

12471

INSTITUÛT VOOR
ZEEWETENSCHAPPELIJK
ONDERZOEK (I.Z.W.O.)
Zeepreventorium
8420 De Haan

**La productivité primaire
dans les écosystèmes aquatiques et sa mesure**

par J. P. MOMMAERTS et M. C. LAMBERT

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 69
8420 Bredene - Belgium - Tel. 059 / 80 37 15



Vlaams Instituut voor de Zee
Flanders Marine Institute

La productivité primaire dans les écosystèmes aquatiques et sa mesure

par J. P. MOMMAERTS (*) et M. C. LAMBERT

Généralités et perspectives d'avenir

La productivité primaire est l'accroissement par unité de temps et d'espace de la quantité totale de matière organique élaborée par les plantes lors de la photosynthèse. Par contre, la productivité secondaire concerne les consommateurs (herbivores, carnivores et bioréducteurs). Elle ne représente qu'une faible fraction de la productivité primaire. Dans les écosystèmes aquatiques, la grande masse des végétaux est généralement constituée d'algues microscopiques formant le phytoplancton.

Certains auteurs (19) estiment la productivité primaire totale de l'océan à 15.10^9 T de carbone par an, soit 30.10^9 T de matière organique. Cette fabuleuse quantité de calories ($\pm 12.10^6$ Kilocalories) est quasiment inexploitée par l'humanité à l'heure où l'angoisse de l'avenir commence à pénétrer les consciences les mieux cuirassées.

Les perspectives ouvertes par l'océanographie sont immenses : exploitation plus rationnelle des flores et faunes néritiques (développement des pêcheries et utilisation de zones négligées), exploitation des faunes océaniques (intérêt de l'importante faune bathy- et abyssopélagique de crustacés et poissons), fumure des plateaux marins continentaux, récolte du plancton marin, farming des eaux saumâtres, utilisation des grandes algues marines, etc. (7).

D'autre part, l'exploitation des eaux douces est également très en deçà de ses possibilités. Bien que la production de ces écosystèmes restreints ne représente qu'une faible fraction de celle des océans, elle est plus accessible aux hommes. Des études limnologiques permettent de décider la meilleure manière d'agir sur le milieu et d'accroître ainsi la production piscicole ou d'orienter celle-ci vers un type d'organisme particulier. *Une pisciculture bien conduite peut*

(*) Assistant au Laboratoire de Botanique systématique et d'Écologie de l'U.L.B. M. C. Lambert a spécialement traité le problème des macrophytes et J. P. Mommaerts du phytoplancton.

fournir dans les régions à sol pauvre une bien plus grande quantité de protéines animales qu'un paturage de même superficie (7).

Mais l'homme doit définir la productivité des masses océanes et dulçaquicoles avant de s'appliquer à leur exploitation rationnelle. Il s'agit en effet d'éviter les erreurs commises en agriculture par nos prédécesseurs, erreurs ayant abouti aux carences actuelles.

Il faut donc définir l'optimum économique d'une exploitation intelligente et adapter le volume des prises à l'estimation des quantités produites (12, 1), car même la mer n'est pas inépuisable. La connaissance des taux de production est essentielle pour juger de la fertilité d'une masse d'eau et pour en établir un bilan quotidien, saisonnier ou annuel. Dans l'état actuel des recherches, on ne peut établir que des bilans provisoires et extrêmement partiels. Ceux-ci permettent cependant de se faire une idée de l'immense perte d'énergie qui a lieu dans la transformation végétaux — poissons. A titre d'exemple, citons les résultats de K.O. EMERY qui a essayé d'établir un bilan pour les eaux du sud de la Californie (8) : production annuelle de phytoplancton :

	42 millions de T	(poids sec)
algues macroscopiques :	1,7	»
zooplancton :	3,4	»
poissons :	0,1	»
invertébrés benthiques :	1,5	»

Ces données peuvent être exprimées dans une pyramide écologique montrant l'importance relative des différents niveaux de production (fig. 1). Cette pyramide illustre également la disproportion qui

