

**Étude de la fertilité  
d'une lagune tropicale de Côte d'Ivoire  
au moyen de tests biologiques  
sur populations  
phytoplanctoniques naturelles**

Philippe DUFOUR\* et Michel SLEPOUKHA\*\*

RÉSUMÉ

*Les éléments nutritifs qui contrôlent la biomasse du phytoplancton de la lagune Ebrié ont été déterminés au moyen d'enrichissements différentiels sur les populations naturelles « in vitro ». L'ordre de limitation est généralement le suivant : azote, phosphore, carbone. Dans 4 cas sur douze, le P intervient avec la même intensité que l'N. Dans un cas d'eutrophisation extrême et en période de dessalure, l'N, le P et le C sont limitants ensemble. Ces limitations nutritives in vitro, ne sont souvent que potentielles in situ. Les rapports du carbone, de l'azote et du phosphore particulaire à la chlorophylle « a » sont en moyenne de 132, 16,8 et 2,5 mg.mg<sup>-1</sup> dans les milieux nutritivement carencés en N et P.*

MOTS-CLÉS : Phytoplancton — Production primaire — Nutriments — Biotests — Lagune — Tropical.

ABSTRACT

GROWTH POTENTIAL OF A TROPICAL COASTAL LAGOON OF THE IVORY COAST STUDIED WITH BIOASSAY ON NATURAL PHYTOPLANKTON POPULATIONS

*In vitro enrichment experiments on natural populations have been used to determine the nutrients controlling the biomass of phytoplankton in the Ebrié coastal lagoon. The limiting nutrients were generally nitrogen, phosphorus and carbon in this order; in three cases out of twelve, P and N act simultaneously; in an extreme eutrophic water sample, N, P and C were together limiting. No effect on biomass was observed following addition of metals, vitamins or chelators. These limitations observed in vitro were often only potential in situ. When chlorophyll "a" reached its maximum in N and P starved cultures, N|Chl, P|Chl and C|Chl ratios of seston had mean values of 16.8, 2.5 and 132 mg.mg<sup>-1</sup>, with little dispersion (standard error/mean <28 %). It is deduced that the optimal phytoplankton N|P ratio is 14.89 at/at. Such data can help in the prediction of phytoplankton increase due to nutrient enrichment by human activities.*

KEY WORDS: Phytoplankton — Primary production — Nutrients — Bioassays — Coastal lagoon — Tropical.

\* Océanographe O.R.S.T.O.M., 24, rue Bayard 75008 Paris.

\*\* Océanographe O.R.S.T.O.M., C.R.O., BP 2241, Dakar, Sénégal.

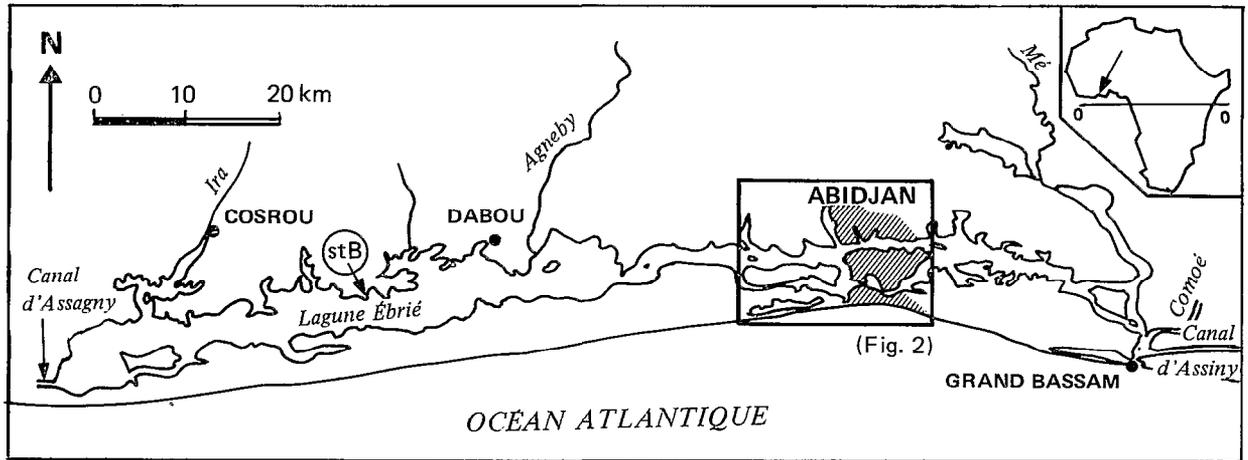


FIG. 1. — La lagune Ébrié. Position de la station B

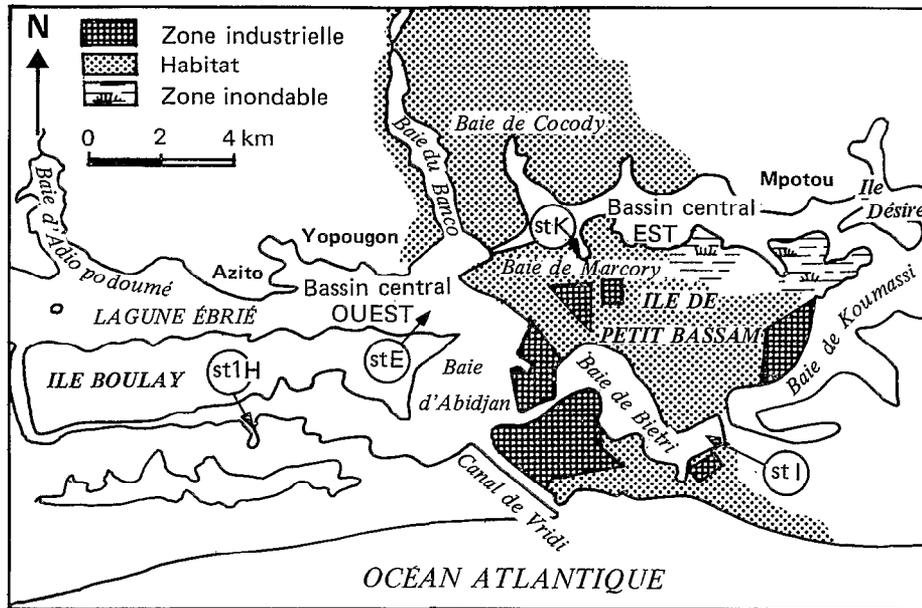


FIG. 2. — La région d'Abidjan. Position des stations I H, E, I et K

## 1. INTRODUCTION

La lagune Ebrié est un milieu saumâtre de 566 km<sup>2</sup> et de profondeur moyenne inférieure à 5 m, qui s'étend pour l'essentiel sur 150 km parallèlement à la Côte Atlantique au sud de la Côte d'Ivoire (fig. 1 et 2). Sa morphologie et son hydroclimat ont été décrits par TASTET (1974) et VARLET (1978). La répartition saisonnière et géographique des sels nutritifs, de la biomasse du phytoplancton et de sa production ont été décrits par PAGÈS *et al.* (1979).

