

ESTIMATION DE LA PRODUCTION SECONDAIRE PLANCTONIQUE D'APRÈS LES DONNÉES SUR LA PRODUCTION PRIMAIRE

PIERRE CHAMP

Laboratoire de zoologie. École Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm 75230 Paris Cedex 05

Connaissant la production primaire dans un milieu aquatique, peut-on en déduire une estimation de la production secondaire réalisée dans ce milieu? Autrement dit, existe-t-il entre ces deux niveaux de production un rapport constant, ou un rapport lié seulement à des données aisément mesurables, rapport dont la connaissance permettrait d'éviter le grand nombre d'échantillonnages, de comptages et de calculs que nécessite habituellement la détermination de la production secondaire? Pour simplifier la question, on ne considérera que la communauté planctonique, et on se limitera : — pour la production primaire, à celle réalisée par photosynthèse, — pour la production secondaire, aux espèces non carnivores (en général à la fois phytophages et détritiphages).

Le rapport entre les productions de deux niveaux trophiques successifs est ce que SLOBODKIN (1962) appelle « ecological efficiency » (ce qui sera traduit ci-dessous par « rendement écologique »). ODUM (1971) l'appelle rendement de production du niveau trophique (trophic level production efficiency), BRYLINSKY et MANN (1973) rendement de transfert d'énergie, CUSHING (1973) coefficient de transfert et HILLBRICHT-ILKOWSKA (1977) rendement de production (efficiency of production). Pour le rapport production secondaire / production primaire envisagé ici, on trouve dans la littérature des valeurs allant en gros de 0,5 % à un peu plus de 50 %. Mais il faut remarquer que ces valeurs représentent des choses assez différentes :

— du fait des unités utilisées : la production primaire est mesurée par la quantité d'oxygène libéré ou par la quantité de carbone incorporé, et les résultats sont ensuite souvent transformés en d'autres unités (masse de carbone, poids sec, calories, etc.) avec des facteurs de conversion qui ne sont pas toujours les mêmes et qui ne sont pas

toujours précisés. D'autres méthodes de conversion interviennent pour rapporter la production secondaire aux mêmes unités. La durée sur laquelle sont établies les estimations peut être très diverse. Certains résultats sont rapportés à l'unité de superficie, d'autres à l'unité de volume, et dans ce cas il peut s'agir de production à proximité de la surface, ou de production moyenne sur une plus ou moins grande profondeur. Enfin le rendement peut être calculé sur la base de la production nette ou de la production brute ;

— du fait de la diversité des méthodes : il existe par exemple une littérature énorme signalant des sources d'erreur importante dans l'utilisation du carbone-14 pour la mesure de production primaire et suggérant des corrections à effectuer, corrections qui sont à leur tour contestées. A titre d'illustration, selon que l'on fera ou non la correction proposée par ARTHUR et RIGLER (1967) pour la destruction de cellules lors de la filtration, SCHINDLER (1972) montre que les résultats pourront être modifiés dans un rapport de 1 à 6. MANN *et coll.* (1972) montrent que la production dans des flacons mis en incubation dans la Tamise est accrue de 38 % si ceux-ci sont agités par rotation au cours de l'expérience ;

— du fait que les données de production secondaire ne concernent jamais toutes les espèces présentes. Les Rotifères sont souvent négligés, les Ciliés le sont presque toujours ; or il arrive que ces groupes représentent une part importante de la production des phytophages (HILLBRICHT-ILKOWSKA, 1977).

Dans ces conditions, le lecteur qui essaie de faire des comparaisons entre les résultats de différents auteurs a de quoi être dérouté. Et s'il désire rechercher une éventuelle relation entre le rendement écologique et un facteur donné, biotique ou abiotique,

il trouvera que le nombre de publications où la valeur de ce facteur-là est indiquée est assez limité. Il paraît alors plus intéressant de porter son attention sur les travaux dans lesquels la comparaison entre différents milieux est faite par un même auteur, bien que ces travaux soient très peu nombreux : citons les recherches effectuées en Pologne (notamment GLIWICZ et HILLBRICHT-ILKOWSKA, 1975), au Canada (notamment HALL, COOPER et WERNER, 1970), et un article de PEDERSON, WELCH et LITT (1976) concernant des lacs de l'état de Washington, auxquels il faut ajouter la compilation réalisée par BRYLINSKY et MANN (1973) qui ne contient malheureusement pas d'éléments d'interprétation à propos du rendement écologique, et surtout la synthèse effectuée par HILLBRICHT-ILKOWSKA (1977).

