

Contribution des cyanobactéries (*Synechococcus* spp.) à la production phytoplanctonique dans un lagon d'atoll fermé (Takapoto, Tuamotu, Polynésie Française)

Loïc CHARPY, Jean BLANCHOT et Laurence LO

Résumé — La biomasse des cyanobactéries et des microalgues et la production phytoplanctonique ont été étudiées dans un lagon d'atoll des Tuamotu par mesure de la chlorophylle-*a* (chl-*a*), comptage en épifluorescence et mesure du taux d'incorporation du ¹⁴C. Les filtrations ont été effectuées sur filtre Nuclepore 3, 1 et 0,2 µm et sur Whatman GF/F afin de déterminer la contribution des différentes classes de tailles du phytoplancton à la biomasse et à la production primaire. On observait 135.10⁶ *Synechococcus* l⁻¹ dont 82 % de taille inférieure à 1 µm, ce qui représente 0,2 µg de chl-*a* (67 % de la chl-*a* totale) et 16,4 µg de C. Leur production journalière était de 0,5 g C m⁻² j⁻¹ (60,3 % de la production totale). Le rapport P/B des *Synechococcus* était particulièrement élevé avec : 11 µg Ch⁻¹ 10⁹ cellules⁻¹ et 13 à 21 µg Ch⁻¹ µg chl-*a*⁻¹.

Cyanobacteria *Synechococcus* spp. contribution to primary production in a closed atoll lagoon (Takapoto, Tuamotu, French Polynesia)

Abstract — Biomass and primary production of *Synechococcus* and microalgae were studied in a Tuamotu atoll lagoon using chlorophyll-*a* (chl-*a*) measurements, epifluorescence microscopic cell enumerations and in situ incubations with ¹⁴C. Water samples were filtered on Nuclepore filters of 3, 1 and 0.2 µm pore size and Whatman GF/F (glass fibre filter able to retain 0.4-0.7 µm particles to estimate the contribution of the different phytoplankton class size to biomass and primary production. *Synechococcus* abundance 135 × 10⁶ cells l⁻¹, 82% of which had a size of less than <1 µm and accounts for 0.2 µg chl-*a* (67% of total chl-*a*) and 16.8 µg C. Daily primary production was 0.5 g C m⁻² d⁻¹ (60.3% of total primary production) and their P/B ratio was very high: 11 µg Ch⁻¹ 10⁹ cells⁻¹ and 13 to 21 µg Ch⁻¹ µg chl-*a*⁻¹.

Abridged English Version — High quantities of phycoerythrin-rich *Synechococcus* (150 × 10⁶ cells l⁻¹) have been reported for Tikehau atoll lagoon [2]. The purpose of this paper is to determine the abundance of *Synechococcus* and their contribution to phytoplankton biomass and size-fractionated primary production in Tuamotu atoll lagoons.

The study was conducted from 4 to 11 June 1991 in Takapoto atoll at 3 stations in the lagoon (Fig. 1). Microscopic cell enumerations were performed after filtrations through Nuclepore 0.2 µm filter (<100 mmHg vacuum). Chl-*a* was analyzed using the fluorimetric method [4] and primary production was measured using *in situ* incubations with 2 µCi of sodium ¹⁴C-bicarbonate in polycarbonate bottles.

Average chl-*a* concentration, *Synechococcus* and microalgae counts were 0.31 ± 0.01 µg l⁻¹, 135 ± 5.3 and 3.7 ± 0.2 × 10⁶ cells l⁻¹, respectively. In the evening, all the *Synechococcus* were in division. Abundance of *Synechococcus* were extremely high compared with other areas [8].

Sequential filtrations through 3, 1 µm and GF/F showed that cells of less than 3 µm, between 3 and 1 µm and more than 1 µm accounted for 11, 22 and 67% of chlorophyll, respectively. The sum of the size-fractionated chl-*a* gave the same results as direct filtrations through GF/F and 0.2 µm. Prefiltered water counting showed that 100% of *Synechococcus* and 27 to 61% of microalgae were <3 µm and 82% of *Synechococcus* and 3% of microalgae were <1 µm.

Note présentée par Jean-Marie PÈRES.