Cet article met en évidence l'extrême hétérogénéité des biomasses du phytoplancton. Les concentrations en chlorophylle « a » sont de quelques mg.m<sup>-3</sup> au débouché des rivières, alors qu'elles dépassent couramment 50 mg.m<sup>-3</sup> dans les régions naturelles les plus riches. En zones polluées, en particulier par l'agglomération d'Abidjan, les concentrations peuvent dépasser 300 mg/m<sup>3</sup> sur plusieurs mètres d'épaisseur, atteignant ou dépassant les limites théoriques admissibles (STEEMANN, NIELSEN, 1962;

TALLING, 1973). A quelques kilomètres de ces zones extrêmement eutrophes, les concentrations peuvent être cent fois inférieures (données non publiées). Ce phytoplancton, lorsqu'en quantité « raisonnable », est source essentielle de nourriture, non seulement du zooplancton et zoobenthos, mais également des poissons constitués pour près de 3/4 de filtreurs pélagiques (GERLOTTO *et al.*, 1976; DURAND *et al.*, 1978). En quantité excessive, il est source de nuisance. Il dépasse alors les capacités d'assimilation des herbivores comme le montrent LEBORGNE et DUFOUR (1979). Il sédimente alors et sa putréfaction provoque la désoxygénation des couches profondes et le dégagement de produits réducteurs qui peuvent empoisonner les couches superficielles et y provoquer des mortalités massives de poissons.

Le contrôle de cette biomasse phytoplanctonique nécessite la connaissance de ses mécanismes de production, en particulier de ses facteurs limitants. Parmi ces facteurs figurent les substances nutritives dont nous nous proposons d'étudier ici le rôle sur la production du phytoplancton en lagune Ebrié.

Pour ce faire, une démarche classique consiste à comparer l'évolution de deux groupes de données : les concentrations en éléments nutritifs et la biomasse phytoplanctonique. Il y a plus de 20 ans que KETCHUM *et al.* (1958) ont passé en revue les échecs provoqués par cette démarche, ce qui n'empêche pas qu'elle soit encore couramment utilisée. Elle est critiquable pour diverses raisons dont nous résumerons les principales (voir aussi MAESTRINI, 1976).

(1) Les corrélations entre les deux groupes d'analyses ne sont pas toujours évidentes, et même lorsqu'elles le sont, elles ne fournissent pas de preuves de causalité directe.

(2) Hormis quelques nutrilites :  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{PO}_4^{---}$ ,  $\text{Si O}_2$ , on ne sait pas aisément doser les éléments biogènes, d'autant plus que certains peuvent être présents à des concentrations indétectables.

(3) Un élément présent en quantité apparemment suffisante n'est pas nécessairement sous une forme chimique disponible. A ce sujet, BERLAND *et al.* (1973b) écrivent que « l'effet critique d'un élément sur la croissance d'une algue dépend plus des conditions physico-chimiques environnantes qui contrôlent sa disponibilité que de sa concentration totale ».

(4) Les besoins nutritifs du phytoplancton varient avec les espèces. C'est ainsi que nous avons relevé des rapports de composition interne optimale N/P variant entre 5,6 at/at pour *Chlorella pyrenoidosa* (KETCHUM et REDFIELD, 1949) et 45 at/at pour *Pavlova lutheri* (SAKSHAUG et HOLM-HANSEN, 1977).

(5) Cette méthode ignore la capacité qu'ont les algues de stocker des quantités d'éléments nutritifs

bien supérieures à leurs besoins immédiats (MACKE-RETH, 1953; McALLISTER *et al.*, 1961; CAPERON, 1968; FUHS *et al.*, 1972; DROOP, 1973, 1974, 1975; RHEE, 1974, etc.). Il en résulte qu'un milieu peut être totalement épuisé en éléments nutritifs sans que la croissance de son phytoplancton soit arrêtée.

Il était donc nécessaire d'utiliser une approche plus directe. Ceci a été fait grâce aux tests biologiques qui utilisent les algues elles-mêmes comme moyen d'estimation de la capacité des eaux à supporter une biomasse donnée. Leur principe est basé sur la loi de Liebig qui postule qu'à un moment donné la croissance d'un être vivant est limitée par un seul facteur. Si ce facteur est fourni en excès, la croissance reprend jusqu'à ce qu'un second facteur limite. Si ce second facteur est fourni, la croissance reprend. Et ainsi de suite, on peut expérimentalement déterminer les facteurs limitants successifs. Cette méthode déjà utilisée par SCHREIBER en 1927 n'est vraiment pratiquée, de façon peu courante d'ailleurs, que depuis une vingtaine d'années.

Un cas particulier de tests biologiques est celui des enrichissements différentiels que nous avons pratiqués sur 12 prélèvements de la lagune Ebrié avec pour objectif de déterminer la fertilité et les éléments nutritifs limitant la biomasse du phytoplancton.

## 2. PRÉLÈVEMENTS ET MÉTHODES

La lagune Ebrié est soumise à des échanges entre les eaux océaniques et continentales variables selon les lieux. C'est pourquoi nous avons effectué nos prélèvements en 5 stations représentatives, autant que faire se peut, de l'ensemble de la lagune (fig. 1 et 2).

— Station E, dans le chenal central de la région d'estuaire, non loin de l'unique communication avec l'océan : le canal de Vridi.

— Stations I ou K, dans deux baies de la région d'estuaire polluée par les effluents de l'agglomération d'Abidjan.

— Station IH, dans une baie de la région d'estuaire à l'écart de ces pollutions.

— Station B, dans le chenal central d'une région continentale.

Ces stations ont été visitées au maximum de développement des saisons caractérisées par PAGÈS *et al.* (*ibid.*) : en mars pendant la saison sèche, en juin ou juillet pendant la saison des pluies, en octobre ou novembre pendant la saison des crues.

A chacune de ces douze stations de l'eau de surface a été prélevée, passée sur une soie à plancton de 200  $\mu\text{m}$  et répartie en trois fractions.

