

PIGMENTS PHOTOSYNTHÉTIQUES ET PRODUCTION PRIMAIRE
DES FONDS MEUBLES NÉRITIQUES
D'UNE RÉGION TROPICALE (NOSY-BÉ, MADAGASCAR)*

M. R. PLANTE-CUNY

Station Marine d'Endoume et Centre d'Océanographie
Rue de la Batterie-des-Lions 13007 MARSEILLE

ABSTRACT

Microphytobenthos was sampled during 17 months in soft-bottom areas of the continental shelf near Nosy-Bé island (Madagascar), depth ranging from 5 to 6 m for the main stations. The ecological environment is described. The available methods for photosynthetic pigments analysis and primary production measurement in sediments are reviewed, then procedures relevant to the present study are defined. Chlorophyll a and pheopigments on the one hand, and *in situ* ^{14}C uptake in the light and in the dark on the other hand, are studied with regard to the following variables: nature of the bottom (either sand or mud), depth of the station, depth level in the sediment, light penetration, microdistribution in space and time, local features of the environment, and seasons. All being considered, weighted average values for a zone 0-60 m deep around Nosy-Bé are estimated as follows: 32 mg chl. a m^{-2} and 180 mg C m^{-2} day (or 66 g C m^{-2} year $^{-1}$).

I. INTRODUCTION

La production primaire est un sujet d'intérêt général dans les milieux terrestres ou aquatiques puisqu'elle est le point de départ de toute chaîne alimentaire.

L'importance de la production primaire benthique en général, et de celle du microphytobenthos en particulier, doit être soulignée puisque l'on s'accorde généralement à reconnaître l'intérêt capital des bordures continentales dans l'économie des océans pour la reproduction des espèces et l'équilibre écologique du milieu marin.

Les concentrations en pigments photosynthétiques et la production primaire que l'on peut mesurer à la surface des fonds meubles marins -sujet d'étude du présent mémoire- ne sont que les indices de l'existence de microphytes benthiques vivant sur et dans les sédiments depuis la zone intertidale jusqu'à des profondeurs variables selon les régions.

Le *microphytobenthos* étant défini comme l'ensemble des microphytes benthiques de substrats meubles, on a cherché à déterminer, par l'étude des pigments chlorophylliens et de l'assimilation photosynthétique du carbone sur ces substrats, l'importance du rôle joué par ce peuplement végétal dans l'ensemble de la production primaire marine de la partie Nord-Ouest du plateau continental malgache où se situe l'île de Nosy-Bé (13°20'S - 48°20'E).

II. PARAMETRES ECOLOGIQUES

On a décrit les facteurs écologiques qui, au cours des 17 mois de l'étude, ont caractérisé les stations choisies (12 stations majeures, réparties en 3 radiales, et 13 stations complémentaires).

* Résumé de la thèse de doctorat ès-sciences soutenue le 21 janvier 1978 à l'Université d'Aix-Marseille II.