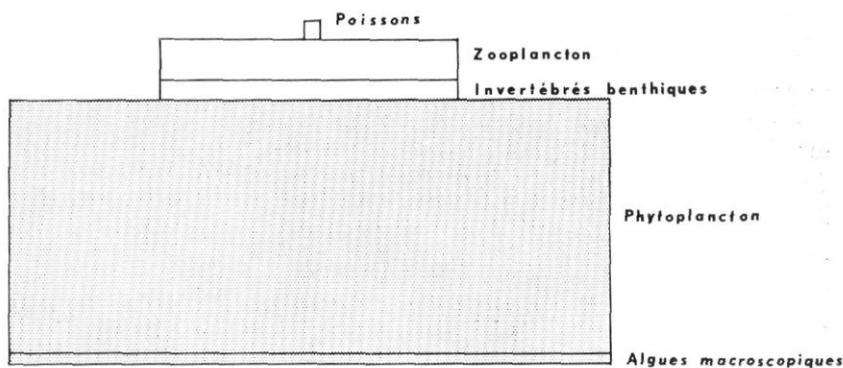


FIG. 1. — Répartition de la biomasse aux différents niveaux trophiques dans les eaux du Sud de la Californie.

existe entre la productivité primaire du phytoplancton et celle des végétaux macroscopiques. Néanmoins, la connaissance de la productivité des macrophytes littoraux est intéressante dans la mesure où ce matériel est plus aisément accessible à l'homme. Les algues macroscopiques ne sont consommées en Europe que par temps de disette, mais au Japon, elles constituent 3 % de la consommation du riz (*Porphyra*, *Laminaria*). On a cité pour la Californie 60 à 100 T d'algues par Ha de côtes rocheuses (10 à 20 T de matière sèche) avec une production annuelle de 1 à 3 T mat. sèche par Ha. Les algues concentrent de façon extraordinaire les éléments minéraux de la mer (*Laminaria* contient 20 000 à 30 000 fois plus d'iode que l'eau de mer) et sont très riches en vitamines. Leur avenir immédiat est la fumure des champs des régions côtières et l'alimentation du bétail, mais il n'est pas exclu que se répandent un jour la consommation de préparations alimentaires à base d'algues brunes ainsi que des techniques modernes de culture algale en lieu et place des méthodes archaïques, actuellement utilisées (1).

Par ailleurs, dans certains milieux d'eau douce, la productivité de la ceinture végétale (roselière par ex.) peut égaler et même dépasser celle du phytoplancton, ce qui peut intéresser certains secteurs industriels (construction, papeterie) ou agricoles (conversion en rizières).

L'utilisation directe du plancton en général et du phytoplancton en particulier n'est toujours qu'une solution héroïque à l'usage des naufragés. Car le plancton n'est guère comestible sous la forme hétérogène où nous pouvons le recueillir : le phytoplancton est surtout constitué de péridiniens à carapace cellulosique (certaines espèces sécrètent des toxines redoutables) et de bacillariophycées à frustule siliceux bien impropres à la digestion. Le zooplancton est constitué de protozoaires plus ou moins hérissés, de coelentérés bardés de nématocystes et de larves et crustacés qui, en définitive, constituent la fraction directement utilisable (fig. 2).

Le problème le plus important reste néanmoins le moyen de récolter de façon rentable des microorganismes en suspension (0.05 g de mat. sèche/m³ dans les eaux riches). Il faut traiter 4 millions de litres pour récolter une livre de plancton. On a calculé qu'avec l'équipement le plus efficace actuellement concevable (du type machine à filtre rotatif par ex.), le prix le plus bas (établi sur une base d'équivalence en contenu protéique) d'une tonne de zooplancton serait de l'ordre de 3000 £ (420 000 F.B.) soit vingt fois plus que la tonne du poisson le plus cher (11).

Le problème est plus ardu pour le phytoplancton dans la mesure où sa récolte nécessite des filtres plus serrés.

