

J. Lemoalle

**ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE
DU PHYTOPLANCTON
DU LAC TCHAD**



**RÉUNION DE TRAVAIL SUR
LA LIMNOLOGIE AFRICAINE**

Nairobi, 16-23 décembre 1979



OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

L'ACTIVITÉ PHOTOSYNTHÉTIQUE
DU PHYTOPLANCTON DU LAC TCHAD

Jacques LEMOALLE *

* *Hydrobiologiste, ORSTOM, 24 rue Bayard, 75008 Paris - FRANCE.*

Ce travail est une synthèse des travaux réalisés sur la production primaire du lac Tchad. Avec d'autres articles, il est destiné à être repris dans le cadre d'un travail général sur la limnologie du lac Tchad, qui devrait être publié en 1980. Pour toute citation éventuelle, il sera donc préférable de se référer au texte définitif.

SOMMAIRE

Abstract

Introduction	1
1) Méthodes	1
2) Les paramètres de la photosynthèse	2
La forme des profils	
Relation entre activité optimale et biomasse	
L'effet de la température	
La production journalière	
Modèle de l'activité photosynthétique	
3) Estimation de la production dans différentes régions du lac	11
La production à Bol et dans la cuvette sud	
La production à Kindjéria et dans la cuvette nord	
4) Evolution de la production en fonction des conditions de milieu ...	19
La concentration en phytoplancton	
L'activité photosynthétique (production brute)	
5) Comparaison avec d'autres lacs	29
Références bibliographiques	35

ABSTRACT -

The photosynthetic activity of lake Chad phytoplankton has been studied using the oxygen light and dark bottles. During standard, i.e. cloudless, days, the photosynthesis profiles showed a strong surface inhibition (0.5 to 3 hours incubation around midday) (fig. 1). A parameter Z_i has been calculated for each profile, as $Z_i = \Sigma A/A_{opt}$, the ratio of hourly rates of areal and optimal oxygen gross production. Z_i was a linear function of Secchi disc transparency DS :

$$Z_i = k(DS)$$

where k differed according to the component being the most active in light attenuation : clay during "normal" or pre-drought period, phytoplankton during periods of decreasing level, and dissolved organic matter when macrophytes had developed (fig. 2). It has also been shown that Z_i equalled the depth at which $0,5 A_{opt}$ occurred, thus enabling Talling's model to be used.

During the period of study (1968-76), chlorophyll concentration, B , varied between 4 and 3500 $mg.m^{-3}$, and the relationship between A_{opt} and B was

$$\log A_{opt} = 1.22 + 1.044 \log B$$

where higher concentrations were most often encountered during the warmer season. The optimal specific activity, $a_{opt} = A_{opt}/B$, measured *in situ*, varied only slightly with temperature, the Q_{10} being around 1.2. Daily gross production, $\Sigma \Sigma A$, for a standard day, was about $(9.1 \pm 0.3)\Sigma A$.

The dimensions and heterogeneity of the lake, over both space and time, prevent from giving representative figures for the whole lake. In Bol, a station in the archipelago of the southern basin of the lake, annual means of daily gross production varied from 4.2 (1969), 7.4 (1973) and 2.7 (1975) $gO_2 m^{-2} d^{-1}$, respectively during a normal lake period, a low level period, and a "Small Chad" period with important marsh vegetation (fig. 3 and 4). Daily productions of 15 up to 31 $gO_2 m^{-2} d^{-1}$ were measured *in situ* (light and dark bottles) during concentration periods when evaporation was more important than water inputs.

During this period, a very dense macrophytic vegetation developed on the dried sediments, and remained there even while the water recovered to more usual (normal) levels. A filtration effect on water masses circulating through this vegetation resulted in low and irregular phytoplankton concentrations. The general relationships described below apply either to the period before the vegetation growth, or to water masses which had not been in contact with the marsh areas.

Distinct relationships have been established chlorophyll concentration B and conductivity C for each of the main regions of the lake (fig. 10 and 11). The conductivity being related to the level fluctuations, use has been made for each station of the morpho-edaphic index (the ratio of conductivity to depth) which appeared as a better parameter for the description of chlorophyll concentrations in the whole lake. Although bottom turbulence increased with decreasing water level, the proportion of light attenuation due to phytoplankton also increased resulting in higher photosynthetic efficiency and gross production (fig. 13 and 14).

When compared to other shallow lakes, lake Chad is mainly characterized by important water level fluctuations associated with macrophyte development, a rather high optimal photosynthetic activity, due to its geographic position, and, at least during "normal" level periods, by a strong inorganic turbidity.

INTRODUCTION

Les études de l'activité photosynthétique du phytoplancton dans le lac Tchad (production brute) portent essentiellement sur deux plans. D'une part on a recherché les relations qui permettent de définir le profil de photosynthèse et la production brute journalière. D'autre part, nous avons essayé d'interpréter les variations observées en fonction des conditions de milieu (LEMOALLE, 1973, 1979).

Une étude détaillée de l'évolution de la biomasse et de la production du phytoplancton a été faite à Bol, station moyenne de l'archipel du sud-est. Cette station a subi, avec plus ou moins d'intensité, toutes les variations de conditions de milieu imposées aux différents points du lac par les fluctuations du niveau de l'eau au cours de la période d'étude (1968-1976). Les résultats ainsi acquis permettent d'interpréter l'évolution observée dans les différentes régions à partir d'observations moins fréquentes.

Bien que les données des satellites Landsat aient pu être utilisées, dans certaines conditions, pour extrapoler à tout un plan d'eau des mesures nécessairement ponctuelles, les autres estimations de la production dans différentes régions du lac ne sont données qu'à titre indicatif et pour certaines périodes. Si les dimensions, l'hétérogénéité et la variabilité du lac ont été les principaux obstacles à une estimation globale plus précise, inversement, l'évolution importante des conditions de milieu au cours de la période d'étude (1968-1976) a permis de mieux comprendre les interactions entre les différents paramètres.

1 - Méthodes

Nous rappelons ici le principe des méthodes utilisées, dont le détail et la discussion ont été publiés par ailleurs (LEMOALLE, 1973, 1979).

La concentration en chlorophylle, non corrigée des produits de décomposition, a été estimée après broyage à froid des filtres secs dans l'acétone à 90 %. Un coefficient de 11,9 (TALLING et DRIVER, 1963) a été appliqué à la différence des densités optiques mesurées à 665 et 750 nm.

L'activité du phytoplancton a été mesurée par la méthode de l'oxygène, avec incubation en flacons soit in situ, soit au laboratoire en incubateur.

L'activité photosynthétique (production brute) est notée A ($\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$). L'intégrale horaire par unité de surface ΣA ($\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) est en général mesurée autour de midi. Des incubations successives ont été employées pour estimer la production journalière.

L'activité optimale, correspondant au maximum de A sur le profil de photosynthèse, est notée A_{opt} . L'éclairement dans l'incubateur était expérimentalement ajusté par comparaison avec les mesures in situ, de façon à ce que l'activité photosynthétique dans l'incubateur soit égale à A_{opt} .

2 - Les paramètres de la photosynthèse

Le phytoplancton est considéré ici comme un système photosynthétique réparti dans la masse d'eau. Nous examinerons successivement la forme des profils de photosynthèse en fonction de la transparence, de la concentration en phytoplancton et de la température, ainsi que les relations entre la production brute instantanée et la production journalière. La détermination expérimentale de ces relations a pour but, d'une part, de mettre en évidence les principaux facteurs qui interviennent dans l'activité photosynthétique du phytoplancton et, d'autre part, de fournir un système d'équations qui permet d'estimer la production à partir des mesures de terrain disponibles.

Forme des profils

Les profils de photosynthèse, déterminés in situ autour de midi, ont une forme simple qui résulte des propriétés du milieu et des

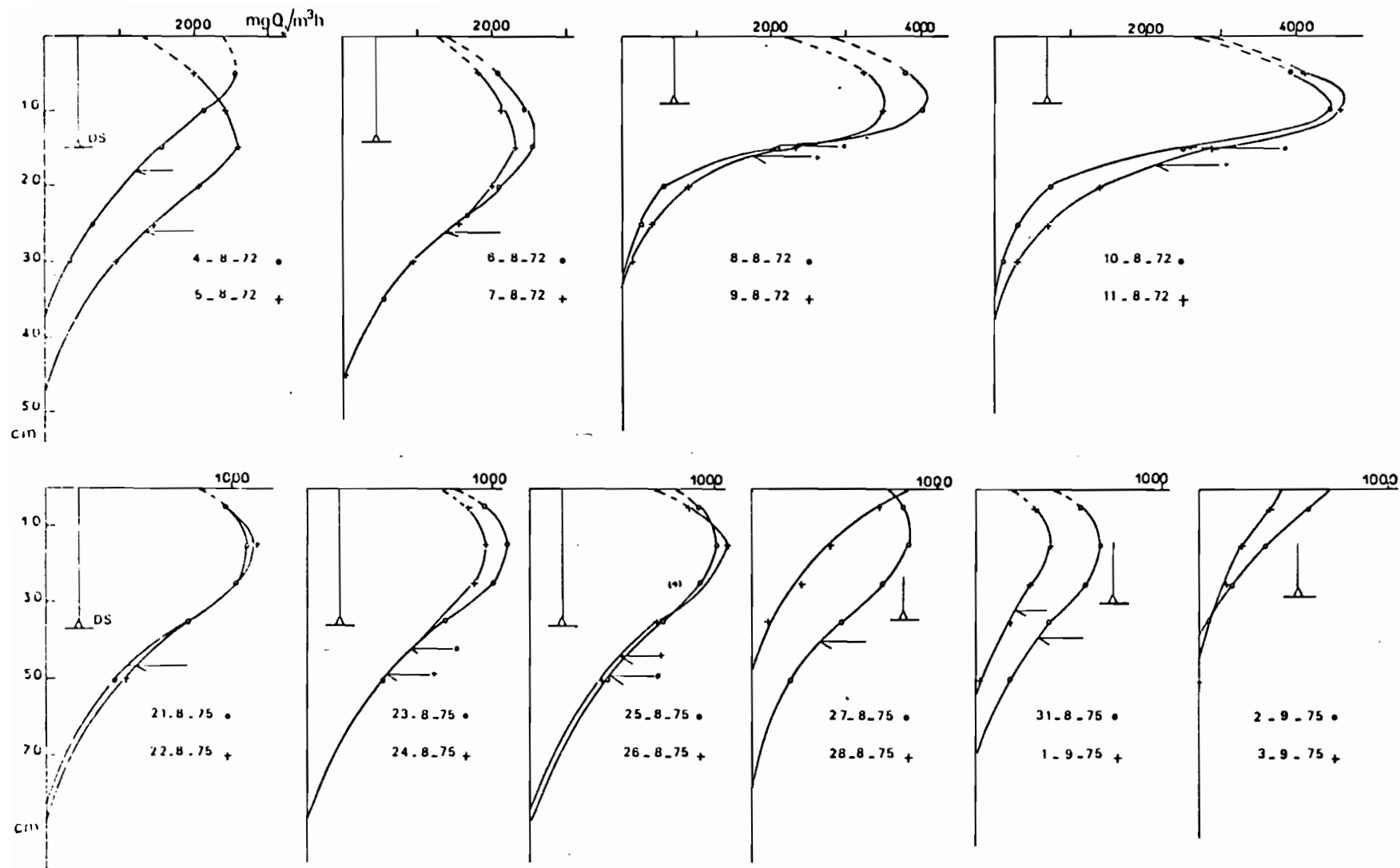


Figure 1 - Exemples de profils de photosynthèse à Bol en août 1972 et août 1975. Les transparences sont indiquées par le disque de Secchi et Z_s par une flèche sur chaque profil.

techniques opératoires. La distribution verticale homogène du phytoplancton, la turbulence et l'absence de stratification dans la zone euphotique permettent en effet l'utilisation d'un échantillon de surface pour l'incubation sur l'ensemble du profil.