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 9282, e1

Cpte : B

9282, 02

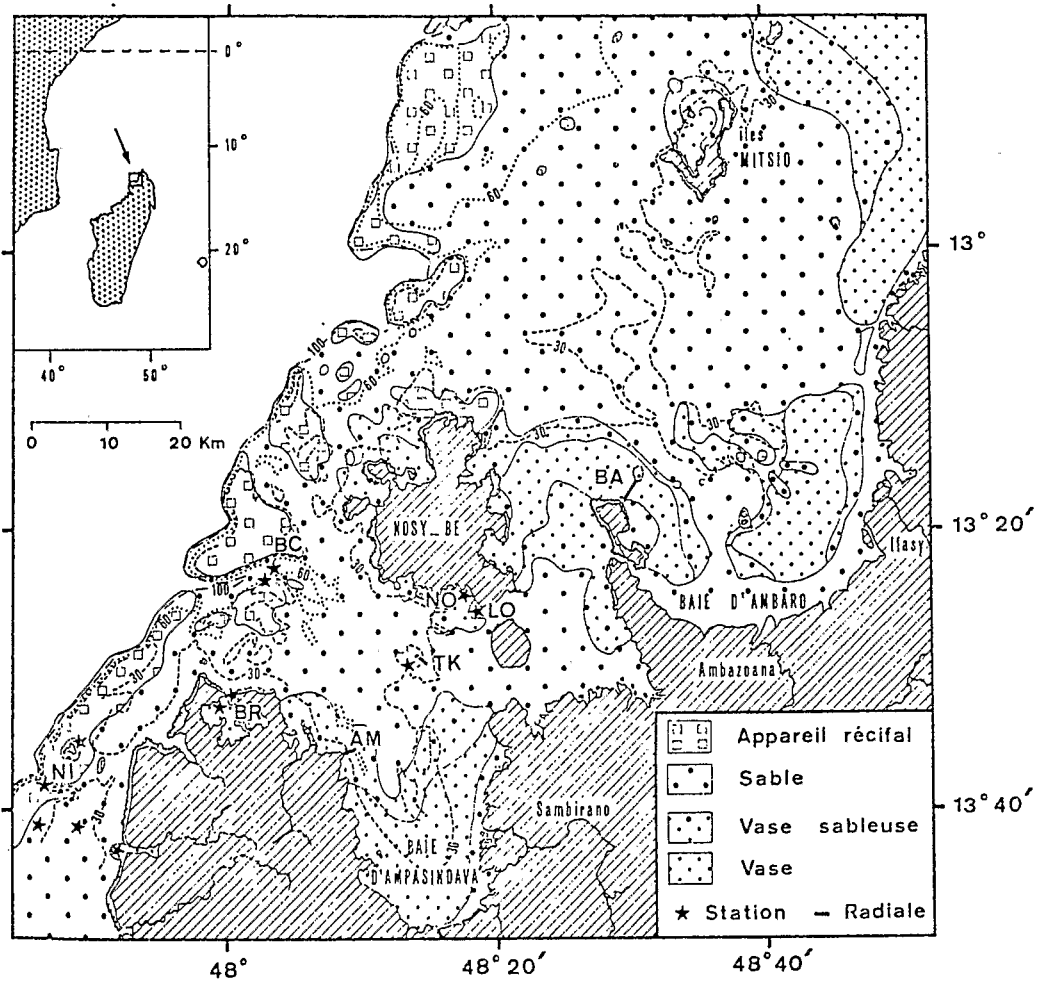


Fig. 1 - Localisation des principales stations et radiales étudiées sur le plateau continental de la région de Nosy-Bé (Madagascar, région Nord-Ouest). Caractères sédimentologiques des fonds de 0 à 100 m.

En tireté, isobathe de 30 m.

En pointillé, isobathe de 60 m (d'après DANIEL, DUPONT et JOUANNIC, 1973)

L'étude sédimentologique a permis de distinguer :

- une radiale de 4 stations de sables calcaires, à Tany Kely, entre 5 et 38 m ;
- deux radiales de 4 stations dans les grandes baies vaseuses d'Ambaro (entre 5 et 28 m) et d'Ampasindava (entre 5 et 58 m) (figure 1).

Le climat de la région, marqué par l'alternance d'une saison chaude et pluvieuse et d'une saison fraîche et sèche, s'est caractérisé, lors de la période étudiée, par un été (novembre à avril) moins pluvieux en 1969-1970 que l'année précédente. L'hiver 1970 fut également plus sec que l'hiver 1969.

Les pluies de l'été jouent un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème benthique ; elles provoquent les crues des grands fleuves côtiers (Sambirano, Ifasy), entraînant un accroissement des apports terrigènes, donc de la fraction fine des sédiments, ainsi qu'un accrois-

sement des teneurs en sels minéraux et de la turbidité de l'eau, d'où une diminution de l'éclairement reçu sur le fond.

Les conditions hydrologiques suivent les lois de l'alternance climatologique. Les eaux sont relativement fraîches (25°-26°C) et salées (35 ‰) de juillet à octobre. La température est ensuite en hausse jusqu'à 30°C (janvier-avril) et la salinité en baisse (34-33 ‰ en janvier).

La teneur en oxygène dissous a atteint ses valeurs maximales (4 à 5 ml.l⁻¹) en saison sèche, tandis que les concentrations en anions azotés augmentaient au début de la saison des pluies pour atteindre en février des valeurs élevées (11 µatg.l⁻¹ en baie d'Ampasindava).

Dans les baies, la circulation des eaux est de type "estuaire" ; ce régime s'installe en saison des pluies du fait de l'arrivée des eaux douces des fleuves : courant supérieur d'eau douce de la côte vers le large, courant inférieur d'eau salée du large vers la côte avec accumulation de sels nutritifs dans des "poches" au niveau du fond. En saison sèche, se produisent une homogénéisation des eaux et une répartition plus uniforme des sels nutritifs.

L'amplitude moyenne des marées en vives-eaux était toujours supérieure à 3,8 m durant les périodes de grandes marées (mars à mai, septembre-octobre 1969, février à avril 1970) et voisine de 3 m en période de faibles marées (juin à août et novembre à janvier). La répartition des matinées d'étude de la production primaire est telle que la majorité des expériences d'incubation *in situ* s'est trouvée être lors de marées descendantes (épaisseur d'eau minimale aux environs de midi).

Les résultats des mesures de l'éclairement incident et de l'énergie transmise jusqu'au fond (valeurs absolues ou valeurs relatives) sont les suivants :

- en ce qui concerne l'énergie incidente :

1°) Les valeurs de l'énergie lumineuse journalière reçue dans cette zone tropicale ne sont pas très élevées (moyenne annuelle : 161 cal.cm⁻².jour⁻¹ pour la gamme 450 à 750 nm).

2°) Les variations saisonnières de l'énergie reçue sont peu importantes du fait de l'atténuation des maxima de rayonnement solaire par la nébulosité qui est maximale dans la région de Nosy-Bé durant l'été austral.

- en ce qui concerne l'énergie transmise :

1°) Les variations saisonnières sont influencées par celles de l'énergie incidente, mais surtout par la turbidité de l'eau. La période la mieux éclairée au fond coïncide avec la fin de la saison sèche et le début de la saison des pluies (décembre 1969). En février 1970, une énergie incidente élevée est dispensée par une longue durée de la journée ; mais la transmission est moins bonne qu'en décembre où les eaux ne sont pas encore troubles cette année-là. En juin 1970, le rayonnement incident est faible et conduit à de faibles énergies au fond, malgré une transmission améliorée durant la saison sèche.

2°) Les variations locales et saisonnières de l'éclairement au fond aux environs de midi ont permis de classer les eaux des trois secteurs considérés selon les types définis par JERLOV (1968) :

- eaux de la baie d'Ambaro (les moins transparentes) = entre eaux côtières de type 7 et de type 3.
- eaux de la baie d'Ampasindava = entre eaux côtières de type 4 et de type 1.
- eaux de Tany Kely (les plus transparentes) = entre eau côtière de type 2 et eau océanique de type II.

III. PIGMENTS PHOTOSYNTHETIQUES

L'étude des pigments chlorophylliens, par extraction à l'acétone et lectures spectrophotométriques avant et après acidification des extraits, a permis d'estimer les concentrations en chlorophylle a fonctionnelle, en phéopigments, et les rapports pigmentaires : Chl.a / Chl.a + Phéo. et DO430 / DO665 (ce dernier considéré comme un indice de diversité pigmentaire).

