

**Centre d'Océanologie de Marseille
(Observatoire des Sciences de l'Univers)**

Université de la Méditerranée

Candidature à l'Habilitation à Diriger les Recherches

présentée par

**Claude Charpy-Roubaud
*CRI, ORSTOM***

Soutenue le 3 Novembre 1998 devant le jury composé de :

M-R. PLANTE

B. COSTE

A.W. LARKUM :

RAPPORTEUR

L. LAUBIER

J. LEMOALLE

M. PICHON :

RAPPORTEUR

G. SARAZIN :

RAPPORTEUR



Mémoire de titres et travaux

*rédigé en vue d'obtenir le
diplôme d'Habilitation à diriger des recherches*

par

Claude Charpy-Roubaud

Chargée de recherches 1^{ère} classe, ORSTOM. ⁽¹⁾

AXE DES RECHERCHES :

ETUDES DE PROBLEMES ENVIRONNEMENTAUX
ET PLUS SPECIFIQUEMENT CEUX LIES A LA
PRODUCTION PRIMAIRE

ACTUELLEMENT :

**PRODUCTION PRIMAIRE MICROBENTHIQUE,
BIOGEOCHIMIE DES MILIEUX CORALLIENS**

Novembre 1998, Centre Océanologique de Marseille ⁽²⁾

(1) ORSTOM, 213, Rue La Fayette, 75480 Paris Cedex 10.

(2) Affectation depuis octobre 1995 au COM, Traverse de la Batterie des Lions 13007 Marseille.

Table des matières

Résumé	3
Préambule	5
Liste des abréviations	6
Remerciements	7
Tableaux	10
- <i>cursus de carrière</i>	10
- <i>activités de recherches</i>	11
- <i>activités d'enseignement et d'encadrement</i>	13
- <i>activités administratives et d'animation</i>	14
- <i>responsabilités d'opérations scientifiques</i>	14
- <i>mise en place de coopérations scientifiques</i>	14
Chapitre I : Amérique du Sud :	15
Production primaire phytoplanctonique, facteurs limitants	
- <i>Argentine</i>	16
- <i>Brésil</i>	18
- <i>Exploitation</i>	19
Chapitre II : France :	20
Qualité des eaux, valorisation d'une région	
Chapitre III : Tahiti	21
Production primaire, fixation d'azote moléculaire, biogéochimie	
- <i>Fiches programmes</i>	23
- <i>Biomasse</i>	28
- <i>Production primaire</i>	30
- <i>Géochimie, chimie</i>	33
- <i>Fixation d'azote moléculaire</i>	36
- <i>Les microbialites préstromatolithiques</i>	40
- <i>Influence de la typologie des atolls</i>	40
- <i>Comparaison lagon d'atoll / lagon d'île haute</i>	41
- <i>Exploitation</i>	42
Direction de recherches ayant donné lieu à un diplôme	46
Choix de Publications annexées	48

Résumé

L'essentiel de ma carrière scientifique s'est déroulé outre-mer : Argentine, Brésil, Polynésie française. Cependant, en France métropolitaine, j'ai participé, durant deux ans, à la gestion administrative d'écosystèmes littoraux.

Mes activités professionnelles ont toujours été intégrées dans des projets, des études ou des recherches pluridisciplinaires visant au développement des régions auxquelles elles s'appliquaient.

Elles ont consisté en recherche et formation, le plus souvent programmées et effectuées par moi-même en assumant des responsabilités, axées sur les problèmes environnementaux et plus spécifiquement ceux liés à la Production primaire.

Elles ont été conduites avec des collaborations, qu'elles soient locales, nationales ou étrangères. Par ailleurs, je me suis toujours investie pour promouvoir des coopérations entre la France et les pays dans lesquels je travaillais.

Tout au long de ma carrière, je me suis efforcée d'assurer une production scientifique de haut niveau.