0764-4469/92/03140395 \$ 2.00 © Académie des Sciences

M

P 21

We can calculate the $<1 \mu\text{m}$ fraction cell content in chlorophyll by the equation:

$$\text{chl-}a \text{ (fg/cell)} = 0.31 \times 0.67 \times 10^9 / 0.82 \times 135 \times 10^6.$$

We obtain 1.9 fg chl-*a* per cell. This value is low compared with data reported for the Central Pacific (10-90 fg chl-*a* per cell) [3]. The average volume of *Synechococcus* was $0.27 \mu\text{m}^3$; use of a C/volume ratio of 0.4 pg cm^{-3} [10] yielded a C/chl-*a* ratio of 82.

Measured daily primary production ($0.82 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) was 2.2 times higher than previous data reported for Takapoto [7]. To determine the contribution of the different class size of phytoplankton to the primary production, the contents of the incubation bottles were filtered sequentially through 3, 1 μm and GF/F. $83.6 \pm 0.7\%$ of primary productivity was due to cells $<3 \mu\text{m}$ and $60.3 \pm 0.1\%$ to cells $<1 \mu\text{m}$. The sum of the size-fractioned primary production gave the same results as direct filtrations through GF/F and $0.2 \mu\text{m}$.

The P/B ratio of *Synechococcus* ($>1 \mu\text{m}$) $11 \mu\text{g C h}^{-1} 10^9 \text{ cell}^{-1}$. This value is high when compared with optimal photosynthetic rate given for *Synechococcus* in culture ($2 \text{ à } 10 \mu\text{g C h}^{-1} 10^9 \text{ cell}^{-1}$) [11]. The P/B ratio calculated with chlorophyll is also very high ($13 \text{ and } 21 \mu\text{g C h}^{-1} \mu\text{g chl-}a^{-1}$) but of the same order as that given for Tikehau phytoplankton [5].

In conclusion, the genus *Synechococcus* dominated the phytoplankton community of Takapoto atoll lagoon in June in a similar way as the lagoon of Tikehau in April and presented very high P/B.

INTRODUCTION. — Depuis la découverte à la fin des années 1970, de l'importance du picoplancton ($0,2\text{-}2 \mu\text{m}$) dans les milieux aquatiques [1], de nombreux travaux ont porté sur le phytoplankton de petite taille. Dans un atoll ouvert des Tuamotu (Tikehau), des abondances importantes de *Synechococcus* ($150 \cdot 10^6 \text{ cellules l}^{-1}$) et de microalgues ($2 \cdot 10^6 \text{ cellules l}^{-1}$) ont été rapportées [2]. Cette étude isolée ne permettait pas de conclure si les effectifs observés étaient la règle générale dans les lagons d'atolls et ne donnait aucune indication sur la part prise par le picoplancton dans la production primaire. C'est pour répondre à ces questions qu'une étude a été entreprise sur l'atoll fermé de Takapoto.

MATÉRIEL ET MÉTHODES. — Au cours d'une mission de 1 semaine (4 au 11 juin 1991), l'étude du phytoplankton a été entreprise à 3 stations du lagon de Takapoto (fig. 1). Les prélèvements ont été effectués à 6, 12 et 18 h, à 0 et 8 m pour la station I, à 0, 5, 10, 15 et 20 m pour la station II et à 0, 5, 10, 15, 20 et 25 m pour la station III. Les prélèvements étaient faits à la bouteille Niskin (5 l) munie d'un ressort en téflon. Les échantillons pour l'analyse de la chl-*a* ou les numérations étaient stockés à l'obscurité dans une glacière. Les filtrations et les fractionnements de taille (total, $>3 \mu\text{m}$, $>1 \mu\text{m}$) étaient réalisés dans l'heure suivant le prélèvement selon la méthode décrite par Le Bouteiller et coll. [3] sur filtre Nuclepore 3, 1 et $0,2 \mu\text{m}$ et sur filtre en fibre de verre Wathman GF/F dont le pouvoir de rétention est estimé à 0,4 et $0,7 \mu\text{m}$. Pour chaque échantillon, 3 filtrations ont été réalisées au minimum pour chaque classe de taille. La chl-*a* était dosée par fluorimétrie [4]. La méthode de comptage a été décrite par Blanchot et coll. [2]. Les incubations pour la production primaire débutaient immédiatement après les prélèvements de 6 et de 12 h. Les échantillons étaient incubés *in situ* dans des flacons en polycarbonate de 310 et 1200 ml (2 à 13 flacons par niveau). Les quantités de ^{14}C introduites étaient respectivement de 2 et 16 μCi . Les comptages de radioactivité ont été réalisés en scintillation liquide. L'énergie lumineuse incidente était mesurée à l'aide d'un solarimètre LICOR. La transparence des eaux du lagon de Takapoto semblant être identique à celle du lagon de Tikehau, l'énergie en profondeur a été calculée par l'équation donnée pour le lagon de Tikehau [5]:

$$\% \text{ énergie incidente} = e^{(4,45 - 0,066 \text{ profondeur})}$$

RÉSULTATS ET DISCUSSION. — *Biomasse*. — Les moyennes sont données \pm erreur standard et le nombre de mesures est donné entre parenthèses.

La concentration en chl-*a* variait de 0,24 à $0,44 \mu\text{g l}^{-1}$ avec une moyenne de $0,31 \pm 0,01 \mu\text{g l}^{-1}$ ($N=36$). Elle était plus élevée à la station II ($0,33 \pm 0,01 \mu\text{g l}^{-1}$) qu'aux

autres stations. La concentration moyenne en chl-*a* se situait entre les valeurs moyennes publiées précédemment pour le lagon de Takapoto : $0,26 \mu\text{g l}^{-1}$ [6] et $0,46 \mu\text{g l}^{-1}$ [7].

Les abondances (nombre de cellules l^{-1}) des cyanobactéries *Synechococcus* variaient entre 54 et $191 \cdot 10^6$ avec une moyenne de $135 \pm 5,3 \cdot 10^6$ ($N=36$). A la station I, les abondances étaient réparties de façon homogène quelles que soient l'heure et la profondeur ($148 \pm 6,2 \cdot 10^6$). A la station II, les effectifs variaient en fonction de l'heure et de la profondeur : à 6 h ils étaient inférieurs à $100 \cdot 10^6$ dans toute la colonne d'eau excepté au voisinage du fond (20 m), à 12 h, ils dépassaient $100 \cdot 10^6$ de 10 m au fond et à 18 h ils dépassaient $130 \cdot 10^6$ sur toute la colonne d'eau (fig. 2). A la station III, les abondances étaient homogènes de la surface à 20 m et décroissaient au-dessous. C'est à cette station que la valeur la plus faible était relevée $54 \cdot 10^6$ (à 6 h à 25 m).

L'aspect des cyanobactéries évoluait au cours de la journée. Le matin, à 6 h, les cellules étaient grosses et rondes, à midi, un grand nombre de cellules avait une forme allongée et le soir, elles étaient presque toutes en division.

En l'absence de courant dans le lagon (pas de passe et pas de vent), on peut supposer que l'augmentation du nombre des cyanobactéries était le résultat de divisions cellulaires.