Le séchage du sédiment avant action de l'acétone conduit à une perte dans toutes les catégories de pigments, perte d'importance différente suivant les pigments et les sédiments considérés. Aucun effet constant ne se dégage qui aurait pu permettre une correction systématique.

La principale recommandation méthodologique au stade de l'extraction est donc d'effectuer cette extraction par un solvant sur du sable humide.

On a estimé, au sujet de l'expression des résultats, que les concentrations pigmentaires pouvaient être référées à l'unité de poids de sédiment sec dans les cas de comparaisons internes, ou à l'unité de surface - à condition d'indiquer l'épaisseur de sédiment considérée - dans le cas de comparaison avec d'autres biotopes.

En terme globaux, entre 3 et 60 m de profondeur sur 0,5 cm d'épaisseur, la quantité de chlorophylle a par unité de surface est en moyenne plus grande (44 mg.m^{-2}) sur les fonds sableux que sur les fonds vaseux ($28,5 \text{ mg.m}^{-2}$).

Le cas des phéopigments est inverse : $36,5 \text{ mg.m}^{-2}$ sur les sables ; $86,5 \text{ mg.m}^{-2}$ sur les vases.

La variabilité horizontale de répartition des concentrations pigmentaires à l'échelle du mètre carré est telle que :

- à profondeur égale, l'hétérogénéité de répartition des concentrations pigmentaires est plus grande dans un sable agité que dans un sable envasé de mode calme.

- sur l'ensemble des fonds sableux entre 5 et 25 m, l'hétérogénéité est plus grande sur les sables les plus profonds, les plus fins, agités épisodiquement aux grandes marées, que sur les sables peu profonds, plus grossiers, souvent remaniés - donc homogénéisés - par les vagues.

De l'analyse détaillée des variations locales et saisonnières de la microrépartition, on conclut que le nombre d'échantillons destiné à l'étude des pigments doit être d'autant plus important que les stations sont plus exposées à l'hydrodynamisme surtout lorsque celui-ci est épisodique.

La variabilité verticale de répartition des concentrations pigmentaires a été étudiée à partir des résultats obtenus sur 26 carottes, récoltées à la main en plongée entre 5 et 83 m, sur des fonds sableux et vaseux (cf. figure 1).

Dans 4 stations sableuses situées entre 5 et 38 m, la quantité de chlorophylle a diminue

en épaisseur quand la profondeur des stations augmente. La quantité de phéopigments augmente avec la profondeur, à la surface et dans l'épaisseur des carottes. Au fur et à mesure que le pourcentage de fraction fine augmente dans les sédiments, la chlorophylle a se confine de plus en plus dans la pellicule superficielle des sédiments. Les concentrations en phéopigments tendent à augmenter quand les sédiments deviennent plus vaseux. Il en est de même pour le rapport D0430 / D0665.

La couche qui contient de la chlorophylle a fonctionnelle représente plus de 10 cm d'épaisseur dans les sables agités de hauts niveaux (5 m). L'épaisseur de cette couche décroît à mesure que la profondeur des stations augmente ou que l'hydrodynamisme diminue.

Par référence à l'unité de surface et sur toute l'épaisseur concernée, on conclut que les plus fortes concentrations en chlorophylle a sont trouvées dans les sédiments de mode agité. La répartition des phéopigments est inverse.

D'après l'étude comparative de quelques carottes sur plusieurs centimètres d'épaisseur, le potentiel photosynthétique représenté par la présence de chlorophylle a fonctionnelle est plus grand dans les sédiments grossiers et agités que dans les sédiments fins et de mode calme, même si, en surface, la biomasse végétale est parfois nettement supérieure sur les vases.

En conclusion de l'étude de ces deux types de *variabilité spatiale*, on recommande un échantillonnage qui tienne compte de la présence de pigments en épaisseur (carottages), mais aussi des variations horizontales à petite échelle (raclage de surface).

Les variations des concentrations pigmentaires à la surface des sédiments ont été étudiées dans l'espace à l'échelle de la région (figure 2).