Les résultats obtenus à Bol en août 1972 et en août 1975 sont reportés figure 1 à titre d'exemple de profils obtenus en eau à turbidité argileuse (1972) et en eau à turbidité organique (1975). L'inhibition de surface est importante pour tous les jours de beau temps. On peut noter les effets d'une tornade assez violente le 7 août 1972 au soir : diminution de la transparence DS et remise en suspension de phytoplancton sédimenté mais viable. Ce phénomène met en relief l'importance, croissante lorsque le niveau décroît, de la turbulence au niveau du fond (voir BENECH et al. 1976).

Relativement à la transparence DS, l'optimum de production apparaît à une profondeur plus grande en eau à turbidité argileuse (1972) que pour une turbidité organique (1975). Cette différence n'est qu'en partie attribuable à la modification des relations entre la transparence mesurée au disque de Secchi, DS, et K, le coefficient (moyen sur le spectre 400-700 nm) d'atténuation verticale de la lumière ; il y a adaptation différente du phytoplancton à l'éclairement énergétique, notamment du fait des qualités spectrales différentes des deux types d'eau.

En appelant ΣA l'intégrale sur la profondeur de la production moyenne horaire ($\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$), nous pouvons définir la profondeur Z_i telle que

$$A_{\text{opt}} \cdot Z_i = \Sigma A$$

Z_i est une fonction de la transparence et de la réponse du phytoplancton à l'éclairement. Dans la plupart des cas, la transparence des eaux du Tchad a été mesurée à l'aide du disque de Secchi. Nous pouvons donc déterminer Z_i en fonction de DS pour les différents types d'eau rencontrés : eau à turbidité argileuse de Tchad normal à Bol en 1968-70 (figure 2a) ou dans l'ensemble de la cuvette sud en 1970-71 (figure 2b), eau à turbidité organique (figure 2c) ou en phase de concentration (figure 2d).

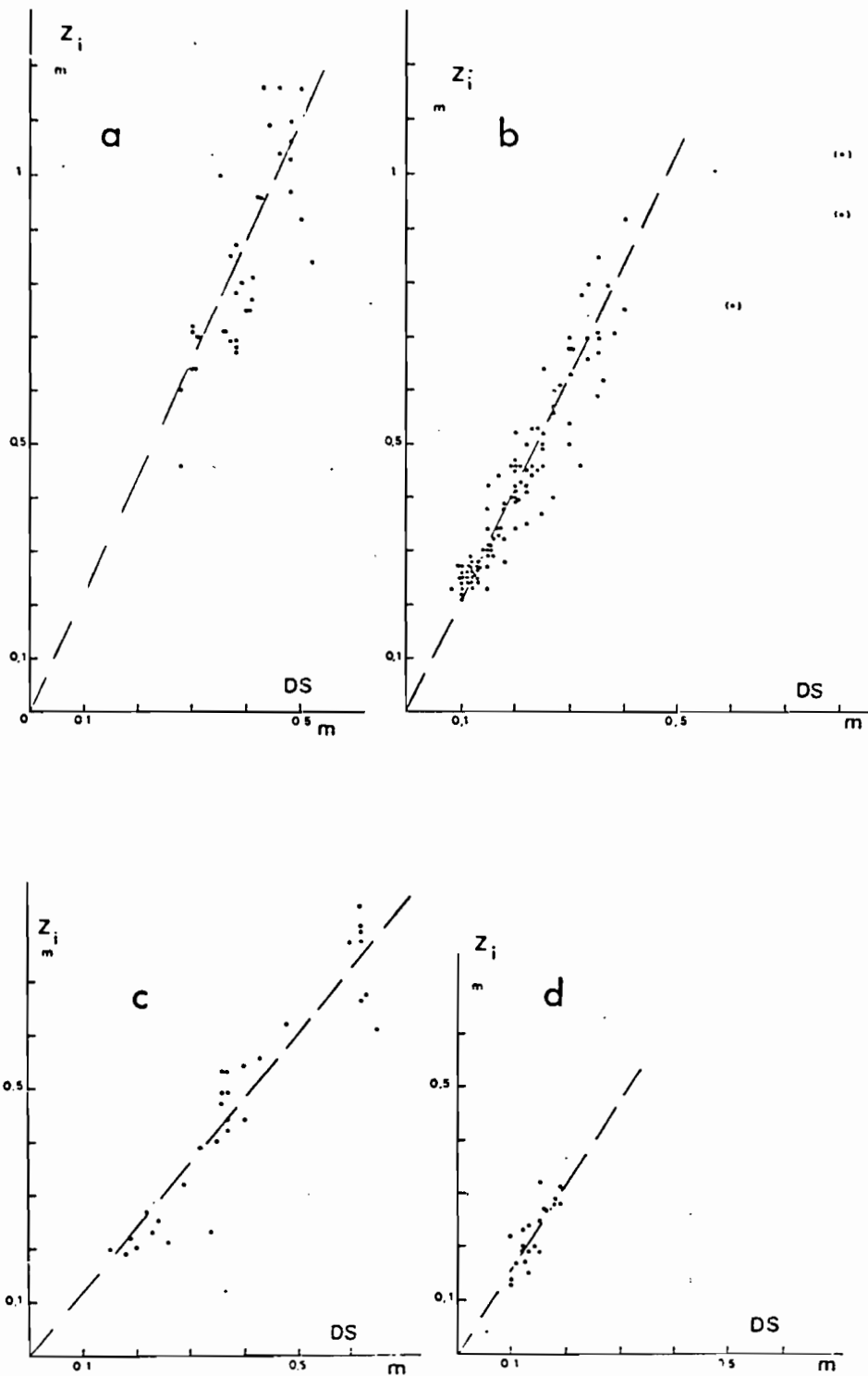


Figure 2 - Z_i fonction de DS. à Bol en 1968-70 (a) ; dans la cuvette sud en 1970-71 (b) où les points (*) concernent des eaux peu chargées en particules ; en phase de Petit Tchad avec macrophytes à Bol en 1973-76 (c) ; en phase de concentration (d).

Les profils de photosynthèse obtenus par beau temps permettent de définir les équations de régression suivantes, avec les intervalles de confiance moyens dans la gamme de transparence observée (probabilité 95 %), l'unité étant le mètre :

Eau à turbidité argileuse

$$Z_i = 2,07 \text{ (DS)} \pm 0,15 \quad n = 142$$

Eau à turbidité organique

$$Z_i = 1,20 \text{ (DS)} \pm 0,13 \quad n = 28$$

Eau de concentration

$$Z_i = 1,55 \text{ (DS)} \quad (\text{estimation graphique})$$

Ces formules permettent d'estimer la production par unité de surface quand A_{opt} et DS sont connus dans un type d'eau déterminé.

Afin de comparer les résultats obtenus au Tchad avec les modèles de la production primaire, nous pouvons comparer la valeur expérimentale de Z_i avec la profondeur $Z_{0,5 A_{opt}}$ à laquelle se produit une activité photosynthétique égale à $0,5 A_{opt}$. Pratiquement, cette profondeur est assez bien déterminée puisqu'elle se produit dans la portion du profil où le gradient dA/dz est le plus important. Rappelons en outre que cette dernière profondeur correspond notamment à Z_{i_K} du modèle de TALLING (1957).

Dans le cas des résultats obtenus au lac Tchad, les deux paramètres Z_i et $Z_{0,5 A_{opt}}$ sont déterminés à partir des profils de photosynthèse, sans autre hypothèse, avec pour condition que A_{opt} existe. La moyenne m des rapports $Z_{0,5 A_{opt}}/Z_i$, pour l'ensemble de 170 mesures effectuées dans des eaux de type différent, est statistiquement égale à 1 (probabilité supérieure à 95 %)

$$Z_i = Z_{0,5 A_{opt}}$$

Les caractéristiques des profils de photosynthèse du lac Tchad sont donc telles que le modèle de TALLING peut être utilisé, l'éclairement i_K (E_K) étant ici en moyenne de $8,8 \text{ J cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ en eau à turbidité argileuse et de $15,9 \text{ J cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ en eau à turbidité organique.

Relation entre biomasse B et activité optimale
A_{opt}.

L'activité optimale A_{opt} dépend de nombreux facteurs, le principal étant, pour le Tchad, la concentration B en chlorophylle, dont les variations dans le temps et dans l'espace sont particulièrement importantes, les valeurs représentatives observées s'échelonnant de 4 à 3500 mg Chl a.m⁻³.

Les résultats obtenus, soit in situ, soit en incubateur sont concordants et conduisent à l'équation de régression

$$\log A_{opt} = 1,22 + 1,044 \log B \quad (1)$$

avec un coefficient de corrélation $r = 0,97$ pour $n = 298$ couples de mesures. Cette équation représente la relation moyenne entre les deux paramètres. Le coefficient de corrélation indique que 95 % de la variance de A_{opt} est due aux variations de B. Dans le domaine $10 < B < 1000$ mg m⁻³, l'incertitude sur la prévision de log A_{opt}, à partir d'une mesure isolée de B, est de $\pm 0,275$ (probabilité 95 %). La grande variabilité de B masque donc l'effet des autres paramètres qui peuvent influencer l'activité optimale, et notamment l'effet de la température, que nous verrons plus loin.

La relation (1) indique que l'activité optimale spécifique, $\varphi_{opt} = A_{opt}/B$, augmente lorsque B augmente, les valeurs moyennes les plus fréquentes étant comprises entre

$$\varphi_{opt} = 18,4 \text{ pour } B = 10 \text{ mg Chl a.m}^{-3}$$

$$\text{et } \varphi_{opt} = 22,5 \text{ pour } B = 1000 \text{ mg Chl a.m}^{-3}$$

Ces estimations sont en accord avec les valeurs de 20 à 25 généralement acceptées pour les lacs tropicaux (TALLING, 1965 b ; TALLING et al. 1973 ; GANF, 1975). Il faut de plus tenir compte du fait que, pour le lac Tchad, la plupart des fortes biomasses phytoplanctoniques ont été observées en saison chaude ; la relation (1) peut donc être biaisée du fait de l'effet de la température sur φ_{opt} .

L'effet de la température

L'effet de la température sur l'activité spécifique optimale φ_{opt} est estimé par la valeur du Q_{10} ($= \exp \frac{10}{\Delta T} \Delta (\log A)$) moyen sur la gamme de température définie par l'écart ΔT .

La valeur moyenne de φ_{opt} in situ, à Bol (1968-1970) entre 11 et 15 heures, a été calculée dans deux domaines distincts de température entre 20 et 23°C d'une part, et 29 et 32°C d'autre part.

T moyenne 20,4°C : φ_{opt} moyenne 20,4 mg O₂ (mg Chl.a)⁻¹h⁻¹

T moyenne 30,0°C : φ_{opt} moyenne 23,4 mg O₂ (mg Chl.a)⁻¹h⁻¹

En supposant que les lois de la cinétique chimique s'appliquent :

$$Q_{10} = 1,15 \text{ entre } 20 \text{ et } 30^\circ \text{ C}$$

Ce coefficient, faible, concerne le phytoplancton in situ que l'on peut en général considérer comme adapté à son milieu.