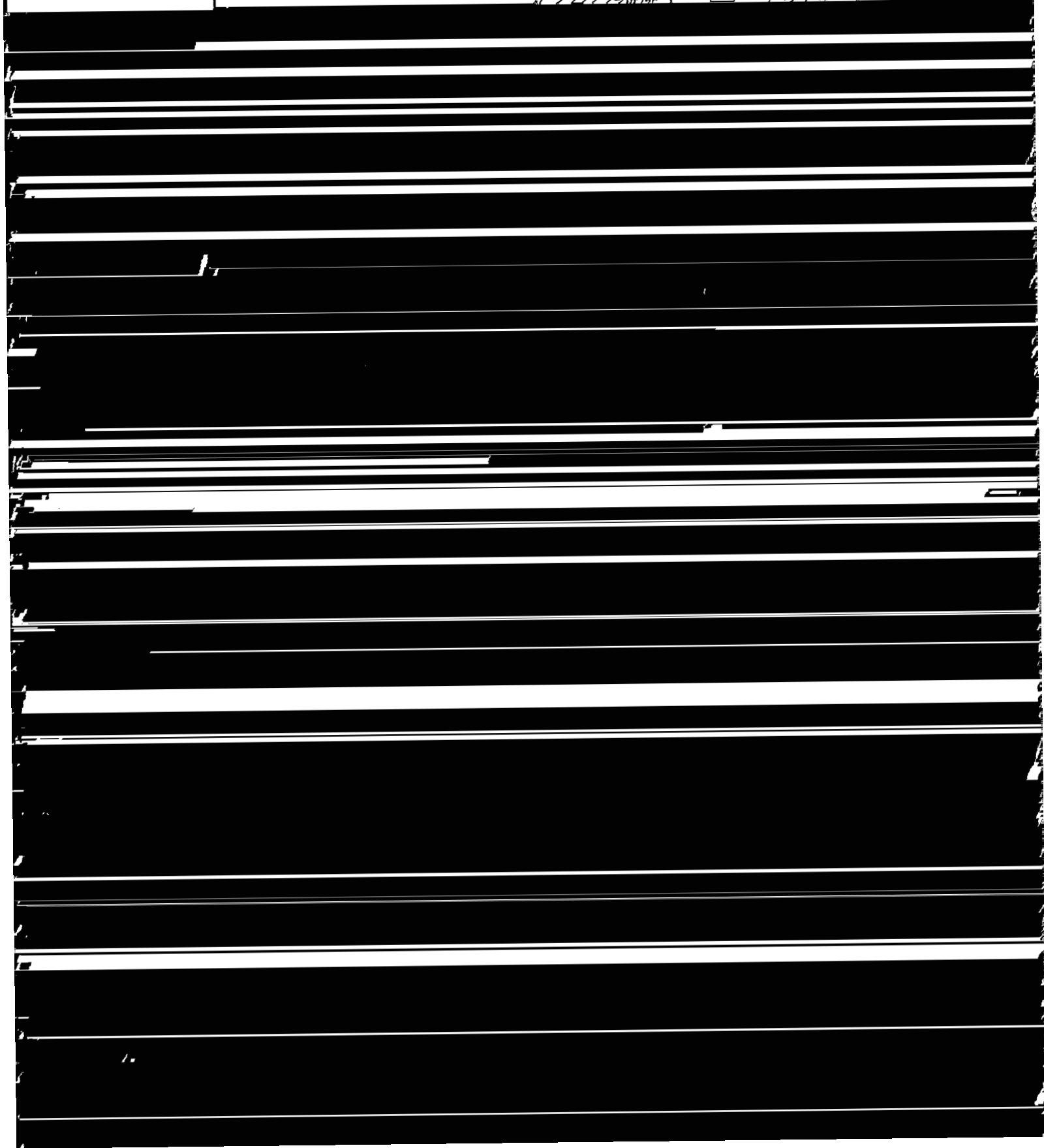
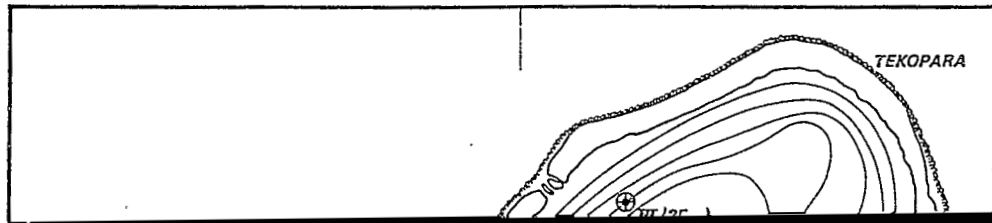


TABLEAU II

Productions journalières (Prod I: $\mu\text{g C l}^{-1} \text{j}^{-1}$) des différentes classes de tailles (μm). E_r = Énergie incidente reçue pendant l'incubation ($E\text{m}^{-2}$); E_j = Énergie journalière ($E\text{m}^{-2} \text{j}^{-1}$) à la profondeur (prof: mètres); st = station.

Daily primary production (Prod I: $\mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$) of class size (μm) of phytoplankton. E_r = Incident light energy ($E\text{m}^{-2}$) received during incubation; E_j = Daily light energy ($E\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$) at depth (depth: metres); st = station.