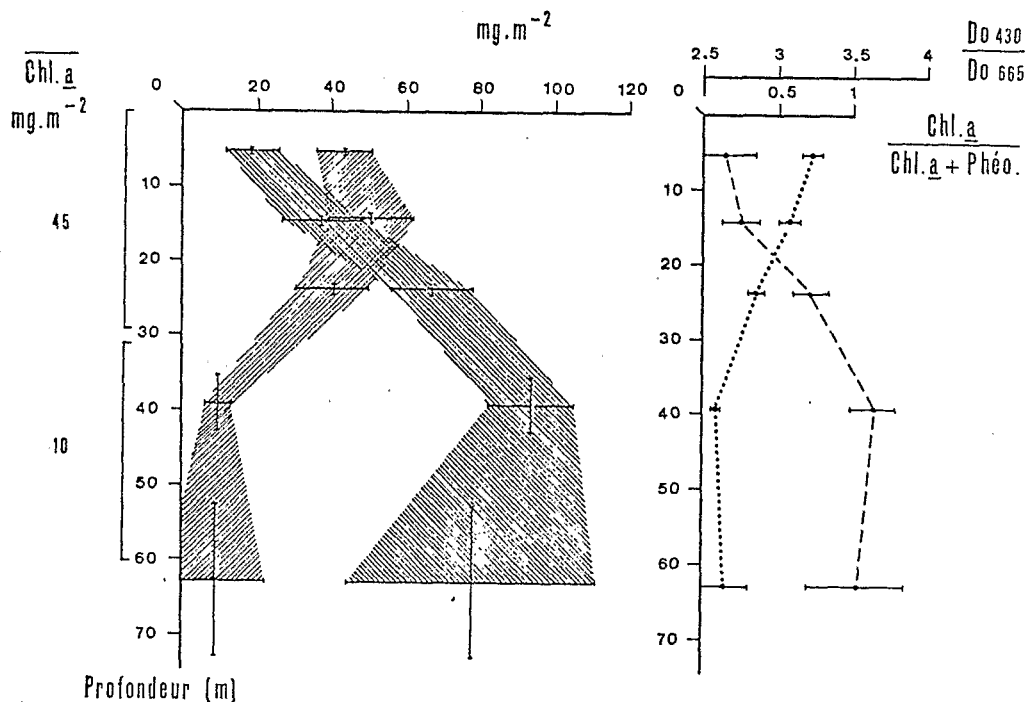


Fig. 2 - Distribution moyenne, selon la profondeur des stations, des concentrations en chlorophylle a fonctionnelle, en phéopigments, et des rapports Chl.a/Chl.a + Phéo. et D0430 / D0665 (143 stations entre 3 et 83 m)

L'ensemble des fonds sableux et vaseux situés entre 0 et 30 m de profondeur est caractérisé par une moyenne de $45 \text{ mg Chl.a.m}^{-2}$.

Entre 5 et 60 m, on a obtenu une moyenne pondérée de $32 \text{ mg Chl.a.m}^{-2}$.

A 83 m de profondeur on trouve encore $3 \text{ mg Chl.a.m}^{-2}$. Les concentrations en phéopigments croissent régulièrement de 5 m (18 mg.m^{-2}) à 40 m (94 mg.m^{-2}) et décroissent ensuite régulièrement. La valeur du rapport $\text{Chl.a} / \text{Chl.a} + \text{Phéo.}$ devient inférieure à 0,5 à partir de 18 m de profondeur en moyenne. C'est également la profondeur à laquelle le rapport $\text{D0430} / \text{D0665}$ prend des valeurs supérieures à 3 (figure 2).

La comparaison des résultats obtenus sur les radiales vaseuses et sableuses et dans les stations isolées, montre que les différences entre biotopes commencent à apparaître au-delà de la profondeur de 5 m. Les stations les plus pauvres en chlorophylle a sont les plus riches en fraction fine et les moins éclairées.

Les radiales se classent comme suit, de la plus riche à la moins riche en chlorophylle a : Tany Kely (fonds sableux), Ampasindava (fonds sablo-vaseux), Ambaro (fonds vaseux). A partir de 25 m de profondeur, les concentrations observées à Tany Kely, jusque-là toujours supérieures aux autres, tendent à rejoindre celles qui sont obtenues dans la baie d'Ampasindava et ceci jusqu'à 40 m de profondeur environ ($10 \text{ mg Chl.a.m}^{-2}$). Dans les sables plus profonds (65 m) soumis à des courants de fond (canyon), les concentrations peuvent être plus élevées (37 mg.m^{-2}).

Au voisinage des profondeurs de 20 à 25 m, la comparaison des valeurs obtenues dans les trois radiales montre que l'éclairement joue un rôle plus important que la granulométrie dans la répartition des concentrations en chlorophylle a : dans le cas des deux baies vaseuses, la chlorophylle a est plus abondante dans la baie d'Ampasindava en moyenne mieux éclairée que la baie d'Ambaro (en moyenne 46 mg.m^{-2} à 23 m dans le premier cas et 23 mg.m^{-2} à 20 m dans le second).

La répartition des phéopigments suit un classement inverse de celui de la chlorophylle a : la baie d'Ambaro est donc la plus riche en pigments dégradés d'origine terrigène ou autochtone.

L'indice de diversité pigmentaire ($\text{D0430} / \text{D0665}$) atteint la valeur de 3 à 6 m en baie d'Ambaro, à 16 m en baie d'Ampasindava, à 22 m au voisinage de Tany Kely.

Dans les sables de canyons soumis aux courants de fond, la chlorophylle a prédomine nettement sur les phéopigments.

On a examiné les corrélations globales et partielles entre paramètres pigmentaires et données granulométriques (médiane, fraction fine) :

- les sédiments sont d'autant plus riches en chlorophylle a que la fraction fine est moins abondante.

- les phéopigments sont, à tous les niveaux, corrélés positivement et très étroitement à la fraction fine.

- l'indice de diversité pigmentaire, à 15 et 25 m seulement, est corrélé positivement et de façon significative à la fraction fine.

Les variations temporelles des concentrations pigmentaires étudiées à partir des résultats obtenus à Tany Kely ont été examinées à l'échelle journalière et à l'échelle annuelle.

Les *variations journalières* ont été analysées à 5, 15 et 25 m sur fonds sableux durant 6 jours de la saison sèche : en ce qui concerne la chlorophylle a, il n'y a pas plus de différence entre les concentrations trouvées à trois profondeurs différentes qu'entre les valeurs trouvées d'un jour à l'autre. En une station donnée, il n'y a pas de corrélation entre les concentrations en chlorophylle a et l'éclairement incident.

On conclut à une certaine uniformité de répartition de la chlorophylle a d'un jour à l'autre en saison sèche.

Quant aux phéopigments, leur répartition est nettement liée à la profondeur des stations alors que les différences entre jours sont insignifiantes. Il en va de même pour l'indice de diversité pigmentaire. Un échantillonnage très fréquent n'est donc pas nécessaire, dans ces deux derniers cas.