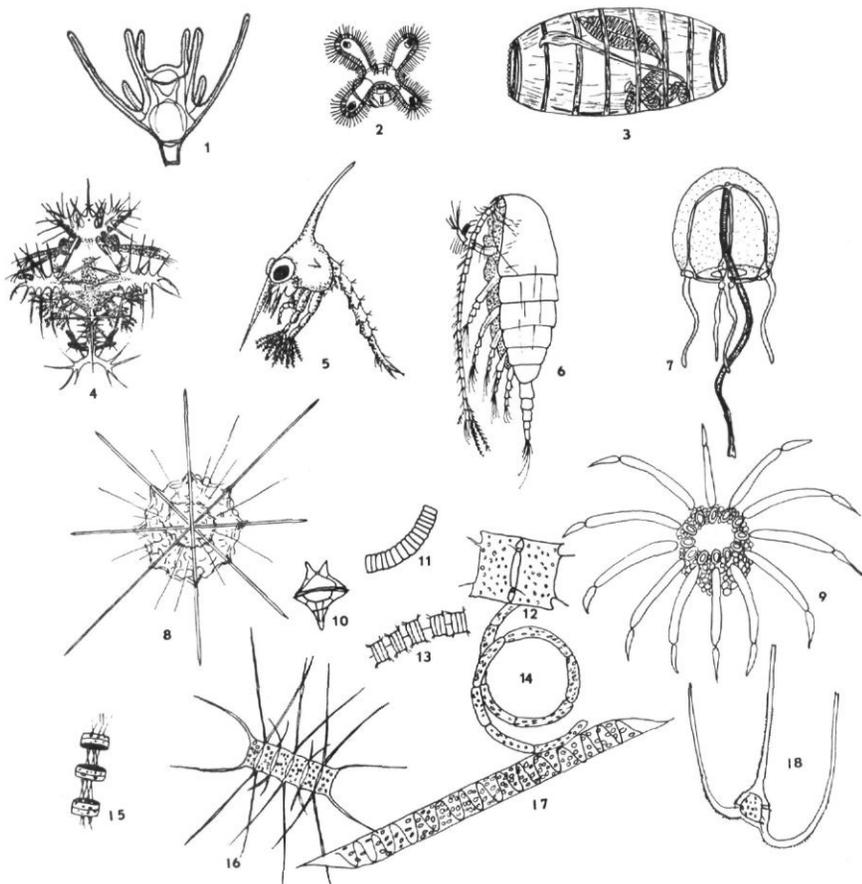


FIG. 2. — Représentants du plancton marin (d'après J. Fraser (9)).

Larves d'Echinodermes : 1, *Ophiura texturata* (50 x) ; *Larves de Mollusques* : 2, *Nassarius incrassata* (10 x) ; *Tuniciers* : 3, *Doliioletta gegenbauri* (50 x) ; *Crustacés et larves de Crustacés* : 4, *Sergestes* (10 x) ; 5, *Portunus puber* (10 x) ; 6, *Calanus finmarchicus* (15 x) ; *Méduses* : 7, *Sarsia tubulosa* (7 x) ; *Protozoaires* : 8, *Acanthometra pellucida* (100 x) ; *Phytoplancton* : 9, *Michaelsarsia aranea* (Coccolithophoridae, 1500 x) ; 10, *Peridinium depressum* ; 11, *Fragilaria islandica* ; 12, *Biddulphia regia* ; 13, *Thalassiosira gravida* ; 14, *Rhizosolenia faeröense* ; 15, *Coscinosira polychorda* ; 16, *Chaetoceros decipiens* ; 17, *Rhizosolenia styliformis* ; 18, *Ceratium macroceros* (de 10 à 18 : 150 x).

Est-ce à dire que les études sur la productivité du phytoplancton ne présentent guère d'intérêt pratique ? Certes pas : ces recherches sont capitales pour la connaissance des quantités disponibles et l'amélioration de ces quantités. Nous avons vu combien l'espoir est grand d'utiliser plus efficacement le réservoir des océans.

La recherche d'une solution au problème de la récolte directe du plancton mérite cependant d'être poursuivie. Dans certains milieux lacustres, une espèce du phytoplancton peut se multiplier de façon rapide pour former une « fleur d'eau » (coloration intense de l'eau). Les auteurs parlent toujours, dans les cas extrêmes, de « purée », de « soupe d'algues » etc. Des populations riveraines récoltent parfois cette matière pour en faire des galettes parfaitement comestibles (*Spirulina platensis* à Ounianga Kebir en Afrique) alors que d'autres bien qu'affamées rejettent cette manne pour des raisons religieuses, sociales ou par simple ignorance.