Prof	st	E_r	E_j	Prod I				
				>0,2	>3	$3 \geq 0,2$	$3 \geq 1$	$1 \geq 0,2$
0	I	19,1	28,2	31,4	7,4	26,1		
5	I	14,2	20,9	39,5	7,5	28,3		
8	I	11,7	17,2	19,0	6,3	12,7		
5	I	10,6	20,9	40,0	8,9	31,1	12,0	19,2
5	I	14,8	22,3	35,9	5,3	30,6	12,5	18,1
5	I	14,8	22,3	32,2	4,5	27,7	9,4	20,8
0	II	8,5	17,1	44,9	7,9	35,2		
5	II	6,3	12,7	38,9	7,4	30,7		
10	II	4,6	9,2	39,0	6,9	29,4		
15	II	3,3	6,6	33,3	4,4	25,2		
20	II	2,4	4,7	34,2	3,6	32,2		
0	III	16,7	30,1	34,0	4,3	28,0		
5	III	12,4	18,2	41,1	6,4	33,1		
10	III	8,9	13,1	39,3	5,4	23,4		
15	III	6,4	9,4	33,5	5,7	26,6		
20	III	4,6	6,7	26,6	4,3	21,9		
25	III	3,3	4,9	14,1	3,1	15,4		

Teneur en chl-a et en C des *Synechococcus*. — Les *Synechococcus* étant les seuls organismes autotrophes dans la fraction $< 1 \mu\text{m}$ (on suppose qu'il n'y a pas de prochlorophytes), on peut calculer la teneur moyenne en fg de chl-a par *Synechococcus* (chl-a/cell) par l'équation :

$$\text{chl-a/cell} = 0,31 \times 0,67 \cdot 10^9 / 0,82 \times 135 \cdot 10^6$$

On obtient ainsi 1,9 fg chl-a par cellule. Cette teneur est faible si on la compare à celles de la couche de mélange de la zone : 165°E , 20°S - 6°N [3] : 10-90 fg/cell. La valeur moyenne calculée à Takapoto se situe entre les valeurs extrêmes (1-25 fg/cell) trouvées dans la mer des Sargasses [9].

Le volume moyen des *Synechococcus* a été déterminé égal à $0,27 \mu\text{m}^3$. En utilisant la relation $C/\text{volume} = 0,4 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$ donnée pour les cyanobactéries des eaux côtières du Japon [10], on obtient un rapport C/chl-a des *Synechococcus* de 82. Ce rapport se situe entre les valeurs extrêmes données pour la zone des Iles Loyauté et celle du bassin Fidjien, 160°E , 20°S [10].

Production. — Les productions horaires mesurées aux 3 stations jusqu'à 25 m de profondeur, varient entre 1,7 et $4,7 \mu\text{g C l}^{-1}$ et les assimilations à l'obscurité représentaient en moyenne 1,2 % des assimilations à la lumière. On calcule les productions journalières en multipliant l'assimilation obtenue pendant le temps d'incubation par le quotient énergie journalière/énergie reçue pendant l'incubation (tableau II). Pour comparer les 3 stations entre elles, nous avons intégré leur production sur 10 m. On trouve pour les stations I, II et III respectivement 0,32, 0,40 et $0,32 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Ces valeurs sont du même ordre de grandeur avec peut-être une production un peu plus élevée à la station II. La profondeur moyenne du lagon étant de 23 m [7], la production mesurée à la station III (25 m) est la plus représentative de la production phytoplanctonique du lagon. Si on intègre la production sur 25 m, la production journalière est de $0,82 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$. Cette

valeur est 2,2 fois plus forte que la valeur moyenne donnée pour ce même atoll [7] et 1,9 fois plus forte que celle donnée pour l'atoll de Tikehau [5].

Contribution des classes de taille à la production. — Pour estimer la contribution des différentes classes de tailles du phytoplancton à la production primaire, les eaux incubées ont été filtrées successivement sur Nuclepore 3 μm , puis Nuclepore 1 μm et enfin sur GF/F et 0,2 μm (tableau II). On peut ainsi vérifier que la production de la somme des fractions de tailles : ($> 3 \mu\text{m}$) + ($3 \mu\text{m} \gg 1 \mu\text{m}$) + ($1 \mu\text{m} \gg \text{GF/F}$) est égale à la production totale (filtration directe sur GF/F ou 0,2 μm). D'autre part, $83,6 \pm 0,7 \%$ de la production phytoplanctonique est due aux cellules $< 3 \mu\text{m}$ et $60,3 \pm 0,1 \%$ aux cellules $< 1 \mu\text{m}$. On observe une très bonne concordance entre la structure de taille du phytoplancton et leur contribution à la production primaire.