Dans le lac Mikolajskie, GLIWICZ et HILLBRICHT-ILKOWSKA (1975) observent au cours de l'année une importante variation du rendement écologique, variation qui peut être expliquée par les possibilités de consommation des éléments du phytoplancton par les phytophages, déterminées par la taille de ces éléments. Ainsi le rendement est de 18 % en mai alors que le nannoplancton représente 75 % de la biomasse phytoplanctonique ; il tombe à 5 % en juillet alors que le lac est envahi par des *Ceratium* et qu'il n'y a plus que 10 % de nannoplancton, et revient à des valeurs élevées (23 à 25 %) en automne, lorsque la proportion de nannoplancton est de 60 %. De manière générale, selon HILLBRICHT-ILKOWSKA *et coll.* (1972), plus le milieu est eutrophe et plus la part relative des éléments phytoplanctoniques de grande taille est importante, et par conséquent plus le rapport production secondaire / production primaire est faible (étudiant quatre lacs de l'état de Washington, WELCH, HENDREY et STOLL (1975) trouvent une relation linéaire entre le rapport du gros phytoplancton au nannoplancton et la production primaire). HILLBRICHT-ILKOWSKA (1977) montre que les valeurs de rendement écologique parues dans la littérature se situent sous un maximum qui va décroissant quand la production primaire augmente, sauf lorsque celle-ci est très faible (moins de 600 kcal.m⁻².an⁻¹, ce qui équivaut à 53 g de carbone fixé). Les conclusions de PEDERSON, WELCH et LITT (1976) et celle de HALL, COOPER et WERNER (1970) sont semblables. Ces derniers observent des rendements écologiques variant de 56 % à 7 % en 1966 et de 20 % à 5 % en 1967 dans des bassins recevant des apports croissants en sels minéraux nutritifs. Il en est de même en milieu marin, où CUSHING (1973) relève des rendements variant de 2 % à 34 % lorsque la production primaire diminue dans l'Océan Indien. Selon BLACKBURN (1973), qui estime la production secondaire dans le Pacifique d'après la biomasse de zooplancton, en supposant un rythme de renouvellement constant, la production

secondaire serait proportionnelle à la valeur de la production primaire élevée à la puissance 0,2.

Les algues de grande taille qui ne sont pas consommées par le zooplancton peuvent être utilisées par les organismes benthiques ; elles peuvent aussi se développer de manière incontrôlée et finalement alimenter les décomposeurs, qui à leur tour peuvent servir de nourriture au zooplancton. Il en est de même pour les détritiques d'origine allochtone ou provenant des macrophytes. Et il est bien évident que si ces détritiques sont importants dans l'alimentation des animaux planctoniques, le rapport de la production secondaire à la seule production primaire apparaîtra plus élevé que ce qu'il serait en l'absence de détritiques. En même temps, on observera d'ailleurs une tendance au remplacement des espèces assez strictement phytophages comme les Daphniidae et les Calanoides par des microfiltreurs tels que des petits Cladocères et des Rotifères.

Enfin le rendement écologique peut être altéré par des conditions particulières telles que des températures très basses limitant la croissance du zooplancton ; un échauffement artificiel accroît en général le rendement, mais ce n'est pas toujours le cas. Si l'on mesure les productions sur de courtes périodes, l'existence de délais entre le développement de différentes espèces peut faire apparaître des valeurs extrêmes de rendement écologique.

Ces considérations sont insuffisantes pour établir des valeurs de rendement écologique permettant d'estimer la production secondaire dans des milieux pour lesquels on ne possède que des données sur la production primaire. Elles suscitent cependant quelques voies de réflexion pour la recherche d'une méthode d'estimation :

— Il faudrait parvenir à une relative normalisation des méthodes de mesure lorsqu'elles sont destinées à ce genre d'estimation, afin que toutes les données soient comparables. Le choix de la période et de la durée sur laquelle seront calculées les productions est important.