Les résultats de deux tournées effectuées dans la cuvette sud du lac en décembre 1970 et juin 1971, permettent, pour ces deux périodes, le calcul des activités optimales spécifiques qui sont significativement différentes ;

décembre 1970 φ_{opt} moyen = 18,82 n = 30 m = 0,78

juin 1971 φ_{opt} moyen = 23,07 n = 33 m = 0,78

Les températures moyennes étant estimées à 20 et 30,5°C, le coefficient calculé est

$$Q_{10} = 1,21 \text{ entre } 20 \text{ et } 30^\circ \text{ C}$$

Ces résultats s'appliquent à des conditions relativement stables de Tchad normal, et n'indiquent que la valeur apparente du Q_{10} , puisque des modifications du milieu autres que celle de la température peuvent aussi exister au cours de la succession des saisons.

D'autres mesures du coefficient de température ont été faites en incubateur, où des flacons provenant d'un même échantillon ont été incubés à différentes températures. A la différence des mesures précédentes, le phytoplancton a donc été soumis à des chocs thermiques (atteignant 10°C en 15 minutes), par contre, les autres conditions de milieu restaient identiques.

On a alors constaté que φ_{opt} passe par un optimum entre 28 et 33°C, température au-delà de laquelle l'activité diminue ensuite rapidement. Entre 20 et 30°C, les différents échantillons présentent des comportements différents, aussi bien en ce qui concerne Q_{10} que la valeur même de φ_{opt} . Alors que de fortes valeurs de Q_{10} sont observées lors de la crue lacustre d'octobre 1973 à Bol (de 2,8 à 4,7), l'ensemble des autres mesures a pour moyenne 1,4.

Les résultats de Q_{10} obtenus au Tchad sont donc généralement inférieurs à beaucoup de valeurs publiées. La bonne adaptation du phytoplancton à son milieu contribue pour une part à cette dépression du Q_{10} . La température moyenne du lac n'est en effet pas très éloignée de l'optimum de température que nous estimons compris entre 28 et 32°C. La courbe $\text{Log } \varphi_{opt} = f(T)$ est donc proche de son maximum et présente alors une pente moins forte que pour des températures plus basses.

Il est par ailleurs difficile d'estimer les parts respectives de B et T dans la variabilité de A_{opt} , puisque les deux variables évoluent le plus souvent de façon concomitante (Tchad normal). Lorsque ce n'est pas le cas (Petit Tchad à Bol, par exemple) l'introduction de la température n'améliore pas la détermination de A_{opt} dont la variance résiduelle doit donc être attribuée à la variabilité des autres conditions de milieu.

La production journalière

Les mesures de production brute journalière $\Sigma\Sigma A$, effectuées in situ, ont été obtenues par incubations successives, de durée variable suivant la concentration du phytoplancton. La relation moyenne entre $\Sigma\Sigma A$ et la production moyenne horaire autour de midi s'écrit, pour un jour de beau temps, avec une probabilité de 95 % (28 mesures).

$$\Sigma\Sigma A / \Sigma A = 9,1 \pm 0,3$$

Etant donné la faible variabilité de la durée du jour à la latitude du lac Tchad, ce rapport peut être considéré comme constant au cours de l'année. Il est par ailleurs comparable à ceux qui ont été déterminés ailleurs pour des régions tropicales (TALLING, 1965 ; GANF, 1975).

Equation	type d'eau	Intervalle de sécurité		Gamme étudiée
		de la relation	sur 1 mesure	
$\Sigma \Sigma A = 9,1 \Sigma A_{\text{midi}}$	eau argileuse jour standard	$\pm 0,3$	$\pm 1,6$	$\Sigma A < 1000 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$
$\Sigma A = A_{\text{opt}} Z_i$	argileuse	$\pm 0,013$	$\pm 0,15$	$0,1 < DS < 1 \text{ m}$
$Z_i = 2,07 DS$	concentration	-	-	$DS < 0,4 \text{ m}$
$Z_i = 1,55 DS$	organique	$\pm 0,02$	$\pm 0,13$	$0,1 < DS < 1 \text{ m}$
$Z_i = 1,20 DS$	incubation 3 heures incertitude due aux dosages	-	$\pm 0,36$	$\text{mg O}_2 \text{ m}^{-3} \text{ h}^{-1}$
A	incertitude due aux dosages	-	$\pm 0,1 \Sigma A$	$200 < \Sigma A < 500 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$
$\log A_{\text{opt}} = 1,22 + 1,044 \log B$	tous	-	$\pm 0,275$	$10 < BC < 1000 (\text{mgChl a}) \text{ m}^{-3}$
$Q_{10} = 1,2$	in situ			
$\epsilon_{\text{min}} = \frac{1,95 + k_1}{DS}$	organique	$k_1 = \pm 0,11$	$k_1 = \pm 0,56$	$0,1 < DS < 1 \text{ m}$
$\epsilon_{\text{min}} = \frac{1,39 + k_2}{DS}$	argileuse	$k_2 = \pm 0,11$	$k_2 = \pm 0,56$	$0,1 < DS < 1 \text{ m}$
$E_K (=I_K) = 8,8$ $15,9$	argileuse organique			$\text{J.cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$

TABLEAU 1 - Relations observées entre les paramètres de la production

Modèle de l'activité photosynthétique

Les relations établies expérimentalement permettent d'évaluer la production en divers points du lac, avec plus ou moins de sécurité selon les paramètres qu'il a été possible de mesurer. Les équations obtenues sont résumées dans le tableau 1. Dans le cas de relations statistiques, deux intervalles de confiance (probabilité 95 %) ont été calculés : d'une part l'intervalle de confiance de la droite de régression (ou d'une valeur moyenne) établie à partir de l'ensemble des mesures, d'autre part, l'intervalle de confiance sur la détermination d'une valeur de la fonction, la valeur de la variable étant donnée. Dans ce deuxième cas, nous avons constaté que l'intervalle de confiance varie peu en fonction de la variable, et il est donné ici pour les bornes de la gamme étudiée.

3 - Estimation de la production dans différentes régions du Lac

Il est difficile de généraliser à l'ensemble des masses d'eau les mesures ponctuelles qui ont été faites. Cependant, au cours de chacune des tournées effectuées sur le terrain, nous nous sommes efforcés de couvrir une gamme de variation de transparence et de chlorophylle aussi grande que possible. Les valeurs présentées ici n'ont donc d'autre ambition que de fournir une gamme d'estimation de l'activité photosynthétique du phytoplancton en fonction des données disponibles.

La production à Bol et dans la cuvette sud.

Les variations saisonnières de l'activité à Bol sont représentées figure 3 pour trois années différentes qui peuvent être considérées comme représentatives des différentes périodes d'évolution du lac dans cette région.

La période de Tchad normal bas (1968-72) est représentée par l'année 1969, avec ses variations liées aux fluctuations saisonnières de niveau, de transparence et de température. La production horaire (mesurée in situ), est comprise entre 0,3 et 0,8 g O₂ m⁻²h⁻¹, avec une moyenne annuelle de 4,2 g O₂.m⁻².jour⁻¹.

L'année 1973 est caractéristique de la phase de concentration, avec remise en eau importante et brutale en octobre. Les données disponibles indiquent pour les fortes biomasses observées (jusqu'à $600 \text{ (mg Chl a).m}^{-3}$) un maximum de $1,1 \text{ g O}_2.\text{m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en saison chaude, et un minimum de $0,2 \text{ g O}_2 \text{ m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ après la remise en eau. La moyenne annuelle de l'activité journalière, estimée d'après la courbe des moyennes mensuelles (figure 6.3), est de $7,4 \text{ g O}_2.\text{m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$.

Bien que des valeurs plus fortes aient été observées en 1974 (jusqu'à $2 \text{ g O}_2.\text{m}^{-2}.\text{h}^{-1}$), la plus longue période de circulation des eaux se traduit par une activité moyenne du même ordre en 1973 et 1974.

La période de retour vers un niveau "normal" de l'eau est représentée par l'année 1975, où l'action des macrophytes reste notable en période de circulation des eaux à travers la végétation. Une moins bonne utilisation de la lumière (I_k plus fort) se traduit par une production plus faible ($0,58 \text{ g O}_2.\text{m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) en saison chaude. La production moyenne annuelle est de $2,7 \text{ g O}_2.\text{m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$.

L'évolution générale de B et ΣA au cours de la période d'étude (1968-1976) est donnée figure 4 (échelle semi-logarithmique) et souligne bien la variabilité temporelle de la production liée aux conditions de milieu.

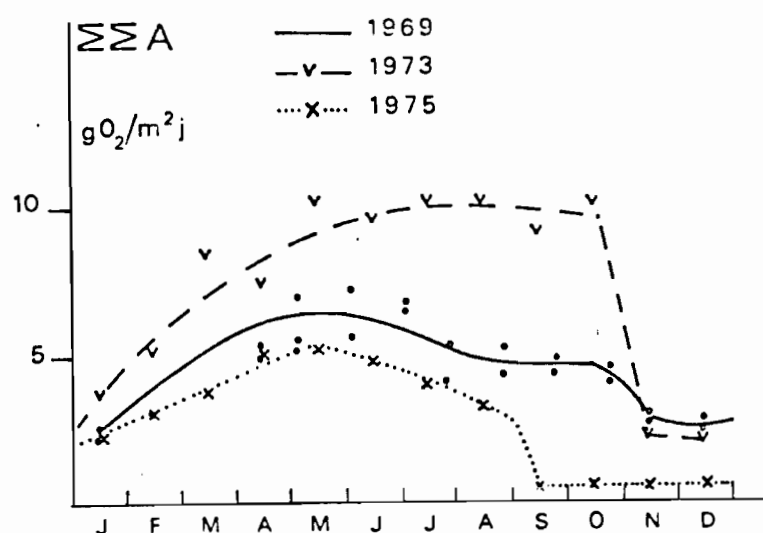


Figure 3. - Variations saisonnières de l'activité photosynthétique journalière ($\text{g O}_2 \text{ m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$) du phytoplancton à Bol. au cours de 3 années représentatives de l'évolution générale de cette région du lac.

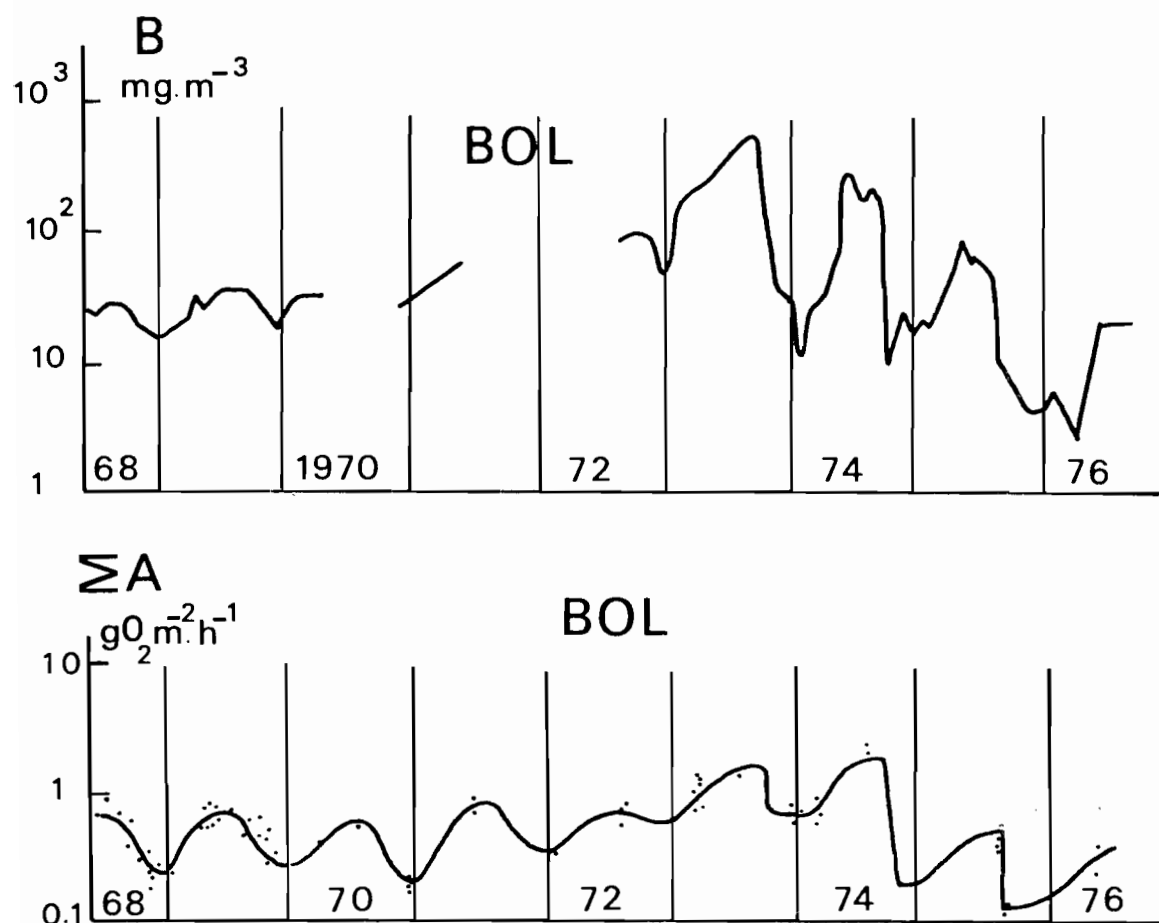


Figure 4 - Evolution de la concentration en chlorophylle et de l'activité photosynthétique par unité de surface autour de midi à Bol.