On peut aussi exploiter le potentiel biotique élevé de certaines espèces d'algues pour les multiplier en laboratoire. C'est le cas de la culture des chlorelles (Chlorophycées à haute valeur alimentaire) qui pourrait passer au stade industriel. Le rendement annuel de ces cultures est de 44 T à l'ha, mais on isole des races plus efficaces encore. On utiliserait des espaces impropres à l'agriculture pour implanter ces usines d'un genre nouveau (7, 1).

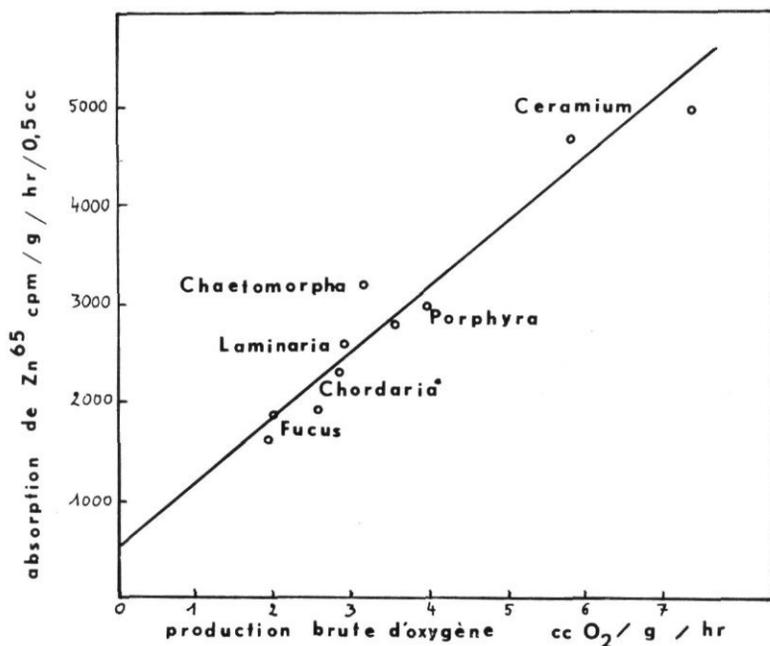


FIG. 3. — Relation entre le taux initial d'absorption de Zn⁶⁵ et la production brute (cc O₂) de six espèces d'algues marines.

L'estimation de la productivité des macrophytes littoraux dans les écosystèmes aquatiques

La méthode de mesure de productivité la plus simple est l'évaluation de l'accroissement ou de la régression du « standing crop ». La biomasse peut être exprimée diversement par l'accroissement 1) du recouvrement, 2) du volume des organismes producteurs, 3) du poids frais, 4) du poids sec, 5) du poids des cendres sèches. Cette dernière méthode a été largement utilisée pour mesurer la productivité de populations benthiques macroscopiques, qui suivent un cycle régulier saisonnier de croissance, et qui sont relativement à l'abri des prédateurs et d'autres facteurs décimants. Ceci n'est pas vrai pour le phytoplancton dont les variations de biomasse sont dues à la fois à la production, à la prédation et aux mouvements de l'eau. Si on veut suivre de plus près les variations du « standing crop » c'est-à-dire mesurer la production pendant quelques heures ou quelques jours et non pendant des semaines et des mois, on doit recourir aux échanges chimiques de la photosynthèse (16).

Il est important de distinguer entre production brute et production nette. Dans l'eau, une petite partie de la lumière atteint les cellules et est absorbée. Les glucides produits lors de la photosynthèse (P_1) représentent la production brute de la plante. Mais une large part de la production brute est perdue dans le catabolisme. Cette perte peut être mesurée par la respiration. La fraction restante de la production brute sert au développement de la plante : c'est la production nette de la plante, celle qui se traduit par un accroissement chiffrable en unités de surface et de temps par exemple.

Ces notions permettent d'apprécier et d'exprimer diversement un taux d'accroissement :

$$\text{Absorption} = \frac{\text{lumière absorbée}}{\text{lumière incidente}}$$

$$\text{Assimilation} = \frac{\text{glucides formés } (P_1)}{\text{lumière absorbée}}$$

$$\text{Croissance} = \frac{\text{glucides disponibles } (P_2)}{\text{glucides formés } (P_1)}$$

Une autre méthode, inspirée de la technique mise au point par STEEMAN NIELSEN, utilise un système de deux flacons : l'un est transparent et l'autre opaque (19). Dans ces deux flacons, des échantillons d'algues sont placés ainsi qu'une certaine quantité de Carbone



PHOTO 1. — Aspect de la végétation phanérogamique littorale de l'étang de Virelles. Cette végétation recouvrait 40 % de la surface de l'étang, il y a quelques années.

