respiration restent

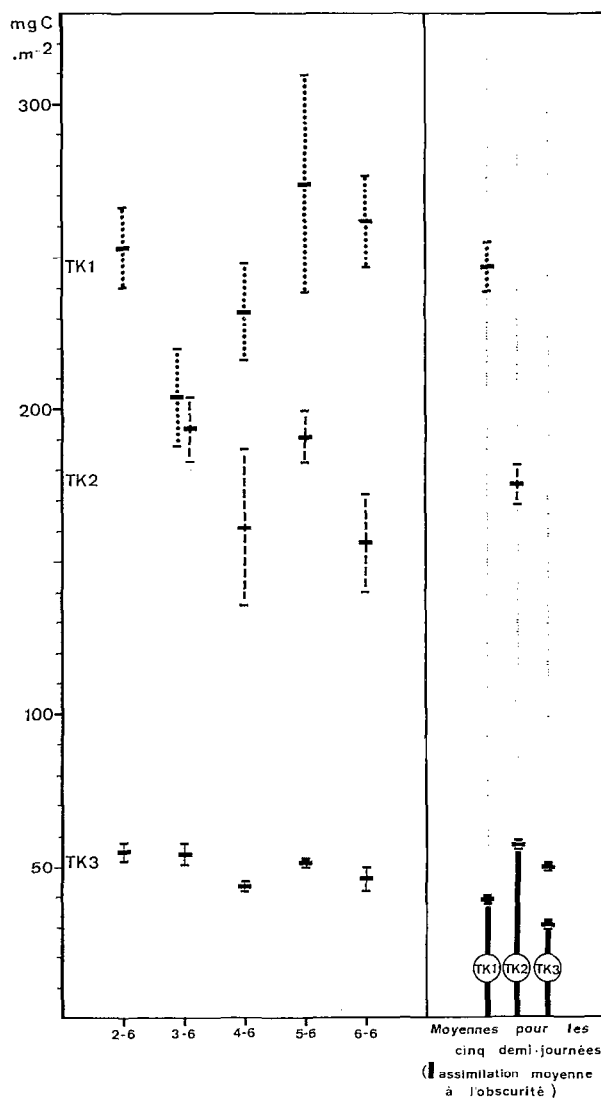


Fig. 7. — Assimilation de carbone à la lumière aux stations TK1, TK2, TK3, pour chaque matinée (= 6 heures). Moyennes et limites de l'intervalle de confiance.

encore incertaines (WESTLAKE 1965; PAMATMAT 1968). D'autre part, les résultats suivants ne représentent pas réellement l'*assimilation nette*, à cause de la difficulté, soulignée plus haut, d'estimer correctement l'assimilation non photosynthétique du carbone en présence de lumière. Ces résultats correspondent donc à une valeur intermédiaire entre *assimilation brute* et *assimilation nette*, interprétation générale admise pour les mesures au <sup>14</sup>C.

En chaque station, durant chaque matinée, l'assimilation moyenne (mg C.m<sup>-2</sup>) et les limites de l'intervalle de confiance au niveau de confiance de

95 % (1) ont été calculées de même que les moyennes et les limites de l'intervalle de confiance de l'assimilation des 5 demi-journées consécutives aux trois stations. (On a donné l'assimilation moyenne à l'obscurité à titre comparatif (fig. 7)).

TABLEAU III

Assimilation de  $^{14}\text{C}$  à la lumière durant 5 matinées successives à  $-5\text{ m}$  (TK 1),  $-15\text{ m}$  (TK 2),  $-25\text{ m}$  (TK 3) en  $\text{mg C. m}^{-2}$

dates stations	2 juin	3 juin	4 juin	5 juin	6 juin	moyen.
TK 1	253,33 $\pm 13,54$	204,11 $\pm 16,54$	231,92 $\pm 16,25$	273,99 $\pm 35,49$	261,43 $\pm 15,06$	246,40 $\pm 7,94$
TK 2		193,43 $\pm 10,43$	161,26 $\pm 25,72$	190,76 $\pm 8,54$	156,36 $\pm 15,59$	175,45 $\pm 6,64$
TK 3	55,36 $\pm 2,95$	54,80 $\pm 3,38$	43,47 $\pm 1,21$	51,62 $\pm 1,29$	45,96 $\pm 4,05$	50,24 $\pm 1,01$

Le tableau III, la figure 7 et la figure 13 (en partie), montrent que :

— l'assimilation décroît avec la profondeur croissante;

— la variabilité est importante dans les deux premières stations et plus particulièrement à  $-5\text{ m}$ ;

— les assimilations aux deux premières stations peuvent être assez voisines (cf. 3 juin);

— l'assimilation à la troisième station est nettement différente des deux premières (environ 5 fois plus faible qu'à la première station). La variabilité à cette station est faible.

Notons ici qu'à  $-38\text{ m}$  (TK 4) l'assimilation le matin du 2 juin seul étudié était de  $41,5\text{ mgC.m}^{-2}$ . L'étude de cette station sera exposée plus loin (3.1.1.5.).

### 3.1.1.2. Variabilité due aux différences entre stations, entre jours, entre flacons.

La comparaison des moyennes de plusieurs comptages de radioactivité par coupelle (cf. 2.2.2.5. 2 coupelles par flacon, 4 flacons par jour et par station) a été traitée par l'analyse de variance (SOKAL et ROLPH 1969, DAGNÉLIE 1964, 1969, 1970).

Pour l'analyse de l'ensemble des résultats, on a choisi un modèle hiérarchisé aléatoire à deux critères de classification où l'on teste les effets des facteurs aléatoires « stations » et « jours » (2).

TABLEAU IV

Analyse de variance. Variabilité de l'assimilation de carbone à la lumière en fonction des stations et des jours.

Sources de variation	Degrés de liberté	Somme des carrés des écarts	Carrés moyens	F	Composantes de la variance %	
différences entre stations	2	752 552,64	376 276,32	135,48***	9337,47	93,5
différences entre jours dans les stations	12	33 327,09	2 777,25	8,28***	305,23	3,05
variation résiduelle (erreur)	93 (3)	31 192,96	335,40		335,40	3,4

(1)  $\pm$  ou  $-$  t 0,05. Sm ; Sm = erreur standard de la moyenne.

(2) Le facteur « jours » est ici subordonné au facteur « stations » puisqu'il s'agit de connaître la variabilité de l'assimilation entre jours différents dans chaque station. On pourrait choisir de considérer le facteur « stations » comme un facteur fixe et adopter un modèle mixte. Les conclusions obtenues seraient très voisines.

(3) Dans cette analyse et les suivantes on a tenu compte des données manquantes ce qui apparaît ici au nombre de degrés de liberté.

Les différences d'assimilation entre stations et entre jours sont très hautement significatives ( $***P < 0,001$ ). La variation résiduelle qui mesure la variabilité de l'assimilation à l'intérieur des groupes de 4 flacons est très faible. La source de variation de loin la plus importante (93,5 %) est le facteur « stations ». 3 % de la variance sont expliqués par les différences entre jours (1).

Le facteur « stations », en fait, est un facteur très complexe. L'une de ses principales composantes est la *profondeur* donc l'épaisseur d'eau couvrant le sédiment qui conditionne la pénétration lumineuse en quantité et en qualité. D'autres composantes peuvent également expliquer les différences d'assimilation entre ces niveaux. Ce sont notamment la

*granulométrie* de plus en plus fine avec la profondeur croissante (pénétration lumineuse de plus en plus faible à l'intérieur des sables), la *turbulence* au niveau du fond, assez forte dans les premiers mètres et due surtout aux courants de marée, et éventuellement la *pression*. Aussi, la composition des *peuplements de microphytes* est-elle sensiblement différente d'un endroit à un autre comme l'observation des seules diatomées le laissait prévoir.

Pour tester le rôle des deux autres sources de variation j'ai fait trois analyses, une par station, qui tiennent compte du facteur « flacons ». J'utilise aussi un modèle hiérarchisé aléatoire à deux critères de classification dans lequel le facteur « flacons » est subordonné au facteur « jours ».

TABLEAU V  
Analyse de variance : facteurs « jours » et « flacons » en TK 1

Sources de variation	Degrés de liberté	Somme des carrés des écarts	Carrés moyens	F	Composantes de la variance %	
différences entre jours	4	24 188,83	6 047,20	5,38**	615,63	48,8
différences entre flacons chaque jour	15	16 831,59	1 122,10	6,65***	476,73	37,8
variation résiduelle	18	3 035,63	168,64		168,64	13,4

Le test F permet de rejeter l'hypothèse d'égalité des assimilations entre flacons ( $P < 0,001$ ) et entre jours ( $P < 0,01$ ). En cette station TK 1 (-5 m) de sable propre, grossier, agité, il est à noter que la variabilité entre les jours est assez nettement supérieure (49 %) à la variabilité entre flacons chaque jour (38 %).

A la station TK 2 (-15 m, sable plus fin, mode plus calme) les différences entre flacons et entre jours sont aussi significatives. Les variations dues aux jours et aux flacons sont ici sensiblement équivalentes (40 et 41 %).

TABLEAU VI  
Analyse de variance : facteurs « jours » et « flacons » en TK 2

Sources de variation	Degrés de liberté	Somme des carrés des écarts	Carrés moyens	F	Composantes de la variance %	
différences entre jours	3	8 989,94	2 996,64	4,11*	283,57	39,6
différences entre flacons chaque jour	12	8 736,66	728,05	5,32**	295,62	41,3
variation résiduelle	16	2 189,11	136,81		136,81	19,1

(1) Si l'on considère le facteur « jours » comme non subordonné et le facteur « stations » comme aléatoire (2 modèles possibles), les différences entre jours ne sont plus significatives ce qui confirme leur faible importance dans l'ensemble des variations.

Pour ces deux premières stations, la deuxième surtout, la part de variabilité revenant aux flacons n'est pas négligeable. Ces différences d'assimilation entre flacons ne peuvent être dues à un phénomène de sous-dispersion des cellules vivantes sur le fond (voiles de diatomées ou cyanophycées = patchiness) car nous avons volontairement échantillonné la pellicule superficielle de sable par petits prélèvements nombreux, dispersés au hasard, et mélangés ensuite

(cf. 2.2.). Il n'est pas impossible cependant que certains organismes restent en amas occasionnels très denses malgré le mélange.

A la station TK 3 (—25 m, sable fin, mode calme) la part de variabilité due aux différences entre flacons chaque jour est plus faible qu'ailleurs; la variation entre jours se trouve ainsi proportionnellement accrue.

TABLEAU VII  
Analyse de variance : facteurs « jours » et « flacons » en TK 3

Sources de variation	Degrés de liberté	Somme des carrés des écarts	Carrés moyens	F	Composantes de la variance %	
différences entre jours	4	904,74	226,18	11,06***	25,71	67,2
différences entre flacons chaque jour	15	306,74	20,44	4,39**	7,89	20,6
variation résiduelle	20	93,19	4,65		4,65	12,2

Ce résultat tendrait à prouver que les conditions écologiques (lumière, granulométrie, agitation, populations microphytiques), sont plus uniformes, dans l'espace, à cette profondeur qu'aux autres. Par contre, les variations dans le temps y ont un rôle plus important (à cette époque de l'année tout au moins).

Ces trois analyses permettent de conclure, au vu des pourcentages de variance expliquée par le facteur « flacons », toujours inférieurs aux pourcentages dus au facteur « jours », que le nombre de 4 flacons clairs est au moins *suffisant* pour donner un résultat homogène à l'intérieur de chaque station chaque jour. A la 3<sup>e</sup> station, la variabilité totale ayant beaucoup diminué, ce nombre pourrait être réduit, au besoin.

En ce qui concerne le facteur « jours », pour cette saison au moins, le résultat des analyses (tab. IV, V, VI et VII) donne à penser que son rôle dans les variations n'est pas beaucoup plus important que celui du facteur « flacons » et en tous cas bien inférieur à celui du facteur « stations » : une expérience unique donnerait une idée exacte des valeurs comparatives aux trois stations. Bien entendu pour effectuer des évaluations de production annuelle à partir de chiffres journaliers, il sera nécessaire d'exploiter des résultats concernant d'autres périodes de l'année, notamment la saison des pluies.