TABLEAU I

Caractéristiques des prélèvements *in situ*. Colonne 8 : fluorescence *in vivo* en unités arbitraires ; colonne 9 : chlorophylle « a » active en  $\mu\text{g/l}$  ; colonne 10 à 12 : carbone, azote et phosphore particulaire en  $\mu\text{atg/l}$  ; colonne 13 à 16 : sels minéraux dissous en  $\mu\text{atg/l}$  ; colonne 17 et 18 : azote et phosphore organique dissous en  $\mu\text{atg/l}$

1 Pré- lèvement	2 Date 1977	3 Saison	4 N° Stat.	5 Région	6 Zone	7 S ‰	8 Fluo.	9 Chl « a »	10 C <sub>p</sub>	11 N <sub>p</sub>	12 P <sub>p</sub>	13 NO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	14 NO <sub>2</sub> <sup>-</sup>	15 NH <sub>4</sub> <sup>+</sup>	16 PO <sub>4</sub> <sup>=</sup>	17 N <sub>o, a</sub>	18 P <sub>o, a</sub>
1	17/3	sèche	1H	estuaire	baie naturelle	30	8.5	3.76	28.04	3.61	0.31	0.13	4.40	0.61	0.79	9.96	0.27
2	18/3	sèche	I	estuaire	baie urbaine	27	33.0	11.95	50.67	8.39	0.79	0.89	1.33	4.95	2.08	14.46	0.79
3	23/6	sèche	B	continentale	chenal central	4,5	37.5	13.09	99.52	14.41	0.86	0.37	2.00	7.53	0.36	27.87	0.33
4	31/3	sèche	E	estuaire	chenal central	22	33.0	5.59	61.96	6.67	0.51	0.17	0.81	0	0.66	18.62	1.10
5	2/6	pluies	I	estuaire	baie urbaine	24	45.0	20.26	—	—	—	0.20	0.30	5.25	0.66	22.35	0.88
6	9/6	pluies	1H	estuaire	baie naturelle	14,5	27.5	9.86	—	—	—	0.40	1.54	3.12	0.45	26.74	1.01
7	1/7	pluies	B	continentale	chenal central	4	74.0	22.96	—	—	—	0.91	5.80	3.11	0.41	25.18	0.73
8	4/10	crues	1H	estuaire	baie naturelle	4	38.0	9.14	86.37	11.52	0.93	1.35	6.71	0.06	0.67	20.28	0.58
9	11/10	crues	E	estuaire	chenal central	4	56.0	10.16	100.86	11.93	1.04	1.36	7.40	2.75	0.45	19.0	0.78
10	18/10	crues	I	estuaire	baie urbaine	4	138.0	52.63	457.82	47.79	2.78	0.20	3.00	7.42	0.35	24.38	0.85
11	4/11	crues	B	continentale	chenal central	4	29.5	9.86	123.92	12.89	0.81	0.07	0.55	0.91	0.11	24.27	0.54
12	21/11	crues	K	estuaire	baie urbaine	14	34.3	7.84	156.38	15.63	1.31	0.13	0.73	49.29	1.90	—	—

Sur la première fraction du prélèvement, la fluorescence *in vivo* a été mesurée par la méthode et avec l'équipement recommandés dans STRICKLAND et PARSONS (1968) et la salinité au réfractomètre. Le seston a été recueilli sur un filtre de verre Gelman type A de porosité moyenne 0,3  $\mu\text{m}$  sous une dépression de 100 mbar. Sa composition élémentaire en C et N a été dosée à l'analyseur CHN Hewlett-Packard 185 b, celle en P par la méthode de MENZEL et CORWIN (1965). La chlorophylle « a » active a été évaluée par dosage fluorimétrique des extraits acétoniques avant et après acidification (HOLM HANSEN *et al.*, 1965). Sur le filtrat on a évalué l'N et le P total dissous par la méthode de ARMSTRONG et TIBBITS (1968), ainsi que les concentrations en NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, NH<sub>4</sub><sup>+</sup> et PO<sub>4</sub><sup>=</sup> selon les protocoles recommandés dans STRICKLAND et PARSONS (*ibid.*).

La seconde fraction du prélèvement d'origine, contenant donc tout le phytoplancton inférieur à 200  $\mu\text{m}$ , a été répartie en 7 à 18 séries (selon les prélèvements) de 4 flacons de 300 ml. Une série a servi de témoin tandis que les autres subissaient des enrichissements de un, plusieurs ou tous les éléments nutritifs suivants : N, P, groupe de vitamines, groupe de métaux, C minéral, EDTA. Les concentrations utilisées sont adaptées du milieu ASP 2 de PROVASOLI *et al.*, (1957). Na NO<sub>3</sub> : 50 mg/l (588  $\mu\text{atg N.l}^{-1}$ ) ; K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub> : 5 mg/l (29  $\mu\text{atg P.l}^{-1}$ ) ; H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> : 3,42 mg/l ; ZnCl<sub>2</sub> : 30  $\mu\text{g/l}$  ; CuCl<sub>2</sub> : 0,32  $\mu\text{g/l}$  ; Na MoO<sub>4</sub> · 2H<sub>2</sub>O : 7,26  $\mu\text{g/l}$  ; vit. B<sub>1</sub> : 100  $\mu\text{g/l}$  ; vit. H : 1  $\mu\text{g/l}$  ; vit. B<sub>12</sub> : 1  $\mu\text{g/l}$  ; HNaCO<sub>3</sub> : 229 mg/l (2,7  $\text{matg. C. l}^{-1}$ ). Le silicium n'a pas été fourni, les eaux lagunaires en

contenant en quantités non limitantes pour la production phytoplanctonique : de 1 à 8 mg Si.l<sup>-1</sup> (VARLET, 1978). Ces flacons ont ensuite été incubés sous lumière naturelle dans un bac thermiquement régulé par circulation d'eau. Ils ont été recouverts de béciers autorisant le passage de l'air et agités plusieurs fois par jour pour favoriser la remise en suspension des cellules et les échanges avec l'atmosphère. La fluorescence *in vivo* dans chacun d'eux a été mesurée quotidiennement entre 17 et 18 heures. Cette mesure a été transformée en chlorophylle « a » par une relation de proportionnalité déterminée quotidiennement sur les milieux témoins et enrichis de la 3<sup>e</sup> fraction du prélèvement. Les concentrations en chlorophylle « a » ainsi évaluées nous ont permis de déterminer la réaction du seston végétal aux différents types d'enrichissement.

La troisième fraction de chaque prélèvement d'origine a été répartie dans deux bouteilles de 3000 ml. L'une a servi de témoin, l'autre a subi l'enrichissement total N + P + EDTA + métaux + vitamines + C aux concentrations ci-dessus rapportées. Ces bouteilles ont été mises en incubation dans les mêmes conditions que les flacons de la 2<sup>e</sup> fraction. Nous y avons mesuré quotidiennement entre 17 et 18 heures, à la fois fluorescence *in vivo* et la chlorophylle « a » active.

### 3. RÉSULTATS

Les caractéristiques chimiques des douze prélèvements d'origine sont portées sur le tableau I. La



TABLEAU II

Ordre des éléments nutritifs limitant la biomasse chlorophyllienne.