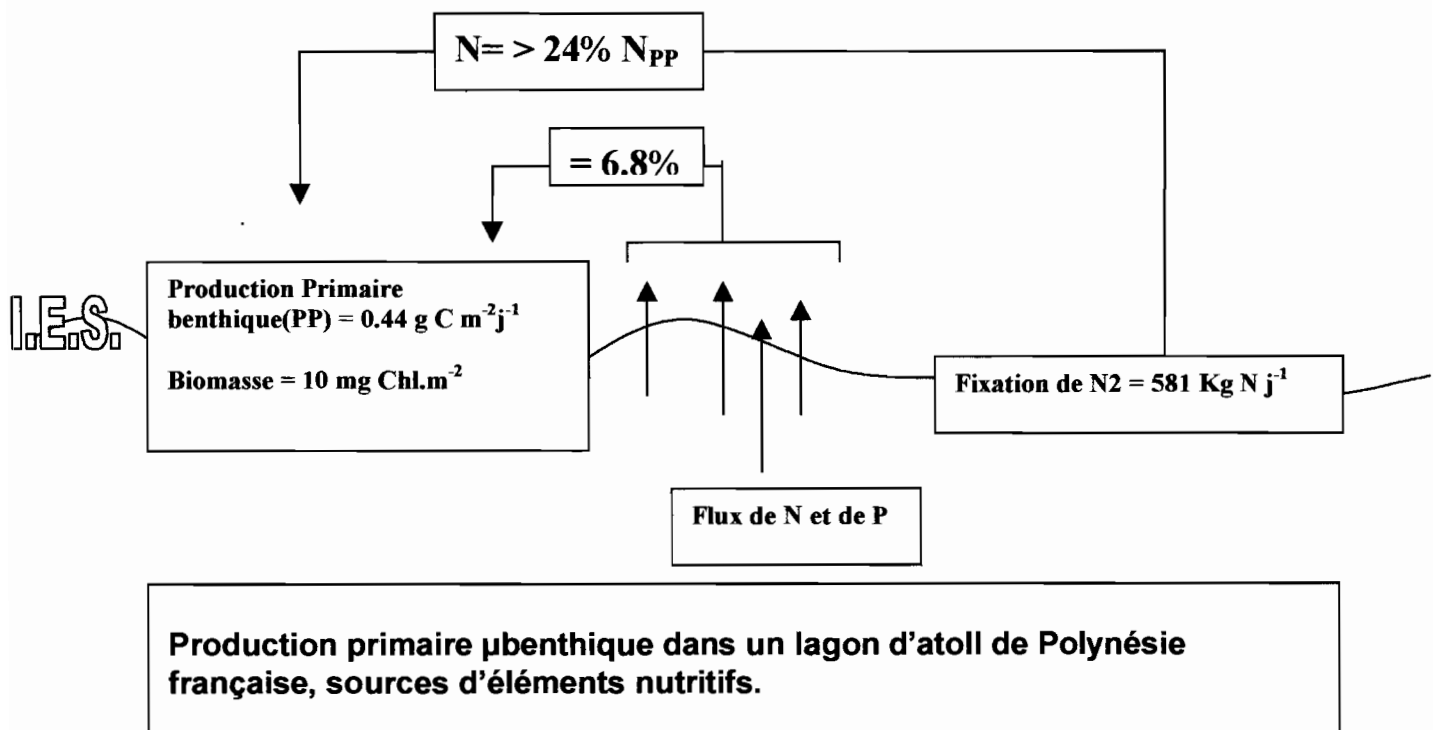
Le dénominateur commun de mes recherches est l'étude de la production primaires et des processus qui lui sont associés. Ainsi, mes travaux ont été développés sur la biomasse microalgale et sa production de carbone. Cette dernière étant liée à la lumière et à la disponibilité en substances assimilables, j'ai étudié d'une part l'impact de l'éclairement sur la croissance des organismes et les facteurs limitant la fertilité d'une eau mais également les sources d'éléments nutritifs ; ce qui m'a fait élargir mes travaux à des études sur la géochimie des écosystèmes étudiés : flux à l'interface eau-sédiment mais également étude de la composition de la matière organique, moyen d'être renseigné sur la nature et l'origine des sédiments sur lesquels se développent les populations – et donc sur le devenir ou le passé de ces populations. Enfin, travaillant sur des écosystèmes récifaux et un manque d'azote dosable étant observé par rapport à la production primaire mesurée, j'ai étudié l'importance de la fixation d'azote moléculaire comme source nutritive dans le fonctionnement de ces écosystèmes. Il est bien connu que les fonds sont très hétérogènes et que toute perturbation environnementale va se répercuter sur l'abondance et la diversité des organismes qui s'y développent. C'est ainsi, entre autres, que sur les fonds de lagons, j'ai observé des « boules » à dominance de cyanobactéries et à faciès stromatolithique ; ces microbialites, qui ne parviennent pas à se calcifier, peuvent sans que la cause en soit encore déterminée, occuper de très grandes superficies (> 300 m²). Cela n'avait jamais été observé auparavant et du fait de leurs métabolisme et physiologie, ces formations sont de toute évidence le reflet des perturbations de l'écosystème et devraient jouer un rôle prépondérant dans le maintien de son équilibre ; mes activités de recherches sont donc actuellement attachées à leur étude.