Les causes des différences journalières peuvent être de plusieurs ordres :

— on n'observe pas de corrélation nette entre l'*éclaircissement* d'une demi-journée et l'assimilation de carbone pendant le même temps (fig. 8). Tout au plus, pour les deux premières stations semble-t-il y avoir des variations de sens opposé à celles de la lumière, suggérant une inhibition de l'assimilation (par exemple le 3-6 et le 6-6). Il faudrait pouvoir évaluer un seuil d'intensité à partir duquel se produit une telle inhibition;

— la *hauteur d'eau* couvrant le fond durant la demi-journée d'expérience joue certainement un rôle important surtout à la première station. Les fluctuations de la hauteur d'eau, dues à la marée sont régulièrement échelonnées dans le temps (fig. 3; pour une heure donnée, l'état de la marée est décalé d'une demi-heure environ par jour). Or les variations d'assimilation du carbone ne suivent pas de progression régulière d'un jour à l'autre. On peut seulement remarquer que la plus forte marée, correspondant à la plus faible hauteur d'eau le matin, se situe le 3 juin, jour du minimum d'assimilation à la première station;

— les variations d'un jour à l'autre pourraient également être dues à l'état de dispersion des populations qui fait que deux prélèvements en une

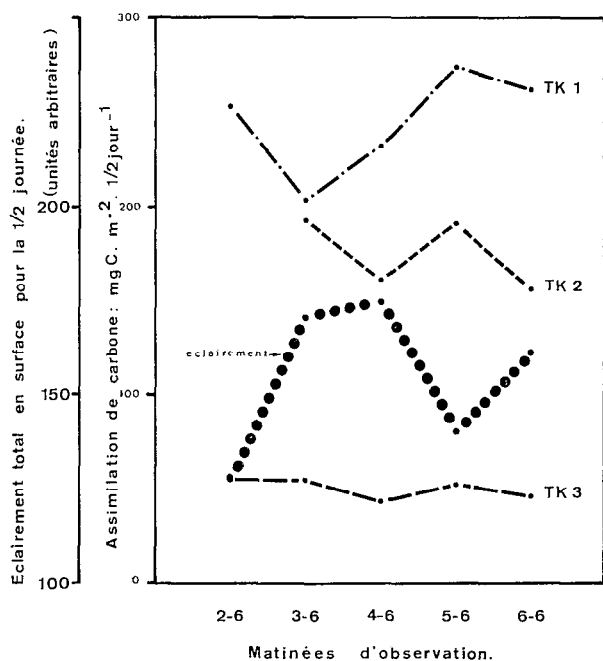


Fig. 8. — Comparaison entre la quantité de lumière reçue à la surface de la mer pendant une période de temps donnée, et l'assimilation de carbone aux différentes stations pendant le même temps.

même station ne peuvent être identiques. Comme je l'ai signalé plus haut, j'ai essayé de réduire cette variation en échantillonnant par petits prélèvements au hasard.

### 3.1.1.3. Différences entre la matinée et l'après-midi pour un jour donné.

Cette expérience a été réalisée le 3 juin aux stations TK 1, TK 2, TK 3. Deux périodes d'incubation différentes ont été étudiées :

- 1° du lever du soleil (5 h 30) au midi vrai (11 h 45);
- 2° du midi vrai au coucher du soleil (18 h).

L'éclairement en surface a été noté tout au long de la journée (fig. 9) : il est un peu plus important au total le matin (170,5 u.a. = éclairement intégré) que l'après-midi (150,7 u.a.). La courbe montre cette dissymétrie, assez peu accentuée toutefois par rapport aux autres journées où l'après-midi était généralement nettement moins éclairé que le matin (par ex. fig. 10). Le marnage, également reporté sur le graphique, produit une diminution de la hauteur d'eau le matin et une augmentation l'après-midi. Il y a combinaison de ces deux facteurs (éclairement en surface et épaisseur d'eau) de sorte que l'éclairement au fond est plus fort le matin que l'après-midi.

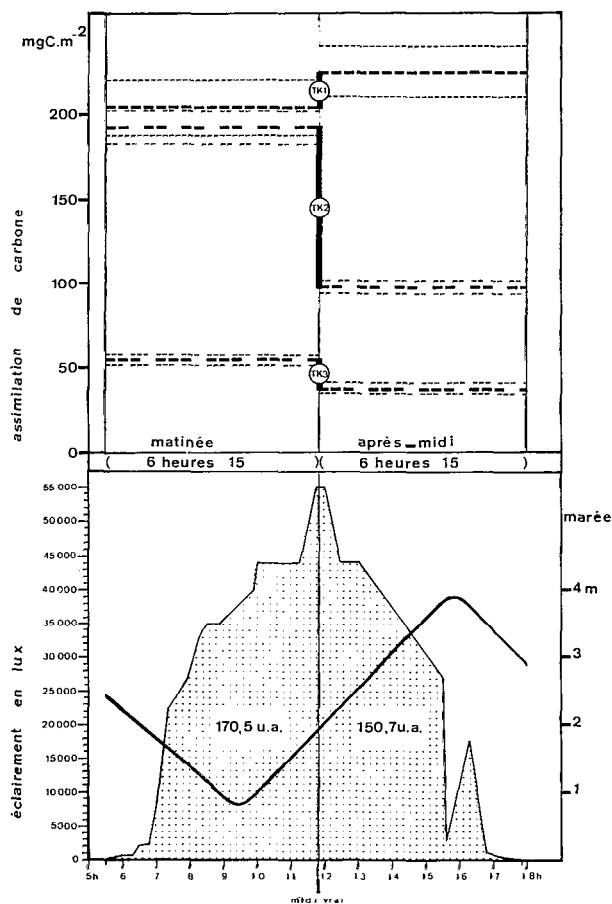


Fig. 9. — Le 3 juin 1970; partie supérieure: assimilation de carbone aux stations TK1, TK2, TK3, pour la matinée et l'après-midi (moyennes et limites de l'intervalle de confiance); partie inférieure: — éclairement en surface (courbe de variations en lux et éclairement total en unités arbitraires, u.a.) — trait épais, niveau de la marée.

Les résultats moyens sont donnés dans le tableau VIII et la figure 9.

TABLEAU VIII

Assimilation moyenne de carbone (mg. m<sup>-2</sup>) durant une matinée et un après-midi (3 juin 1970).

Stations	TK 1 —5 m	TK 2 —15 m	TK 3 —25 m
durée de l'incubation			
6 h 15 (5 h 30 à 11 h 45)	204,11 ± 16,54	193,43 ± 10,43	54,80 ± 3,37
6 h 15 (11 h 45 à 18 h.)	224,72 ± 15,29	98,19 ± 4,36	38,67 ± 2,97

Pour les profondeurs de 15 et 25 m, l'assimilation pendant les six heures de l'après-midi a été nettement inférieure à celle des six heures du matin. La situation semble inverse à 5 m de profondeur. (La comparaison des moyennes par le test *t* montre une différence juste significative au seuil de 5 %). Pourquoi cette assimilation pourrait-elle être un peu plus forte l'après-midi ? On remarquera que la hauteur d'eau était plus faible le matin. Peut-être l'assimilation de carbone par les microphytes est-elle inhibée à basse-mer quand la couche d'eau est faible. Ceci pourrait être un nouvel exemple d'inhibition de la photosynthèse par un éclaircissement excessif (STEEMANN-NIELSEN 1952, 1962; HUNDING 1971).

Quant aux deux stations plus profondes, outre par la différence d'éclaircissement, l'assimilation plus faible l'après-midi peut s'expliquer par des phénomènes dus aux manipulations : les échantillons sont prélevés vers 11 h, préparés et mis en place juste avant 11 h 45; les microorganismes photosynthétiques provenant de ces fonds peu éclairés et peu perturbés, subissent probablement un choc physiologique plus important lorsqu'ils sont manipulés aux environs de midi, même avec certaines précautions (1).

Il serait intéressant de vérifier par des cultures que certaines espèces végétales vivant à 15-25 m sont plus sensibles à ce « choc physiologique » que les espèces moins profondes. Par ailleurs, on peut penser qu'à marée haute, l'après-midi, les espèces de la station la moins profonde (TK 1) se trouvent dans les conditions optimales. Ceci est en partie confirmé par l'étude suivante.

#### 3.1.1.4. Variations diurnes et effets des durées variables d'exposition.

Cette étude a été réalisée le 4 juin à la station TK 1 (fig. 10). Étant donnée la faible profondeur à cet endroit, il est important de tenir compte de la marée. Le jour de l'expérience : la mer descend jusqu'à 10 h 05 puis remonte jusqu'à 16 h 27, l'amplitude est de 3 m. La partie inférieure de la figure 10 représente en plus de l'oscillation de la marée, la variation de l'éclaircissement en surface et sur le fond. La partie supérieure de la figure montre l'assimilation au long de la journée dans les flacons clairs (courbe), l'assimilation horaire (histogramme) et l'assimilation moyenne pour chaque demi-journée. La récolte de sédiment était faite avant 5 h 30; tous les flacons étaient mis en place entre 5 h 30 et 6 h; des groupes de 2 flacons étaient

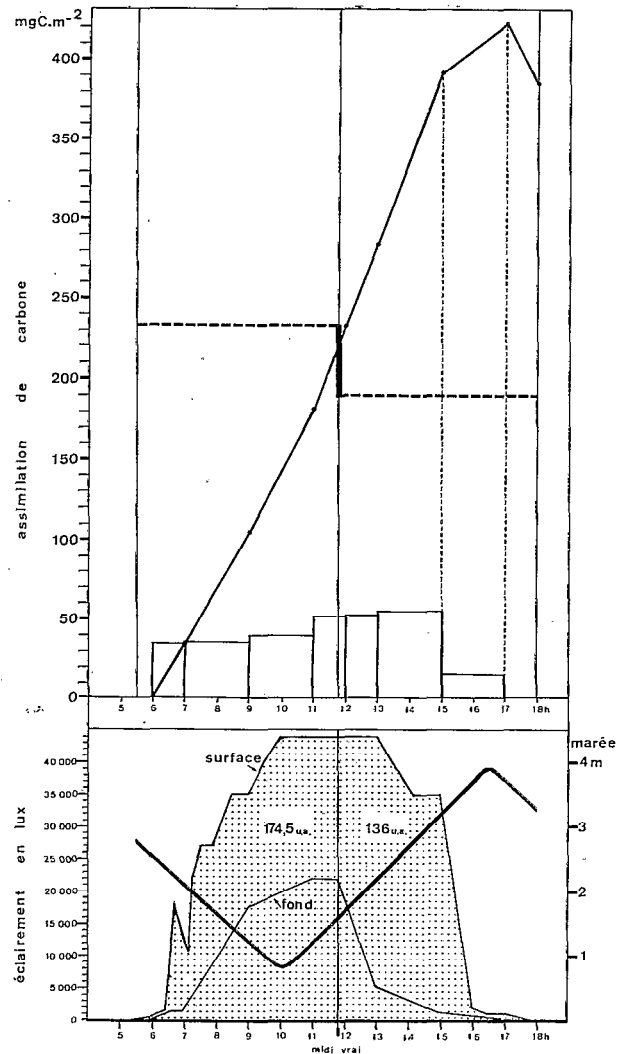


Fig. 10. — Le 4 juin 1970 : station TK1. *partie supérieure* : tirets = moyennes pour chaque demi-journée ; courbe = valeurs successives de l'assimilation, obtenues par prélèvements de flacons toutes les deux heures. — histogramme = moyennes horaires au cours de la journée.; *partie inférieure* : — éclaircissement en surface et sur le fond (courbes de variations en lux ; éclaircissement total en unités arbitraires, u.a.). — trait épais = niveau de la marée au cours de la journée.

relevés toutes les deux heures, quelquefois au bout d'une heure seulement en début, milieu et fin de journée.

On remarque que :

— jusque vers 11 h, le taux d'assimilation horaire augmente assez peu (de 34  $\text{mgC.m}^{-2}$  entre 6 et 7 h

(1) Des faits de cet ordre ont été souvent observés ; ainsi GOLDMAN et alii (1963) font état du dommage (« light injury ») causé au phytoplancton d'un lac antarctique par de trop fortes intensités lumineuses (plein soleil ou tubes lumineux débitant 1 langley/mn) qui ont pour effet de diminuer la photosynthèse.



à 38,7 mgC.m<sup>-2</sup> entre 9 et 11 h), alors que l'éclairement passe, en surface, de 0 à 44 000 lux et atteint également son maximum au fond (22 000 lux), et tandis que la marée baisse régulièrement (épaisseur d'eau minimale 3,5 m). La moyenne horaire pour ces 5 heures est de 36,2 mgC.m<sup>-2</sup>;

— à la marée montante, quand l'éclairement est stable et maximal, l'assimilation horaire est de 50,8 mgC.m<sup>-2</sup> (entre 11 et 12 h);

— ensuite, l'éclairement de surface étant toujours stationnaire, l'éclairement au fond diminue pendant que la marée monte. Or, bien que cet éclairement diminue — ou peut-être parce qu'il diminue — l'assimilation horaire augmente jusque 15 h. La moyenne horaire entre 11 h et 15 h est de 52,5 mgC.m<sup>-2</sup>;

— entre 15 et 17 h la moyenne horaire n'est plus que de 14,8 mgC.m<sup>-2</sup>. A partir de 17 h le graphique d'assimilation accuse une chute qui, pouvant être due à l'asphyxie ne sera pas interprétée (1).