N° prélèvement	Saison	Station	Ordre des éléments limitants		
			1 <sup>er</sup>	2 <sup>e</sup>	3 <sup>e</sup>
1	sèche	1H	N	(P)	—
2	sèche	I	N	(P)	—
3	sèche	B	N+P	—	(C)
4	sèche	E	N	P	(C)
5	pluies	I	N	P	(C)
6	pluies	1H	N	P+C	—
7	pluies	B	N	P+C	—
8	crues	1H	N	P	C
9	crues	E	N ou P	—	C
10	crues	I	N+P +C	—	—
11	crues	B	N	P	C
12	crues	K	N+P	—	C

où il n'est pas élément limitant primaire avec l'N, le P limite en second. Pour les prélèvements 1 et 2, on sait que le 2<sup>e</sup> élément limitant se trouve dans le mélange P + Métaux + Vitamines + EDTA. Effectivement, l'addition du mélange N + P + Métaux + Vitamines + EDTA permet une croissance significative supérieure à celle de l'N seul (fig. 3). Les résultats obtenus sur les prélèvements suivants permettent de supposer avec une bonne probabilité que le P est indispensable avant les autres éléments de ce mélange. Pour les prélèvements 6 à 12, le plan d'enrichissement utilisé a permis de détecter le C comme étant le 3<sup>e</sup> élément limitant. En effet, l'addition de C permet d'accroître significativement la chlorophylle « a » atteinte par les séries déjà enrichies en N, P, Métaux, Vitamines et EDTA (fig. 3). Pour les prélèvements 3, 4 et 5, l'addition du mélange Vitamines + Métaux + EDTA n'augmente pas la biomasse chlorophyllienne des séries déjà enrichies en N et P (fig. 3). Il y a donc de fortes chances pour que le 3<sup>e</sup> élément limitant soit là encore le C. Le C n'intervient donc qu'une seule fois en premier dans les eaux très eutrophes de la station I, et de façon d'ailleurs hypothétique comme il en sera discuté plus loin. Par contre, le fait qu'il intervienne dans les autres cas après l'N et le P suppose que le Fe, les oligo-éléments métaux et vitamines, et les substances complexantes sont présents en quantité suffisante, et qu'aucun autre élément nutritif important n'a été omis.

On remarque que ces limitations de la biomasse exprimée par la chlorophylle « a » active, ne sont pas en général effectives *in situ*. En effet, pour les

TABLEAU III

Biomasses chlorophylliennes initiales et maximales dans les flacons témoins au cours des incubations en mg chl a. m<sup>-3</sup>

N° prélèvement	Saison	Station	Chl. « a » <i>in situ</i>	Chl. « a » max. <i>in vitro</i>
1	sèche	1H	3.76	5.35
2	sèche	I	11.95	33.66
3	sèche	B	13.09	28.11
4	sèche	E	5.59	6.44
5	pluies	I	20.26	38.42
6	pluies	1H	9.86	32.26
7	pluies	B	22.96	32.20
8	crues	1H	9.14	10.10
9	crues	E	10.16	10.71
10	crues	I	52.63	52.63
11	crues	B	9.86	9.86
12	crues	K	7.84	45.26

prélèvements 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, et 12, on observe une augmentation significative de la biomasse chlorophyllienne dans les flacons témoins (tabl. III). Autrement dit, la biomasse augmente *in vitro* au-dessus de son niveau *in situ* au moment du prélèvement.

#### 4. DISCUSSION

On peut se demander dans quelle mesure ces résultats traduisent la réalité *in situ*.

Par les expériences d'enrichissement, on mesure le résultat d'une réponse métabolique : l'augmentation de la chlorophylle « a », qui intègre les modifications de l'écosystème au cours de l'incubation. Outre l'accroissement volontaire de la concentration du (ou des) composé(s), on recense un certain nombre de modifications, immédiates ou progressives, plus ou moins souhaitables, contrôlables et connues. Du fait de l'enrichissement, on modifie l'équilibre du milieu par l'une des nombreuses réactions chimiques ou biochimiques recensées par LEE (1973). Du fait du confinement, on limite les échanges gazeux avec l'atmosphère, on limite le mouvement des cellules avec pour conséquence le maintien à des conditions de lumière et de température de surface, on supprime les échanges horizontaux et verticaux. Par la présence des parois de verre, on active le développement bactérien (ZOBELL & ANDERSON, 1936), on dénature la lumière (FINDENEGG, 1966), on provoque certaines adsorptions. Du fait de ces différentes modifications, on provoque une dérive dans la composition taxonomique des populations, d'autant plus importante que la durée de l'expérimentation est longue.

Ces modifications sont communes à tous les tests biologiques *in vitro* sur populations naturelles. Nous n'examinerons que celles qui risquent d'avoir une importance particulière du fait de notre protocole expérimental et de notre milieu d'étude.

Pour l'azote, le phosphore et le carbone, les concentrations utilisées sont de l'ordre de grandeur de celles des milieux de culture. Pour le C, elles ne sont pas très différentes de celles du milieu naturel en saison sèche dans la région d'estuaire. Pour l'N et le P, elles sont supérieures à celles du milieu. Dans les régions les plus eutrophes, on n'observe pas de concentrations en N total (dissous + particulaire) supérieures à  $150 \mu\text{atg.l}^{-1}$ . De telles concentrations peuvent modifier les équilibres physico-chimiques, donc la forme des éléments nutritifs et par conséquent leur disponibilité pour le phytoplancton. Elles sont néanmoins nécessaires pour détecter les éléments limitants successifs. Elles sont utiles pour obtenir une réponse significative dans un milieu naturellement eutrophe, dont les témoins sont très dispersés. Elles correspondent en outre aux concentrations qui provoquent l'augmentation maximale de biomasse de l'espèce néritique *Skeletonema costatum* (BERLAND *et al.* 1973 a). On a vérifié que les concentrations de phosphate utilisées n'inhibent pas l'assimilation de  $^{14}\text{C}$  de populations issues de diverses régions lagunaires (LEMASSON, non publié). Sur les expériences présentées ici, on n'a pas, au cours des incubations, constaté d'inhibition des échantillons enrichis par rapport aux témoins. Dans la plupart des cas, on n'observe même pas de phase de latence préliminaire à l'augmentation de chlorophylle « a ». Bien sûr, il est probable que ces fortes concentrations favorisent l'élimination de certaines espèces, soit par intolérance (RODHE, 1948), soit par compétition avec des espèces mieux adaptées aux milieux très eutrophes. Nous simulons donc l'évolution de la population en cas d'eutrophisation accentuée.

Le choix du maximum de chlorophylle « a » atteint par chaque série, comme paramètre estimatif des effets des enrichissements, impose des expériences longues (jusqu'à 7 jours), et va dans le même sens. On teste la réponse d'une population dérivée de la population d'origine et adaptée aux conditions altérées de milieux (HEALEY, 1973). Cette dérive peut être considérable (par ex. MENZEL *et al.*, 1963; MAURER, 1978) ou faible (par ex. JACQUES *et al.*, 1973).