Les *variations saisonnières* des concentrations en chlorophylle a sont seules apparentes :

Globalement (entre 0 et 38 m) les concentrations augmentent de juin à septembre (saison sèche). Une diminution passagère (probablement due à des pluies épisodiques en 1969, entraînant une certaine turbidité de l'eau), se produit en septembre et octobre. Ensuite a lieu un accroissement qui, aux diverses stations, aboutit courant décembre à des maxima coïncidant d'une part avec le début de la saison des pluies, d'autre part avec les maxima d'éclairement en surface. Des valeurs plus ou moins stationnaires et assez basses s'observent ensuite durant toute la saison des pluies.

A la station de 15 m, en moyenne la plus riche en chlorophylle a, les concentrations sont élevées en juin (109 mg.m^{-2}), août (152 mg.m^{-2}), novembre (101 mg.m^{-2}) et décembre (110 mg.m^{-2}).

A 5 m, les valeurs augmentent plus régulièrement jusqu'aux maxima de début de saison des pluies ($91, 90, 95 \text{ mg.m}^{-2}$).

Après intégration des valeurs obtenues en baie d'Ampasindava et en baie d'Ambaro, on peut dire que, au cours de la période considérée, les concentrations en chlorophylle a, dans l'ensemble, ont augmenté jusqu'en décembre 1969, puis ont décru jusqu'en août 1970 sans que l'on puisse observer les indices nets d'un accroissement en saison sèche 1970.

Comparer les résultats obtenus à Nosy-Bé aux résultats de divers auteurs ayant étudié les substrats meubles lacustres ou marins est une entreprise difficile ; si l'on parvient à se limiter aux travaux dont la référence est l'unité de surface, il faut encore tenir compte de l'épaisseur de sédiment considérée et de la profondeur des stations où fut effectuée l'étude. Aussi, à première vue, il semble que les valeurs obtenues à Nosy-Bé (de l'ordre de quelques dizaines de mg.m^{-2} de chlorophylle a dépassant quelquefois 100 mg.m^{-2}) soient assez faibles au regard de certaines concentrations de plusieurs centaines de mg.m^{-2} obtenues dans des lacs, marais salants, ou même sur des côtes marines. Cependant, ces travaux concernent en général la zone intertidale ou des fonds très peu profonds alors que la présente étude couvre des fonds de 5 à 83 m. D'autre part, les concentrations très élevées sont obtenues à partir de tranches de carottes représentant parfois plusieurs centimètres d'épaisseur.

Malgré ces divergences, il semble que les concentrations en chlorophylle a mesurées sur des sédiments lacustres ou marins ne dépassent pas la valeur de 1 g.m^{-2} , valeur assez faible comparée à celles que l'on peut obtenir dans des communautés plus densément peuplées (tapis d'algues pluricellulaires marines par exemple).

Je soulignerai également que les quelques auteurs qui ont étudié la répartition de la chlorophylle a au sein des sédiments observent, tout comme moi-même, des concentrations notables sur une épaisseur souvent supérieure à 10 cm, épaisseur nettement plus importante sur les sables soumis à un certain hydrodynamisme que sur les vases.

La comparaison des concentrations en chlorophylle a benthique et planctonique a été limitée aux travaux de SOURNIA (1972) bien localisés en baie d'Ampasindava, et dont les résultats se réfèrent à l'unité de surface.

Les concentrations en chlorophylle a des sédiments sont supérieures à celles de la colonne d'eau sus-jacente dans les fonds de 0 à 15 m. En effet, un équilibre entre les valeurs s'établit au voisinage de cette profondeur dans la baie d'Ampasindava. Toutefois, à certaines époques, il est probable que ce "seuil" soit situé bien plus profondément (en août 1970 et 1971, à 40 m, la concentration en chlorophylle a était de 12 à 15 mg.m^{-2} dans le phytoplancton aussi bien que dans le microphytobenthos.

De telles comparaisons entre les deux milieux appellent de nouvelles recherches qui pourraient peut-être révéler une certaine complémentarité entre les deux domaines. Cette complémentarité s'observe au niveau des variations saisonnières qui sont approximativement, dans le phytoplancton, inverses de celles du benthos.

IV. PRODUCTION PRIMAIRE

La production primaire du microphytobenthos a été étudiée par la méthode du ^{14}C : incubations *in situ* de microphytes non séparés de leur substrat, durant des matinées de 6 h ; filtrations, séchage, mesure de la radioactivité dans un compteur de type Geiger-Müller ; application d'un facteur de correction évalué expérimentalement pour chaque type de sédiment (BAIRD et WETZEL, 1968).

La production primaire est définie ici comme le résultat, exprimé par unité de temps et de surface, de la fixation de carbone dans un flacon exposé à la lumière.

La fixation de carbone à l'obscurité a été considérée séparément comme une estimation des possibilités de fixation non photosynthétique du carbone inorganique, et n'a pas été soustraite du résultat précédent. On a considéré également les variations du rapport Production / Chlorophylle a, appelé aussi "Production / Biomasse".

L'analyse critique des travaux utilisant la méthode du ^{14}C sur les substrats meubles lacustres ou marins, a montré que les modalités d'application du principe de marquage des végétaux au ^{14}C durant une certaine période d'incubation vont du respect optimal des conditions naturelles (méthodes des chambres enfoncées dans le sédiment avec inoculation *in situ*), jusqu'à une perturbation complète des substrats et des microphytes (méthodes d'isolement des microphytes de leur substrat et d'incubation en flacons, cf. phytoplancton), en passant par diverses solutions intermédiaires. On peut dire que chaque auteur "compose" au mieux avec le type de substrat considéré, plus ou moins vaseux, plus ou moins profond, et les moyens matériels dont il dispose.

Il apparaît préférable d'étudier les substrats vaseux par la méthode des chambres (ou des cloches), dans la mesure où peuvent être effectuées des inoculations en plongée à l'aide de seringues.