L'augmentation de l'assimilation horaire après midi suggère une fois encore une inhibition due à l'excès d'éclairement dans la période précédente. Ces résultats concordent assez bien avec ceux de SOURNIA (1968) obtenus à Nosy-Bé sur du phytoplancton *in situ* à —1 m et —7 m. L'auteur fait état d'une « inhibition lumineuse en surface au milieu du jour, sans pouvoir assurer toutefois que l'excès de lumière est la cause directe de la diminution de l'activité photosynthétique ».

La période d'incubation (lever du soleil - midi vrai) choisie pour tout le reste des travaux à Nosy-Bé dans le but d'éviter un « choc lumineux » avant l'incubation, donne donc, pour les stations assez profondes telles que TK 2 et TK 3, une valeur surestimée de la production journalière si elle est calculée en doublant la valeur obtenue le matin; l'après-midi, nous l'avons vu, donne des chiffres plus faibles. Dans les stations de haut niveau, la situation est plus complexe : une estimation journalière fondée sur la première moitié du jour aurait été un peu trop faible le 3 juin ( $204 \times 2 = 408$  mg.m<sup>-2</sup> au lieu de  $204 + 225 = 429$  mg.m<sup>-2</sup> en réalité), un peu trop forte le 4 juin ( $232 \times 2 = 464$  mg.m<sup>-2</sup> au lieu de  $232 + 189 = 421$  mg.m<sup>-2</sup> en réalité), mais d'un ordre de grandeur tout à fait équivalent.

Il est possible de calculer la moyenne horaire sur 12 heures de jour grâce aux mesures incluant l'après-midi (soient les 3 et 4 juin). On obtient une valeur de 35,4 mgC assimilé par m<sup>2</sup> par heure de jour. En prenant comme base de calcul les 5 matinées de la semaine considérées comme périodes de 6 heures, bien représentatives, on obtient une

valeur un peu supérieure : 40,8 mg C assimilé par m<sup>2</sup> par heure de jour.

Certains auteurs dont Dory et alii (1967), après une série d'expériences en lumière fluorescente et en lumière du jour, préconisent de mesurer le taux de production d'une courte période de deux heures qui commencerait environ une heure trente après le lever du soleil ou bien finirait une heure avant son coucher. D'après ces auteurs, le taux horaire ainsi trouvé serait égal au *taux horaire moyen pour un jour de 24 heures*. Dans notre exemple, le taux horaire moyen (1/24<sup>e</sup> de la production journalière) calculé d'après les données de 2 jours ou de 5 demi-jours serait de 17,7 mgC.m<sup>-2</sup> ou de 20,4 mgC.m<sup>-2</sup>. Mais le taux horaire *in situ*, une heure trente après le lever du soleil est de 34 mgC.m<sup>-2</sup> environ et de 30 mgC.m<sup>-2</sup> à 17 h. Le résultat d'une incubation de 2 heures telle que la préconise Dory surestimerait beaucoup la production réelle. Cette méthode ne semble pas pouvoir être appliquée, en milieu benthique tout au moins.

### 3.1.1.5. Validité des mesures faites dans une station profonde: TK 4 —38 m.

La quatrième station ne fut étudiée que le premier jour : il apparut impossible de réaliser les 4 séries de manipulations tous les jours. Les comparaisons sont rendues plus difficiles du fait d'adaptations méthodologiques propres à cette station (cf. 2.2.2.3. B) : le sédiment était beaucoup plus fin, la décanation des particules dans les flacons au début de l'expérience était donc beaucoup plus longue et une partie de la lumière pouvait être perdue pour la photosynthèse. Nous avons choisi d'effectuer les prélèvements la veille au soir, de peser, filtrer, inoculer et mettre en place à la nuit. Les échantillons restaient *in situ* jusqu'au lendemain à midi et étaient « relevés » en même temps que ceux des autres stations.

(A) Des flacons noirs étant traités parallèlement, nous avons pu apprécier si la lumière avait pu, à cette profondeur, jouer ou non un rôle durant la matinée.

Les valeurs moyennes de l'assimilation de carbone (mg.m<sup>-2</sup>) pour une nuit suivie d'une matinée, à —38 m sont très voisines :

— flacons clairs :  $41,69 \pm 2,54$ ;  $\sigma = 3,04$  mgC.m<sup>-2</sup>;

- - flacons noirs :  $37,11 \pm 3,29$ ;  $\sigma = 2,07$  mgC.m<sup>-2</sup>.

La comparaison des moyennes par un test *t* bilatéral montre que la différence d'assimilation

(1) BALLESTER et MARGALEF (1965) ont expérimenté dans le phytoplancton sur des durées d'incubation allant de 1 heure à 9 heures. Ils observent des irrégularités à partir de 3 à 4 heures d'incubation et soulignent l'existence du recyclage interne du carbone.

entre flacons clairs et noirs est significative au seuil de 5 % : l'assimilation à la lumière serait donc légèrement plus forte (nous verrons en 3.1.2. l'ordre de grandeur de l'assimilation à l'obscurité aux autres stations).

(B) Pour comparer l'assimilation photosynthétique de cette station avec les stations moins profondes, j'ai, le même soir mis en place des flacons noirs et clairs en TK 1 et TK 3 (séjour *in situ* toute la nuit et la matinée suivante). Pour ces deux stations, j'ai mis en place au lever du soleil une autre série de flacons. Le tableau IX permet de comparer l'assimilation pendant la nuit suivie de la matinée et pendant la matinée seule.

En TK 1, la différence n'est pas significative alors qu'elle l'est évidemment en TK 3. Le fait d'isoler le sable de -5 m (qui est, rappelons-le, propre, assez grossier et contient surtout des espèces fermement attachées aux grains), pendant une nuit dans un flacon, ne semble pas avoir affecté beaucoup le processus photosynthétique.

TABLEAU IX

Assimilation de carbone ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ ) en flacons clairs pendant deux périodes comprenant ou non la nuit.

Stations périodes d'incubation	TK 1	TK 3	TK 4
nuit+ matinée	249,97 ± 20,95	70,73 ± 4,53	41,69 ± 2,54
matinée seule	253,33 ± 13,54	55,36 ± 2,95	

En dehors d'un certain recyclage du  $\text{CO}_2$  expiré il ne semble pas y avoir en TK 1 de fixation de carbone pendant la nuit. En TK 3 par contre, le confinement de l'échantillon de sable pendant la nuit se traduit par un accroissement notable de la quantité de carbone assimilé : si l'on compare le chiffre de 70,7  $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}$  aux données des seules matinées du reste de la semaine pour cette même station ( $\bar{m} = 50,24 \text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}$ ) on voit que la différence est notable.

Plusieurs faits peuvent expliquer ces différences entre stations et entre périodes considérées :

1° *fixation pendant la nuit* : le sédiment fin en TK 3 contient une microflore différente de celle de TK 1 ; on peut présumer que l'absence d'agitation y favorise le développement bactérien, responsable d'une fixation chimiosynthétique en général importante ;

2° *ralentissement de la photosynthèse dans les échantillons prélevés le matin* :

Les particules les plus fines en TK 3 (fig. 2) retombent très lentement lors de la mise en place des flacons. Nous avons observé à 25 m que le trouble créé peut durer plus d'une heure. Mais à l'inverse, cet inconvénient perd de l'importance avec la profondeur puisque l'éclairement est très faible en début de matinée. Cependant, dans de tels sédiments, la microflore forme une couche mince en surface ; après une perturbation aussi sévère que celle de la mise en flacons, on peut admettre un temps de latence nécessaire à la remise en place des microphytes.

Il s'avère que, dans les sédiments où la fraction fine est abondante, la méthode qui consiste à prélever le sable au matin de l'expérience et à le replacer *in situ* au lever du jour risque d'amener une sous-estimation de la production. Pour cette raison, nous avons abandonné cette pratique à la station TK 4.

(C) Pour évaluer si les différences constatées entre l'assimilation « nuit+matinée » et « matinée » seule étaient dues, en fait, à l'assimilation pendant la nuit, nous avons étudié aux stations TK 1 et TK 3 l'assimilation des flacons noirs dans le même temps.

TABLEAU X

Assimilation de carbone ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ ) en flacons noirs pendant deux périodes comprenant ou non la nuit.

Stations périodes d'incubation	TK 1	TK 3	TK 4
nuit+ matinée	48,21 ± 3,40	43,97 ± 3,34	37,11 ± 3,29
matinée seule	47,06 ± 1,37	39,07 ± 2,79	

Les moyennes pour TK 1 et TK 3 ne sont pas significativement différentes (au seuil de 5 %) : l'assimilation du carbone à l'obscurité est donc à peine affectée par l'incubation nocturne supplémentaire.

La comparaison des tableaux IX et X montre qu'à la première station aucune assimilation nocturne n'est mise en évidence ni dans les flacons clairs, ni dans les flacons noirs. On peut donc supposer que, si elles existent dans ce milieu, les possibilités totales de chimiosynthèse sont plus limitées que dans les autres sédiments. L'étude détaillée de

l'assimilation à l'obscurité (3.1.2.) confirme ce point de vue (dans l'exemple ci-dessus TK 1 : flacons noirs, 19 % des flacons clairs, TK 3 : 62 et 70 %, TK 4 : 89 %). On note une certaine similitude entre les sédiments TK 3 et TK 4. Or, en TK 3, l'assimilation à la lumière pendant la « matinée seule » correspond à 78 % de l'assimilation « nuit + matinée ». On peut donc considérer les valeurs moyennes pour TK 4 comme légèrement surestimées par rapport aux autres.

### 3.1.2. FIXATION DE CARBONE A L'OBSCURITÉ.

Elle est évaluée en traitant les flacons noirs exactement de la même manière que les flacons clairs.

Dans de nombreux travaux, les quantités obtenues à l'obscurité (« dark assimilation » ou « dark fixation »), sont soustraites des valeurs obtenues en flacons clairs; on suppose ainsi que l'on tient seulement compte de l'assimilation *photosynthétique* du carbone (STEELE et BAIRD 1968, LEACH 1970, GARGAS 1970, HUNDING 1971). Il apparaît en réalité que cette différence peut ne pas représenter toute l'assimilation photosynthétique; comme le souligne SOURNIA (1971) à propos du phytoplancton, « ce procédé implique que les réactions étudiées se déroulent identiquement dans les deux flacons ». Or, au contraire, « ...une inhibition par la lumière de l'assimilation non photosynthétique doit même être envisagée (WATT 1966), ainsi la soustraction ... risque de causer une légère sous-estimation de la production. » Le problème de cette fixation mérite une étude bibliographique.

#### 3.1.2.1. État actuel de la question.

##### A. Phytoplancton.

Les données relatives à la fixation de carbone à l'obscurité par le phytoplancton sont en général exprimées en pourcentage de la fixation à la lumière. Elles sont assez nombreuses et très variables.

Citons par exemple, BROUARDEL et SERRUYA 1967 : (Lac Léman) importance relative croissant avec la profondeur (3 % en surface, 43 % à 30 m, 100 % à 40 m) et variable avec la saison (0,8 % en hiver, 16 % en été);

SEKI 1968 : (Aburatsubo Inlet, Japon) assimilation à l'obscurité au printemps atteignant 50 % de la photosynthèse, 2 à 8 % seulement le reste de l'année sauf au voisinage du fond et dans le sédiment (20 %); en 1967, SEKI avait prouvé que cette assimilation n'était pas seulement due aux bactéries hétérotrophes ou aux champignons mais, surtout en hiver par exemple, à des diatomées telles que *Nitzschia closterium* et *Phaeodactylum tricorutum* qui assimilent alors des composés organiques (MONHEIMER 1972).

GERLETTI 1968 (Lac Majeur) note dans les niveaux bien

illuminés (jusqu'à 10 m) une importance relative de quelques %, et une augmentation avec la profondeur allant jusqu'à 100 % à 20-25 m.

STEEMANN-NIELSEN 1960 estime à 1 à 3 % « the dark fixation in percentage of the fixation at light saturation »; ce pourcentage augmente 1° si le taux de photosynthèse devient très bas ce qui est logique (25,7 % dans la lagune de Venise), 2° si l'expérience dure trop longtemps. L'auteur cite de nombreux exemples, 1 à 5 % durant l'expédition de la « Galathea » (STEEMANN-NIELSEN et AABYE JENSEN 1957), dans l'Atlantique 1 à 3 % (CURRIE 1958), le Sud Pacifique 15,5 % (JONES, THOMAS et HAXO 1958), le Pacifique central 5,2 % (DOTY 1958), et il conclut que « ...it is not possible absolutely to compare the results obtained by different workers... » principalement en raison des différences de techniques utilisées : volume d'eau échantillonné, temps d'incubation, traitement des filtres par les acides, ainsi que du degré de pollution de l'eau, de son caractère productif ou non, etc. Cette conclusion reste encore valable actuellement malgré les efforts de standardisation méthodologique.