Dans les flacons, la biomasse a été estimée par mesure de la fluorescence *in vivo* convertie en chlorophylle « a » active. Or la fluorescence *in vivo* est plus la mesure d'une propriété physiologique, que celle d'une biomasse. Son rapport à la chlorophylle « a », symbolisé ici par  $x$ , est susceptible de varier en fonction des espèces, de leur état physiologique et des conditions de milieu (STRICKLAND, 1968; BLASCO,

1973; KIEFER, 1973 a, b; ESTRADA, 1974; TUNZI *et al.*, 1974; HERBLAND et VOITURIEZ, 1977; SAKSHAUG et HOLM-HANSEN, 1977; SLOVACEK et HANNAN, 1977; SAMUELSON *et al.*, 1978). Cette variation peut atteindre un facteur 5. Il faut cependant noter que notre protocole expérimental supprime la variabilité due aux conditions physiques, en particulier de température et d'éclairement, puisque ces conditions sont les mêmes pour tous les flacons. Il supprime aussi l'effet des variations nycthémérales observées par KIEFER (*ibid.*) puisque les prises d'essai sont faites chaque jour à la même heure. KIEFER (*ibid.*), BLASCO (*ibid.*), SAKSHAUG et HOLM-HANSEN (*ibid.*), ont en outre montré que le rapport augmente avec les déficiences nutritives. Les données de SAKSHAUG et HOLM-HANSEN (*ibid.*) suggèrent néanmoins une bonne stabilité de ce rapport jusqu'en fin de phase plateau de leurs cultures. Nos propres données (DUFOUR, en préparation), montrent que ce rapport varie peu pour des populations naturelles d'origine commune (même prélèvement ici), même ayant subi des enrichissements différents, pendant les phases de latence, exponentielles et stationnaires. Si, en outre, les conditions d'incubation sont identiques et si les prélèvements successifs ont lieu toujours à la même heure, le coefficient de variation de  $x$ ,  $\text{CV} = s_x/\bar{x}$ , est toujours inférieur à 0,18. Nous avons tenu compte de cette incertitude dans la détermination des intervalles de confiance des moyennes de chlorophylle « a » de chaque série et dans leur comparaison. Ces précautions prises, nos données concernant les flacons estiment correctement la chlorophylle « a » active.

Nous n'avons pas observé de rôle limitant des métaux et vitamines et de l'EDTA. Une fraction de ces éléments pourrait avoir été amenée par les impuretés des produits chimiques utilisés. En fait, d'après les indications des fournisseurs, la proportion maximale d'impuretés des milieux non enrichis en oligo-éléments par rapport à ceux enrichis, serait de 1 % (pour le Fe). Il semble donc que les métaux, vitamines et « substances complexantes » soient présents en quantité suffisante en lagune pour supporter des productions bien supérieures à celles pratiquement possibles. Ce qui n'est pas étonnant *a priori* dans un écosystème très ouvert aux apports continentaux minéraux et organiques par les rivières et les égouts. GOLDMAN (1972) constate d'ailleurs que la limitation par les oligo-éléments a plutôt lieu dans les milieux oligotrophes, tandis que BARBER & RYTHER (1969) observent une limitation par les chélateurs dans les eaux d'upwelling pauvres en substances organiques dissoutes.

Le troisième élément limitant détecté est le carbone. La figure 4 montre que la biomasse maximale atteinte en présence d'N et P non limitant est pro-

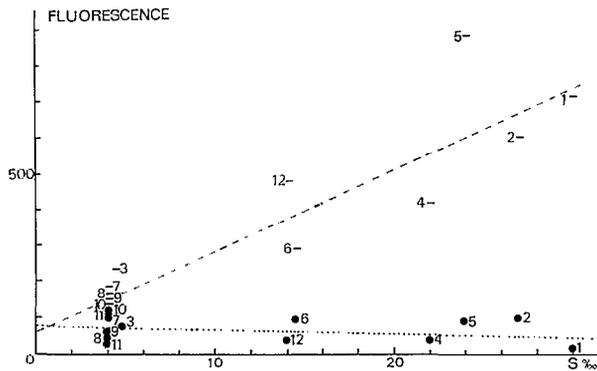


FIG. 4. — Fluorescence atteinte par les témoins (.) et par les séries enrichies en N et P (---), en fonction de la salinité du prélèvement (DUF0UR *et al.*, 1981 a)

proportionnelle à la salinité des eaux d'origine. Autrement dit, plus les eaux sont salées, moins le carbone limite, ce qui s'explique par la relation de proportionnalité entre la salinité et le C minéral total, établie pour la lagune par LEMASSON (communication personnelle) (1). Cette limitation par le C observée *in vitro* est tout à fait artificielle dans les eaux à forte salinité. Elle impliquerait en effet des apports d'N et P très importants : de l'ordre de  $2,5 \text{ mg d'N.l}^{-1}$  pour le prélèvement 5. De tels apports, outre qu'ils ont une faible probabilité de se produire, n'en ont aucune de ne pas être accompagnés du C nécessaire à leur utilisation par le phytoplancton, comme le montre la composition des eaux urbaines et rurales (JAWORSKI *et al.*, 1972; FORSBERG, 1976). Par contre, en saison des pluies et de crue, les apports en N et P nécessaires pour provoquer cette limitation sont faibles. On peut même en extrapolant les données de la figure 4 vers les faibles salinités envisager une limitation primaire par le C seul. Il ne faut cependant pas perdre de vue que cette figure a été établie à partir de tests *in vitro*, dans lesquels les apports du  $\text{CO}_2$  atmosphérique sont limités, et ceux des couches plus riches de la zone aphotique supprimés. Cette limitation éventuelle par le C, ou par un facteur qui lui est lié comme le pH, sera examinée dans une autre publication. Si elle existe, elle est de toute façon très localisée dans le temps aux périodes de dessalure, et dans l'espace aux zones les plus eutrophes.

Autre remarque, dans 4 cas, nos expériences montrent que l'N et le P sont nécessaires ensemble ou séparément pour provoquer une croissance signifi-

ficative de la biomasse chlorophyllienne. Ces résultats sont en contradiction avec le principe de l'élément limitant unique de Liebig. On conçoit cependant que les besoins de différents systèmes enzymatiques d'une cellule puissent rendre possible cette limitation simultanée. Différents auteurs (CHEN, 1970; DROOP, 1973; GOODALL, 1975) ont proposé des modèles multiplicatifs de la production primaire rendant compte de cette possibilité. Cette hypothèse de limitation simultanée par plusieurs éléments nutritifs a par la suite été mise en doute par DROOP (1974, 1975) et RHEE (1974, 1978) dans le cas de cultures d'algues monospécifiques. Elle est cependant envisageable pour des populations multispécifiques, l'élément limitant pouvant différer, dans un même milieu, selon les espèces. En outre la biomasse maximale, seule considérée ici, intègre la croissance dans le temps. On conçoit qu'un élément puisse limiter dans un premier temps, un autre ensuite. Enfin la croissance provoquée par l'addition de l'élément limitant en premier peut n'être pas statistiquement différente de celle provoquée par l'addition des deux premiers éléments limitants, uniquement du fait de la dispersion inévitable observée entre flacons et de l'imprécision des évaluations de chlorophylle « a ».