Rapports P/B. — On peut calculer le taux d'incorporation du carbone par cellule de *Synechococcus* le 5 juin 1991. En effet, pour la fraction $< 1 \mu\text{m}$, on observait un taux de $1,8 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ pour $156 \cdot 10^6$ cellules de *Synechococcus* et $0,14 \mu\text{g chl-}a \text{l}^{-1}$. On obtient ainsi un rapport P/B de $11 \mu\text{g C h}^{-1} 10^9 \text{cellules}^{-1}$. Ce rapport est élevé si on le compare aux taux optimaux donnés pour des *Synechococcus* en culture (2 à $10 \mu\text{g C h}^{-1} \cdot 10^9 \text{cellules}^{-1}$) [12] dont le volume est 3 fois plus élevé que celui des *Synechococcus* de Takapoto.

Le rapport d'assimilation des *Synechococcus* par unité de chl-*a* peut être calculé les 5 et 8 juin 1991 : il est respectivement égal à 13 et $21 \mu\text{g C h}^{-1} \mu\text{g chl-}a^{-1}$. Ces valeurs sont très élevées mais du même ordre de grandeur que celles observées pour le phytoplancton de Tikehau [5].

CONCLUSION. — Le genre *Synechococcus* prédominait dans le phytoplancton du lagon de Takapoto en juin 1991 comme dans celui de Tikehau en avril 1986. Les abondances observées sont parmi les plus fortes valeurs rencontrées dans la littérature. Il est probable que les cyanobactéries du genre *Synechococcus* jouent un rôle primordial dans la production primaire des atolls. Un suivi mensuel de la biomasse phytoplanctonique du lagon de Takapoto est en cours pour évaluer leur importance à l'échelle de l'année; d'autres lagons seront prospectés pour savoir si ce genre y est aussi abondant que dans les deux atolls étudiés. Les *Synechococcus* observées à Takapoto présentaient un rapport P/B très élevé.

Note remise le 2 décembre 1991, acceptée après révision le 13 février 1992.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] P. W. JOHNSON et J. M. SIEBURTH, *Limnol. Oceanogr.*, 24, 1979, p. 928-935.
- [2] J. BLANCHOT, L. CHARPY et R. LE BORGNE, *Marine Biology*, 101, 1989, p. 329-339.
- [3] A. LE BOUTEILLER, J. BLANCHOT et M. RODIER, *Deep Sea Res.* (sous presse).
- [4] C. S. YENTSCH et D. W. MENZEL, *Deep-Sea Res.*, 10, 1963, p. 221-231.
- [5] L. CHARPY et C. J. CHARPY-ROUBAUD, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 70, 1990, p. 357-369.
- [6] J.-A. GUEREDRAT et F. ROUGERIE, *Notes et Doc. Océanogr. Nouméa*, 1, 1978, p. 1-39.
- [7] A. SOURNIA et M. RICARD, *Vie Milieu*, 26, 1976, p. 243-279.
- [8] G. E. FOGG, in P. FAY et C. VAN BAALEN éd., *The Cyanobacteria*, Elsevier, Amsterdam, 1987, p. 393-414.
- [9] H. E. GLOVER, B. B. PREZELIN, L. CAMPBELL et M. WYMAN, *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 49, 1988, p. 127-139.
- [10] L. LEMASSON, L. CHARPY et J. BLANCHOT, *Oceanologica acta*, 10, 1990, p. 369-381.
- [11] M. TAKAHASHI, K. KIKUCHI et Y. HARA, *Marine Biology*, 89, 1985, p. 63-69.
- [12] H. E. GLOVER, in H. W. JANNASH et P. J. WILLIAMS éd., *Advances in Aquatic Microbiology*, Academic Press Inc., London, 1985, p. 49-107.