Les substrats sableux, naturellement agités par un certain hydrodynamisme, n'ont que peu à souffrir, semble-t-il, des quelques manipulations destinées à reconstituer plus ou moins parfaitement, en flacons, une "portion de fond" tel qu'il se trouve dans le milieu naturel (étalement dans un couvercle ou microcarottes à surfaces intactes, en flacons).

Mon propre choix d'une méthode reconstituant la stratification en flacons fut guidé par une observation visuelle de la réalité de cette "reconstitution" du milieu naturel. Cette technique d'incubation n'en reste pas moins assez imparfaite (chocs physiologiques inévitables lors de la récolte, de l'égouttage et des pesées, reconstitution plus lente du substrat en milieu vaseux). La méthode de MARSHALL et al. (1973), qui propose l'incubation d'une petite carotte intacte dans un conteneur laissant libre sa surface et en contact avec l'eau du flacon, est limitée dans son application, si le sédiment ne possède pas les qualités de cohésion nécessaires à son transfert et au remplissage du flacon sans perturbation.

On ne peut actuellement recommander une méthode unique d'incubation, applicable sans inconvénients à tous les types de sédiments et à toutes les profondeurs.

Il découle de cette remarque que la comparaison des résultats obtenus par les divers auteurs est hasardeuse : certains évaluent une "production potentielle", d'autres une "production optimale", d'autres encore une production dite "réelle" mais qui l'est plus ou moins.

Notons que les techniques de comptage de la radioactivité en scintillation liquide, si elles sont convenablement appliquées au cas d'échantillons hétérogènes, apporteront de sensibles améliorations.

Globalement, entre 5 et 40 m environ, la production primaire est plus forte sur les fonds sableux ($22 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) que sur les fonds vaseux ($9 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$), alors que la fixation de carbone à l'obscurité est équivalente dans les deux types de sédiments.

Cette conclusion sur la production primaire confirme celle qui concernait la biomasse végétale.

Le rapport Production / Chlorophylle a est plus élevé en moyenne sur les sables (0,61) que sur les vases (0,39). En d'autres termes, le rendement de la chlorophylle a est meilleur sur les fonds sableux que sur les fonds vaseux.

La variabilité horizontale de la production primaire à l'échelle du mètre carré, sur les sables de 5, 15 et 25 m est plus accusée que dans le cas de la chlorophylle a ; la dispersion des valeurs diminue quand la profondeur des stations augmente. En principe, on pourrait donc diminuer le nombre de flacons d'expérience en profondeur.

Les variations de la production primaire à l'échelle régionale sont étudiées en fonction de la profondeur. On retiendra, pour l'ensemble des fonds sableux et vaseux situés entre 0 et 30 m une valeur moyenne de $21 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (figure 3).

Entre 5 et 60 m, la moyenne pondérée est de $15 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

A partir de 35 m environ, la fixation de carbone à l'obscurité, qui jusque là était de

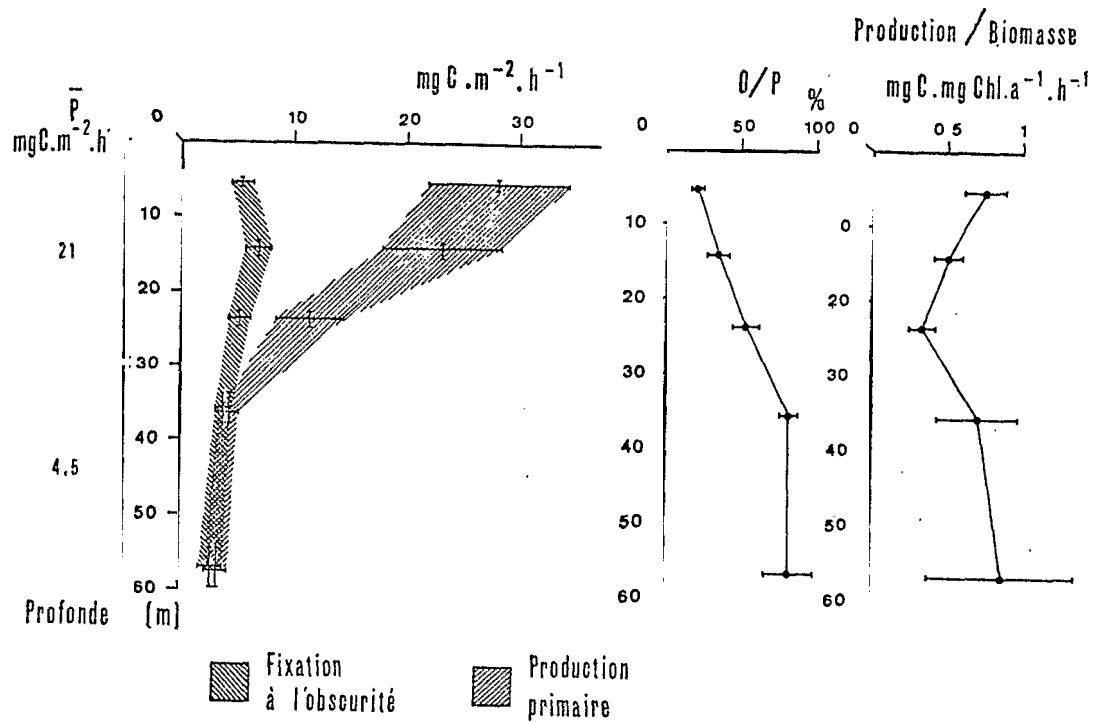


Fig. 3 - Distribution moyenne, selon la profondeur des stations, des valeurs de la production primaire, de la fixation de carbone à l'obscurité, de la fixation relative (noir/clair) et du rapport Production / Biomasse.

l'ordre de 5 à 6 $\text{mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, diminue sensiblement (4 et 3 $\text{mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et tend à égaler la fixation de carbone à la lumière.