Sur les écosystèmes étudiés il est apparu que la lumière est suffisante pour que la totalité des fonds participe à la production et que production primaire benthique et profondeur sont liées linéairement ($P = -3.77 \text{ Profondeur} + 69.04$). Cela peut permettre de construire une carte de la production phytobenthique journalière. La lumière est suffisante pour que la totalité des fonds participe à la production. La comparaison plancton - benthos montre que la production phytobenthique représente 57% de la production phytoplanctonique ; cette observation qui va à

l'encontre de celles trouvées de bon nombre d'auteurs s'explique par le fait que mes travaux ont été réalisés à toutes les profondeurs de l'écosystème, soit jusqu'à 36 m, contrairement à ceux conduisant aux données de la littérature, qui, elles, reflètent les productions mesurées dans une très faible profondeur, soit jusqu'à 3 m en général. De plus, le fait de ne considérer que la production des fonds blancs peut avoir conduit à une sous-estimation puisque ce sont ceux où la densité des organismes est la plus faible.

La majeure partie du phosphore s'observe sous forme organique. En ce qui concerne la forme minérale, elle est du même ordre dans le lagon et dans l'océan, ce qui montre qu'il n'y a pas d'exportation nette de l'écosystème. Le budget de l'azote, tel qu'il a été établi, est, lui, négatif, ce a orienté la recherche d'une source non prise en compte dans ce budget : l'azote moléculaire. L'azote dosable du lagon se présente sous forme organique dissoute ou minérale pour laquelle 95% est représentée par l'ammoniaque, fait surprenant car les eaux sont saturées en oxygène. L'origine de cet NH_4 peut être attribuée à l'excrétion du zooplancton mais également à la diffusion à partir des sédiments, estimée à 237 mg N -NH_4 par mesure dans une chambre anoxique. A l'interface eau-sédiment, les flux d'éléments azotés et phosphorés peuvent assurer 6.8% de la production microphytobenthique.

L'azote moléculaire est une source prépondérante d'azote apportée à l'écosystème puisque sa fixation par les seules communautés benthiques peut contribuer pour plus de 24 % aux besoins annuels de la production primaire des fonds blancs. Les sédiments sur lesquels se développent ces communautés sont plus riches en aval des pinnacles qu'en amont et présentent en général une matière organique dont la dégradation varie en fonction de l'hydrodynamisme de l'écosystème et également des stations considérées.



Préambule

Ce mémoire, pour être rédigé en vue d'obtenir l'habilitation à diriger les recherches, est l'occasion de dresser un bilan des vingt-deux années que j'ai consacrées à l'étude de la mer. Elles ont été une véritable profession de foi, pratiquée dans des conditions de travail le plus souvent difficiles, sans aucune sécurité d'emploi jusqu'en 1990 et même, durant plusieurs années, sous un statut - et donc une rémunération - non seulement irrégulier mais de plus bien peu en rapport avec les travaux effectués. Cependant, mon intérêt et mon dévouement pour les études que je développais s'en sont rarement trouvés amoindris et ont été communicatifs pour les étudiants ou les techniciens que j'ai dirigés et formés.