L. C. : ORSTOM, B.P. n° 529, Papeete, Polynésie française;

J. B. : ORSTOM, B.P. n° 45, Nouméa, Nouvelle Calédonie.

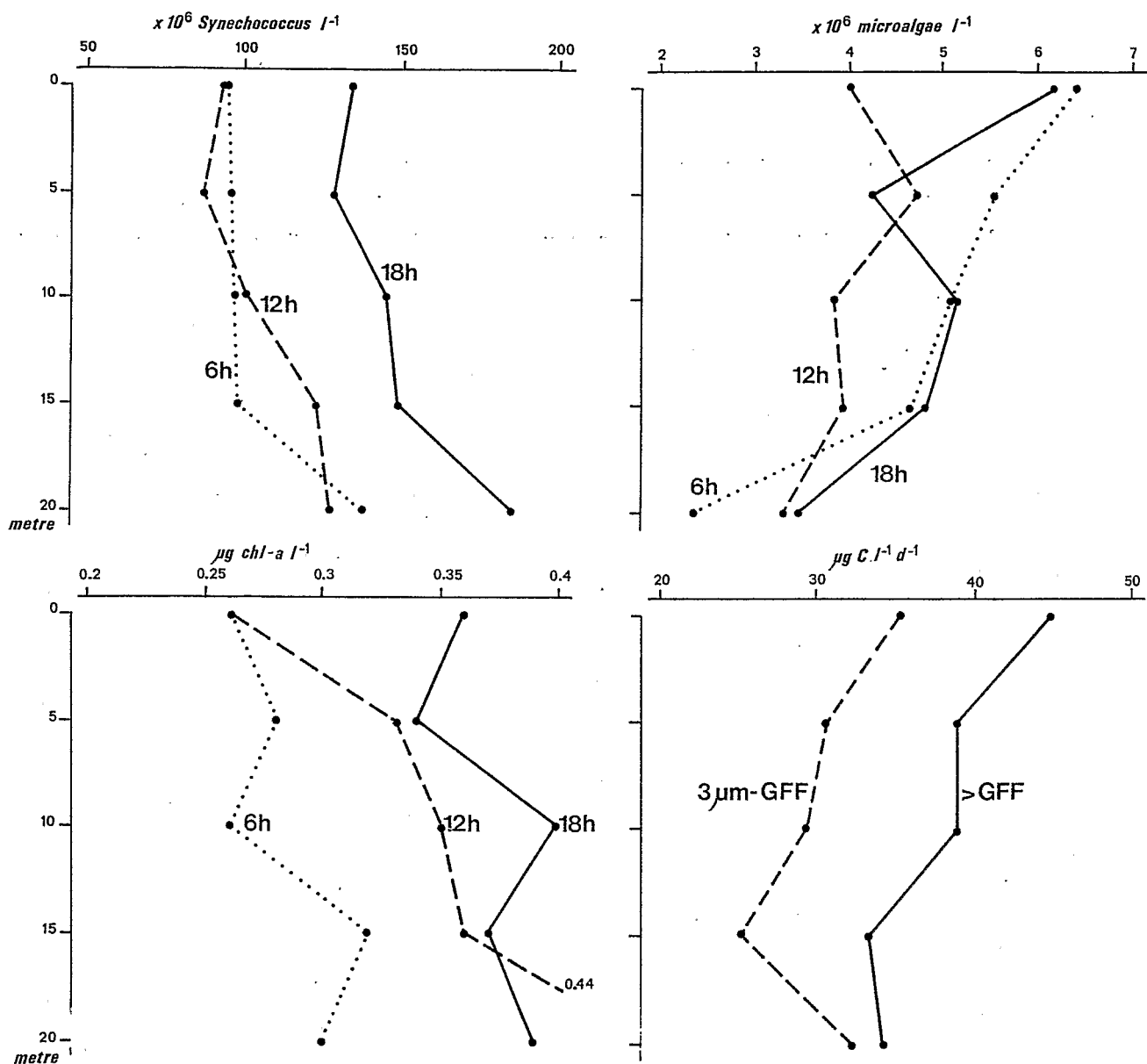


Fig. 2. — Évolution des abondances de *Synechococcus* et des microalgues, des concentrations en chlorophylle (chl-*a*) et du taux d'incorporation du carbone en fonction de l'heure de la journée à la station II.

Fig. 2. — *Synechococcus* and microalgae abundances, chlorophyll concentration and carbon assimilation rate at station II.