

RAPPORTS ENTRE LA CONCENTRATION EN CHLOROPHYLLE a , LE TAUX D'ASSIMILATION DU CARBONE ET LA VALEUR DE L'ÉNERGIE LUMINEUSE EN EAU TROPICALE LITTORALE

par MICHEL ANGOT*

RÉSUMÉ

Un échantillonnage continu de l'eau de surface pendant tous les jours du mois d'avril 1965 a été effectué à Nosy Bé par des profondeurs variant de 1/2 à 5 mètres. Les moyennes obtenues, qui sont statistiquement valables, ont servi à établir les corrélations entre les différents éléments de la production primaire: concentration en chlorophylle a en mg/m^3 , taux d'assimilation du carbone par la méthode au C 14 en $mgC/h/m^3$ et valeur de l'énergie lumineuse en ly/min . Il apparaît que la corrélation la plus significative relie la productivité et la lumière, que la productivité et la chlorophylle ne sont liées que dans des conditions particulières, et que la chlorophylle et la lumière ont des relations étroites. Le test des coefficients de corrélation partielle montre que l'intensité lumineuse intervient seule, semble-t-il, dans la production primaire, la chlorophylle a n'étant liée à cette dernière que par l'intermédiaire de l'intensité lumineuse.

SUMMARY

Continuous sampling of the surface sea-water was made at Nosy Bé during every day of April 1965 at a station with a depth of 1/2-5 meters according to the tide. The mean values, that are statistically valuable, were used to calculate the correlations between the different terms of the primary production: chlorophyll a concentration (mg/m^3), rate of uptake of carbon by the C 14 method ($mgC/h/m^3$), and value of light energy (ly/min). It is shown that the most significant correlation exists between productivity and light, that productivity and chlorophyll are correlated only under some special conditions, and that chlorophyll and light are well correlated. The test of the partial correlation coefficients shows that the light energy is the only one to change the primary production, the chlorophyll a being related to the last one because of the action of the light energy on the concentration of chlorophyll.

* Océanographe biologiste de l'ORSTOM au Centre ORSTOM de Nosy Bé, Madagascar. Texte d'une communication faite au Deuxième Congrès Océanographique International de Moscou.

Pendant tout le mois d'avril 1965, un échantillonnage ininterrompu de l'eau de mer superficielle a été réalisé au bout de la jetée du Centre ORSTOM de Nosy Bé (Madagascar) par des profondeurs d'eau allant de 0,5 m à 5 m selon la marée. Le rythme d'observations, effectuées 24 heures sur 24, a été le suivant :

- toutes les 2 heures pour l'étude de la chlorophylle *a* ;
- deux fois par jour (06.00 et 12.00 heures locales) pour l'étude de l'assimilation du carbone sauf entre les 7 et 14 avril inclus où les prélèvements ont eu lieu toutes les 3 heures.
- toutes les heures de jour du 8 au 14 avril inclus pour l'étude de la valeur quantitative de l'énergie lumineuse.

Les concentrations en chlorophylle *a* ont été déterminées suivant la méthode et les formules données dans le rapport SCOR-UNESCO (1964). Le taux d'assimilation du carbone a été mesuré par la méthode au C 14 après incubation *in situ* d'une durée de 4 heures et filtration des 300 cc d'eauensemencés en C 14 sur filtres Millipore AA comptés par la suite sous un tube Tracerlab TGC 2. Les valeurs de l'énergie lumineuse ont été déterminées à l'aide d'une cellule Weston 735 recevant la lumière réfléchiée par une surface horizontale de papier filtre blanc (coefficient de réflexion voisin de 0.8) ; la lumière utile à la photosynthèse a été estimée égale à 50 % de la lumière mesurée, en accord avec Strickland. Les heures sont toujours exprimées en heures locales.