— Il faudrait disposer d'une quantification objective de l'eutrophie. Diverses échelles ont été proposées dans la littérature (par exemple par WINNER, 1972 et CARLSON, 1977). Ici une échelle prenant en considération les valeurs trouvées pour la production primaire ou le rapport entre les éléments de grande et de petite taille du phytoplancton suffirait peut-être. Et il faudrait dans un premier temps accumuler suffisamment de résultats concernant la production secondaire globale pour disposer des valeurs de rendement écologique le long de cette échelle.

— Il faudrait avoir une estimation de la quantité de détritiques d'origine non phytoplanctonique, et que soit déterminée la modification du rendement qu'elle implique.

— Il faudrait sans doute éliminer du champ d'application de la méthode certains milieux : eaux très froides ou artificiellement réchauffées, milieux subissants certaines pollutions ...

— Ultérieurement, on affinerait probablement la

méthode, et on accroîtrait son intérêt, en tenant compte des organismes benthiques.

Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M. le 5 juillet 1978.

BIBLIOGRAPHIE

- ARTHUR (C. R.), RIGLER (F. H.), 1967. — The possible source of error in the ^{14}C method of measuring primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 121-124.
- BLACKBURN (M.), 1973. — Regressions between biological oceanographic measurements in the eastern tropical Pacific and their significance to ecological efficiency. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 552-563.
- BRYLINSKY (M.), MANN (K. H.), 1973. — An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 1-14.
- CARLSON (R. E.), 1977. — A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 22 : 361-369.
- CUSHING (D. H.), 1973. — Production in the Indian Ocean and the transfer from primary to the secondary level. *In Biology of the Indian Ocean*, B. ZEITSCHER Ed. : 475-487.
- GLIWICZ (Z.), HILLBRICHT-ILKOWSKA (A.), 1975. — Ecosystem of the Mikolajskie lake. Elimination of the phytoplankton biomass and its subsequent fate in the lake through the year. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 22 : 39-52.
- HALL (D. J.), COOPER (W. E.), WERNER (E.E.), 1970. — An experimental approach to the production dynamics and structure of freshwater animal communities. *Limnol. Oceanogr.*, 15 : 839-928.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA (A.), 1977. — Trophic relations and energy flow in pelagic plankton. *Pol. Ecol. Stud.*, 3 : 3-98.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA (A.), SPODNIEWSKA (I.), WEGLENSKA (T.), KARABIN (A.), 1972. — The seasonal variation of some ecological efficiencies and production rates in the plankton community of several Polish lakes of different trophic. *In Productivity Problems of Freshwaters*, Z. KAJAK et A. HILLBRICHT-ILKOWSKA Ed. : 111-127.
- MANN (K. H.), BRITTON (R. H.), KOWALCZEWSKI (A.), LACK (T. J.), MATHEWS (C. P.), MAC DONALD (I.), 1972. — Productivity and energy flow at all trophic levels in the river Thames, England. *In Productivity Problems of Freshwaters*, Z. KAJAK et A. HILLBRICHT-ILKOWSKA Ed. : 579-596.
- ODUM (E. P.), 1971. — Principles of Ecology. Saunders, Philadelphia, 574 pp.
- PEDERSON (G. L.), WELCH (E. B.), LITT (A. L.), 1976. — Plankton secondary productivity and biomass : their relation to lake trophic state. *Hydrobiologia*, 50 : 129-144.
- SCHINDLER (D. W.), 1972. — Production of phytoplankton and zooplankton in Canadian Shield lakes. *In Productivity Problems of Freshwaters*, Z. KAJAK et A. HILLBRICHT-ILKOWSKA Ed. : 311-331.
- SLOBODKIN (L. B.), 1962. — Energy in animal ecology. *Advances in ecological research*, J. B. CRAGG Ed., 1 : 69-101.
- WELCH (E. B.), HENDREY (G.), STOLL (R.), 1975. — Nutrient supply and the production and biomass of algae in four Washington lakes. *Oikos*, 26 : 47-54.
- WINNER (R. W.), 1972. — An evaluation of certain indices of eutrophy and maturity in lakes. *Hydrobiologia*, 40 : 223-247.