Dans le port de Barcelone, MARGALEF et HERRERA 1966 font état d'un chiffre de 68,7 % de la fixation à la lumière en novembre et en décembre alors qu'il n'est que de 0,6 à 5,5 % en août. Les auteurs attribuent cette très forte assimilation à l'obscurité à l'activité, partiellement inhibée par la lumière en été, des très abondantes bactéries du port.

PARSONS et alii (1972) signalent dans le « Great Central Lake » des assimilations à l'obscurité exceptionnellement fortes (50 %) considérées comme un effet secondaire de l'enrichissement en sels nutritifs (fertilisation).

##### B. Phytobenthos.

En général, l'assimilation à l'obscurité semble plus importante dans le benthos que dans le plancton.

GRØNTVED (1960, 1962) donne des valeurs de 10,5 %, 7,4 % et 8,1 % selon les régions; mais les résultats pour la seule fraction contenant le matériel en suspension sont de 13,6 %, 37,5 % et 7,2 % alors que la fraction sableuse proprement dite donne 8,5 %, 4,0 % 8,9 % (méthodologie particulière).

GARGAS (1970) analyse la fixation à l'obscurité sur des échantillons prélevés de plus en plus profondément le long d'une carotte et constate une légère augmentation de cette fixation avec la profondeur : 8 à 10 % dans le premier centimètre, 10 à 12 % de 1 à 2 cm. Il explique ce fait par la présence dans le matériel benthique de flagellés, champignons hétérotrophes et nombreuses bactéries.

HUNDING (1971) indique 3 à 6 % dans un lac et des « valeurs plus fortes » au printemps.

Dans les eaux côtières nord-américaines, BURKHOLDER et alii (1965) signalent des fixations à l'obscurité, en incubateur, allant de 5 à 10 % de la quantité fixée à la lumière, et des valeurs supérieures (mais non précisées) pour les eaux polluées.

Enfin, il n'est pas jusqu'aux sédiments très profonds qui n'aient été étudiés de ce point de vue. Ainsi, SEKI et ZOBELL (1967) trouvent à 9500 m

une assimilation de  $1 \mu\text{g C.kg}^{-1}$  (sédiment humide). jour<sup>-1</sup> et de  $10 \mu\text{g C.kg}^{-1}$ .jour<sup>-1</sup> à 1600 m. Les organismes responsables sont des bactéries.

### 3.1.2.2. Résultats à Nosy-Bé.

Les résultats obtenus sont résumés sur les figures 11, 12 et rapprochés de ceux qui concernent la fixation à la lumière à la figure 13.

Les courbes de la partie supérieure de la figure 11 montrent que la fixation à l'obscurité ne varie pas

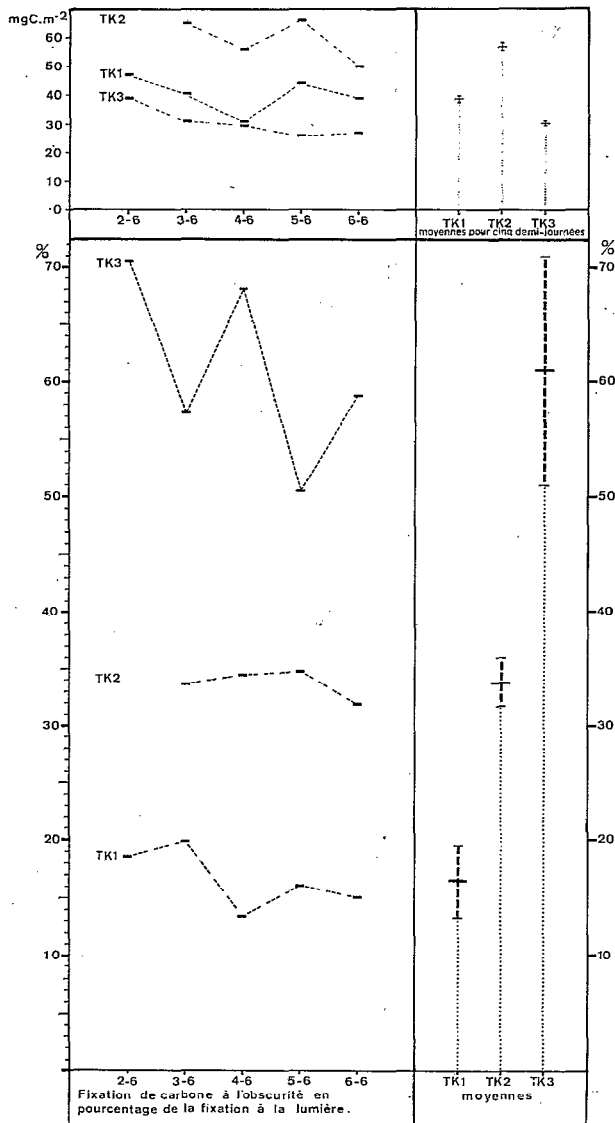


Fig. 11. — Fixation de carbone à l'obscurité; partie supérieure: fixation chaque demi-journée aux stations TK1, TK2, TK3 en mg de carbone par m<sup>2</sup>; partie inférieure: fixation en pourcentage de la fixation à la lumière; partie droite: moyennes et limites des intervalles de confiance.

Fixation de C à l'obscurité (en % de la fixation à la lumière)

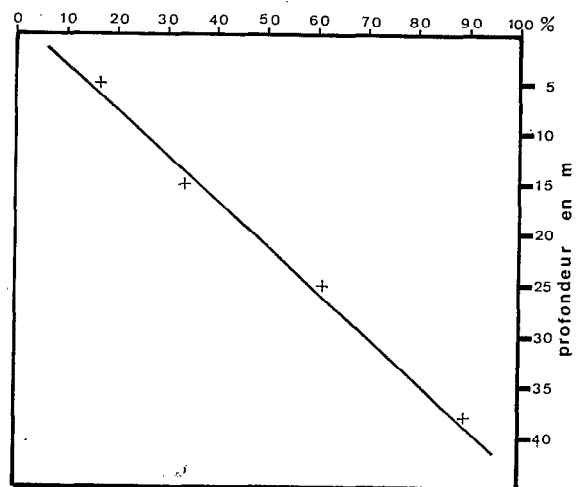


Fig. 12. — Fixation de carbone à l'obscurité en fonction de la profondeur.

régulièrement, en valeur absolue, avec la profondeur: la station TK 3 ( $30,35 \pm 0,58 \text{ mgC.m}^{-2}.1/2 \text{ jour}^{-1}$ ) montre une fixation toujours un peu inférieure à celle de la station TK 1 ( $38,87 \pm 0,86 \text{ mgC.m}^{-2}.1/2 \text{ jour}^{-1}$ ); par contre, celle de la station TK 2 ( $57,18 \pm 1,43 \text{ mgC.m}^{-2}.1/2 \text{ jour}^{-1}$ ) est toujours supérieure et parfois presque double de celle trouvée en TK 1. Elle équivaut aussi à la fixation à la lumière en TK 3 (fig. 13). Des études sur la richesse relative de ces différents fonds en composés organiques assimilables et en micro-organismes chimiosynthétiques expliqueraient peut-être ces différences.

L'analyse de variance sur l'ensemble des résultats amène à des conclusions très voisines de celles qui concernaient la fixation de carbone à la lumière c'est à dire que les différences entre jours ont beaucoup moins d'importance que les différences entre stations. Ici, la variabilité entre les jours ne s'explique guère que par des différences dans les contenus des flacons. Il est à noter surtout que les variances des séries de résultats à l'obscurité sont très inférieures aux variances obtenues dans les expériences à la lumière ce qui justifie l'utilisation de deux flacons noirs seulement par expérience au lieu de quatre clairs.

Dans la partie inférieure de la figure 11 on trouve la représentation de l'assimilation à l'obscurité par rapport à l'assimilation à la lumière (l'expression en % est plus fréquente dans les textes que l'expression en valeurs absolues). Le pourcentage passe du simple ( $16,55 \pm 3,18 \%$ ) au double ( $33,66 \pm 2,15$ ) entre 5 et 15 m, puis double encore ( $61,01 \pm 9,96 \%$ ) entre 15 et 25 m. Comme il a été dit plus haut (3.1.1.5.C), la fixation à l'obscurité, évaluée par

TABLEAU XI

Analyse de variance. Variabilité de l'assimilation de carbone à l'obscurité en fonction des stations et des jours

Sources de variation	Degrés de liberté	Somme des carrés des écarts	Carrés moyens	F	Composantes de la variance %	
différences entre stations	2	7 049,23	3 524,61	26,8***	169,65	82,1
différences entre jours dans les stations	15	1 972,55	131,50	24,6***	31,54	15,2
variation résiduelle	46	245,39	5,33		5,33	2,5

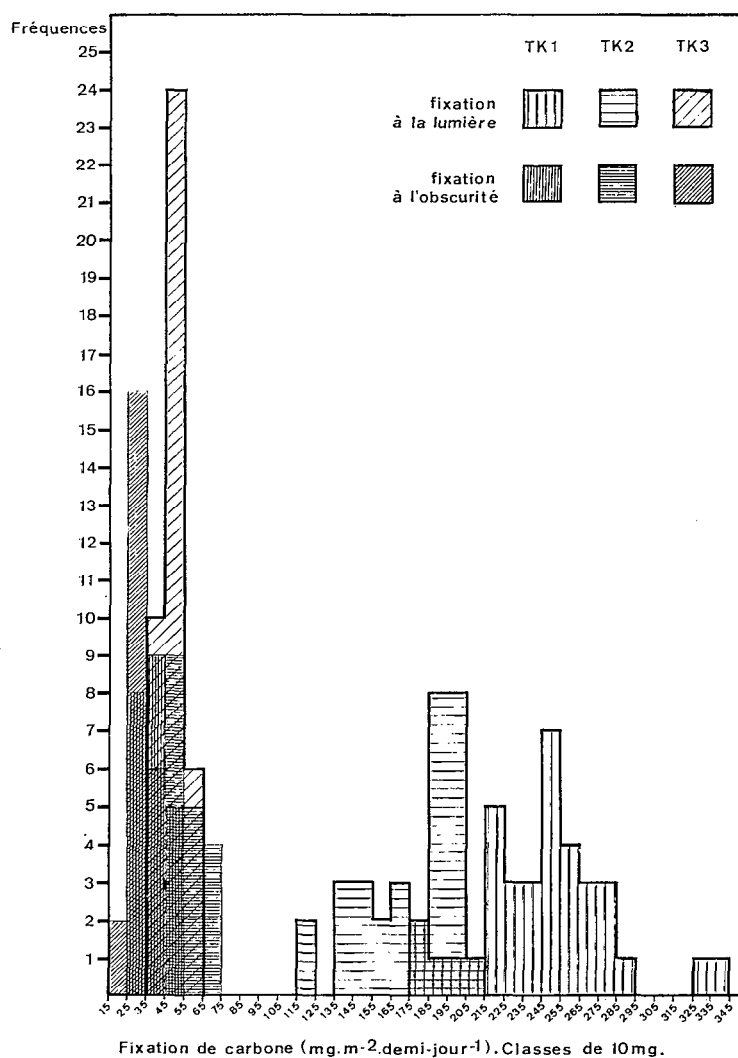


Fig. 13. — Distribution des valeurs observées de la fixation de carbone à la lumière et à l'obscurité en TK1, TK2, TK3.

une seule série de mesures à la station TK 4 (—38 m), atteint presque 90 % de la fixation à la lumière. Cet accroissement de la fixation relative à l'obscurité avec la profondeur (fig. 12) est en accord avec les travaux de nombreux auteurs (3.1.2.1.).

Une remarque méthodologique s'impose. Il se peut que les valeurs élevées de la fixation de carbone à l'obscurité soient dues à un « nettoyage » insuffisant des échantillons par les vapeurs de HCl fumant. Du  $^{14}\text{C}$  non assimilé pourrait être encore présent. Cette imperfection de la méthode n'est sans doute pas négligeable. LEACH (1970) fait également cette remarque lorsqu'il donne des valeurs de 10 à 20 %. McALLISTER (1961) juge ce problème important dans les mesures sur filtres pour le phytoplancton. Des correctifs suffisants sont à trouver.

On ajoutera qu'une certaine quantité de  $^{14}\text{C}$  fixé sur les échantillons peut provenir d'échanges physiques des deux isotopes du carbone avec le

sable calcaire. Enfin, au cours de la filtration, la présence d'un peu de lumière peut également constituer une source d'erreur.

Quelles que soient les erreurs expérimentales à relever dans l'évaluation de la fixation de carbone à l'obscurité, celle-ci atteint réellement, dans le milieu benthique, des valeurs importantes. Il devient indispensable d'en donner toujours l'expression en valeur absolue. Les comparaisons de cette fixation entre biotopes divers constitueront un élément d'information important sur les conditions biotiques régnant sur ces fonds notamment sur les activités bactériennes.

### 3.2. Pigments.

Les résultats concernant les teneurs pigmentaires sont résumées dans le *tableau XII*.