I. RÉSULTATS

Les observations réalisées pendant un mois ont porté sur 389 mesures de pigments, 105 mesures d'assimilation du carbone et 70 mesures de luminosité. Le détail de ces résultats est exposé dans un autre article (Angot *et al*, 1966). Rappelons ici qu'une périodicité très nette sur 24 heures a été mise en évidence tant dans la concentration en chlorophylle *a* que dans le taux d'assimilation du carbone, en accord avec Shimada (1958), Doty and Oguri (1957), Yentsch and Ryther (1957), Ohle (1961). On peut schématiser ces variations par l'étude des moyennes par heure calculées à partir de toutes les données obtenues. Seules seront ici éliminées les observations des 8 et 24 avril, deux dates où une véritable explosion de *Trichodesmium thiebaultii* a perturbé les résultats ; le caractère exceptionnel de cette prolifération soudaine nous autorise certainement à écarter les observations qui s'y rapportent puisque nous recherchons, au contraire, à définir un phénomène général et moyen. Compte-tenu des fluctuations d'échantillonnage, les moyennes que nous obtenons ont une précision très suffisante étant donné le grand nombre des observations ; c'est ainsi que pour les seules observations de 6 heures et midi, les intervalles de confiance pour un risque de 5 % sont les suivants :

- à 06 heures
 - Chlorophylle *a* : $0,44 \pm 0,08$ mg/m³
 - Taux d'assimilation du C (échantillon prélevé à 06 heures) : $4,70 \pm 0,02$ mgC/h/m³
- à 12 heures
 - Chlorophylle *a* : $0,69 \pm 0,07$ mg/m³
 - Taux d'assimilation du C (échantillon prélevé à 12 heures) : $7,65 \pm 0,04$ mgC/h/m³

Les résultats numériques utilisés dans cet article sont donc ceux du tableau suivant :

Heures	Chlorophylle a mg/m ³ moy. par heure (sauf 8 et 24 avril)		Assimilation du C mgC/h/m ³ moy. par heure (sauf 8 et 24 avril) pour une période de 4 heures	Énergie lumineuse ly/min moy. par heure (du 7 au 14 avril)	
	pour une heure donnée	pour une période de 4 h		pour une heure donnée	pour une période de 4 h
00	0,52	0,51	0,00	0,00	0,00
02	0,43	0,46	0,01	0,00	0,00
04	0,43	0,43	0,35	0,00	0,01
06	0,44	0,47	2,00	0,01	0,06
08	0,55	0,65	4,70	0,16	0,15
10	0,96	0,73	7,00	0,27	0,24
12	0,69	0,78	8,00	0,29	0,26
14	0,70	0,70	7,65	0,23	0,22
16	0,73	0,71	4,65	0,14	0,16
18	0,70	0,67	2,15	0,01	0,05
20	0,58	0,62	0,01	0,00	0,01
22	0,58	0,56	0,00	0,00	0,00

II. LES VARIATIONS DIURNES DES ÉLÉMENTS PRINCIPAUX DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

A. Chlorophylle a : en mg/m³.

La figure 1 représente graphiquement les variations de la concentration moyenne en chlorophylle a au cours du temps : la ligne continue a trait aux moyennes pour chacune des heures de l'échantillonnage (toutes les deux heures) ; le trait interrompu, aux moyennes calculées sur une période de 4 heures.