Mes recherches ont débuté en 1975. Elles ont toujours été axées sur l'étude de problèmes environnementaux et plus spécifiquement ceux liés à la production primaire, dans les domaines planctonique d'abord, puis, depuis 1984, benthique. Intégrant des programmes pluridisciplinaires, elles ont tout d'abord été effectuées sur des milieux côtiers de l'Argentine et du Brésil et, depuis douze ans, sont spécialisées sur les milieux coralliens. Avant d'aborder ce « créneau corallien », j'ai travaillé sur la gestion de plans d'études visant à la valorisation des plans d'eaux douces, saumâtres et marines du Languedoc-Roussillon et à la surveillance de leur degré de pollution.

Le fait d'avoir travaillé dans des Centres outre-mer a sans doute contribué à développer mon esprit d'initiative car il fallait pallier la difficulté des conditions rencontrées et en particulier le manque de matériel ; par ailleurs j'ai dû m'investir dans des études complémentaires de celles de mes propres recherches car le personnel manquait et la résolution de certaines questions surgissait comme étant une nécessité dans les programmes. Les conditions rencontrées outre-mer ont sans doute été bénéfiques à l'élargissement de mes compétences et à la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques ; en revanche, le manque de contacts réguliers avec des collègues travaillant dans ma discipline ou dans des disciplines voisines et le sous-équipement des laboratoires ne m'ont pas permis d'approfondir autant que je l'aurais souhaité la compréhension et l'exploitation de certains phénomènes que j'étudiais.

Dans ce mémoire, je m'attacherai, après avoir fait état de mon cursus, à résumer ce qu'a été ma carrière.

Tout d'abord, j'aborderai mes activités de recherches. Seuls les résultats les plus marquants des recherches développées seront présentés dans les pages suivantes. Des précisions supplémentaires peuvent être trouvées, pour le lecteur qui le souhaiterait, dans les publications citées dans ma bibliographie et dont un choix est annexé au présent document. Mes activités de recherches sont présentées dans trois chapitres, qui correspondent à trois étapes de ma carrière, étapes qui se sont déroulées en trois zones géographiques bien distinctes : l'Amérique du sud, la France métropolitaine, la Polynésie française.

Ainsi mes activités en Argentine m'ont permis de prouver, à moi-même et aux collègues « consacrés », que j'étais un chercheur, capable de planifier des recherches et de les développer, et cela dans des conditions d'environnement scientifique difficiles. Ayant tout juste le DEA en poche, n'ayant jamais eu d'expérience professionnelle, je me suis envolée (baptême de l'air de plus !) pour un autre continent et, plus, pour la Patagonie, avec un enthousiasme fou pour aller appliquer les toutes théoriques connaissances que j'avais engrangées durant mes années d'études. Je ne résiste pas au plaisir d'évoquer nos sorties mensuelles : nous nous entassions dans la camionnette pour faire les 200 Km (il nous fallait parfois plus d'une journée, pour cause d'embourbement et de neige) qui nous séparaient des sites d'études. Les prélèvements se faisaient depuis un Zodiac, sur une mer parfois très houleuse et dont en hiver la température était de 9°. Nous dormions dans un hangar de tôle, non chauffé. Et c'était la

même galère matérielle, au Centre, pour arriver à faire les analyses (^{14}C et produits chimiques à purifier, recherche de verrerie, etc.). Mais tout se passait dans la bonne humeur. Il n'est pas dit que sans les événements politiques (répression, coup d'état) et leurs répercussions interdisant alors toute sérieuse programmation, je n'aurais pas envisagé, à cette époque, la possibilité de donner une suite aux recherches menées à terme. Mon séjour en Argentine s'est conclu par la soutenance ma thèse. A cette occasion, petit clin d'œil amusé, j'ai prouvé à l'auditoire que l'étudiante qui perdait tous ses moyens aux examens avait changé... de ce point de vue (ce qui a été souligné par un des membres du jury et accueilli par un grand éclat de rire dans la salle, tant ce trait de ma personnalité était connu).