Le rendement apparent de la chlorophylle a est meilleur dans les plus hauts niveaux (0,74) que vers 25 m (0,34) mais il tend à augmenter plus profondément.

A l'échelle locale (comparaison des radiales), on note que contrairement à la similitude observée pour les concentrations en chlorophylle a entre les diverses stations situées à 5 m, la production primaire de la station sableuse peu profonde de Tany Kely ($34 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) est nettement supérieure à celles des baies ($12 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à Ampasindava et $16 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à Ambaro). Les fonds sableux restent plus productifs que les vases jusqu'aux environs de 30-35 m.

Les valeurs obtenues sur les sables sont environ 2 fois supérieures à celles observées sur les vases dans les vingt premiers mètres.

De même, le rapport Production / Chlorophylle a est 2 fois supérieur dans les sables, à celui des vases, jusqu'à 20-25 m environ.

L'ensemble des variations temporelles de la production primaire a donné lieu à une analyse des variations horaires, journalières et saisonnières.

Au cours d'une journée de la saison sèche, la moyenne horaire d'assimilation de carbone a évolué de 34 à 39 $\text{mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ entre 6 et 11 h. Elle était maximale entre 11 h et 15 h ($52,5 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$); la diminution était assez brutale à la fin du jour ($15 \text{ mg C.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) entre

15 et 17 h. Une inhibition est donc probable entre 10 h et midi, résultant d'un excès de lumière (action conjuguée ce jour-là de l'effet de la marée basse et de l'éclairement incident).

Comme une autre expérience l'a montré durant deux jours consécutifs, la moyenne horaire de l'assimilation à cette époque variait assez peu entre le matin et l'après-midi et d'un jour à l'autre (31 à 38 mg C.m⁻².h⁻¹).

Ceci confirme l'intérêt du choix d'une période d'incubation suffisamment longue (6 h), et de préférence le matin, pour éviter des manipulations préparatoires, alors que l'éclairement incident est intense (matinée, midi).

La production primaire au cours de 5 jours consécutifs (juin 1970) affecte une relative indépendance à l'égard des fluctuations de l'éclairement d'un jour à l'autre.

Les variations saisonnières globales de la production primaire dans les quatre stations sableuses sont marquées par la succession d'une période relativement productive (saison sèche 1969) se terminant par un "pic" très important en décembre, et d'une période de production plus faible durant la saison des pluies.

Je n'ai pas trouvé de corrélation significative entre production primaire et éclairement incident. Par contre, il existe, dans les stations sableuses de 5, 15 et 25 m, une corrélation positive significative entre production primaire et éclairement au fond à midi. En particulier, les maxima de production en décembre coïncident avec les maxima d'énergie reçue au fond à midi.

Cette évaluation de la production primaire des fonds meubles de la région de Nosy-Bé a été comparée aux résultats provenant de substrats meubles lacustres ou marins, de latitudes très variées, en général peu profonds.

L'ensemble des mesures à Nosy-Bé conduit à la valeur de référence de 66 g C.m⁻².an⁻¹ (moyenne pondérée pour toutes stations jusqu'à 60 m). Il faut cependant tenir compte du large éventail des profondeurs étudiées : à ne considérer que les sables de l'horizon 5 m, le bilan s'élève à 149 g C.m⁻².an⁻¹. Aussi les fonds meubles de la région de Nosy-Bé peuvent-ils être considérés comme très productifs.

L'état actuel des données mondiales laisse entrevoir un accroissement de la production primaire annuelle des substrats meubles, des hautes latitudes vers les basses latitudes, du fait de la longueur presque constante du jour et de la régularité de l'éclairement journalier dans l'année dans les régions tropicales.

Les comparaisons entre ces divers travaux, utilisant des variantes méthodologiques qui ne donnent pas des résultats équivalents, sont souvent peu aisées. Mais plus difficiles encore sont les comparaisons avec la production primaire du phytoplancton néritique local puisqu'alors, méthodes et unités sont différentes.

Ma conclusion provisoire à ce sujet concerne la seule baie d'Ampasindava : ce n'est qu'à partir de 5 à 10 m de profondeur que la production primaire de la colonne d'eau est supérieure à la production benthique sur une même surface.

Quant aux variations saisonnières, elles sont, tout comme pour la chlorophylle a, inverses de celles du phytoplancton : valeurs maximales entre janvier et août pour le phytoplancton, entre juin et décembre pour le microphytobenthos.

Il pourrait donc exister aussi bien dans le temps que dans l'espace, une sorte de complémentarité ou de "relais" entre les deux types de production : au début de la saison des pluies, les premiers bénéficiaires des apports de sels nutritifs drainés par les fleuves seraient les microphytes benthiques (décembre) quand les eaux sont encore suffisamment claires pour permettre une transmission suffisante de l'énergie lumineuse. Ensuite, les eaux devenant troubles du fait de l'abondance des apports terrigènes et de la prolifération du phytoplancton, le microphytobenthos produirait moins. Puis, lors de la stabilisation des masses d'eau, de la formation des poches de sels nutritifs au niveau du fond et de la clarification des eaux à la fin de la saison des pluies, les poussées phytoplanctoniques s'atténuant, les populations microphytiques (chlorophylle a et production primaire en hausse) s'accroîtraient à nouveau jusqu'au maximum de décembre.

Les relais pourraient aussi fonctionner à plus petite échelle dans le temps.

Il faut également concevoir une alternance spatiale ; les fonds peu profonds (entre 0 et 15-20 m) seraient les premiers bénéficiaires d'un éclairage favorable, constituant peut-être un frein au développement du phytoplancton qui trouverait son plein épanouissement un peu plus au large, lorsque les conditions lumineuses sont moins bonnes pour les microphytes benthiques (50-80 m par exemple).