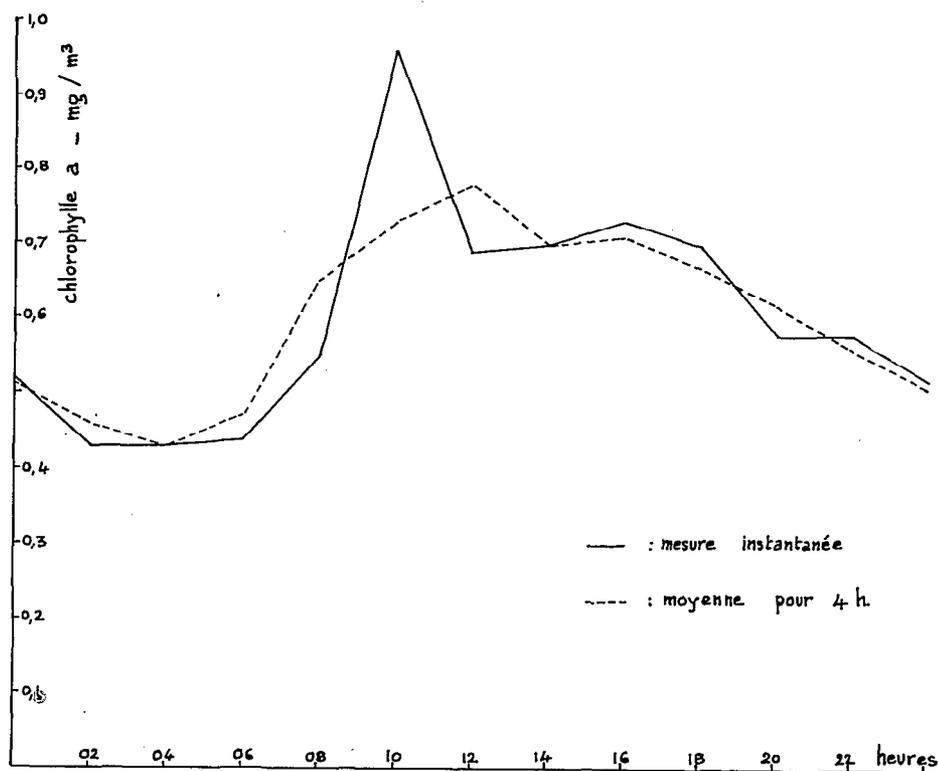


Fig. 1. — Variations de la concentration en chlorophylle a au cours du temps.

Il apparaît que la teneur en chlorophylle *a* croît très vite avec les premières heures du jour. Si l'on n'étudie que la courbe en trait continu (mesure instantanée), on observe que la concentration passe de 0,43 à 0,96 mg/m³ entre 06 et 10 heures. Elle décroît aussi vite jusqu'à 12 heures (0,69 mg/m³) puis se stabilise autour de 0,70 mg/m³ jusqu'à 18 heures. La teneur en chlorophylle *a* décroît ensuite lentement de 18 à 02 heures jusqu'à 0,43 mg/m³, valeur minimum qu'elle conserve jusqu'à 06 heures.

On peut ajouter ici que cette variation de la moyenne des concentrations en chlorophylle *a* au cours des heures du jour s'oppose à la relative stabilité de la moyenne journalière sur 30 jours qui est toujours restée voisine de 0,61 mg/m³ ($0,61 \pm 0,04$ mg/m³ au risque de 5 %).

La courbe en trait interrompu (mesure moyenne pour chaque période successive de 4 heures) ne laisse plus visible le sommet de 10 heures mais rend nettement sensible la dissymétrie générale du graphique : croissance rapide de la concentration entre 04 et 12 heures (de 0,43 à 0,78 mg/m³) puis décroissance lente tout le reste du temps, soit pendant 16 heures.