Un ordre de grandeur de la production du phytoplancton de la cuvette sud en période de Tchad normal est donné par les résultats obtenus en 1970-71. Les résultats de juin 1970 et juin 1971 ont été regroupés pour souligner la différence entre saison chaude (basses eaux) et saison froide (hautes eaux) influencée par la crue du Chari. Au total 114 mesures (in situ) ont été utilisées pour diviser la cuvette en 6 régions (figure 5), de comportement différent (tableau 2). Cette zonation, qui correspond approximativement aux grandes régions naturelles des paysages de la cuvette à cette époque, est en relation avec les zones de transparence : la production est la plus élevée dans l'archipel proprement dit, et nettement soumise à l'influence du Chari au large du delta du Chari et dans la Grande Barrière, qui sont des zones de transit des eaux de crues.

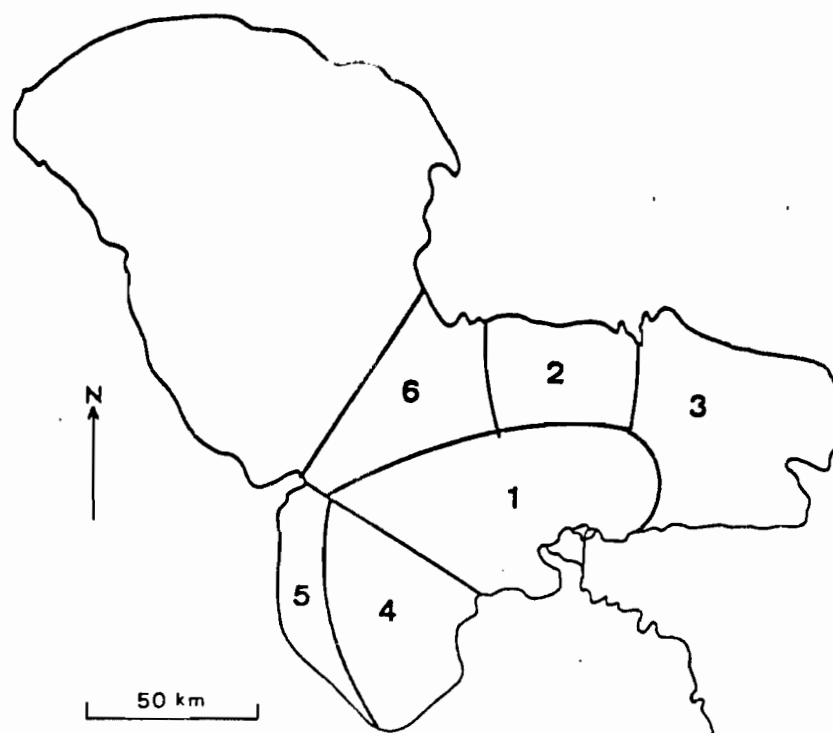


Figure 5 - Principales zones de production du phytoplancton de la cuvette sud en période de Tchad normal (1970-1971).

TABEAU 2 - Distribution de la transparence (DS), de l'activité optimale A_{opt} ($\text{mg O}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$) et de la production journalière $\Sigma\Sigma A$ ($\text{g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$) dans la cuvette sud en 1970-71.

Région	Juin			décembre		
	DS (m)	A_{opt} $\text{mg O}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$	$\Sigma\Sigma A$ $\text{g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$	DS (m)	A_{opt} $\text{mg O}_2 \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$	$\Sigma\Sigma A$ $\text{g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$
1	0,20	500	2,3	0,25-0,40	150	0,9
2	0,25-0,30	1000	3,7	0,20	400	1,15
3	0,30-0,35	1200-1500	7,2	0,20	500	1,9
4	0,10-0,15	1200	3,1	0,25-0,40	150	0,9
5 ^x	---	---	---	0,12	500	1,6
6	0,10	1000	1,9	0,15	300	0,9

^x données insuffisantes en juin 1970 et 1971.

En période de Petit Tchad avec macrophytes, les surfaces en eau libre sont très réduites dans l'archipel où l'essentiel de la production primaire est alors dû aux macrophytes et aux épiphytes. Les eaux libres de la cuvette sud ont conservé une surface sensiblement constante au cours de la période 1974-76. Les estimations de la production dans cette région sont fournies par l'utilisation des données Landsat (LEMOALLE, 1978) :

Eaux libres de la cuvette sud :

fin juin 1975 : $3,76 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$
 8-10 octobre 1975 : $0,91 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$

Comparées aux résultats de la région 1 en 1970-71, ces valeurs mettent en évidence une augmentation sensible de l'activité photosynthétique de la région pérideltaïque après 1973, résultant de plus fortes concentrations du phytoplancton et de transparences légèrement plus élevées. Cette différence est attribuable aux macrophytes dont l'un des effets essentiels est la diminution du fetch, et donc de la turbulence.

La production à Kindjéria et dans la cuvette nord.

Pour évaluer la production à Kindjéria à partir de données de chlorophylle et de transparence, nous avons utilisé diverses valeurs du coefficient k dans la relation $Z_t = k DS$:

$k = 2,07$ jusqu'en juin 1974 (eau argileuse)

$k = 1,55$ jusqu'à l'assèchement d'octobre 1975 (concentration)

$k = 1,20$ en 1976 (eau organique).

L'évolution de ΣA à Kindjéria est représentée figure 6 où nous avons ajouté les valeurs moyennes ΣA des productions horaires estimées en avril dans une région circulaire de rayon 20 km autour de la station de Kindjéria. Ces moyennes sont suffisamment proches des résultats de Kindjéria pour que cette station puisse être considérée comme représentative de la région de 1256 km^2 qui l'entoure.

Du fait des variations fortes et rapides de la production à Kindjéria (figure 6), et du nombre relativement faible de mesures, il est difficile d'estimer la production moyenne annuelle. Nous ne donnons donc ici que les extrêmes observées pour chaque année, ainsi que la valeur moyenne de ΣA en avril, déterminée sur n points présentant un écart-type estimé (tableau 3).

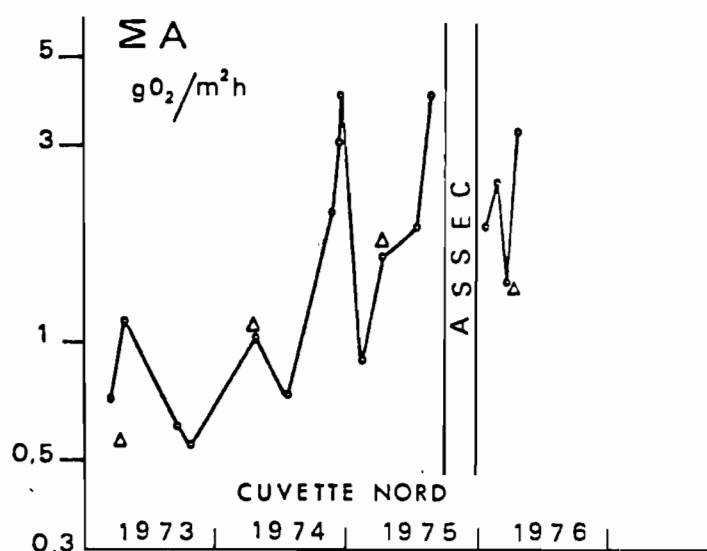


Figure 6 - Evolution de la production horaire autour de midi à Kindjéria (o) et dans la région de 20 km de rayon (Δ), estimée à partir des valeurs de chlorophylle et de transparence.

Tableau 3 - Valeurs de la production dans la cuvette nord à Kindjéria.

Année	$\Sigma\Sigma A$ $g O_2 \cdot m^{-2} \text{ jour}^{-1}$	ΣA $mg O_2 \cdot m^{-2} h^{-1}$	n	σ
1973	4,9 - 10	570	11	0,22
1974	6,7 - 36	1150	11	0,33
1975	9,1 - 36	1730	15	0,77
1976	12,7 - 30	1310	8	0,86

En supposant que chaque point de mesure de la tournée d'avril 1974 (figure 7) soit représentatif d'une égale surface d'eau, la valeur moyenne, pour 27 points, de l'activité photosynthétique dans l'ensemble de la cuvette nord serait $\Sigma A = 1,49 g O_2 \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ ou $13,5 g O_2 \cdot m^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$ pour une surface de $6000 km^2$, soit une production globale journalière de 81000 tonnes d'oxygène par jour. Ce résultat est à comparer à l'estimation de la biomasse phytoplanctonique, évaluée avec la même hypothèse de calcul par ILTIS (1977) entre 167000 tonnes et 200000 tonnes de poids frais.

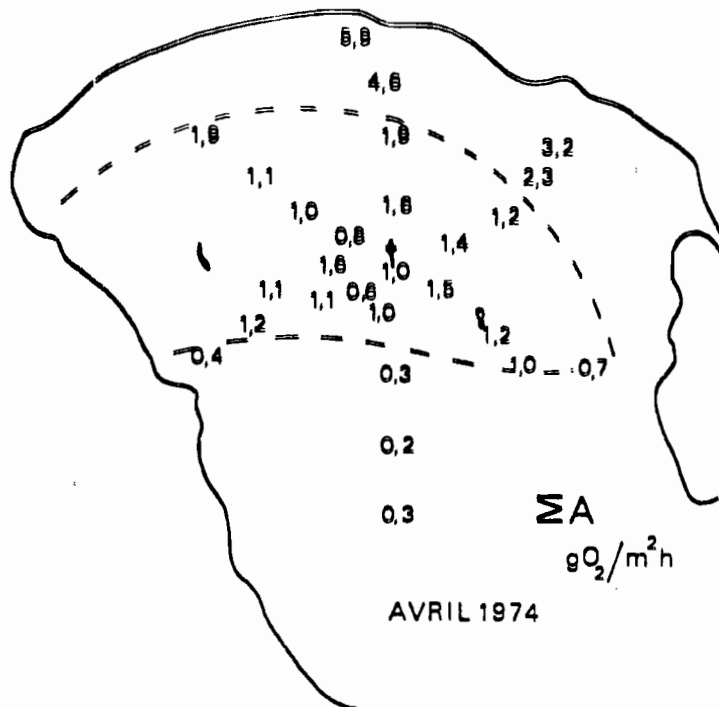


Figure 7 - Répartition de la production horaire autour de midi ($\text{g O}_2 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{h}^{-1}$) dans la cuvette nord en avril 1974.