Nous avons remarqué que la biomasse chlorophyllienne dans les flacons témoins augmente au cours des incubations dans 8 cas sur 12 au-dessus de son niveau *in situ* au moment du prélèvement. Ce qui peut s'expliquer de 2 façons : (1) la biomasse chlorophyllienne était en phase d'accroissement au moment du prélèvement *in situ* et cet accroissement se poursuit *in vitro*; (2) La biomasse chlorophyllienne était limitée *in situ* par des facteurs dont le rôle est réduit *in vitro*. La 2<sup>e</sup> hypothèse se conçoit par les conditions d'incubation. Dans les flacons, l'effet limitant de la lumière est réduit par maintien à des conditions de surface; celui du broutage est réduit par élimination préalable du méso- et du macrozooplancton sur maille de  $200 \mu\text{m}$ ; celui de la sédimentation est réduit par agitation pluriquotidienne. Dans ces conditions, la biomasse des flacons témoins peut s'accroître jusqu'à une certaine limite. Les expériences d'enrichissement nous ont montré que cette nouvelle limite est dans les 12 cas le fait des éléments nutritifs, puisque leur addition permet un nouvel accroissement de la biomasse (fig. 3). Dans les flacons témoins, la biomasse est donc limitée d'abord par les éléments nutritifs. Ces éléments y sont aux concentrations du milieu naturel au moment

(1)  $\text{CO}_2 \text{mg.l}^{-1} = 1,646 \text{ S } \% + 27,11$ ; avec  $r = 0,83$  pour  $n = 80$ .

TABLEAU IV

Maximum de la biomasse chlorophyllienne dans les bouteilles témoins. Concentrations en N, P et C du seston au moment de ce maximum. Composition du seston ramenée à son contenu chlorophyllien au même moment.

N° prélèvement	Chl mg.m <sup>-3</sup>	N <sub>p</sub> mat.g.m <sup>-3</sup>	P <sub>p</sub> mat.g.m <sup>-3</sup>	C <sub>p</sub> mat.g.m <sup>-3</sup>	N <sub>p</sub> /Chl mg.mg <sup>-1</sup>	P <sub>p</sub> /Chl mg.mg <sup>-1</sup>	C <sub>p</sub> /Chl mg.mg <sup>-1</sup>
1	5.53	7.75	0.93	81.58	19.62	5.21	177
2	28.56	18.26	2.54	276.64	8.95	2.75	116
3	23.82	22.60	1.89	212.84	13.28	2.45	107
4	5.87	9.47	—	76.53	22.59	—	156
8	11.78	13.59	1.29	86.37	16.15	3.39	88
9	15.98	26.30	1.68	240.11	23.04	3.26	180
10	52.63	47.79	2.78	457.82	12.71	1.64	104
11	9.86	12.89	0.81	123.92	18.30	2.55	151
12	48.42	56.66	2.70	442.69	16.38	1.73	110

du prélèvement. La biomasse maximale atteinte dans les témoins est donc une estimation de la biomasse autorisée par les éléments nutritifs *in situ*. Cette biomasse ou fertilité potentielle varie de 5,35 à 52,63 mg.m<sup>-3</sup> de chlorophylle « a » active, gamme de concentration tout entière comprise dans celle caractérisant les eaux eutrophes d'après SAKAMOTO (1966). La fertilité potentielle maximale s'observe en stations I et K dans les baies polluées (prélèvements 2, 5, 10 et 12).

Dans les témoins, au moment du maximum de la biomasse chlorophyllienne, la fraction utilisable de l'élément nutritif le plus limitant est immobilisée dans le seston. Nous avons estimé ces fractions par dosage à ce moment-là de l'azote (N<sub>p</sub>) et du phosphore (P<sub>p</sub>) particulaire dans les bouteilles témoins de la 3<sup>e</sup> fraction du prélèvement d'origine (tabl. IV). Les rapports N<sub>p</sub>/chl et C<sub>p</sub>/chl du seston des bouteilles témoins à ce moment ont aussi été calculés (tabl. IV). Nous reportons ci-dessous la moyenne (et l'écart-type) des rapports N<sub>p</sub>/chl du seston de toutes les bouteilles témoins qui, selon les expériences d'enrichissement sont toutes limitées par l'N. Nous reportons aussi la moyenne (et l'écart-type) des rapports P<sub>p</sub>/chl dans les bouteilles des prélèvements 3, 9, 11 et 12 qui sont limités par le P. Nous reportons enfin la moyenne et l'écart-type du rapport C<sub>p</sub>/chl pour tous les prélèvements.

$$\begin{aligned} P_p/\text{chl} \text{ (mg.mg}^{-1}\text{)} &= 2,5 \text{ (0,626)} \\ N_p/\text{chl} \text{ (mg.mg}^{-1}\text{)} &= 16,78 \text{ (4,66)} \\ C_p/\text{chl} \text{ (mg.mg}^{-1}\text{)} &= 132 \text{ (34,19)} \end{aligned}$$

D'après ces moyennes, dans les milieux testés, 2,50 mg de P et 16,78 mg d'N sont nécessaires à la synthèse d'1 mg de chlorophylle « a ». Le rapport d'utilisation de l'N au phosphore au moment du maximum de la biomasse chlorophyllienne est donc

en moyenne de 6,71 mg.mg<sup>-1</sup> ou 14,86 at.at<sup>-1</sup>. La valeur de ce rapport moyen est équivalente à celle généralement admise de 16 at/at depuis REDFIELD (1934). Notons également qu'au moment de la biomasse maximale, 1 mg de chlorophylle « a » correspond en moyenne à 132 mg de C. Cette valeur ne se distingue pas de celles obtenues par HEALEY (1975) qui, opérant la synthèse des résultats obtenus sur une quarantaine de cultures d'algues monospécifiques, observe qu'en cas de déficience nutritive extrême, 1 mg de chlorophylle « a » correspond à plus de 100 mg de C.

## 5. CONCLUSIONS

Dans la lagune Ebrié, le contrôle de la biomasse phytoplantonique a été étudié par la méthode des enrichissements différentiels en quatre stations et trois saisons. Cet échantillonnage qui tient compte des principales variations géographiques et saisonnières nous a permis de conclure à l'absence de contrôle par le Fe, les oligo-éléments métalliques B, Zn, Co, Cu, Mo, les vitamines B<sub>1</sub>, B<sub>12</sub>, H et les agents complexants. Le carbone ne peut être limitant qu'exceptionnellement : en période de dessalure dans les régions les plus eutrophes. Le rôle essentiel a été attribué à l'N et au P. L'N apparaît dans tous les cas nécessaire à une augmentation significative de la biomasse phytoplantonique. Dans un cas, le P peut lui être substitué et dans 4 cas le P est aussi limitant que l'N. Ces limitations apparaissent plus souvent potentielles qu'effectives *in situ*, étant masquées par d'autres facteurs du milieu intervenant avant et qu'il conviendra d'étudier.