B. Taux d'assimilation du carbone : en mgC/h/m³.

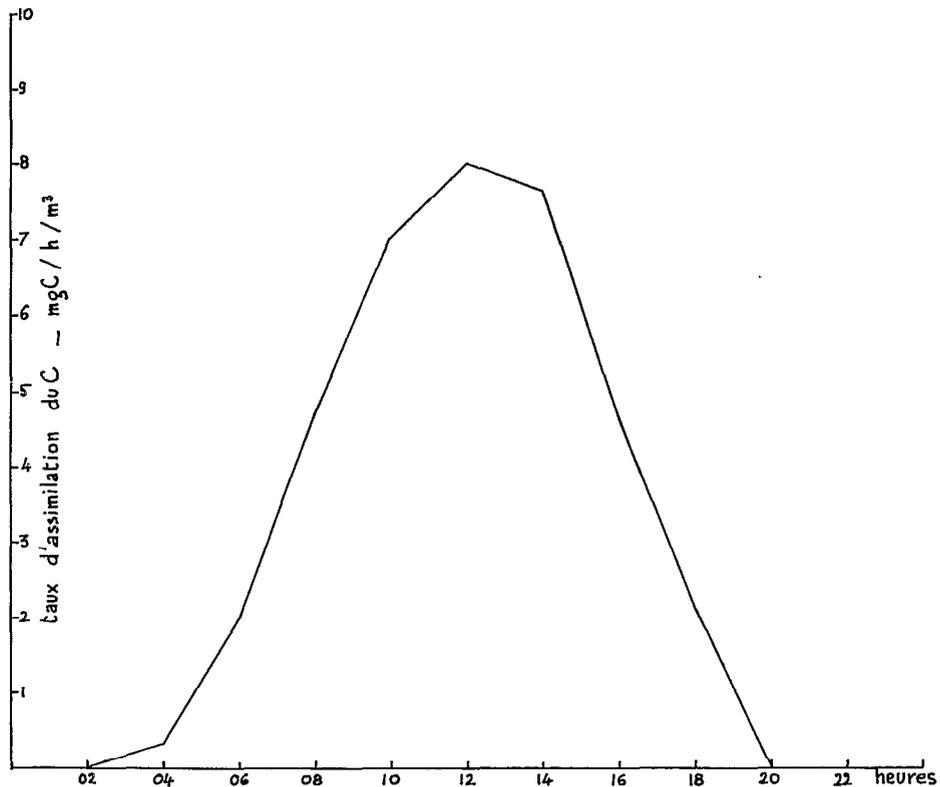


Fig. 2. — Variations du taux de l'assimilation du carbone au cours du temps. En abscisses, l'heure du milieu de la période d'incubation, soit l'heure de prélèvement plus 2 heures.

La figure 2 illustre la variation du taux de l'assimilation du carbone (moyennes par heure déterminées graphiquement à partir des résultats bruts obtenus toutes les 3 heures sur des échantillons incubés *in situ* pendant 4 heures) ; précisons encore que les temps portés en abscisses sont ceux des prélèvements plus 2 heures de façon à ce que l'observation soit bien située dans le temps au milieu de la période d'incubation.

Il apparaît que la courbe n'est pas tout à fait symétrique par rapport à midi, c'est-à-dire le milieu de la période d'éclairément. La croissance du taux d'assimilation du carbone débute

en effet vers 04 heures pour se terminer autour de 13 heures (valeurs très voisines à 12 et 14 heures : 8,00 et 7,65 mgC/h/m³) ; la décroissance est plus brutale puisque l'assimilation est nulle à 20 heures soit après 7 heures (au lieu de 9 heures pour la période de croissance).