14, pendant un certain temps. Dans le flacon clair, la photosynthèse se passe normalement selon l'équation classique :



En mesurant l'activité de $\text{C}_6^{14}\text{H}_{12}\text{O}_6$, on peut évaluer la quantité de glucides formés. Dans les deux flacons, la respiration ne s'est évidemment pas arrêtée tandis que dans le flacon sombre, toute photosynthèse est empêchée. En soustrayant les résultats on obtiendrait théoriquement une mesure de productivité brute.

Une troisième technique tient compte de la quantité d' O_2 dégagé lors de la photosynthèse (flacon clair) et de l' O_2 consommé dans la respiration (flacons clair et opaque). Une soustraction donne, comme précédemment, la quantité d' O_2 dégagé lors de la photosynthèse pour une durée d'incubation donnée. Cette opération permet également



PHOTO 2. — Fucus et Entéromorphes au Cap Gris-Nez : une biomasse non négligeable

d'évaluer la production brute. L' O_2 formé est mesuré par titrimétrie (méthode de WINKLER).

Cette méthode présente de nombreux inconvénients dans le cas de mesures portant sur des végétaux macroscopiques. En effet, les macrophytes prélevés et mis dans des enceintes closes, sont replacés à la profondeur où ils ont été cueillis. Mais dans l'écosystème non modifié, les phanérogames aquatiques sont fixées par des racines ! Les auteurs ne se sont pas encore mis d'accord quant à leur rôle. Pour certains, elles n'auraient qu'un rôle d'accrochage ; pour d'autres, leur rôle serait l'absorption de sels minéraux. Sur ce point, il reste donc un doute : le rôle des racines serait variable selon les espèces et les conditions d'environnement. De plus, pour les macrophytes, une longue incubation est nécessaire pour que le changement dans la concentration en O_2 soit décelable, ce qui permet entretemps aux bactéries de s'accroître suffisamment pour fausser le résultat final (20).

Une quatrième méthode, plus analytique, permet d'arriver à des résultats très précis quant à la production en acides aminés et glucides des algues. Cette méthode est due à BIDWELL. Il utilise un appareil constitué essentiellement d'un générateur de $C^{14}O_2$ et de quatre chambres où peuvent être créées simultanément et indépendamment des conditions différentes de température, lumière et con-

centration en gaz. Divers appareillages de contrôle et d'enregistrement complètent le dispositif.

Les plantes à thalle massif, comme *Laminaria* ou *Alaria*, sont coupées en carrés de 6 cm de côté. Celles à thalle étroit, comme le *Fucus*, sont coupées en lamelles d'environ 10 cm de long. Les formes à thalle petit sont utilisées en entier. Les échantillons, placés en chambres illuminées, absorbent le C14 pendant une période d'incubation déterminée (4 à 6 h). Ils sont ensuite soumis à l'extraction à l'éthanol, le résidu étant hydrolysé à l'HCl. Les extraits sont enfin chromatographiés. Les résultats obtenus sont assez précis. Il est à remarquer que le taux d'absorption du C¹⁴O₂ varie de 0,5 à 4 mg CO₂/g de poids frais/heure, et cela sans qu'on puisse observer de corrélation avec un aspect morphologique ou taxonomique.

Ainsi, pour les algues vertes, *Cladophora* — qui est filamenteux — absorbe plus et plus rapidement que *Ulva*, dont le thalle est étalé. Chez les Rhodyménales, c'est l'inverse qui est vrai.

Les principaux produits déterminés par cette méthode sont, en ce qui concerne les glucides, du mannitol chez les algues brunes, du floridoside ou un mannoside à base de glycérol chez les rouges, de l'amidon chez les vertes. L'hydrolyse du résidu insoluble livre des acides aminés, du glucose, du galactose et d'autres carbohydrates radio-actifs qui sont, au contraire des produits solubles, comparables dans chaque type d'algues (3).