Les valeurs maximales de la production dans le lac Tchad.

L'estimation de l'activité photosynthétique dans les milieux les plus productifs dépend de la méthode utilisée : les valeurs les plus fortes sont déduites des bilans d'oxygène in situ, tandis que l'utilisation des flacons dans la méthode classique fournit, pour les mêmes milieux, des estimations environ moitié moindres (TALLING et al. 1973 ; MELACK et KILHAM, 1974).

Nous donnons ici quatre exemples de fortes productions, ainsi que l'évolution au cours de la journée, mesurées dans le lac Tchad par incubations successives en flacon (tableau 4, figure 8). La dissymétrie entre matin et après-midi est essentiellement due à des variations d'éclairement (nuages).

Tableau 4 - Quatre exemples de forte activité photosynthétique

Lieu	Date	A_{opt} g O ₂ m ³ .h	ΣA_{midj} g O ₂ m ² h	$\Sigma \Sigma A$ g O ₂ m ² .j	DS m
Baga kiskra	7 mars 1974	4,9	1,43	16,8	0,17
Baga kiskra	14 juin 1974	10	1,87	16,8	0,12
N'Goudouboul	15 juin 1974	28	3,48	31,0	0,10
Bol	28 juin 1974	9,8	1,65	14,3	0,18

TALLING et al. (1973) ont fait une analyse détaillée des facteurs qui permettent les fortes productions des lacs Kilotes et Aranguadi en Ethiopie. Le manque de données sur l'énergie incidente et la concentration en chlorophylle ne permettent pas de faire de même ici. Nous constatons cependant qu'en certaines occasions les eaux du lac sont susceptibles d'approcher les plus fortes valeurs de la production mesurées en milieu naturel. Outre les quatre exemples cités, des productions supérieures à $9 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ ont été estimées dans l'archipel autour de Bol ainsi que dans la cuvette nord.

Dans ces différents cas, les caractéristiques du milieu correspondent à la fin d'une phase importante de concentration, qui se traduit par une faible profondeur dans un milieu de dimensions restreintes (fond de bras d'archipel ou mare isolée), relativement protégé du vent, avec une eau de température et d'alcalinité élevées.

L'absence de turbulence due au vent dans un milieu peu profond limite la remise en suspension des particules minérales du sédiment, tout en favorisant une circulation verticale nocturne suffisante pour une redistribution des éléments nutritifs. Cette situation favorise aussi l'existence d'une forte valeur de p , pourcentage d'absorption de la lumière par le phytoplancton.

Une alcalinité élevée signifie par ailleurs forte réserve en CO₂ minéral, et pouvoir tampon important ; ces deux propriétés sont propices aux productions élevées : la plupart des fortes activités photosynthétiques en milieu tropical naturel ont été observées dans des eaux d'alcalinité notable :

- lac Mariut, Egypte, $5\text{-}6 \text{ mé} \cdot \text{l}^{-1}$ (Aleem et Samaan, 1969)
- lacs Kilotes et Aranguadi, $51\text{-}57 \text{ mé} \cdot \text{l}^{-1}$ (TALLING et al. 1973).

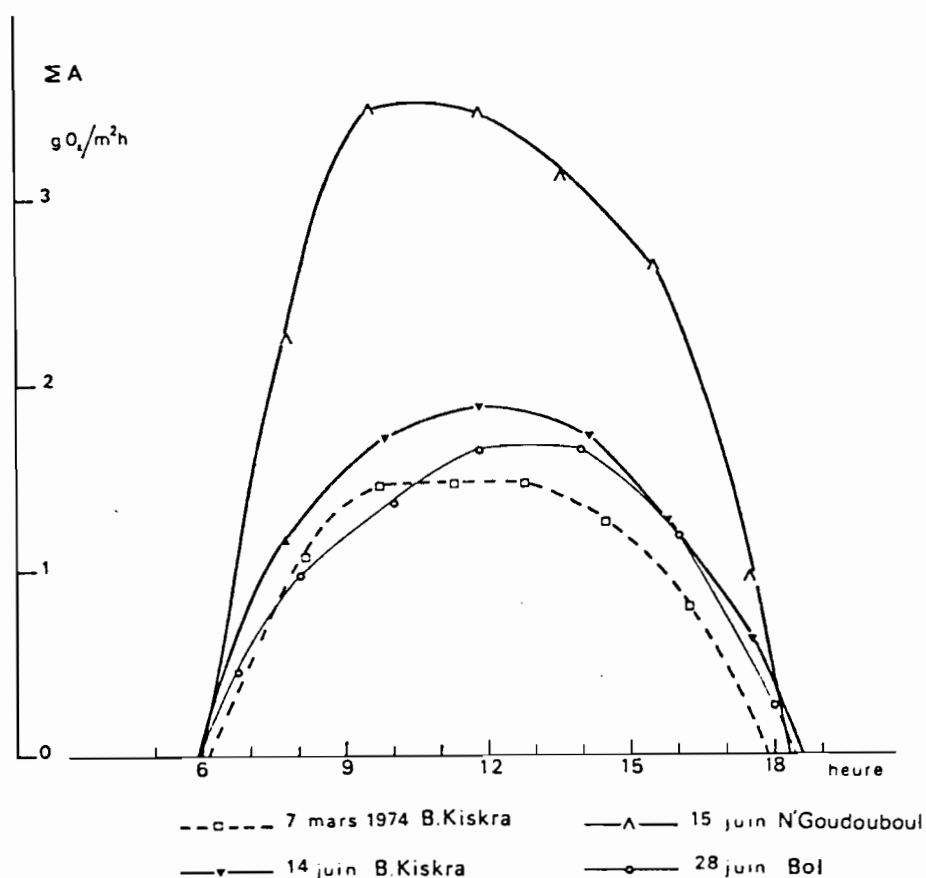


Figure 8 - Evolution de ΣA au cours de la journée lors de très fortes valeurs de la production dans la cuvette nord et à Bol. Mesures in situ. Chaque point indique l'heure moyenne d'une incubation.

- lacs alcalins de Kenya et Tanzanie, $84-168 \text{ mé.l}^{-1}$ (Melack et Kilham, 1974).

Seul le lac George (Ouganda), présente une forte production ($12 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$) pour une alcalinité peu élevée de 2 mé.l^{-1} (GANF, 1972).

4 - Évolution de la production en fonction des conditions de milieu

Les conditions physiques et chimiques du milieu inter-agissent avec les trois éléments essentiels du niveau primaire : la concentration du phytoplancton, la part d'énergie solaire qu'il utilise (production brute) et la fraction de cette énergie qui est mise à la disposition des autres niveaux trophiques (production nette). Les

résultats obtenus au lac Tchad ont permis de mettre en évidence certaines des relations entre facteurs de milieu et phytoplancton, schématisés figure 9 où les variations du niveau Z sont l'élément déterminant des modifications observées pour les autres paramètres.

En fonction des variations passées et actuelles du niveau les macrophytes émergents sont plus ou moins abondants et il a été montré (LEMOALLE 1979) que leur action porte sur quatre variables principales dont la concentration B en chlorophylle (1) et la transparence (3) par les effets de filtration des particules argileuses ou algales lors de la circulation à travers les barrières végétales; la qualité optique de l'eau est aussi modifiée lorsque les particules sont remplacées par la matière organique dissoute, d'où une modification du coefficient k de la relation $Z_i = k DS$ (2). Par ailleurs, les macrophytes limitent le fetch, amortissent les variations à courte période du niveau de l'eau, et agissent en véritable barrière vis-à-vis de l'alimentation hydrique de la cuvette nord; il en résulte une interaction

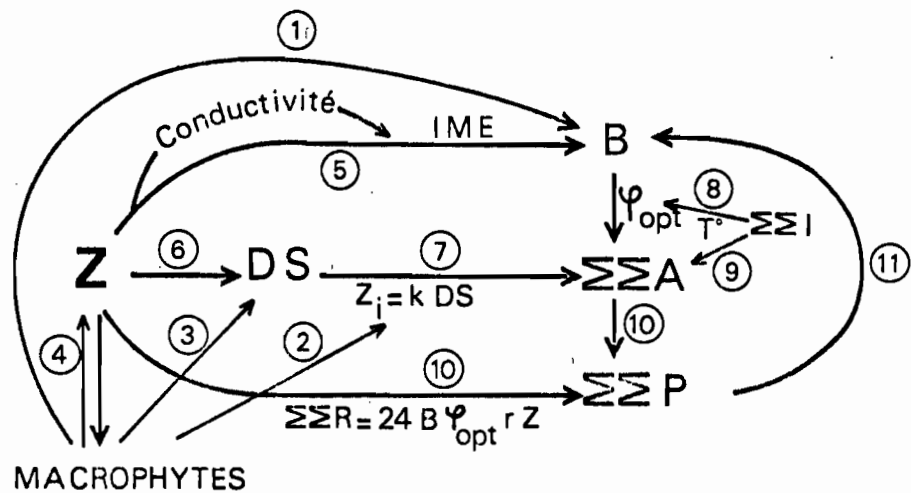


Figure 9 - Schéma des interactions entre facteurs du milieu et phytoplancton dans le lac Tchad.

entre niveau de l'eau et macrophytes (4). Ces influences sont importantes pour le comportement du phytoplancton et imposent une distinction entre deux périodes de l'évolution du lac : avant et après le développement des macrophytes. Les relations générales observées ne sont valables que pour les masses d'eau qui ont peu subi l'influence des macrophytes. Lorsque celle-ci est plus intense, nous devons considérer une série de cas particuliers qui dépendent de la circulation de l'eau dans les marécages.

La concentration en phytoplancton

Une augmentation de la concentration B en chlorophylle a été constatée lors de la baisse du niveau de l'eau dans les différentes régions du lac. A cette baisse de niveau était généralement associée une augmentation de la concentration en sels dissous dont la conductivité C est un bon indicateur.

Les variations de B (mg Chl a.m^{-3}) sont représentées en fonction de la conductivité C ($\mu\text{S.cm}^{-1}$, 25°C) sur les diagrammes $\log B = f(\log C)$.

Dans les eaux libres de la cuvette sud, la relation moyenne, pour la période 1973-76, s'écrit :

$$\log B = 5 \log C - 8,0$$

La conductivité et le niveau moyen de cette région étant restés relativement constants au cours de la période étudiée, cette relation décrit plus les variations saisonnières d'une masse d'eau par ailleurs hétérogène, qu'une évolution à long terme.

Dans l'archipel de Bol, la chlorophylle augmente avec la conductivité au cours de la phase de concentration. Par la suite, les filtrations, variables à travers les barrières de macrophytes, perturbent les relations éventuelles entre les deux paramètres (figure

10) Pour la station de Bol, pendant la période de concentration (août 1972 - juillet 1973), l'évolution des points représentatifs du milieu suit une courbe correspondant à celle des autres stations de l'archipel (figure 10). Les données de la période 1968-1970 portées sur cette même figure, se situent dans le prolongement du premier nuage de points.

Les mesures dans la cuvette nord peuvent aussi être séparées en deux groupes : au cours de la phase de concentration, il existe une relation nette entre chlorophylle et conductivité (période de janvier 1973 à décembre 1974) (figure 11). Après la faible remise en eau du début de 1975, les concentrations en chlorophylle restent relativement fortes pour une conductivité qui a nettement diminué. Les données de Kindjéria pour les deux années de concentration correspondent bien aux données concernant l'ensemble de la cuvette (figure 11) ; elles seront utilisées plus loin comme représentatives des phénomènes observés dans cette région.