C. **Énergie lumineuse** : en ly/min.

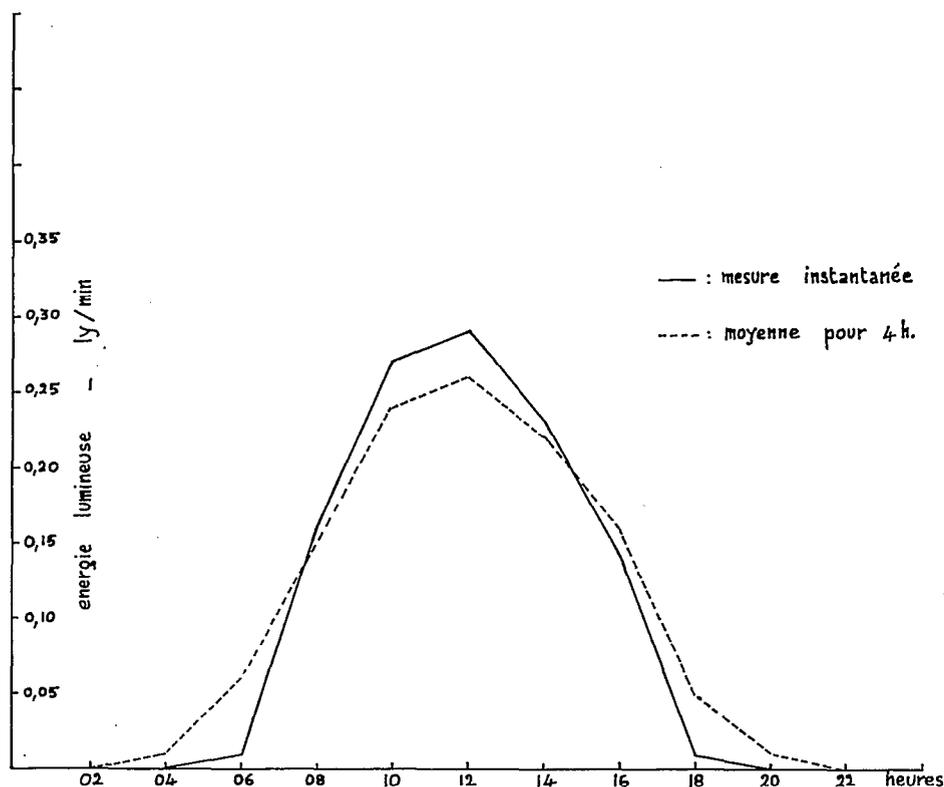


Fig. 3. — Variations de la quantité d'énergie lumineuse au cours du temps.

La figure 3 représente les variations de la quantité d'énergie lumineuse avec le temps au cours d'une journée moyenne pendant le mois de nos observations. Il faut observer que cette courbe peut s'appliquer sans grande erreur à tous les mois de l'année du fait que le lieu d'échantillonnage est situé en zone tropicale caractérisée par un ensoleillement quotidien à peu près assuré.

La courbe de la variation instantanée (trait continu) comme celle de la variation de chaque période de 4 heures est à peu près symétrique par rapport à midi où l'énergie dispensée atteint presque 0,30 ly/min ; la valeur de 0,15 ly/min est atteinte le matin à 08.00 heures et l'après-midi à 16.00 heures.

III. LES RAPPORTS DE CES VARIATIONS ENTRE ELLES PENDANT LES HEURES DE JOUR

Les rapports de ces variations entre elles ont été recherchés pour les heures de jour, à savoir de 04.00 à 18.00 heures, soit pour des séries de 8 échantillons (observations moyennes toutes les 2 heures).

Les calculs ont conduit aux résultats suivants :

Éléments en corrélation	r	t	degré de signification
chlorophylle <i>a</i> (moy. instantanée) C 14 (moy. pour 4 heures)	0,688	2,51	5 %
chlorophylle <i>a</i> (moy. instantanée) lumière (moy. instantanée)	0,685	2,49	presque 5 %
C 14 (moy. pour 4 heures) lumière (moy. instantanée)	0,975	11,69	1 ‰
chlorophylle <i>a</i> (moy. pour 4 h) C 14 (moy. pour 4 heures)	0,848	4,25	1 %
chlorophylle <i>a</i> (moy. pour 4 h) lumière (moy. pour 4 heures)	0,846	4,20	1 %
C 14 (moy. pour 4 heures) lumière (moy. pour 4 heures)	0,995	25,12	1 ‰

La corrélation la plus nette (significative au risque de 1 ‰) existe entre le taux d'assimilation du carbone et l'intensité lumineuse, et ce autant pour une mesure instantanée de la lumière que pour une mesure portant sur une période de 4 heures de cette même caractéristique.

La corrélation entre la teneur en chlorophylle *a* et le taux d'assimilation du carbone n'est vraiment nette que si elle porte sur des moyennes obtenues pendant une période de 4 heures. Elle est encore significative lorsque la mesure de la chlorophylle *a* est instantanée mais seulement au risque de 5 %. Compte-tenu du fait que les valeurs du taux d'assimilation du carbone ici retenues sont rapportées à une heure égale à celle du prélèvement + 2 heures (moitié de la période d'incubation), il peut être parfaitement vain de rechercher une corrélation entre la concentration en chlorophylle *a* d'un échantillon d'eau au moment de son prélèvement et le taux d'assimilation du carbone de ce même échantillon après incubation *in situ* de 4 heures (méthode au C 14). C'est ainsi que, dans notre propre exemple, on obtient les résultats suivants : $r = 0,590$, $t = 1,94$, corrélation non significative au risque de 5 % et tout juste significative au risque de 10 % (c'est-à-dire, en fait, sans signification valable). La corrélation entre ces deux mêmes éléments devient au contraire significative au risque de 1 % si la valeur de la chlorophylle *a* est la moyenne des différentes valeurs au cours de la période d'incubation.