*In vitro* par contre, dans les milieux non enrichis, il y a toujours limitation effective de la biomasse chlorophyllienne par les éléments nutritifs. Ce qui

nous a permis d'évaluer les quantités minimales de P, d'N et de C, respectivement 2,5 mg, 16,8 mg et 132 mg, nécessaires à la synthèse de 1 mg de chlorophylle « a ». Ces valeurs nous permettront par la suite d'apprécier la fertilité potentielle d'un prélèvement (exprimée en C ou chlorophylle) en fonction de son contenu en sels nutritifs (en P et N). Ces résultats sont les premiers publiés à notre connaissance sur le contrôle nutritif du phytoplancton dans les eaux ouest-africaines.

Ces expériences ne nous ont pas permis d'approfondir les mécanismes des limitations nutritives, ce qui a été fait en suivant simultanément les éléments nutritifs sous leurs différentes formes par DUFOUR *et al.* (1981, a). En outre, nous avons observé que la situation nutritive n'est pas homogène, ni à l'intérieur d'une saison, ni pour une station donnée.

Il serait donc hasardeux de déduire de cette étude sur 12 prélèvements des variations géographiques et saisonnières. Il n'est *a fortiori* pas possible d'en déduire l'origine des variations observées. Ceci a été fait grâce à un nombre plus élevé de prélèvements traités dans DUFOUR *et al.* (1981, b).

Malgré ses défauts, la méthode des enrichissements telle que nous l'avons utilisée et critiquée nous apparaît indispensable pour examiner séparément le rôle de tous les éléments susceptibles de limiter la biomasse du phytoplancton. Elle indique quels sont les éléments importants à ne pas oublier dans les analyses de routine sur le seston et le milieu.

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.  
le 9 octobre 1980.*

## BIBLIOGRAPHIE

- ARMSTRONG (F. A.) & TIBBITS (S.), 1968. — Photochemical combustion of organic matter in sea water for nitrogen, phosphorus and carbon. *J. Mar. biol. Ass. U.K.*, 48 : 143-152.
- BERLAND (B. R.), BONIN (D. J.), MAESTRINI (S. Y.) & POINTIER (J. P.), 1973 a. — Étude de la fertilité des eaux marines au moyen de tests biologiques effectués avec des cultures d'algues. III. réponses de la diatomée *Skeletonema costatum* à différentes concentrations d'éléments nutritifs. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 58 : 401-416.
- 1973 b. Étude de la fertilité des eaux marines au moyen de tests biologiques effectués avec des cultures d'algues. IV. Étude d'eaux côtières méditerranéennes. *Ibid.*, 58 : 473-500.
- BLASCO (D.), 1973. — Estudio de las variaciones de la relación fluorescencia *in vivo* chlorofila a y su aplicación en oceanografía. *Invest. Pesq.*, 37 : 533-556.
- BARBER (R. T.) & RYTHER (J. H.), 1969. — Organic chelators : factors affecting primary production in the Cromwell Current upwelling. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 3 : 191-199.
- CAPERON (J.), 1968. — Population growth response of *Isochrysis galbana* to nitrate variation at limiting concentrations. *Ecology*, 49 : 866-872.
- CHEN (C. W.), 1970. — Concept and utility of ecological model. *Amer. Soc. Civil. Engr.*, 96 (SA 5) : 1083-1091.
- DAGNELIE (P.), 1970. — Théorie et méthodes statistiques. Vol. II. Éditions J. Duculot, Gembloux, Belgique, 451 pp.
- DROOP (M. R.), 1973. — Some thoughts on nutrient limitation in algae. *J. Phycol.*, 9 : 264-272.
- DROOP (M. R.), 1974. — The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 54 : 825-855.
- DROOP (M. R.), 1975. — The nutrient status of algal cells in batch culture. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 55 : 541-555.
- DUFOUR (P.), CREMOUX (J. L.), SLEPOUKHA (M.), 1981, a. — Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de Côte d'Ivoire. I. Étude méthodologique et premiers résultats. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 51 : 247-261.
- DUFOUR (P.), LEMASSON (L.) et CREMOUX (J. L.), 1981, b. — Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de Côte d'Ivoire. II. Variations géographiques et saisonnières. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 51 : 269-284.
- DURAND (J. R.), AMON KOTHAS (J. B.), GERLOTTO (F.), HIE DARE (J. P.) et LAE (R.), 1978. — Statistiques de pêches en lagune Ébrié (Côte d'Ivoire) : 1976 et 1977. *Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan*, 9 : 67-114.
- ESTRADA (M.), 1974. — Photosynthetic pigments and productivity in the upwelling region of N. W. Africa. *Tethys*, 6 : 247-260.
- FINDENEGG (L.), 1966. — Die Bedeutung kurzweiliger Strahlung für die planktische Primärproduktion in den Seen. *Vehr. Int. Verein. Limnol.*, 16 : 314-320.
- FORSBERG (C.), 1976. — Nitrogen and phosphorus as algal growth-limiting nutrients in waste-receiving waters. In, *Harvesting Polluted Waters*, Edited by O. Devik. Plenum Publ. Corp. New York : 27-38.