TABLEAU XII

Teneurs en chlorophylle *a*, phéopigments et rapports divers dans les quatre stations (moyennes et limites de l'intervalle de confiance au coefficient de sécurité de 95 %). (\* une valeur seulement).

Stations \ Pigments	Chlorophylle <i>a</i>		Phéopigments		Chl <i>a</i> / Phéo.	DO 665 <sub>0</sub>	DO 430	mgC.mgChl <i>a</i> <sup>-1</sup> .h <sup>-1</sup>
	mg.m <sup>-2</sup>	μg.g <sup>-1</sup>	mg.m <sup>-2</sup>	μg.g <sup>-1</sup>		DO 665 <sub>a</sub>	DO 665	
TK 1	31,52 ±6,45	4,29 ±0,92	18,19 ±2,18	2,48 ±0,38	1,72 ±0,25	1,44	2,61 ±0,10	1,09 ±0,10
TK 2	34,03 ±10,17	4,94 ±0,95	34,24 ± 6,80	4,98 ±0,95	0,99 ±0,27	1,34	2,71 ±0,13	0,58 ±0,18
TK 3	21,49 ±15,74	3,18 ±2,43	47,87 ±22,16	7,05 ±3,54	0,41 ±0,15	1,20	3,24 ±0,10	0,22 ±0,21
TK 4*	2,74	0,48	32,25	5,65	0,08	1,05	4,00	0,29

Notons que les valeurs de chlorophylle *a* et de phéopigments sont données dans deux unités : mg.m<sup>-2</sup> de sédiment en place ou bien μg.g<sup>-1</sup> de sable sec pour permettre d'éventuelles comparaisons.

On trouve des teneurs rapportées au poids sec chez VALLENTYNE (1955), VALLENTYNE et CRASTON (1957), FOGG et BELCHER (1961), TIETJEN (1968), STEELE et BAIRD (1968), PAMATMAT (1968), HARGRAVE (1969), LEACH (1970), ODUM (1970), et des teneurs rapportées à la surface chez MOUL et MASON (1957), TAYLOR et GEBELEIN (1966), MOSS et ROUND (1967), MOSS (1968), PAMATMAT (1968), HICKMAN et ROUND (1970), FENCHEL et STRAARUP (1971), BUNT et *alii* (1972).

#### 3.2.1. REMARQUES GÉNÉRALES (tab. 12, fig. 14).

Les variations avec la profondeur des teneurs

en chlorophylle *a* ne suivent pas de gradient très net positif ou négatif. Par contre, le rapport Chl *a*/Phéo. et le rapport DO 665<sub>0</sub>/DO 665<sub>a</sub>, plus utilisé, diminuent avec les profondeurs croissantes des stations tandis que les teneurs en phéopigments et le rapport DO 430/DO 665 augmentent dans le même temps.

#### 3.2.2. TENEURS PIGMENTAIRES.

La teneur en phéopigments tend à augmenter avec la profondeur. Elle passe d'une valeur très inférieure à celle de la chlorophylle *a* à 5 m (TK 1) à une valeur plus que double (TK 3) à 25 m. Ces résultats confirment un fait d'observation visuelle

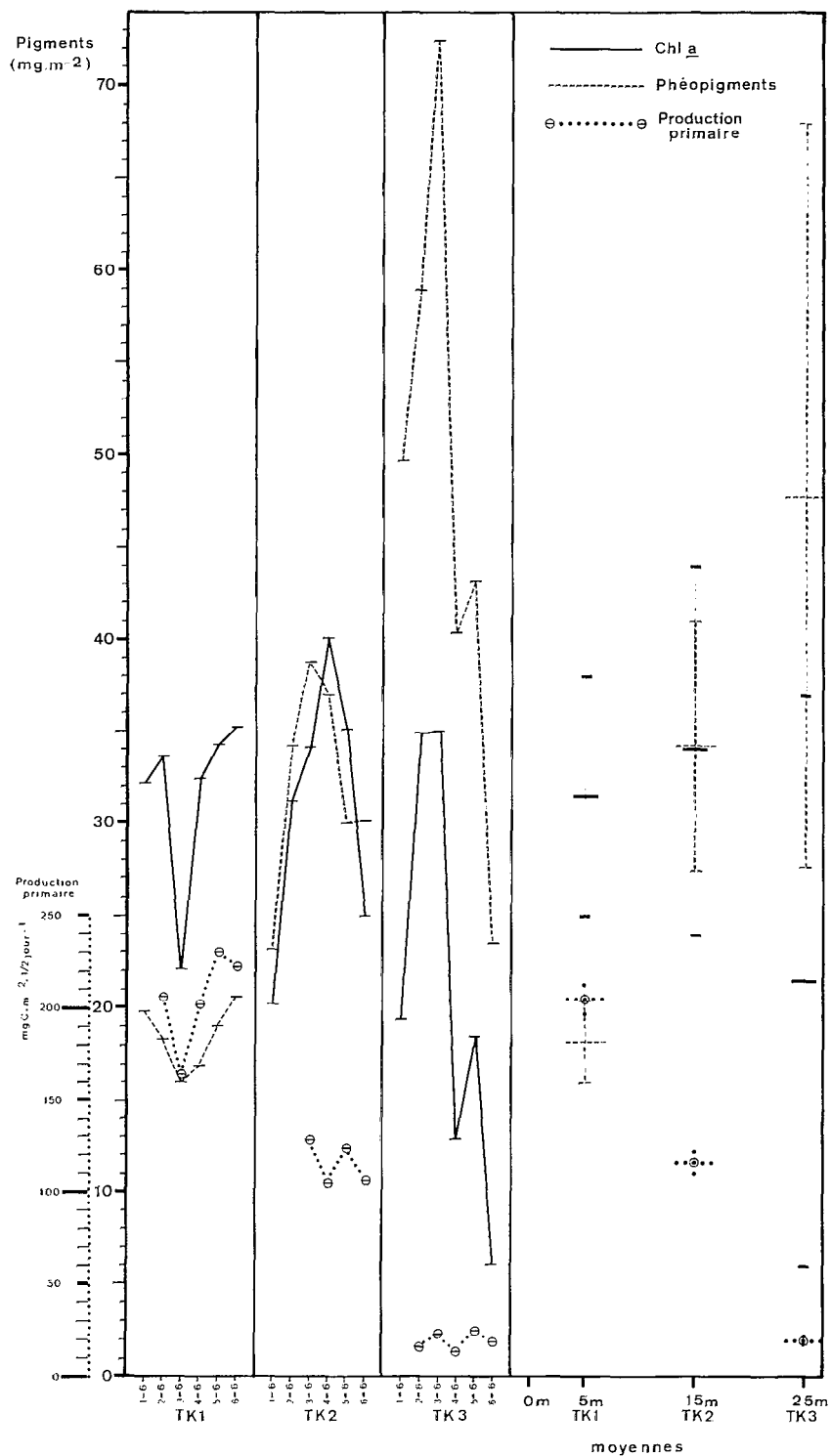


Fig. 14. — Variations des teneurs en chlorophylle *a* et en phéopigments ( $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ ) et de la « production primaire » (assimilation à la lumière diminuée de l'assimilation à l'obscurité ;  $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot 1/2 \text{ jour}^{-1}$ ) en fonction des jours et des stations. *Partie droite* : moyennes et limites des intervalles de confiance.

à savoir que la teneur en éléments détritiques est souvent de plus en plus forte avec les profondeurs croissantes, avec une granulométrie de plus en plus fine, avec un hydrodynamisme de plus en plus faible. A la station TK 3, les concentrations en phéopigments sont maximales, atteignant une fois 72,41 mg.m<sup>-2</sup>.

En ce qui concerne la chlorophylle non dégradée, souvent dénommée globalement « chlorophylle *a* active » et assimilée à la « biomasse » par certains auteurs, les teneurs, fortes dans les deux premières stations, ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre. Par contre à —25 m et —38 m, la concentration diminue et devient très irrégulière ( $\sigma = 13,04$  en TK 3 contre 5,36 et 6,41 en TK 1 et TK 2) ce qui indiquerait une plus forte tendance à la répartition en « taches » des organismes chlorophylliens aux plus grandes profondeurs (cf. 3.1.1.2.). La valeur obtenue à —38 m est très faible. La variabilité augmente également avec la profondeur pour les phéopigments ( $\sigma_1 = 1,81$ ,  $\sigma_2 = 4,29$ ,  $\sigma_3 = 18,35$ ). Ces teneurs en phéopigments sont très élevées par rapport à celles que l'on trouve dans le phytoplancton d'eaux oligotrophes. Comme nous l'avons souligné pour la fixation du carbone à l'obscurité, on ne saurait se dispenser de tenir compte, dans le benthos des teneurs en phéopigments qui interfèrent de façon importante dans les résultats sur les pigments photosynthétiques. Les mesures faites sans acidification seraient erronées.

### 3.2.3. RAPPORTS.

Le rapport de la chlorophylle *a* aux phéopigments (Chla/Phéo.) est voisin de 1 à 15 m tandis qu'à 5 m dans un sable bien oxygéné il est de 1,7.

Le rapport DO 665 o/DO 665 a est seulement de 1,44 à 5 m alors que la chlorophylle *a* purifiée mesurée de cette façon avant et après acidification donne 1,65 à 1,70 (LORENZEN 1965). Je dois signaler qu'à d'autres époques de l'année j'ai trouvé à 5 m des valeurs très voisines de 1,7. LORENZEN dans le phytoplancton obtient des valeurs tout à fait comparables à celles de notre station la moins profonde. Une diminution du rapport DO 665 o/DO 665 a avec la profondeur est parfois signalée dans le plancton notamment par YENTSCH (1965 b).

Le rapport DO 430/DO 665, indice de l'abondance relative des caroténoïdes et de la chlorophylle *a*, a été utilisé uniquement dans le phytoplancton (MARGALEF 1960, 1961, 1965; HERRERA et MARGALEF 1963, WAUTHY et LE BOURHIS 1966, SOURNIA 1968, TRAVERS 1971, CAHET et alii 1972) où il atteint toujours des valeurs nettement supérieures à 3. Dans nos stations et à cette saison, il est toujours inférieur à 4; or dans le phytoplancton, les valeurs inférieures à 4 sont trouvées pendant les périodes

annuelles de forte production primaire et surtout les périodes initiales des successions (MARGALEF et CASTELLVI 1967, MARGALEF et BALLESTER 1967). Des travaux ultérieurs permettront d'en comprendre mieux la signification dans le benthos.

Il suit dans nos stations une progression inverse de celle du rapport Chla/Phéo. Nous verrons plus loin qu'il existe une bonne corrélation entre DO 430/DO 665 et l'assimilation de carbone : (fig. 15, e). La production diminue quand le rapport augmente. Par ailleurs, il suit la même progression que la teneur en phéopigments qui, elle-même est en relation directe avec le pourcentage de la fixation de carbone à l'obscurité par rapport à la fixation à la lumière.

Enfin notons que les variances des séries de mesures relatives à cet indice sont faibles (écarts types : 0,087; 0,085; 0,008 en TK 1, TK 2, et TK 3) ce qui en fait une donnée sûre.