Enfin, BACHMANN et ODUM ont conçu une expérience où l'on suit la trace de Zn₆₅ pour déterminer le mode et le taux d'absorption du Zn par les algues marines benthiques (fig. 3). Il est établi (MEYEN) que l'oligoélément Zn est nécessaire à la croissance de certaines algues. Si le taux d'absorption de cet élément est proportionnel à l'activité métabolique de l'algue, on peut considérer que la mesure de l'absorption du Zn est une mesure du métabolisme. Cette méthode est assez semblable à une autre où c'est P³² qui, cette fois, sert de traceur.

Et de fait, quand on compare la production brute ou nette d'oxygène et l'absorption de Zn, dans le cas de plusieurs espèces d'algues benthiques, on voit qu'il existe une relation linéaire nette avec un coefficient de corrélation proche de 1. En tenant compte de ces relations, l'absorption du Zn₆₅ peut donc être estimée comme une mesure de production primaire (2).

L'utilisation du Carbone-14 pour la mesure de la productivité du phytoplancton

Pour estimer la productivité d'un écosystème, la technique la plus directe et souvent la plus simple est la mesure, dans un intervalle de temps assez long, de l'accroissement de la biomasse de cet écosystème.

Dans les écosystèmes aquatiques, la biomasse du phytoplancton est très fluctuante (reproduction, prédation, mouvements de l'eau, sédimentation, etc.) de sorte qu'il est souhaitable de mesurer le taux de production instantané (quelques heures). C'est donc tout naturellement vers la mesure de la photosynthèse que se sont tournés les hydrobiologistes.

Une première méthode fut décrite en 1927 par GAARDER et GRAN. Cette méthode consiste à mesurer la quantité d'oxygène produite par le phytoplancton, en un temps donné, dans une enceinte transparente maintenue *in situ*. Une contre-expérience simultanée en enceinte opaque permet de tenir compte de la quantité d'oxygène consommée par respiration. Ceci implique qu'il est supposé que la respiration est la même en milieu éclairé et en milieu obscurci. En fait, il semble que la respiration soit plus élevée en milieu éclairé (RABINOWITCH 1945). L'utilisation du C14 pour mesurer la consommation du CO₂ par le phytoplancton s'imposait logiquement dès que cet isotope fut disponible. C'est à STEEMAN NIELSEN que revint la première application à l'étude de la productivité marine (19). Cette méthode, dont l'avantage immédiat est une plus grande sensibilité, présente beaucoup d'analogies avec la précédente. C'est en effet l'aspect complémentaire des échanges gazeux de la photosynthèse qui est étudié, et ce, avec le même type de dispositif (light and dark bottles). Cependant, il apparaît qu'on ne sait au juste si on mesure la productivité nette ou la productivité brute (ce qui serait théoriquement le cas). Les principales sources d'erreurs, discutées par STEEMAN NIELSEN lui-même, sont les suivantes :

- 1) effet dû à l'isotope lui-même (isotopic discrimination)

$$\text{tel que l'assimilation } \frac{C^{12}}{C^{14}} = \frac{1,06}{1} = 6 \% \text{ d'erreur.}$$

- 2) la consommation de C¹⁴ par d'autres processus que la photosynthèse (1 % d'erreur).
- 3) la perte de C¹⁴ par respiration au cours de l'expérience.

Des résultats comparables ont été obtenus par les deux méthodes décrites dans le cas de mesures effectuées en eaux eutrophes (productivité ≈ 2 g glucose/m²/jour) et pendant des temps d'incubation limités à 24 h au maximum. Dans le cas de très faibles productivités, la méthode au C¹⁴ est seule applicable (15).

Brève description de la méthode.

A un échantillon de 250 ml est ajouté une aliquote d'hydrogéné-carbonate de sodium marqué (ampoule de 1 ml). Les activités couramment utilisées sont généralement de l'ordre de 10 μ C. L'échantillon est replacé *in situ* pour le temps d'incubation prévu. Le phytoplancton présent dans l'enceinte consomme par photosynthèse le carbone inorganique dissous dans l'eau, y compris, proportionnellement les isotopes. L'échantillon est ensuite rapidement filtré (filtres de type millipore HA 0,45 μ) de sorte que tout le carbone fixé dans les cellules soit recueilli et puisse être mesuré au compteur Geiger.