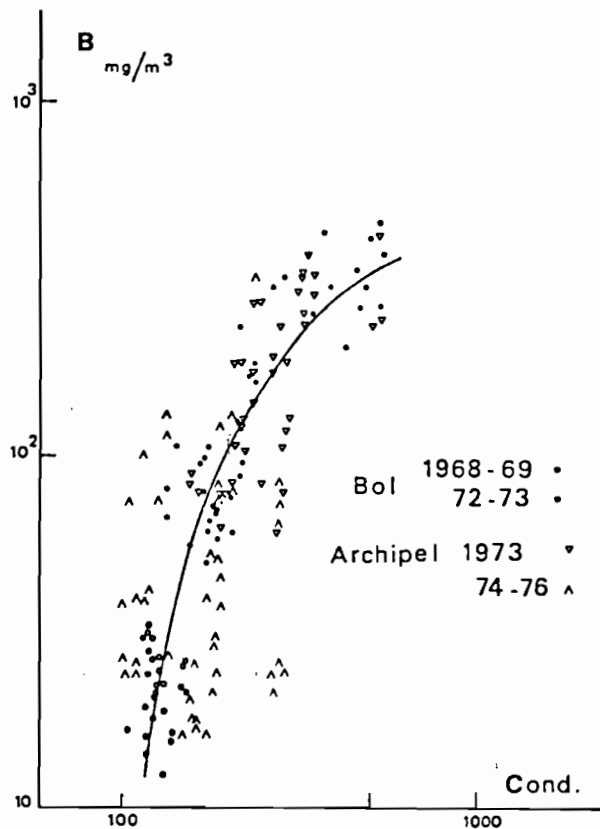


Figure 10 - Relations entre concentration en chlorophylle et conductivité à Bol en 1968-69 (◦) et en 1972-73 (.) ainsi que dans l'archipel avant le développement des macrophytes en 1973 (▽) et en présence des macrophytes en 1974-76 (△).

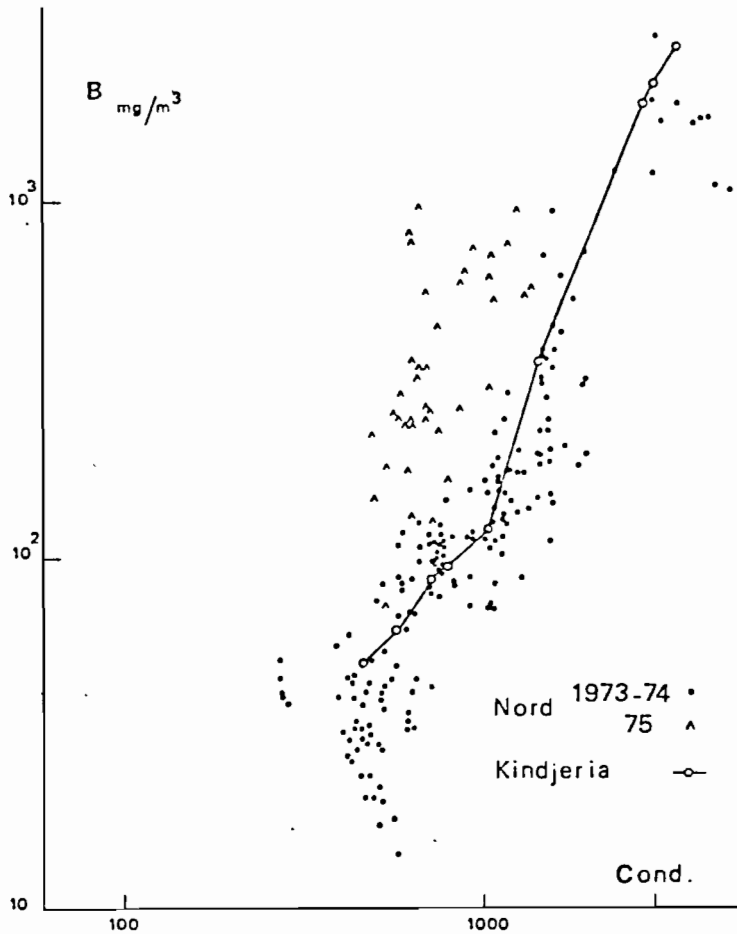


Figure 11 - Relation entre concentration en chlorophylle et conductivité dans la cuvette nord. L'évolution à Kindjéria (o) est marquée par la ligne brisée.

En addition aux observations que nous avons effectuées sur le lac, les résultats concernant les mares permanentes du Kanem (ILTIS, 1974) sont portés figure 12 où sont aussi résumées les évolutions des différents milieux que nous venons de décrire. La limite maximale des concentrations B mesurées dans le lac Tchad a également été tracée en tireté. Elle est du même ordre que la limite en pointillé observée par TALLING (1970) pour des lacs carbonatés d'alcalinité comprise entre 0,5 et 1000 mé/l.

Ces résultats permettent plusieurs observations :

- 1 - Au cours d'une phase de concentration, il apparaît une relation nette entre la conductivité et la concentration en chlorophylle dans l'archipel de Bol et dans la

cuvette nord. Les stations de Bol et de Kindjéria sont représentatives de ces évolutions.

- 2 - Dans les eaux libres de la cuvette sud, où il n'y a pas de phénomène de concentration, l'évolution saisonnière de B et C conduit à une relation du même type.
- 3 - Les relations mises en évidence sont différentes pour chacun des milieux observés.
- 4 - Il est possible de tracer une enveloppe supérieure de l'ensemble des points, qui représente les concentrations maximales observées en fonction de la conductivité (figure 12). Cette enveloppe est valable pour l'ensemble du lac.

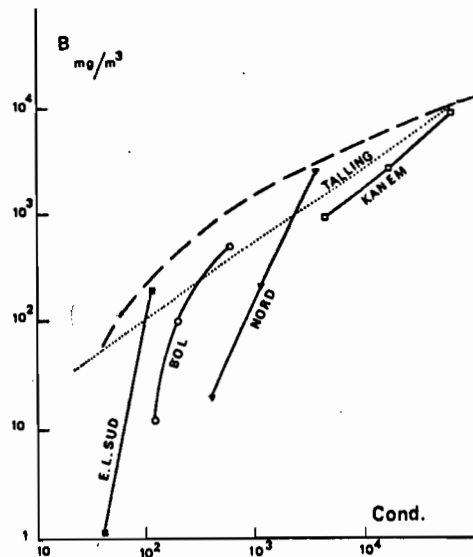


Figure 12 - Evolution schématique de la concentration en chlorophylle en fonction de la conductivité dans les différents milieux, en l'absence des macrophytes. La ligne pointillée indique la limite approximative des biomasses maximales observées par Talling dans des lacs d'alcalinités différentes. En tireté, la limite observée au Tchad.

Les deux premiers points conduisent à rechercher s'il existe un facteur de causalité dans les relations $B = f(C)$. En effet, la conductivité varie en fonction de plusieurs facteurs.

Dans les eaux libres de la cuvette sud, la conductivité varie avec le niveau de l'eau et avec la saison : les niveaux sont bas en saison chaude avant l'arrivée de la crue. Il y a donc plusieurs facteurs dont les variations sont concomitantes : conductivité (ou salinité), niveau de l'eau et température. A l'accroissement saisonnier de conductivité, après la fin de la crue du Chari, correspondent une augmentation de température, une diminution du niveau et de la transparence (elle-même souvent liée, en 1975-76, à une augmentation de B).

Dans la cuvette nord, les variations saisonnières n'apparaissent pas au cours de la phase d'assèchement considérée ici, qui est de deux ans. L'influence éventuelle de la température peut donc être négligée. Avec un accroissement de la concentration en sels dissous, l'alcalinité augmente et favorise l'activité photosynthétique des fortes biomasses. En effet, d'une part le carbone minéral disponible augmente et, d'autre part, le pouvoir tampon, qui réduit les fluctuations de pH consécutives aux variations de CO_2 , total, augmente aussi.

L'évolution de la conductivité et celle de la profondeur étant deux phénomènes liés, nous pouvons introduire une variable incluant ces deux paramètres : l'indice morpho-édaphique de RYDER (RAWSON, 1955 ; MOYLE, 1956 ; RYDER, 1972 ; HENDERSON et al., 1973) que nous appliquons aux différents points du lac :

$$\text{IME} = \frac{\text{conductivité } (\mu\text{S cm}^{-1} \text{ à } 25^\circ\text{C})}{\text{profondeur (m)}}$$

Pour la phase de récession du lac, sans macrophytes, les équations de régression de B en C et IME sont respectivement :

$$\begin{aligned} \log B &= -0,410 + 0,866 \log C & r_1 &= 0,705 \\ \log B &= 0,062 + 0,736 \log (\text{IME}) & r_2 &= 0,870 \quad n = 244 \end{aligned}$$

L'introduction de l'indice morpho-édaphique améliore donc de façon sensible la description de l'évolution de la concentration phytoplanctonique (trajet 5 de la figure 9).

L'activité photosynthétique (production brute)

Les études théoriques indiquent que, si la concentration B du phytoplancton et la transparence de l'eau sont les seuls paramètres variables, la production par unité de surface est proportionnelle au pourcentage p de l'atténuation de la lumière qui est due à la présence du phytoplancton (ce qui revient, à un facteur près, à estimer la quantité de phytoplancton par unité de surface dans la couche euphotique).

Dans le cadre du lac Tchad, où la transparence DS est mesurée au disque de Secchi, nous avons établi la relation générale (LEMOALLE, 1979) :

$$1/DS = \gamma_w + \gamma_{Fe}^{Fe} + \gamma_B \cdot B$$

Le paramètre p s'écrit alors

$$p = 100 \gamma_B \cdot B (DS)$$

$$\text{où } \gamma_B = 0,015 \text{ m}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$$

La valeur de p a été calculée au moyen de cette formule pour les résultats obtenus dans la cuvette sud en décembre 1970 et juin 1971, pour la cuvette nord en avril 1974, pour Bo1 au cours de la période 1968-70, et pour des mesures réparties entre mars 1973 et mai 1976. Les relations entre ΣA et p sont représentées figure 13 pour chacune de ces séries, dans un diagramme $\log \Sigma A = f(\log p)$. L'ensemble des résultats forme un nuage de points alignés suivant une droite de pente unité. Cette pente indique que ΣA est proportionnel à p.

Nous remarquons qu'il a été trouvé pour la cuvette nord des valeurs de p qui approchent et même, pour les 3 plus fortes, qui dépassent 100. Ces fortes valeurs indiquent que le coefficient γ_B utilisé est trop fort pour le phytoplancton considéré. Une valeur γ_B plus faible, en diminuant p d'un facteur constant, rapprocherait les points représentatifs de la cuvette nord de l'ensemble des autres.

Les résultats obtenus au Tchad vérifient donc la relation théorique exposée plus haut : la production dépend de la proportion de lumière absorbée par le phytoplancton, indépendamment des concentra-

tions absolues en phytoplancton, en particules minérales ou en substances dissoutes.

Parallèlement, nous avons observé, à Bol comme dans la cuvette nord, une augmentation de l'activité photosynthétique par unité de surface au cours de la baisse de niveau de l'eau dans ces deux régions. Nous constatons donc que, malgré la turbulence accrue au niveau du fond, l'augmentation de la concentration du phytoplancton fait que celui-ci prend une part de plus importante dans l'absorption de la lumière : la diminution de DS est, proportionnellement, moins importante que l'augmentation de B.