Pour le rapport « mgC fixé à l'heure par mg Chla » (mgC.mgChla<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>) assimilé souvent au rapport « production / biomasse » et appelé « capacité photosynthétique », si les valeurs trouvées à Nosy-Bé sur le fond sont dans la même gamme que celles des fonds de Loch Ewe en Écosse (STEELE et BAIRD 1968), elles n'ont rien de commun avec les valeurs trouvées dans le phytoplancton côtier de Nosy-Bé (SOURNIA 1968) qui varient entre 3,2 et 13,3 mgC.mgChl<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup> (0,22 à 1,9 sur le fond). Ceci tendrait à prouver qu'il existe sur le fond un rendement très inférieur de la chlorophylle. Dans les conditions de l'expérience (étude d'une couche de 1 cm d'épaisseur de sédiment) bien peu d'organismes chlorophylliens sont exposés aux rayons lumineux par rapport à la quantité totale de chlorophylle *a* présente dans un centimètre de sable. Ce rendement « Production / Biomasse », serait encore diminué si l'on tenait compte de toute la chlorophylle *a* (dite active) qui se trouve bien en-dessous du premier centimètre (j'ai trouvé cette Chl *a* jusqu'à 15 cm en TK 1, 9 cm en TK 2, 2 à 3 cm en TK 3). Cette chlorophylle active se trouve placée seulement par intermittence dans les conditions favorables pour la production : on a vu à la fin du paragraphe 2.1.4.2. que la lumière ne pénétrait à l'intérieur des sédiments que sur quelques millimètres (FENCHEL 1971). De plus chaque grain de sable comporte, à chaque instant, une face cachée à la lumière. Donc, contrairement au milieu phytoplanctonique, les quantités de chlorophylle *a* réellement présentes dans le sédiment ne sont utilisées que dans une faible proportion. Le reste est présent sous forme latente, et utilisable lors de la remise en suspension des sédiments surtout dans les stations à hydrodynamisme important qui sont le plus souvent des sables (STEELE et BAIRD 1968, RIZNYK et PHINNEY 1972). On peut alors parler d'un « potentiel photosynthétique » énorme déjà signalé par GRØNTVED



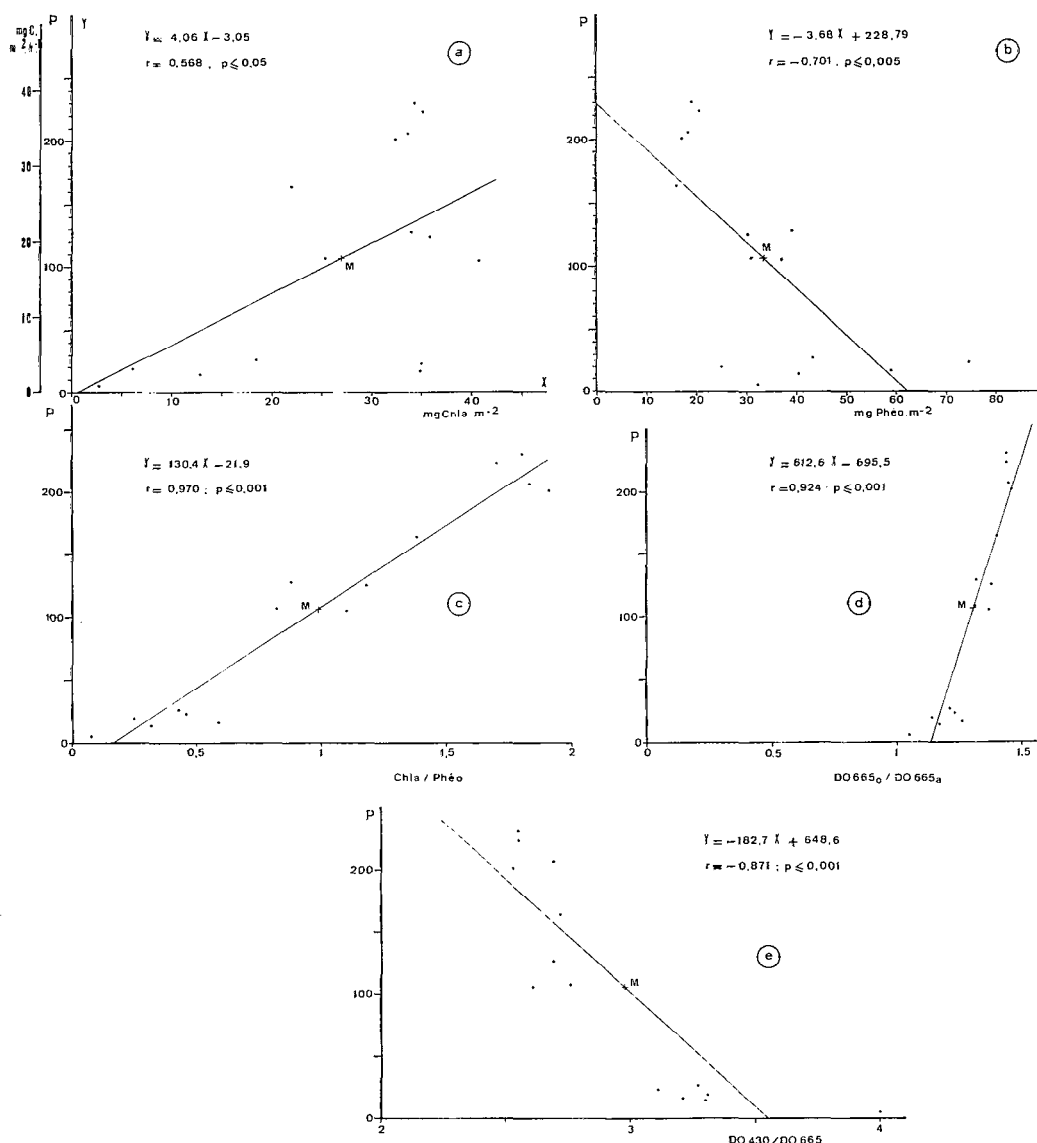


Fig. 15. — Droites de régression liant la production primaire aux principaux paramètres relatifs aux pigments. On a toujours représenté en ordonnée la production primaire en mg de carbone par m<sup>2</sup> par 1/2 jour (P). En a on donne en outre l'échelle de la production exprimée en mg. par m<sup>2</sup> par heure. M est sur chaque droite le point moyen.

(1960, 1962) et évalué sous forme de « production optimale » par COLOCOLOFF (sous-presse) pour des sables de la région de Marseille. PAMATMAT (1968) donne une amplitude de 10 cm à la zone où se produisent non seulement des mouvements de sédiments, mais aussi des migrations verticales de diatomées.

Pour expliquer la faiblesse du rendement Production / Biomasse, on peut aussi remarquer que, dans le sédiment, la lumière est rarement saturante. D'autre part, la masse des organismes qui respirent

est plus forte que dans le plancton ce qui explique que la masse pigmentaire donne finalement lieu à une production nette plus basse (MARGALEF 1960).

### 3.3. Corrélations entre pigments et production primaire.

Par un souci de standardisation dans l'expression des résultats et pour éviter une surestimation (cf. 3.1. et 3.1.2.) nous considérons ici, sous toutes réserves, la « production primaire » comme équivalant

à l'assimilation de carbone à la lumière diminuée de l'assimilation à l'obscurité. En valeurs moyennes, les résultats de cette soustraction sont :

205 mgC.m<sup>-2</sup> à -5 m, 116 mgC.m<sup>-2</sup> à -15 m, 20 mgC.m<sup>-2</sup> à -25 m et 4,5 mgC.m<sup>-2</sup> à -38 m pour les demi-journées étudiées ici, soit approximativement 410, 232, 40 et 9 mgC.m<sup>-2</sup>.jour<sup>-1</sup> (cf. réserves 3.1.1.4. à propos de l'extrapolation à une journée).

Nous avons choisi de faire entrer dans les analyses les résultats concernant la durée d'expérience effective d'une matinée. Le demi-jour tropical étant pratiquement de 6 heures, pour exprimer selon l'habitude la capacité photosynthétique en mgC.mgChla<sup>-1</sup>.h<sup>-1</sup>, on a divisé la production semi-diurne par six.

Comme nous l'avons déjà constaté en 3.1.1.3 et 3.1.1.4 (différences entre matin et après-midi, différences entre les heures du jour), le terme de « production horaire » est ambigu : les don-

nées de base permettant d'aboutir à une valeur horaire de la production sont extrêmement variables suivant les auteurs (durées des incubations, moment du jour considéré etc., cf. par exemple HICKMAN et ROUND 1970, MARSHALL 1970, BUNT et *alii* 1972). Mais il s'agit de paramètres couramment utilisés, qui n'en sont pas moins contestables dans certains cas.

Les 7 variables traitées ici (1) comportent chacune 15 valeurs.

Ces variables sont :

teneur en chlorophylle a	: Chl a mg.m <sup>-2</sup>
teneur en phéopigments	: Phéo. mg.m <sup>-2</sup>
rapport	: Chl a/ Phéo.
rapport des densités optiques	: DO 665 o/DO 665 a
rapport des densités optiques	: DO 430/DO 665
production primaire	: P mgC.m <sup>-2</sup> .1/2 jour <sup>-1</sup>
capacité photosynthétique	: mgC.mg Chla <sup>-1</sup> .h <sup>-1</sup>

La matrice de corrélation est reproduite au tableau XIII.

TABLEAU XIII

Matrice de corrélation entre 7 paramètres dans les 4 stations étudiées durant 5 jours

	Chla mg.m <sup>-2</sup>	Phéo. mg.m <sup>-2</sup>	Chla/Phéo.	$\frac{DO\ 665\ o}{DO\ 665\ a}$	$\frac{DO\ 430}{DO\ 665}$	P mgC.m <sup>-2</sup> . 1/2 jour <sup>-1</sup>	mgC. mg Chla <sup>-1</sup> .h <sup>-1</sup>
Chla mg.m <sup>-2</sup>	1	+0,112	+0,646	+0,779	-0,772	+0,568	+0,264
Phéo. mg.m <sup>-2</sup>		1	-0,628	-0,493	+0,433	-0,701	-0,852
Chla/Phéo			1	+0,964	-0,868	+0,970	+0,859
$\frac{DO\ 665\ o}{DO\ 665\ a}$				1	-0,946	+0,924	+0,779
$\frac{DO\ 430}{DO\ 665}$					1	-0,871	-0,615
P mgC. m <sup>-2</sup> . 1/2 jour <sup>-1</sup>						1	+0,920
mgC. mg Chla <sup>-1</sup> . h <sup>-1</sup>							1

(1) Programme CORRE de la bibliothèque I.B.M. ; calculatrice I.B.M. 360/44 du Centre de calcul de Luminy.

### 3.3.1. PRODUCTION PRIMAIRE ET CHLOROPHYLLE *a* : (figure 15, a).

Cette relation étudiée dans le phytoplancton donne généralement des coefficients de corrélation positifs et élevés. Par exemple ANDERSON et BANSE (1965) : +0,591 à +0,928; MARGALEF (1965) : +0,964, SOURNIA (1968) : +0,839.

Pour les biotopes étudiés ici nous avons seulement  $r = +0,568$  ( $p \leq 0,05$ ). Ce résultat confirme l'observation faite plus haut (3.2.3.) à propos de la « capacité photosynthétique ».

### 3.3.2. PRODUCTION PRIMAIRE ET PHÉOPIGMENTS : (figure 15, b).

La corrélation est négative, comme on pouvait s'y attendre, et hautement significative ( $r = -0,701$ ;  $p \leq 0,005$ ). La présence importante de phéopigments peut donc être éventuellement un indice de faiblesse de la production primaire.

### 3.3.3. PRODUCTION PRIMAIRE ET RAPPORT CHLOROPHYLLE *a*/PHÉOPIGMENTS : (figure 15, c).

La corrélation est forte, positive, et très hautement significative ( $r = +0,970$ ;  $p \leq 0,001$ ). Ce résultat important prouve que la notion de « capacité photosynthétique » exprimée par le rapport Production / Chl *a* doit être révisée en ce qui concerne le benthos et probablement le plancton des eaux turbides ou riches en matériel en suspension. L'indice « Chl *a* active » / Phéo. obtenu grâce à l'acidification des extraits acétoniques devra être étudié de très près dans toute région où l'on voudrait tenter de prévoir la production primaire réelle *in situ* par évaluation des pigments. Notons à ce propos que le rapport des densités optiques lues à 665 nm avant et après acidification peut donner une idée préliminaire du phénomène si les teneurs en eau des sédiments ne sont pas trop différentes et si l'on ne peut pas immédiatement pousser les calculs jusqu'aux teneurs réelles en pigments (corrélation Production-DO 665 o / DO 665 a :  $r = +0,924$ ;  $p \leq 0,001$ ; fig. 15, d).

Enfin la corrélation entre Production et rapport des densités optiques lues à 430 et à 665 nm est intéressante puisqu'elle atteint  $-0,871$  ( $p \leq 0,001$ ). La densité optique lue à 430 nm étant un assez bon indice de la teneur en caroténoïdes, cette teneur semble aller de pair avec celle des phéopigments. C'est ainsi que la corrélation entre DO 430 / DO 665 et DO 665 o / DO 665 a est aussi très bonne ( $r = -0,946$ ;  $p < 0,001$ ).

### 3.3.4. CAPACITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE ET PIGMENTS.

La corrélation entre capacité photosynthétique et chlorophylle *a* est faible. Par contre elle est forte

et négative entre cette capacité et les phéopigments. Ceci apparaissait déjà en 3.3.2. La corrélation forte et positive avec le rapport Chl *a* / Phéo. indique une fois de plus que la capacité croît avec ce rapport donc avec l'accroissement de son numérateur *par rapport* à son dénominateur.

## 4. CONCLUSIONS

1<sup>o</sup> Cette étude de la production primaire et des pigments dans des sédiments sableux, proches de récifs coralliens, entre  $-5$  et  $-38$  m, montre des variations très importantes en fonction de la profondeur : l'assimilation de carbone à la lumière varie de 490 à 80 mg.m<sup>-2</sup>.jour<sup>-1</sup>; l'assimilation de carbone à l'obscurité de 114 à 60 mg.m<sup>-2</sup>.jour<sup>-1</sup>; les pigments de 34 à 3 mg Chl *a*.m<sup>-2</sup> et 48 à 18 mg Phéo.m<sup>-2</sup>; la production primaire, de 410 à 9 mgC.m<sup>-2</sup>.jour<sup>-1</sup>. Quelques mesures faites dans la zone intertidale ne suffisent donc pas à l'exploration d'une région côtière, d'autant plus que les résultats recueillis dans la zone la moins profonde sont les plus hétérogènes. Il est nécessaire de réaliser quelques incubations à plusieurs niveaux différents.