La fonction que j'ai exercée au Brésil m'a permis d'aborder des activités de formation : apprendre à dispenser mes connaissances, diriger recherches et étudiants, former des techniciens. En revanche, les recherches programmées et qui devaient donner lieu à une thèse d'état n'ont pu être menées à terme. En effet, pour des raisons politiques, l'équipe fondatrice de la Base Océanographique et du 3^{ème} cycle en Océanographique avait été limogée peu de temps avant mon arrivée ; la nouvelle administration en place qui, du vendeur de cravates à l'étudiant qui avait raté ses études, ne pouvait mettre en avant aucune formation pour ses nouvelles fonctions et qui, surtout, ne cherchait pas à progresser, craignait d'être à plus ou moins long terme détrônée par les étudiants que « les étrangers » étaient venus former. Elle s'employait donc à nuire à toute recherche et à freiner le bon déroulement du 3^{ème} cycle mis en place. Mais toute expérience est bonne à prendre, à savoir que les liens de confiance et d'amitié qui existaient entre collègues en Argentine n'étaient pas forcément « monnaie courante » entre « gens de même profession » (ah ! naïve jeunesse !)

En France, mes activités ont été centrées sur la gestion de recherches plus que sur des recherches mêmes. Cependant, les poste et emploi que j'occupais m'ont permis de garder un contact étroit avec la recherche et l'évolution de ses techniques. J'ai démissionné du S.M.N.L.R. car, suite à ma participation à une mission sur l'atoll de Tikehau, dans le cadre du programme ATOLL de l'ORSTOM - Tahiti, il apparaissait que je pouvais espérer une intégration me permettant de développer des recherches plutôt que de seulement les programmer et les juger.

Enfin, en Polynésie française, troisième étape, mon intégration dans un programme ORSTOM puis au sein de cet Institut m'ont permis de retrouver des activités de chercheur. Et depuis, je me suis consacrée à l'étude de la production primaire benthique, à l'importance de laquelle j'avais été sensibilisée en travaillant sur l'écosystème lagunaire de la Lagoa dos Patos, Brésil . Les études entreprises sur la production primaire proprement dites ont ensuite été progressivement étendues à celles sur le sédiment puis à la fixation de l'azote moléculaire par les communautés benthiques des atolls.

Puis je mentionnerai les principaux encadrements de recherches qu'il m'a été donné d'assurer, soit se soldant par un diplôme des étudiants encadrés, le présent mémoire visant à une reconnaissance de mes capacités dans ce domaine.

Enfin je m'appliquerai à développer les perspectives que je souhaite réaliser.

Mais, avant tout, j'adresserai un reconnaissant salut à tous ceux qui, pour diverses raisons, ont contribué à rendre mon parcours possible ou agréable.

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma reconnaissance à certains de mes collègues, que ce soit pour la formation qu'ils m'ont assurée, le soutien qu'ils m'ont apporté, leur collaboration dans les recherches que j'ai développées ou tout simplement pour leur amitié, qui m'a été si précieuse.

-M. le Professeur J-M. Perès, qui a donné naissance à ce qu'a été la Station Marine d'Endoume, berceau de ma vocation. Pour tout ce qu'il représente dans mon souvenir, en tant que Professeur, pour ses compétences, sa personnalité et aussi pour son côté humain, j'adresse à sa mémoire, symbole d'un temps révolu et si solidement formateur dans bien des domaines, mes remerciements.

- M. J-M Pizarro, Directeur du Centre National Patagonique, pour son accueil, sa détermination et... son humour et son amitié.

- M. A. Fages, Directeur du Centre ORSTOM de Tahiti et M. A. Intes, Responsable du programme ATOLL, pour m'avoir accueilli respectivement au sein de leur Institut et programme, alors que j'étais sans statut.