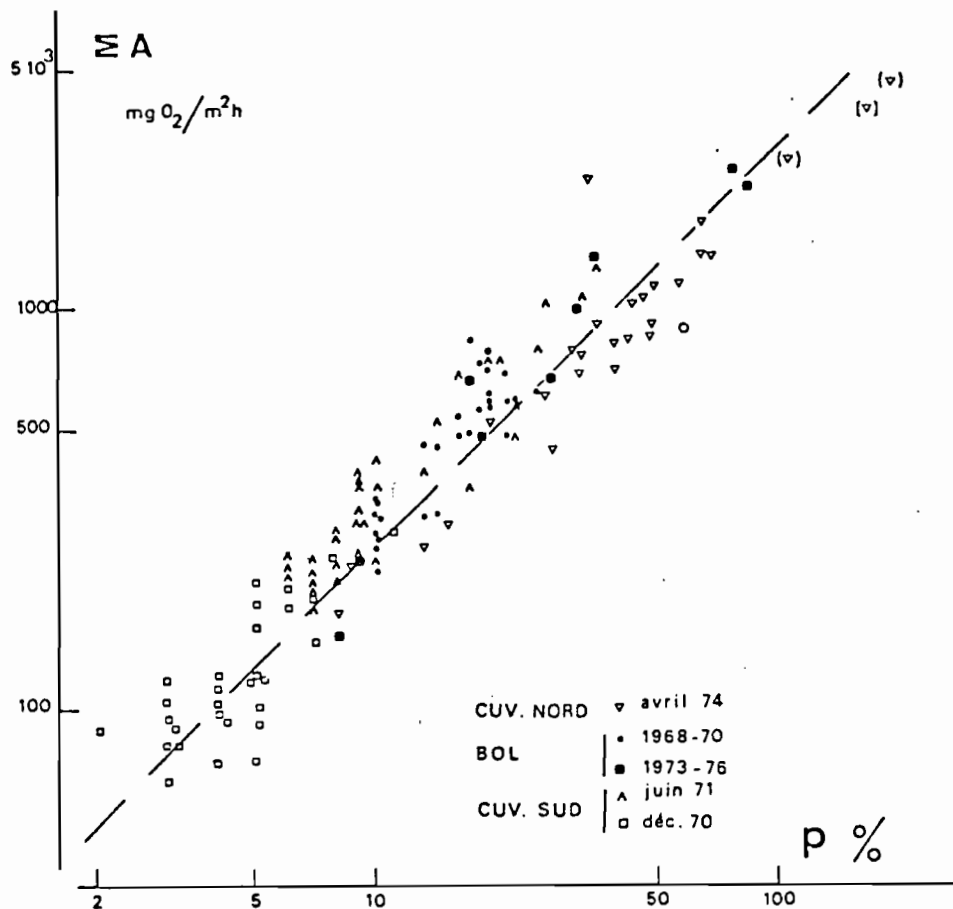


Figure 13 - Relations entre ΣA et p (pourcentage de l'atténuation dû au phytoplancton) pour diverses séries de mesures effectuées dans le lac Tchad (échelles logarithmiques).

Le rendement P_{tot} de la photosynthèse est exprimé par le rapport de l'énergie assimilée (en posant que 1 g O_2 équivaut à 3.33 kcal) à l'énergie globale incidente au cours de la journée. Pour l'ensemble des mesures effectuées in situ au lac Tchad, P_{tot} varie de 0,04% à 1,80 % et est proportionnel au pourcentage p, qui apparaît ainsi comme le principal facteur de variation. Le pourcentage p varie en effet, suivant les endroits et la période considérés, de 3 à 100 %.

La valeur $P_{tot} = 0,26$ % calculée en moyenne annuelle pour 1969 à Bol ne doit donc être considérée que comme indicatrice de la région de Bol pour cette année. La variabilité du lac ne permet d'extrapoler ce résultat ni à d'autres périodes, ni à l'ensemble du lac.

Etant donné l'activité spécifique optimale φ_{opt} du phytoplancton dans le lac Tchad, et la relative constance de l'irradiation journalière, la production brute dépend essentiellement de B et DS. Cependant, il existe une limite maximale à la concentration du phytoplancton, au-delà de laquelle la respiration de la colonne d'eau devient supérieure à la production dans la zone euphotique. Cette condition limite se définit en fonction du coefficient de respiration r et du rapport de la transparence à la profondeur DS/Z (TALLING, 1970) où $r = R/A_{opt}$, R étant la respiration horaire par unité de volume. Ainsi la respiration apparaît comme limitant la production nette et la biomasse (trajets 10 et 11 de la figure 9).

Avec les notations utilisées et les conditions moyennes pour le lac Tchad, la production nette journalière $\Sigma\Sigma P$ s'écrit :

$$\Sigma\Sigma P = \Sigma\Sigma A \left(1 - 2,64 \frac{r \cdot Z}{k_1 \cdot DS} \right)$$

Les relations moyennes Z/DS observées dans différents bassins suggèrent que $r = 0,05$ peut être considéré comme limite inférieure, tandis que $r = 0,9$ semble la limite supérieure du coefficient de respiration. Nous remarquons par ailleurs que le rapport DS/Z augmente lors de la transition entre Tchad normal (eau argileuse) et Petit Tchad (eau organique) aussi bien à Bol que dans la cuvette nord du lac. Parallèlement E_k (= I_k de TALLING) est plus faible en eau argileuse qu'en eau à turbidité organique. Il y a donc adaptation du phytoplancton à son milieu, les algues susceptibles d'utiliser une faible énergie lumineuse sont trouvées en période de faible transparence relative et inversement.

5 - Comparaison avec d'autres lacs

La variabilité du lac Tchad rend difficile une comparaison avec d'autres milieux plus stables. Ses caractères de lac peu profond, endoréïque et instable, sont cependant aussi ceux du lac Chilwa (Malawi). Dans ces deux lacs, les variations de niveau, qui vont jusqu'à l'assèchement, entraînent les mêmes phénomènes de concentration des sels et du phytoplancton, de croissance des macrophytes, de mortalité et de recolonisation par les poissons (HOWARD-WILLIAMS et LENTON, 1975; BENECH et al., 1976).

Dans les paragraphes qui précèdent, nous avons décrit certaines des variations au cours du temps des paramètres de la production primaire dans les diverses régions du lac Tchad, ce qui constitue une comparaison du lac avec lui-même à différentes étapes de son évolution. La gamme des variations observées de la production brute (de $1,4 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$ dans la région péri-deltaïque en 1970-71, à $30 \text{ g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$ dans l'archipel septentrional de la cuvette nord en 1974) équivaut à celle observée par BRYLINSKY et MANN (1973) dans leur première synthèse des résultats du P.B.I., sur 55 lacs répartis entre 0 et 65° de latitude.

La biomasse et la production du phytoplancton résultant de l'interaction de nombreuses conditions de milieu, nous porterons la comparaison sur les paramètres essentiels mesurés dans quelques milieux représentatifs.

L'introduction de l'indice morpho-édaphique a permis de situer les variations de la concentration en chlorophylle en fonction des conditions de milieu pour le Tchad et les masses d'eau annexes (mares du Kanem, lac Fitri) qui forment une classe de lacs tropicaux, carbonatés, dont la turbidité minérale diminue quand la conductivité augmente.

Dans un diagramme $\log B = f(\log \text{IME})$, les points représentatifs du lac George (IME 87, $B = 200 \text{ mg/m}^3$) ou du lac Mariut en Egypte (IME dû à l'alcalinité 50, biomasse très importante) (ALEEM et SAMAAAN, 1969) ont des biomasses beaucoup plus fortes que le Tchad, relativement à leur indice morpho-édaphique. Il en est de même pour le Loch Leven, Ecosse, dont la biomasse moyenne est, de plus, sensible aux variations climatiques. Par rapport au Tchad, ces trois lacs, peu profonds, ont une caractéristique commune : l'absorption de la lumière

TABLEAU 5 - Caractéristiques des paramètres de base de la production dans quelques lacs tropicaux et tempérés : $\Sigma\Sigma I$ en $10^5 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$, moyenne annuelle : $\Sigma\Sigma A$ en $\text{g O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$, moyenne annuelle, Ψ_{opt} en $(\text{mg O}_2)(\text{mg Chl a})^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$; $E_K (=I_K)$ en $\text{J} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$; $\rho_{\text{tot}}\%$ comme défini plus haut.

Lac	$\Sigma\Sigma I$	$\Sigma\Sigma A$	opt	E_K	$\rho_{\text{tot}}\%$	Référence
Lacs de l'Est africain	-	-	25 \pm 5	7,2	-	Talling (1965 a)
Victoria	177	7	25	7,2	0,55	Talling (1965 b)
George	198	12	20 \pm 4	15	0,84	Ganf (1972, 1975)
Kossou	162	6,7	-	-	0,57	Kassoum (1977)
Lubumbashi	192	-	20,2 \pm 6	-	-	Freson (1972)
Titicaca	213	4,3 ¹	-	-	0,28	Richerson et al (1977)
Mariut	194	5,1 ¹	-	-	-	Aleem et Samaan (1969)
Simbi	-	-	1 - 19	-	-	Melack (1979)
Tchad	231	4,2	18,8-23	8,8-15,9	0,27	à Bol (1969)
Loch Leven	106	5,8	1,6-19,6	2,5-18,7	0,89	de 1968 à 1971 Bindloss (1974)
Lough Neagh	(106)	4,1-4,9	4-11,4	7,5-20	0,30-0,36	Jewson (1975)
18 lacs Danemark	-	-	3,7-7,5	10-20,6	-	moyennes, Lastein et Gargas (1978)

1) Valeurs transformées du carbone par 1 g C = 3 g O₂.

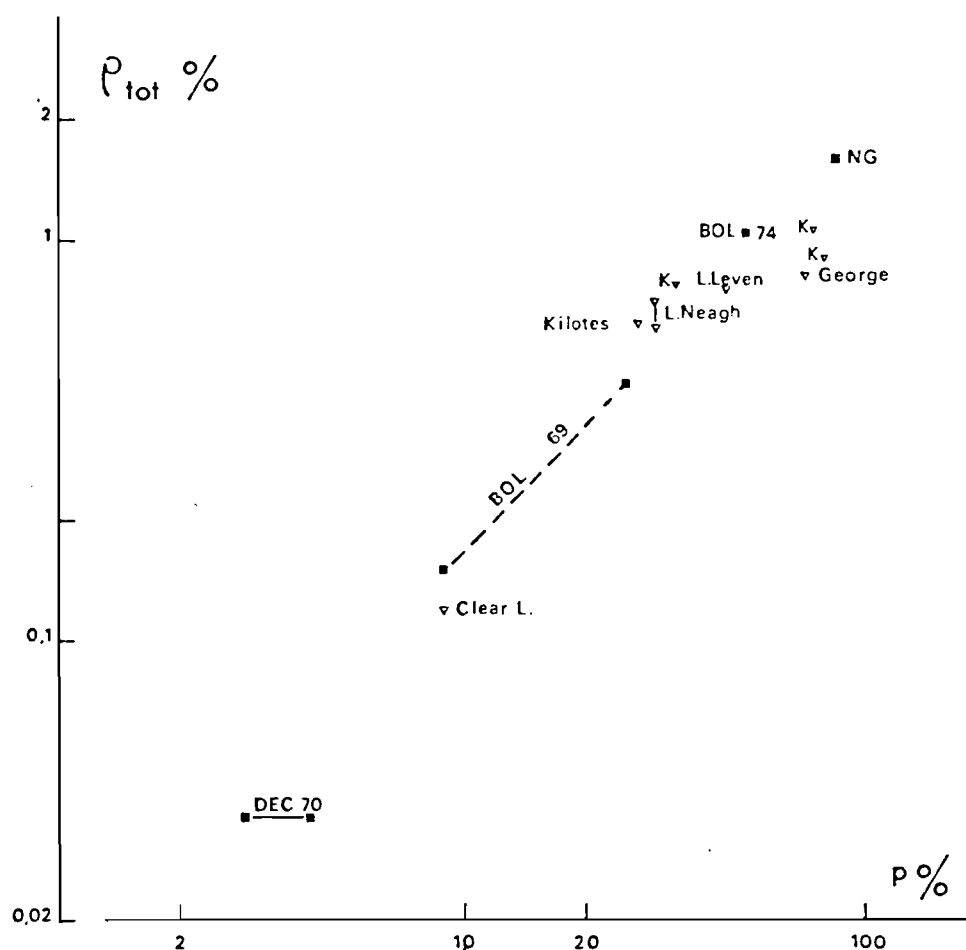


Figure 14 - Relation entre P_{tot} et p pour diverses séries de mesures dans le lac Tchad (■) et dans d'autres lacs peu profonds (▽) : K = Kilotes, NG = N'Goudouboul.

dans l'eau est principalement due au phytoplancton, comme le montrent les relations étroites entre B et DS ou ϵ (ALEEM et SAMAN, 1969 ; BINDLOSS, 1974 ; GANF, 1972).