2<sup>o</sup> La méthode du 14 C en flacons *in situ* a été testée. Elle donne des résultats cohérents et très vraisemblables.

3<sup>o</sup> Les variations de la fixation de carbone d'un jour à l'autre sont réelles mais très peu importantes par rapport aux variations dans l'espace. Des mesures effectuées dans une aire donnée au cours d'une seule journée, en une saison où le type de temps est assez constant donneraient une bonne indication de la production primaire. Les variations saisonnières seront envisagées ultérieurement.

4<sup>o</sup> Le nombre de 4 flacons utilisés par station s'est montré suffisant. Il pourrait même être réduit si le temps nécessaire aux manipulations manquait surtout dans les stations les plus profondes où la variabilité est moindre.

5<sup>o</sup> La période d'incubation de six heures le matin semble correcte.

6<sup>o</sup> L'assimilation de carbone à l'obscurité est importante. Sa valeur relative par rapport à l'assimilation à la lumière augmente régulièrement avec la profondeur (16 % à  $-5$  m, 87 % à  $-38$  m).

7<sup>o</sup> L'évaluation des teneurs en chlorophylle *a* laisse supposer un potentiel photosynthétique très important par rapport à l'utilisation réelle de pigment.

8<sup>o</sup> Le calcul du rapport Chl *a* / Phéo. ou encore à défaut DO 665 o / DO 665 a est capital en milieu

benthique. Ce rapport constitue un très bon indice de la production primaire avec laquelle il est très fortement corrélé ( $r = +0,970$ ;  $p \leq 0,001$ ).

9° Pour la production primaire, les comparaisons avec les résultats obtenus par les quelques auteurs ayant abordé sous cet aspect les biotopes benthiques marins sont rendues difficiles en raison des différences de méthodologie appliquées de surcroît à des sédiments très différents. Dans la méthode du  $^{14}\text{C}$ , la soustraction « assimilation à la lumière » — « assimilation à l'obscurité » est pour l'instant de règle. Les auteurs nordiques donnent une « production potentielle » obtenue sous éclairage constant, pour de faibles durées d'incubation, et dans la zone intertidale en général : côtes danoises, jusqu'à  $1500 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$  (GRØNTVED 1960) ou jusqu'à  $600 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$  (GARGAS 1970); région de Bristol (G.-B.) 264 à  $600 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$  (HICKMAN et ROUND 1970). En ce qui concerne la production mesurée *in situ*, LEACH (1968) dans des vases de la zone intertidale (Est Écosse) trouve seulement  $9 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$  en décembre et  $226 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$  en juin. La production totale pour 1968 est de  $31 \text{ gC.m}^{-2}$ . BOUCHER (1972) pour des vases situées entre 5 et 18 m dans la baie de Concarneau donne 1 à  $170 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ .

Nous ne ferons de comparaisons véritables qu'avec les biotopes sableux, étudiés *in situ*, par une méthodologie analogue. Ainsi, STEELE et BAIRD (1968) à Loch Ewe (Ouest Écosse) sur des fonds situés entre 0 et 12 m de profondeur, donnent une production de 11 à  $25 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$  et de 4,3 à 9,2 g de carbone par  $\text{m}^2$  par an. L'assimilation de carbone par heure et par unité de chlorophylle sous lumière constante varie de 0,14 à 1,78 (Nosy-Bé lumière normale : 0,29 à 1,1). COLOCOLOFF (sous-presse) en Méditerranée pour des sables comparables à ceux de Loch Ewe trouve des valeurs plus fortes qu'en Écosse ( $120$  à  $194 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ ;  $47$  à  $71 \text{ gC.an}^{-1}$ ). Le milieu tropical, pour des sables

comparables, semble donc plus productif ( $410 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$  à 5 m,  $232 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$  à 15 m). La production annuelle n'a pas été évaluée dans ce travail.

10° Le taux de production varie beaucoup au cours des différentes heures du jour (à 5 m, l'assimilation de carbone à la lumière varie de 34 à  $53 \text{ mg.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$  suivant l'heure). C'est pourquoi nous préconisons d'exprimer les résultats en production pour une période d'une demi-journée ou d'une journée. Cependant à titre indicatif nous dirons que le taux horaire moyen de la production primaire pour 12 heures de jour, à la saison considérée (hiver austral) est de  $34 \text{ mgC.m}^{-2}$  à 5 m, de  $19,3 \text{ mgC.m}^{-2}$  à 15 m,  $3,3 \text{ mgC.m}^{-2}$  à 25 m et  $0,75 \text{ mgC.m}^{-2}$  à 38 m. Dans des sédiments d'estuaire au Sud de la Nouvelle Angleterre, MARSHALL (1970) donne un taux de 30 à  $32 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$  pour une période productive de 9 heures. BUNT et alii (1972) donnent les valeurs extrêmes de 2,5 à  $13,8 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ , sur des fonds de 10 à 16 m, dans la Mer des Caraïbes, pour 4 heures d'incubation.

11° Les comparaisons que l'on peut faire avec les résultats obtenus pour le phytoplancton côtier de cette région tropicale, font apparaître de fortes dissemblances essentiellement dans les teneurs pigmentaires et dans le rendement photosynthétique de ces pigments.

REMERCIEMENTS : Je remercie tout particulièrement, pour leur collaboration dévouée dans la réalisation technique de cette expérience, P. LABOUE, technicien plongeur au Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé ainsi que AMIDOU MOANASSA et ZAKARIA ABDILLAH, collaborateurs techniques. Je remercie le Professeur MARGALEF, J. DAGET, Y. DATTÉE, S. FRONTIER, R. PLANTE, J. P. REYS et A. SOURNIA d'avoir bien voulu lire et critiquer le manuscrit de ce texte.

Manuscrit reçu au S.C.D. le 7 mars 1973.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (G. C.) & BANSE (K.), 1965. — Chlorophylls in marine phytoplankton: Correlation with carbon uptake. *Deep-Sea Res.*, **12** (5) : 531-533.
- BAIRD (I. E.) & WETZEL (R. G.), 1968. — A method for the determination of zero thickness activity of  $^{14}\text{C}$  labeled benthic diatoms in sand. *Limnol. Oceanogr.*, **13** (2) : 379-382.
- BALLESTER (A.) & MARGALEF (R.), 1965. — Produccion primaria. in Estudios sobre el ecosistema pelagico del N. E. de Venezuela. *Memoria Sociedad Ciencias Naturales La Salle*, **70-71-72** (25) : 207-221.
- BERVALD (E. A.), 1939. — Opyt izucheniya prevashcheniya organicheskikh veschestv v presnovodnom vode. (Experiment of the study of conversion of organic

- substances in a body of fresh water). *Sb. Nauchn. stud. rabot. MGU biologiya*, **4**.
- BOUCHER (D.), 1972. — Évaluation de la production primaire benthique en Baie de Concarneau. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 275, Sér. D : 1911-1914.
- BROUARDEL (J.) & SERRUYA (C.), 1967. — Mesure de la production organique dans le lac Léman à l'aide du <sup>14</sup>C. *Annls. Limnol.*, **3** (2) : 299-330.
- BUCHANAN (J. B.), 1971. — Measurement of the Physical and Chemical Environment. Sediments. In Holme N. A. and Mc Intyre A. D., *Methods for the study of Marine Benthos*, Blackwell, Oxford and Edinburgh, IBP Handbook n° **16** : 30-51.
- BUNT (J. S.), LEE (C. C.) & LEE (E.), 1972. — Primary productivity and related data from tropical and subtropical marine sediments. *Mar. Biol.*, **16** (1) : 28-36.
- BURKHOLDER (P. R.), REPAK (A.) & SIBERT (J.), 1965. — Studies on some Long Island Sound littoral communities of microorganisms and their primary productivity. *Bull. Torrey bot. Club*, **92** (5) : 378-402.
- CAHET (G.), FIALA (M.), JACQUES (G.), PANOUSE (M.), 1972. — Production primaire au niveau de la thermocline en zone néritique de Méditerranée Nord-Occidentale. *Mar. Biol.*, **14**, 1 : 32-40.
- COLOCOLOFF (M.), sous presse. — Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. 2. Biomasse et production. *Téthys*. Thèse spécialité soutenue le 10-6-1972.
- CURRIE (R. I.), 1958. — Some observations on organic production in the North-East Atlantic. *Rapp. Proc. Verb. Cons. Internat. Explor. Mer*, **144** : 96-102.
- DAGNELIE (P.), 1964. — Cours de Statistique Mathématique. *Association et Maison des étudiants*. Faculté des Sciences Agronomiques de l'État. Gembloux. 513 p.
- DAGNELIE (P.), 1969. — Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. I. La statistique descriptive et les fondements de l'inférence statistique. Éd. J. Duculot, S. A. Gembloux. 378 p.
- DAGNELIE (P.), 1970. — Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. II. Les méthodes de l'inférence statistique. Éd. J. Duculot, S. A. Gembloux. 451 p.
- DIETZ-ELBRÄCHTER (C.), 1971. — Untersuchungen über die zooxanthellen der Foraminifere *Heterostegina depressa* Orbigny 1826. « Meteor » *Forsch. Ergebn., C.*, n° **6** : 41-47.
- DOTY (M. S.), 1958. — Current status of carbon-fourteen method of assaying productivity of the ocean. M. S. University of Hawaii, Botany Department, *Ann. Rep.*, 12 p.
- DOTY (M. S.), NEWHOUSE (J.) & TSUDA (R. T.), 1967. — Daily phytoplankton primary productivity relative to hourly rates. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, **15** : 1-9.
- FENCHEL (T.), 1969. — The ecology of marine microbenthos. IV. Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. *Ophelia*, **6** : 1-182.
- FENCHEL (T.), 1971. — The reduction-oxidation properties of marine sediments and the vertical distribution of the microfauna. *Vie et Milieu, Suppl.*, **22** (2) : 509-521.
- FENCHEL (T.) & STRAARUP (B. J.), 1971. — Vertical distribution of photosynthetic pigments and the penetration of light in marine sediments. *Oikos*, **22** (2) : 172-182.
- FOGG (G. E.) & BELCHER (J. H.), 1961. — Pigments from the bottom deposits of an english lake. *New Phytologist*, **60** (2) : 129-142.
- GARGAS (E.), 1970. — Measurements of primary production, dark fixation and vertical distribution of the microbenthic algae in the Øresund, *Ophelia*, **8** : 231-253.
- GARGAS (E.), 1971. — « Sun-shade » adaptation in microbenthic algae from the Øresund. *Ophelia*, **9** : 107-112.
- GERLETTI (M.), 1968. — Dark bottle measurements in primary productivity studies. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **23** : 197-208.
- GOLDMAN (C. R.), MASON (D. T.) & WOOD (B. J. B.), 1963. — Light injury and inhibition in Antarctic freshwater phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **8** (3) : 313-322.
- GOMOIU (M. T.), 1967. — Some quantitative data on light penetration in sediments. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **15** (1-4) : 120-127.
- GRØNTVED (J.), 1960. — On the productivity of microbenthos and phytoplankton in some danish fjords. *Medd. Danm. Fiskeri Havunders.*, N. S., **3** (3) : 55-92.
- GRØNTVED (J.), 1962. — Preliminary report on the productivity of microbenthos and phytoplankton in the danish Wadden Sea. *Medd. Danm. Fiskeri Havunders.*, N. S., **3** (12) : 347-378.
- GRØNTVED (J.), 1966. — Productivity of the microbenthic vegetation in the danish Wadden Sea. (Abstract). *Veröff. Inst. Meeresforschung Bremerhaven, Sond. II* : 275-276.
- HARGRAVE (B. T.), 1969. — Epibenthic algal production and community respiration in the sediments of Marion Lake. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **26** (8) : 2003-2026.
- HERRERA (J.) & MARGALEF (R.), 1963. — Hidrografía y fitoplancton de la costa comprendida entre Castellon y la desembocadura del Ebro, de julio de 1960 a junio de 1961. *Inv. Pesq.*, **24** (1) : 33-112.
- HICKMAN (M.), 1969. — Methods for determining the primary productivity of epipelagic and epipsammic algal associations. *Limnol. Oceanogr.*, **14** (6) : 936-941.
- HICKMAN (M.) & ROUND (F. E.), 1970. — Primary production and standing crops of epipsammic and epipelagic algae. *Br. phycol. J.*, **5** (2) : 247-255.
- HOLM-HANSEN (O.), LORENZEN (C. J.), HOLMES (R. W.), STRICKLAND (J. D. II.), 1965. — Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **30** (1) : 3-15.
- HUNDING (C.), 1971. — Production of benthic microalgae in the littoral zone of a eutrophic lake. *Oikos*, **22** (3) : 389-397.
- IVANOFF (A.), 1970. — Quelques généralités sur la mesure des éclaircissements sous-marins. *Cah. océanogr. C.C.O.E.C.*, **22** (5) : 469.