- FUHS (G. W.), DEMERLE (S. E.), CANELLI (E.) & CHEN (M.), 1972. — Characterization of phosphorus-limited plankton algae. *Limnol. Oceanogr.* Nutrients and Eutrophication-Special Symposia, Vol. I, Edited by G. E. Likens : 113-133.
- GERLOTTO (F.), HEM (S.) et BRIET (R.), 1976. — Statistiques de pêches en lagune Ébrié (année 1975). *CRO/MRS Ser. Stat.*, 1, 2, 42 pp. *mulligr.*
- GOLDMAN (C. R.), 1972. — The role of minor nutrients in limiting the productivity of aquatic ecosystems. *Limnol. Oceanogr.* Nutrients and Eutrophication. Special symposia, vol. I, Edited by G. E. Likens : 21-33.
- GODDALL (D. W.), 1975. — Ecosystem modeling. *In Systems analysis and simulation in ecology*, Edited by B. C. Patton, Academic Press, New York, vol. III : 73-94.
- HEALEY (F. P.), 1973. — Inorganic nutrient uptake and deficiency in algae. *C.R.C. Crit. Rev. Microbiol.*, 3 (1) : 60-13.
- HEALEY (F. P.), 1975. — Physiological indications of nutrient deficiency in algae. *Techni. Rep. Fish. and Mar. Serv. Canada*, 585, 30 pp.
- HERBLAND (A.) & VOITURIEZ (B.), 1977. — Relation chlorophylle \*a\* — fluorescence *in vivo* dans l'Atlantique tropical — Influence de la structure hydrologique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 1 : 67-77.
- HOLM-HANSEN (O.), LORENZEN (C. J.), HOLMES (R. W.) & STRICKLAND (J. D. H.), 1965. — Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 30 : 3-15.
- JACQUES (G.), GAHET (G.), FIALA (M.) & PANOUSE (M.), 1973. — Enrichissement de communautés phytoplanktoniques néritiques de Méditerranée nord-occidentale. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, II : 287-295.
- JAWORSKI (N. A.), LEAR (D. W.) & VILLA (O.), 1972. — Nutrient management in the Potomac estuary. *Limnol. Oceanogr.* Nutrient and Eutrophication — Special symposia, Vol. I, Edited by G. E. Likens : 246-273.
- KETCHUM (B. H.), 1939. — The development and restoration of deficiencies in the phosphorus and nitrogen composition of unicellular plants. *J. Cell. comp. Physiol.*, 13 : 373-381.
- KETCHUM (B. H.) & REDFIELD (A. C.), 1949. — Some physical and chemical characteristics of algae grown in mass cultures. *J. Cell comp. Physiol.*, 33 : 281-299.
- KETCHUM (B. H.), RYTHER (J. H.), YENTSCH (C. S.) & CORWIN (N.), 1958. — Productivity in relation to nutrients. *Rapp. Proc. verb. Cons. Int. Expl. Mer.*, 144 : 132-140.
- KIEFER (D. A.), 1973 a. — Fluorescence properties of natural phytoplankton population. *Mar. Biol.*, 22 (3) : 263-271.
- KIEFER (D. A.), 1973 b. — Chlorophyll a fluorescence in marine centric diatoms : responses of chloroplasts to light and nutrient stress. *Mar. Biol.*, 23 (1) : 39-46.
- LEE (G. F.), 1973. — Chemical aspects of bioassay techniques for establishing water quality criteria. *Water Research*, 7 (11) : 1525-1546.
- LE BORGNE (R.) et DUFOUR (P.), 1979. — Premiers résultats sur l'excrétion et la production du mesozooplankton de la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire). *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 10 : 1-39.
- MACKERETH (F. J.), 1953. — Phosphorus utilization by *Asterionella formosa*. *J. Exp. Bot.*, 4 : 296-313.
- MAESTRINI (S.), 1976. — Production primaire et méthodes expérimentales. *Oceanis* 2 : 67-92.
- MCALLISTER (C. D.), PARSONS (T. R.), STEPHENS (K.) & STRICKLAND (J. D. H.), 1961. — Measurements of primary production in coastal sea — water using a large volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, 6 : 237-258.
- MAURER (D.), 1978. — Phytoplankton et pollution. La lagune Ébrié (Abidjan). Le secteur de Cortiou (Marseille). Thèse doctorat 3<sup>e</sup> cycle. Univ. Aix-Marseille, 121 pp.
- MENZEL (D. W.) & CORWIN (J.), 1965. — The measurement of total phosphorus in sea — water based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 280-282.
- MENZEL (D. W.), HULBURI (E. M.) & RYTHER (J. H.), 1963. — The effects of enriching Sargasso Sea water on the production and species composition of the phytoplankton. *Deep-Sea Res.*, 10 : 209-219.
- PAGES (J.), LEMASSON (L.) & DUFOUR (P.), 1979. — Éléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire : cycle annuel. *Arch. Scient. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan*, vol. 5 (1) : 1-60.
- PROVASOLI (L.), MAC LAUGHLIN (J. J. A.) & DROOP (M. R.), 1957. — The development of artificial media for marine algae. *Ark. Mikrobiol.*, 25 : 392-428.
- REDFIELD (A. C.), 1934. — On the proportions of organic derivatives in sea-water and their relation to the composition of plankton. *In, James Johnstone memorial volume*, University Press of Liverpool : 176-192.
- RHEE (G. Y.), 1974. — Phosphate uptake under NO<sub>3</sub><sup>-</sup> limitation by *Scenedesmus* sp. and its ecological implications. *J. Phycol.*, 10 : 470-475.
- RHEE (G. Y.), 1978. — Effects of N/P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition and nitrate uptake. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 10-25.
- RODHE (W.), 1948. — Environmental requirements of freshwater plankton algae. *Symb. Bot. Upsal.*, 10 (1) : 149 pp.
- SAMUELSON (G.), ÖQVIST (G.) & HALLDAL (P.), 1978. — The variable chlorophyll a fluorescence as a measure of photosynthetic capacity in algae. *Mill. Int. Verein. Limnol.*, 21 : 207-215.
- SAKAMOTO (M.), 1966. — The chlorophyll amount in the eutrophic zone in some Japanese lakes and its significance in the photosynthetic production of phytoplankton communities. *Bot. Magazine, Tokyo*. 79 : 77-88.
- SAKSHAUG (E.) & HOLM-HANSEN (O.), 1977. — Chemical composition of *Skeletonema costatum* and *Pavlova lutheri* as function of nitrate/phosphate and iron limited growth. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 29 : 1-34.

- STEEMANN NIELSEN (E.), 1962. — On the maximum quantity of plankton chlorophyll per surface unit of a lake or the sea. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 47 : 333-338.
- SLOVACEK (R. E.) & HANNAN (P. J.), 1977. — *In vivo* fluorescence determination of phytoplankton chlorophyll *a*. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 919-925.
- STRICKLAND (J. D. H.), 1968. — Continuous measurement of *in vitro* chlorophyll, a precautionary note. *Deep-Sea Res.*, 15 : 225-227.
- STRICKLAND (J. D. H.) & PARSONS (T. R.), 1968. — A practical handbook of sea-water analysis-3 rd Ed. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 167 : 1-305.
- TASTET (J. P.), 1974. — L'environnement physique du système lagunaire Ébrié. Université d'Abidjan. Fac. Sci. Dépt. Sci. Terre. *Série Documentation*, vol. 11, I : texte 28 p., II : 58 fig.
- TALLING (J. F.), WOOD (R. B.), PROSSER (M. V.) and BAXTER (R. M.), 1973. — The upper limit of photosynthetic productivity by phytoplankton : evidence from Ethiopian soda lakes. *Freshwat. Biol.*, 3 : 53-76.
- TUNZI (M. G.), CHU (M. Y.) & BAIN JR. (R. C.), 1974. — *In vivo* fluorescence, extracted fluorescence and chlorophyll concentrations in algal mass measurements. *Water Research*, 8 : 623-636.
- VARLET (F.), 1978. — Le régime de la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire). *Trav. et Doc. de l'O.R.S.T.O.M.*, Paris, n° 83, 164 pp.
- ZOBELL (C. E.) & ANDERSON (D. Q.), 1936. — Observations on the multiplication of bacteria in different volumes of stored sea-water and the influence of oxygen tension and solid surface. *Biol. Bull.* (Woods Hole), 71 : 324-342.