Si nous considérons l'indice morpho-édaphique, le Tchad en phase normale se trouve donc caractérisé par une biomasse faible relativement aux lacs peu profonds tropicaux pour lesquels des données sont disponibles. La turbidité minérale, importante pour les faibles valeurs de l'IME, est responsable de cette situation et rapproche le Tchad de lacs où la turbulence au niveau du fond est notable : lac Balaton (ENTZ, 1964), Ijsselmeer (LIJKLEMA, 1976), Neusiedlersee (DOKULIL, 1973) ou certains lacs plats d'Australie (KIRK, 1977). La nécessité de corriger l'IME pour la turbidité signalée par HENDERSON et al. (1973) dans les applications de cet indice à la prédiction de la production

halieutique, apparaît donc aussi pour les biomasses phytoplanctoniques.

En ce qui concerne l'activité photosynthétique par unité de surface, les résultats obtenus au Tchad mettent en évidence l'importance du pourcentage p d'atténuation de la lumière dû au phytoplancton. A cet égard les points représentatifs de lacs plats de diverses latitudes s'intègrent bien aux données du Tchad dans le diagramme $\log P_{\text{tot}} = f(\log p)$ de la figure 14, bien que les variations saisonnières de l'énergie incidente et de la production soient beaucoup plus importantes en milieu tempéré.

Les valeurs de φ_{opt} dans différents milieux, notées dans le tableau 5 confirment la distinction entre lacs tempérés et tropicaux notée par TALLING (1965). Plus récemment, LASTEIN et GARGAS (1978) ont montré, pour 18 lacs plats du Danemark, que φ_{opt} et E_K (I_K) sont principalement fonction de la température, la différence entre lacs eutrophes et oligotrophes n'intervenant que de façon secondaire. Si l'effet de la température sur φ_{opt} est net pour les exemples cités dans le tableau 5, il n'en n'est pas de même pour E_K qui dépend de l'adaptation des algues au climat lumineux (rendement quantique et atténuation par unité de pigments) et dont la mesure est par ailleurs délicate. L'estimation de E_K dans le lac Tchad, qui est de $8,8 \text{ j/cm}^2 \cdot \text{h}$ (400-700 nm) en eau argileuse et de $15,9 \text{ j/cm}^2 \cdot \text{h}$ en eau organique, souligne l'importance de l'adaptation du phytoplancton.

Dans un lac comme le Tchad, les biomasses maximales et la production dépendent du climat lumineux défini par le rapport de la transparence à la profondeur, ainsi que par les caractéristiques du phytoplancton E_K et K_B . Dans une controverse sur l'influence de la morphométrie sur la productivité des lacs, RICHARDSON (1975) et HORNE et al. (1975) avancent des arguments opposés en ce qui concerne les lacs peu profonds. Ceux-ci sont en effet favorisés en ce qui concerne le cycle des éléments nutritifs dont le retour dans la zone euphotique n'est pas perturbé par la stratification (RICHARDSON) mais peuvent être défavorisés par la turbidité minérale et une faible couche euphotique (HORNE et al.). Des exemples viennent, bien évidemment, à l'appui des deux thèses.

L'influence des sels nutritifs, et notamment de l'azote et du phosphore, n'a pas été prise en compte dans cette étude : les seules mesures de concentration sont insuffisantes, et il aurait fallu

aborder la dynamique des diverses formes de ces deux éléments. Les valeurs observées de Ψ_{opt} permettent cependant de penser que les éléments nutritifs n'imposent pas de contrainte à l'activité photosynthétique optimale.

Nous nous trouvons donc dans le cas des lacs peu profonds holomictiques cités par RICHARDSON, d'où un facteur favorable à la productivité du Tchad. En ce qui concerne le climat lumineux nous avons constaté que les biomasses et les productions les plus fortes sont en général observées quand les conditions de milieu (DS/Z) sont les plus favorables à la production nette. Avec cependant une exception, quand l'effet de filtration dû à la circulation de l'eau à travers les macrophytes limite la concentration du phytoplancton. En dehors de ce dernier cas, les rendements photosynthétiques atteignent alors les valeurs les plus élevées notées dans les milieux eutrophes.

Si nous considérons séparément les différents paramètres de la production primaire, nous constatons que le lac Tchad ne présente pas de caractéristiques particulières. Cependant, la turbidité argileuse en Tchad normal, et l'effet global de filtration par les macrophytes en période de Petit Tchad, contribuent pour une grande part à son individualité lorsque les biomasses et la production phytoplantoniques sont considérées dans leur ensemble.

Il apparaît ainsi qu'en l'absence d'une limitation sévère d'éléments nutritifs, les caractères physiques d'un lac conditionnent son évolution biologique. Dans le cas particulier des lacs peu profonds, l'intensité de la turbulence au fond est essentielle.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALEEM (A.A.), SAMAAAN (A.A.), 1969.- Productivity of lake Mariut, Egypt. Int. Rev. Ges. Hydrobiol., 54, 3 : 313-355
4 : 491-527.
- BENECH (V.), LEMOALLE (J.), QUENSIERE (J.), 1976.- Mortalités de poissons et conditions de milieu dans le lac Tchad au cours d'une période de sécheresse. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 10, 2 : 119-130.
- BINDLOSS (M.E.), 1974.- Primary productivity of phytoplankton in Loch Leven, Kinross. Proc. R. Soc. Edinb., (B), 74 : 157-181.
- BRYLINSKY (M.), MANN (K.H.), 1973.- An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. Limnol. Oceanogr., 18, 1 : 1-14.
- DOKULIL (M.), 1973.- Planktonic primary production within the Phragmites community of lake Neusiedlersee (Austria) Pol. Arch. Hydrobiol., 20, 1 : 175-180.
- ENTZ (B.), 1964.- Light conditions of lake Balaton, a shallow lake in Hungary. Verh. Int. Ver. Limnol., 15 : 260-264.
- GANF (G.G.), 1972.- The regulation of net primary production in lake George, Uganda, east Africa. In : Productivity problems of freshwaters, Z.Kajak et A. Hillbricht-Ilkowska eds, Warszawa - Krakow : 693-708.
- GANF (G.G.), 1975 - Photosynthetic production and irradiance - photosynthesis relationships of the phytoplankton from a shallow equatorial lake (lake George, Uganda). Oecologia, 18 : 165-183.
- HENDERSON (F.), RYDER (R.A.), KUDHONGANIA (A.W.), 1973.- Assessing fishery potentials of lakes and reservoirs. J. Fish. Res. Board Canada, 30 : 2000-2009.
- HORNE (A.J.), NEWBOLD (J.D.), TILZER (M.M.), 1975.- The productivity, mixing modes, and management of the world's lakes. Limnol. Oceanogr., 20, 4 : 663-666.
- HOWARD-WILLIAMS (C.), LENTON (G.M.), 1975.- The role of the littoral zone in the functioning of a shallow tropical lake ecosystem. Freshwater Biol., 5 : 445-459.
- ILTIS (A.), 1974.- Le phytoplancton des eaux natronées du Kanem (Tchad). Influence de la teneur en sels dissous sur le peuplement algal. ORSTOM, Paris, 271 p.
- ILTIS (A.), 1977.- Peuplements phytoplanctoniques du lac Tchad. III. Remarques générales. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 11, 3 : 189-199.

- KIRK (J.T.O.), 1977.- Use of a quanta meter to measure attenuation and underwater reflectance of photosynthetically active radiation in some inland and coastal south-eastern Australian waters. Aust. J. Mar. Freshwater Res., 28 : 9-21.
- LASTEIN (E.), GARGAS (E.), 1978.- Relationship between phytoplankton photosynthesis and light, temperature and nutrients in shallow lakes. Verh. int. Ver. Limnol., 20 : 678-689.
- LEMOALLE (J.), 1973.- L'énergie lumineuse et l'activité photosynthétique du phytoplancton dans le lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 7, 2 : 95-116.
- LEMOALLE (J.), 1978.- Application des données Landsat à l'estimation de la production du phytoplancton du lac Tchad. Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol., 12, 1, 83-87.
- LEMOALLE (J.), 1979.- Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions de milieu. ORSTOM, Paris, 306 p.
- LIJKLEMA (L.), 1977.- The role of iron in the exchange of phosphate between water and sediments. In : Interactions between sediments and freshwater. HL Golterman ed., La Haye, Junk-Pudoc 1977, : 313-317.
- MELACK (J.M.), KILHAM (P.), 1974.- Photosynthetic rates of phytoplankton in east African alkaline, saline lakes. Limnol. Oceanogr., 19, 5 : 743-755.
- MOYLE (J.B.), 1956.- Relationships between the chemistry of Minnesota surface waters and wildlife management. J. Wildl. Mgmt., 20 : 303-320.
- RAWSON (D.S.), 1955.- Morphometry as a dominant factor in the productivity of lakes. Verh. int. Ver. Limnol., 12 : 164-175.
- RICHARDSON (J.L.), 1975.- Morphometry and lacustrine productivity. Limnol. Oceanogr., 20, 4 : 661-663.
- RYDER (R.A.), 1972.- The limnology and fishes of oligotrophic glacial lakes in north America (about 1800 A.D.) J. Fish. Res. Board Canada, 29 : 617-628.
- TALLING (J.F.), 1957.- The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. New Phytol., 56 : 133-149.
- TALLING (J.F.), 1965.- Comparative problems of phytoplankton production and photosynthetic productivity in a tropical and a temperate lake. Memorie Ist. Ital. Idrobiol., 18 (suppl.) : 399-424.

- TALLING (J.F.), 1970.- Generalized and specialized features of phytoplankton as a form of photosynthetic cover. IBP/PP Technical meeting, Trebon, 1969, : 431-445. In : prediction and measurement of photosynthetic productivity.
- TALLING (J.F.), WOOD (R.B.), PROSSER (M.V.), BAXTER (R.M.), 1973.- The upper limit of photosynthetic productivity by phytoplankton : evidence from Ethiopian Soda lakes. Freshwater Biol., 3 : 53-76.
- TALLING (J.F.), DRIVER (D.), 1963.- Some problems in the estimation of chlorophyll a in phytoplankton. Proceedings, Conf. on Primary Productivity Measurement, Marine and Freshwater, Hawaii, 1961. U.S. Atomic Energy Comm., : 142-146.