- JONES (G. E.), THOMAS (W. H.) & HAXO (F. T.), 1958. — Preliminary studies of bacterial growth in relation to dark and light fixation of C 14 O<sub>2</sub> during productivity determinations. *U. S. Fish Wildlife Serv., Spec. scient. Rep. Fish.*, **279** : 79-86.
- LEACH (J. H.), 1970. — Epibenthic algal production in an intertidal mudflat. *Limnol. Oceanogr.*, **15** (4) : 514-521.
- LOFTUS (M. E.) & CARPENTER (J. H.), 1971. — A fluorometric method for determining chlorophylls *a*, *b*, and *c*. *J. mar. Res.*, **29** (3) : 319-338.
- LORENZEN (C. J.), 1965. — A note on the chlorophyll and phaeophytin content of the chlorophyll maximum. *Limnol. Oceanogr.*, **10** (3) : 482-483.
- LORENZEN (C. J.), 1967. — Determination of chlorophyll and phaeo-pigments : Spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, **12** (2) : 343-346.
- MARE (M. F.), 1942. — A study of a marine benthic community with special reference to the microorganisms. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, **25** (3) : 517-554.
- MARGALEF (R.), 1960. — Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. *Rapp. Proc. Verb. C.I.E.S.M. M.*, **15** (1) : 277-281.
- MARGALEF (R.), 1961. — Correlations entre certains caractères synthétiques des populations de phytoplancton. *Hydrobiologia*, **18** (1-2) : 155-164.
- MARGALEF (R.), 1965. — Ecological correlations and the relationship between primary productivity and community structure. In C. R. Goldman (ed.), *Primary Productivity in Aquatic Environments. Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 Suppl., University of California Press, Berkeley, pp. 357-364.
- MARGALEF (R.) & BALLESTER (A.), 1967. — Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana, de junio de 1965 a junio de 1966. *Inv. Pesq.*, **31** (1) : 165-182.
- MARGALEF (R.) & CASTELLVI (J.), 1967. — Fitoplancton y producción primaria de la costa catalana de julio de 1966 a julio de 1967. *Inv. Pesq.*, **31** (3) : 491-502.
- MARGALEF (R.) & HERRERA (J.), 1966. — La producción primaria en las aguas del puerto de Barcelona. *Inv. Pesq.*, **30** (1) : 45-48.
- MARSHALL (N.), 1970. — Food transfer through the lower trophic levels of the benthic environment. In *Marine food chains*, Ed. J. H. Steele. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, pp. 52-66.
- MC ALLISTER (C. D.), 1961. — Decontamination of filters in the C 14 method of measuring marine photosynthesis. *Limnol. Oceanogr.*, **6** (4) : 447-450.
- MONHEIMER (R. H.), 1972. — Heterotrophy by plankton in three lakes of different productivity. *Nature*, **236**, n° 5348 : 463-464.
- MORRIS (I.), YENTSCH (C. M.), YENTSCH (C. S.), 1971. — Relationship between light carbon dioxide fixation and dark carbon dioxide fixation by marine algae. *Limnol. Oceanogr.*, **16** (6) : 854-858.
- MOSS (B.), 1967. — A spectrophotometric method for the estimation of percentage degradation of chlorophylls to phaeo-pigments in extracts of algae. *Limnol. Oceanogr.*, **12** (2) : 335-340.
- MOSS (B.), 1968. — The chlorophyll *a* content of some benthic algal communities. *Arch. Hydrobiol.*, **65** : 51-62.
- MOSS (B.) & ROUND (F. E.), 1967. — Observations on standing crops of epipellic and epipsammic algal communities in Shear Water, Wilts. *Brit. Phycol. Bull.*, **3** : 241-248.
- MOUL (E. T.) & MASON (D.), 1957. — Study of diatom populations on sand and mud flats in the Woods Hole area. *Biol. Bull., Woods Hole*, **113** : 351.
- ODUM (W. E.), 1970. — Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus*. In *Marine food chains*. Ed. J. H. Steele. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, pp. 222-240.
- PAMATMAT (M. M.), 1968. — Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sandflat. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **53** (2) : 211-298.
- PARSONS (T. R.), STEPHENS (K.) & TAKAHASHI (M.), 1972. — The fertilization of Great Central Lake. I. Effect of primary production. *Fishery Bull.*, **70** (1) : 13-23.
- PATTERSON (J.) & PARSONS (T. R.), 1963. — Distribution of chlorophyll *a* and degradation products in various marine materials. *Limnol. Oceanogr.*, **8** (3) : 355-356.
- PLANTE-CUNY (M. R.), 1970. — Données méthodologiques pour aborder l'étude de la production primaire dans les sédiments marins. *O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, Doc. n° 10, *multigr.* : 1-36.
- PLANTE-CUNY (M. R.), 1971. — Utilisation du 14C pour l'évaluation de la production primaire dans les sédiments marins. In « L'énergie nucléaire et ses applications biologiques à Madagascar », colloque Tananarive mai 1971. *Terre malg.*, N. spée., **12** : 269-283.
- PLANTE-CUNY (M. R.) (sous-presse). — The size of diatoms living in submerged tropical marine sands. *Beih. Nova Hedwigia*. Second Symposium on recent and fossil marine diatoms. Sept. 1972. Ed. R. Simonsen.
- POMEROY (L. R.), 1963. — Isotopic and other methods for measuring benthic primary production. In Doty, M. S. ed. *Proc. conf. primary productivity measurement, marine and freshwater*. Univ. Hawaii, 1961. *U. S. Atomic Energy Commission T. I. D. 7633* : 97-102.
- RIZNYK (R. Z.) & PHINNEY (H. K.), 1972. — The distribution of intertidal phytoplankton in an Oregon estuary. *Mar. Biol.*, **13** (4) : 318-324.
- ROSS (C. A.), 1972. — Biology and ecology of *Marginopora vertebralis* (Foraminiferida), Great Barrier Reef. *J. Protozool.*, **19** (1) : 181-192.
- ROUND (F. E.) & HICKMAN (M.), 1971. — Phytobenthos sampling and estimation of primary production. In Holme N. A. & McIntyre A. D. *Methods for the study of Marine Benthos*, Blackwell, Oxford and Edinburgh. I.B.P. Handbook n° 16 : 169-196.

- SEKI (H.), 1967. — Effect of organic nutrients on dark assimilation of carbon dioxide in the sea. II Dark assimilation of marine diatoms. *Inf. Bull. Planktol. Jap.*, **14** : 22-25.
- SEKI (H.), 1968. — Relation between production and mineralization of organic matter in Aburatsubo Inlet, Japan. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **25** (4) : 625-637.
- SEKI (H.) & ZOBELL (C. E.), 1967. — Microbial assimilation of carbon dioxide in the Japan Trench. *J. Oceanog. Soc. Japan*, **23** (4) : 182-188.
- SKAUVEN (D. M.), MARSHALL (N.) & FRAGALA (R. J.), 1971. — A liquid scintillation method for assaying <sup>14</sup>C labelled benthic microflora. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **28** (5) : 769-770.
- SOKAL (R. R.) & ROHLF (F. J.), 1969. — Biometry. The Principles and practice of statistics in biological research Freeman W. H. and Co. San Francisco. Warner House, Folkestone. 776 p.
- SOURNIA (A.), 1968. — Variations saisonnières et nyctémérales du phytoplancton marin et de la production primaire dans une baie tropicale, à Nosy-Bé (Madagascar). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, **53** (1) : 1-76.
- SOURNIA (A.), 1971. — Mesure de la productivité primaire des océans par la méthode du <sup>14</sup>C. In « L'énergie nucléaire et ses applications biologiques à Madagascar », colloque mai 1971. *Terre malg.*, N. spéc., **12** : 251-267.
- STEELE (J. H.) & BAIRD (I. E.), 1968. — Production ecology of a sandy beach. *Limnol. Oceanogr.*, **13** (1) : 14-25.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), 1952. — On detrimental effects of high light intensities on the photosynthetic mechanism. *Physiol. Plant.*, **5** (2) : 334-338.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), 1960. — Dark fixation of CO<sub>2</sub> and measurement of organic productivity. With remarks on chemo-synthesis. *Physiol. Plant.*, **13** (2) : 348-357.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), 1962. — Inactivation of the photochemical mechanism in photosynthesis as a means to protect the cells against too high light intensities. *Physiol. Plant.*, **15** (1) : 161-171.
- STEEMANN-NIELSEN (E.) & AABYE JENSEN (E.), 1957. — Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Gaitha Rep.*, **1** : 49-136.
- STRICKLAND (J. D. H.) & PARSONS (T. R.), 1968. — A Practical Handbook of Seawater Analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 167 : 1-311.
- TALLING (J. F.) & DRIVER (D.), 1963. — Some problems in the estimation of chlorophyll *a* in phytoplankton. In Doty, M. S. ed. *Proc. conf. primary productivity measurement, marine and freshwater*. Univ. Hawaii 1961. U.S. Atomic Energy Commission T.I.D. 7633 : 142-146.
- TAYLOR (W. R.), 1964. — Light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **10** (1-4) : 29-37.
- TAYLOR (W. R.) & GEBELEIN (C. D.), 1966. — Plant pigments and light penetration in intertidal sediments. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **13** (3) : 229-237.
- TAYLOR (R. W.) & PALMER (J. D.), 1963. — The relationship between light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms. *Biol. Bull.*, **125** : 395.
- TJETJEN (J. H.), 1968. — Chlorophyll and Pheo-pigments in estuarine sediments. *Limnol. Oceanogr.*, **13** (1) : 189-192.
- TRAVERS (M.), 1971. — Diversité du microplancton du Golfe de Marseille en 1964. *Mar. Biol.*, **8** (4) : 308-343.
- UNESCO, 1966. — Determination of photosynthetic pigment in seawater. Report of SCOR/UNESCO Working Group 17, which met from 4 to 6 June 1964, UNESCO Paris : *Monographs on Oceanographic Methodology*, **1**, 69 p.
- VALLENTYNE (J. R.), 1955. — Sedimentary chlorophyll determinations as a paleobotanical method. *Can. J. Botany*, **33** : 304-313.
- VALLENTYNE (J. R.) & CRASTON (D. F.), 1957. — Sedimentary chlorophyll degradation products in surface muds from Connecticut lakes. *Can. J. Botany*, **35** : 35-42.
- VERNON (L. P.), 1960. — Spectrophotometric determination of chlorophylls and pheophytins in plant extracts. *Analytical Chem.*, **32** : 1144-1150.
- VOLLENWEIDER (R. A.), 1969. — A Manual on methods for measuring primary production in aquatic environments, including a chapter on bacteria. I.B.P. Handbook n° 12. Blackwell, Oxford & Edinburgh. 213 p.
- WATT (W. D.), 1966. — Release of dissolved organic material from the cells of phytoplankton populations. *Proc. R. Soc., B* **164** (997) : 521-551.
- WAUTHY (B.) & LE BOURHIS (J.), 1966. — Considérations sur l'étude des pigments du phytoplancton marin en zone tropicale oligotrophe. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, **4** (4) : 3-19.
- WESTLAKE (D. F.), 1965. — Theoretical aspects of the comparability of productivity data. In C. R. Goldman (ed.) Primary Productivity in Aquatic Environments. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18 Suppl. University of California Press, Berkeley : 315-322.
- WETZEL (R. G.), 1963. — Primary productivity of periphyton. *Nature*, **197** : 1026-1027.
- WETZEL (R. G.), 1964. — A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large shallow lake. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, **49** (1) : 1-61.
- WETZEL (R. G.), 1965. — Techniques and problems of primary productivity measurements in higher aquatic plants and periphyton. In C.R. Goldman (ed.) Primary Productivity in Aquatic Environments. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 Suppl. University of California Press, Berkeley : 249-267.
- WETZEL (R. G.) & WESTLAKE (D. F.), 1969. — Periphyton. In Vollenweider R. A., A Manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. I.B.P. Handbook n° 12. Blackwell, Oxford & Edinburgh : 33-40.

- WEYDERT (P.), 1971. — Étude sédimentologique et hydrodynamique d'une coupe de la partie médiane du Grand Récif de Tuléar (S. W. de Madagascar). *Téthys*, suppl. 1 : 237-280.
- YENTSCH (C. S.), 1965 a. — Distribution of chlorophyll and phaeophytin in the open ocean. *Deep-Sea Res.*, **12** (4) : 653-666.
- YENTSCH (C. S.), 1965 b. — The relationship between chlorophyll and photosynthetic carbon production with reference to the measurement of decomposition products of chloroplastic pigments. In C. R. Goldman (ed.), *Primary Productivity in Aquatic Environments. Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 18 Suppl. University of California Press Berkeley : 325-346.
- YENTSCH (C. S.) & MENZEL (D. W.), 1963. — A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, **10** (3) : 221-231.