Il existe enfin une corrélation entre la teneur en chlorophylle *a* et l'intensité de l'éclairement ; elle est significative au risque de 1 % pour des valeurs moyennes portant sur 4 heures mais elle devient moins probable (presque au risque de 5 %) pour des mesures instantanées. Cette différence tire évidemment son origine de la chute brutale de la concentration en chlorophylle *a* entre 10.00 et 12.00 heures alors que l'éclairement croît encore lentement pour atteindre sa valeur maximum.

Il nous a semblé intéressant de rechercher le rôle relatif des variables teneur en chlorophylle *a* et intensité lumineuse sur la production primaire mesurée par le taux d'assimilation du carbone. Nous avons donc calculé les coefficients de corrélation partielle à partir des moyennes sur une période de 4 heures ; les résultats obtenus sont ceux du tableau ci-après :

éléments des corrélations partielles (moyennes sur une période de 4 heures)	r	t	degré de signification
taux d'assimilation du C et chlorophylle <i>a</i> par rapport à intensité lumineuse	0,20	0,46	non significatif
taux d'assimilation du C et intensité lumineuse par rapport à chlorophylle <i>a</i>	0,96	3,43	significatif au risque de 2 %

Le test des coefficients de corrélation partielle nous conduit donc aux résultats suivants :

— Pour des séries d'observations correspondant à une intensité lumineuse donnée, il n'y a pas de relation significative entre le taux d'assimilation du carbone et la concentration en chlorophylle *a*.

— Pour des séries d'observations correspondant à une concentration donnée de chlorophylle *a*, le taux d'assimilation du carbone augmente de façon significative au risque de 2 % en fonction de l'intensité lumineuse.

Pour résumer, on peut dire que, des deux variables qui paraissent intervenir dans la production primaire mesurée par la technique du C 14, une seule, l'intensité lumineuse, est intéressante, la concentration en chlorophylle *a* n'étant, semble-t-il, liée au taux d'assimilation du carbone que par l'intermédiaire de l'intensité lumineuse.

IV. CONCLUSION

L'étude du phytoplancton tropical littoral de nos observations aboutit donc à préciser que, des deux variables qui pouvaient être considérées a priori comme également responsables de la production primaire mesurée par la méthode au carbone 14, seule l'intensité lumineuse paraît être finalement active, la concentration en chlorophylle *a* étant reliée au taux d'assimilation du carbone par l'intermédiaire de cette même intensité lumineuse.

Il est bien sûr probable que l'influence de la lumière sur la concentration en chlorophylle *a* provient, soit de variations parallèles dans la physiologie du phytoplancton, soit d'une action indirecte du zooplancton consommant davantage de phytoplancton à certaines heures du jour, soit encore des actions simultanées de ces deux dernières variables.

RÉFÉRENCES

- ANGOT (M.) et GERARD (R.), 1966. — Hydrologie et phytoplancton de l'eau de surface en avril 1965 à Nosy Bé. *Cah. ORSTOM Océanographie*, IV, 1, pp. 95-136.
- DOTY (M. S.) and OGURI (M.), 1957. — Evidence for a photosynthetic-daily periodicity. *Limnol. Oceanogr.*, 2, pp. 37-40.
- OHLE (W.), 1961. — Tagesrhythmen der Photosynthese von Planktonbiocoenosen. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 14, pp. 113-119.
- SCOR-UNESCO, 1964. — Report of SCOR-UNESCO Working Group 17 on « Determination of Photosynthetic Pigments », mimeo, Sydney, 12 p.
- SHIMADA (B. M.), 1958. — Diurnal fluctuation in photosynthetic rate and chlorophyll *a* content of phytoplankton from eastern Pacific waters. *Limnol. Oceanogr.*, 3, pp. 336-339.
- YENTSCH (C. S.) and RYTHER (J. H.), 1957. — Short-term variations in phytoplankton chlorophyll and their significance. *Limnol. Oceanogr.* 2, pp. 140-142.