Ces diverses hypothèses montrent tout l'intérêt qu'auraient des recherches simultanées, dans les domaines benthique et planctonique, sur la production primaire des régions néritiques.

V. ESSAI DE SYNTHÈSE REGIONALE

Au cours de la discussion, on a examiné tout d'abord les relations entre production primaire et concentrations pigmentaires. Sur l'ensemble des données, la *corrélation entre production primaire et chlorophylle a* est positive et très hautement significative.

Considérant chaque niveau séparément, on voit que, jusqu'aux environs de 5 m seulement, l'importance de la production primaire dépend plus nettement qu'ailleurs de l'abondance de la chlorophylle a. Plus profondément, les quantités de chlorophylle a paraissent être toujours suffisantes et c'est alors l'éclairage qui limite les possibilités de photosynthèse.

Notons enfin que sur les fonds de 15 m environ, la production primaire est d'autant plus élevée que la fraction fine des sédiments est plus faible.

La synthèse des résultats de l'analyse granulométrique des sédiments, des mesures d'éclairage au fond, des mesures de chlorophylle a et de production primaire, a permis de classer les *trois groupes de stations principales* dans le même ordre pour les quatre paramètres :

- baie d'Ambaro : sédiment le plus vaseux, le moins bien éclairé en moyenne, le moins riche en chlorophylle a en moyenne, le moins productif en moyenne compte tenu des profondeurs considérées.

- baie d'Ampasindava : plus ouverte vers le large, position intermédiaire pour tous les paramètres.

- radiale de Tany Kely : fonds sableux, eaux claires en moyenne, fonds riches en chlorophylle a et les plus productifs.

De tous ces éléments se dégage le rôle primordial de l'éclairage dans la répartition des valeurs de production primaire. Mais on constate aussi à quel point tous ces paramètres sont

dépendants les uns des autres (fraction fine indice de turbidité donc de diminution de la lumière, de la chlorophylle a, de la production primaire).

Les *microphytes* responsables de cette production primaire n'ont pas été étudiés sur le plan taxinomique. Seules des Diatomées font l'objet de quelques développements : les peuplements de fonds vaseux et de fonds sableux ont pu être caractérisés sous cet aspect.

Les groupements d'*espèces animales* des substrats meubles sont sommairement décrits lorsqu'il peut exister des relations trophiques avec le microphytobenthos (Polychètes limivores, poissons se nourrissant aux dépens du film superficiel, Amphipodes, Foraminifères).

On a pu remarquer qu'en milieu vaseux les espèces animales sont, tout comme les Diatomées, confinées à la surface des sédiments alors que dans les sables soumis au brassage des vagues ou aux courants, les Invertébrés benthiques, comme les microphytes, colonisent les sédiments sur plusieurs dizaines de centimètres d'épaisseur.

Les *chaînes trophiques* n'ont pu être décrites en détail, faute de données sur la microfauve et la méiofaune. Par analogie avec d'autres régions (région de Tuléar par exemple), on peut envisager une consommation des microphytes par les ciliés, les Copépodes, les Amphipodes et probablement par de nombreux Mollusques en milieu sableux. En milieu vaseux, les microphytes et les produits de dégradation de végétaux divers sont une source de matière organique importante pour les Polychètes, Pélécytopodes et peut-être crevettes.

L'importance de la production primaire du microphytobenthos dans une région à vaste plateau continental telle que la région de Nosy-Bé est incontestable.

Sur la côte Nord-Ouest de Madagascar, les *substrats meubles* occupent 94 % de la surface totale des fonds situés entre 0 et 100 m (5 231 km² entre 13°S et 13°50'S).

Dans cet ensemble de substrats meubles, les *fonds vaseux* représentent 30 % du total. Les concentrations en chlorophylle a et la production primaire sont fortes dans les horizons supérieurs mais décroissent très rapidement quand la profondeur croît. Les moyennes obtenues sur l'ensemble de ces fonds vaseux sont les suivantes : 29 mg Chl.a.m⁻², 86 mg Phéo.m⁻², 9 mg C.m⁻².h⁻¹.

Les *fonds sableux* sont, dans cette région, beaucoup plus étendus (70 % du total) et caractérisés par les moyennes suivantes : 44 mg Chl.a.m⁻², 37 mg Phéo.m⁻², 22 mg C.m⁻².h⁻¹. Les concentrations en chlorophylle a sont maximales à 15 m et non pas dans les horizons supérieurs. La production primaire, élevée à 5 m, décroît très progressivement en profondeur.

Sur l'ensemble des fonds de 0 à 60 m, les fonds de 0 à 30 m représentent 62 % du total et les fonds de 30 à 60 m, 38 %. Ces estimations ont permis de donner les moyennes pondérées de 32 mg Chl.a.m⁻² et de 180 mg C.m⁻².jour⁻¹ (66 g C.m⁻².an⁻¹) pour la bande côtière située entre 0 et 60 m de profondeur.

Cette biomasse et cette production sont assez faibles, comparées à certaines communautés très localisées de macrophytes de diverses latitudes, mais importantes par rapport à de nombreuses étendues océaniques.

On peut raisonnablement penser que, en région néritique et sauf cas particulier, la production du microphytobenthos est égale ou un peu inférieure à celle du phytoplancton.

Il paraît donc essentiel d'en poursuivre l'étude dans toute une région jouissant d'un plateau continental important, et urgent d'entreprendre des recherches taxinomiques, physiologiques et biochimiques sur les microphytes, si peu connus, qui sont responsables d'une telle contribution à la productivité mondiale.

Manuscrit reçu le 06 - 02 - 78
accepté le 13 - 02 - 78