Connaissant le rapport C¹⁴/carbone total au départ de l'expérience, l'augmentation de la radioactivité des cellules en un temps donné pour un volume d'échantillon connu nous permet de calculer la quantité de carbone fixé par unité de temps et de volume, et de la convertir en glucose (6).

Outre les restrictions énoncées plus haut, la méthode est critiquable au point de vue de l'interruption ou de la modification apportée dans les rapports existant normalement entre le milieu extérieur et la population prisonnière de l'enceinte. Il nous semble que l'expérience des bouteilles claires et noires constitue un progrès sur les techniques de culture en laboratoire, puisque la population est ré-introduite *in situ* et retrouve notamment les mêmes conditions thermiques qu'en dehors de l'enceinte. De plus, pour autant que l'expérience soit brève, et cela est possible, il n'intervient pas de carence en éléments nutritifs qui soit suffisante pour modifier de façon sensible les processus de photosynthèse et respiration; il n'intervient également aucun accroissement de population suffisant pour changer fortement les données de départ.

Il n'empêche que beaucoup de questions subsistent et dont la moindre n'est certes pas celle du mixing continu du plancton libre.

BIBLIOGRAPHIE

1. AUBERT, M., 1965. Cultiver l'océan. P.U.F. Paris.
2. BACHMANN, K. W. et ODUM, E. P., 1960. Uptake of Zn^{65} and primary productivity in marine benthic algae. *Limnol. and Oceanogr.*, 5 : 349-355.
3. BIDWELL, R. G. S., 1958. Photosynthesis and metabolism of marine algae. *Can. J. Bot.* 36 : 337-349.
4. BLINKS, L. R., 1955. Photosynthesis and productivity of littoral marine algae. *Journ. Mar. Res.* 14 : 263-373.
5. CLARKE, G. L., 1946. Dynamics of production in a marine area. *Ecol. monog.* 16 : 321-335.
6. DOTY, M. S. and OGURI, M., 1958. The Carbon-fourteen technique for determining primary plankton productivity. *Publ. Staz. Zool. Napoli. Suppl.* 31 : 70-94.
7. DUVIGNEAUD, P. et ass., 1962. L'écologie, science moderne de synthèse. Docum. 23. *Min. Educ. Nat.* Bruxelles.
8. EMERY, K. O., 1960. The sea of Southern California. New York, John Willig and Sons.
9. FRASER, J., 1962. Nature Adrift, The Story of Marine Plankton, London. G. T. Foulis and Co. Ltd.
10. GORSKI, I., 1929. Recherches sur les méthodes de mesures de photosynthèse chez les plantes aquatiques submergées. *Acta soc. Poloniae* 6 : 1-29.
11. JACKSON, P., 1954. Engineering and economic aspects of marine plankton harvesting. *J. Cons. Int. Expl. Mer.* 20, p. 167.
12. LELOUP, E., 1964. Editorial. *BP Rev.* 16.
13. ODUM, E. P., KUENZLER, E. J. et BLUNT, M. X., 1958. Uptake of P^{32} and primary production in marine benthic algae. *Limnol. oceanogr.* 3 : 340-345.
14. PENFOUND, W. T., 1956. Primary production of vascular aquatic plants. *Limnol. oceanogr.* 1 : 92-161.
15. RYTHER, J. H. et VACCARO, R. F., 1954. A comparison of the oxygen and C^{14} methods of measuring marine photosynthesis. *J. Cons. Int. Expl. Mer* 20 : 25-34.
16. RYTHER, J. H., 1956. The measurement of primary production. *Limnol. oceanogr.* 1 : 72-84.
17. RYTHER, J. H., 1959. Potential productivity of the sea. *Science*, L30 : 602-608.
18. STEEMAN NIELSEN, E., 1951. Measurement of the production of organic matter in the sea by means of carbon-14. *Nature* 167 : 684-685.
19. STEEMANN NIELSEN, E., 1952. The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Expl. Mer* 18 : 117-140.
20. WETZEL, R., 1964. A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton and phytoplankton in a large shallow lake, *Int. Rev. Ges. Hydrob.* 49, 1, pp. 1-61.