- M. R. Bagnis, Responsable de la formation doctorale de l'Université Française du Pacifique, pour avoir ouvert l'enseignement et l'encadrement d'étudiants de DEA aux chercheurs ORSTOM.

- M. le Professeur F. Blanc, que j'ai eu comme maître assistant avant de le retrouver Directeur du COM à mon retour de Polynésie, qui a facilité l'accueil des chercheurs ORSTOM dans son Centre.

- M. le Professeur L.Laubier, actuel Directeur du COM et M. B. Coste qui me font l'honneur d'être membre du jury de mon HRD.

- M. S. Maestrini, qui a dirigé ma thèse de spécialité, pour m'avoir sensibilisé très tôt à l'importance de multiplier les expérimentations et de publier dans des revues de haut niveau ; et pour son amitié.

- M. J-R. Durand, ORSTOM, pour son soutien et son amitié, sans lesquels j'aurais peut-être abandonné l'espoir de faire carrière dans la recherche.

- Mme M-R Plante-Cuny, pour m'avoir aidé dans ma conversion aux études benthiques, pour ses encouragements et son soutien solide et amical. Je suis heureuse que, ayant suivi de près mon parcours, elle me fasse l'honneur de juger ma carrière.

- M. Lemoalle, qui après avoir été membre de mon jury d'admissibilité à l'ORSTOM, me fait le plaisir de continuer à s'intéresser à mes travaux, M. Herblan qui a été mon directeur de recherches après avoir présidé mon jury d'admissibilité à l'ORSTOM.

- M. A. Sournia, pour son accueil au Muséum d'Histoire Naturelle, alors que j'étais sans statut, pour sa confiance et son amitié.

- M le Professeur A.W.Larkum, pour m'avoir initié à l'étude de la fixation d'azote moléculaire, pour son accueil durant mes séjours à l'Université de Sydney et à One Tree Island et pour l'honneur qu'il me fait de rapporter sur les travaux de ma carrière ; A. Turner pour son aide patiente et efficace dans mon apprentissage de la méthode de CLHP.

- M. le Professeur G. Sarazin, dit Gégé, Université Diderot, pour m'avoir initié à la géochimie et pour le dynamisme de sa collaboration dans certaines missions ; je le remercie de rapporter sur mes travaux ... et de la confiance et l'amitié qu'il m'a toujours témoignées

- Mme R. Buscaïl, dite Rosy, Université de Perpignan, pour nos discussions qui m'ont tant appris et pour la participation que, malgré un emploi du temps chargé, elle a toujours bien voulu apporter à certaines de mes recherches.

-M. M. Pichon, Directeur de l'EPHE, pour accepter de rapporter sur ma carrière, et M. le Professeur L. Legendre, Université de Laval, Canada, avec lesquels les discussions, quoique rares, m'ont toujours beaucoup apporté.

- Mrs P. Dufour et R. Le Borgne, membres de mon jury d'admissibilité à l'ORSTOM puis collègue de programmes et de bon conseils.

- N. Maihota, plongeur de Centre ORSTOM de Tahiti, pour son efficacité, son dévouement... et nos fous rires qui compensaient la fatigue des missions et les problèmes engendrés par certaines expérimentations et le manque de matériel.
- M Fiu, plongeur de la University South Pacific, Fidji, et l'équipage de l'Aphareus, navire de cette même Université pour leur dévouement et leur bonne humeur au cours d'une campagne faite dans des conditions matérielles et de plongée particulièrement difficiles.
- M. P. Carabasse, régisseur du Centre ORSTOM de Tahiti, pour avoir toujours cherché à résoudre rapidement les difficultés de gestion financière dues à l'isolement de Tahiti ... et pour ses connaissances en musique et en botanique.
- Les techniciens et étudiants que j'ai encadrés et qui sont devenus des amis et notamment J. Guaraci et J. Pierres, pour leur opiniâtre volonté, leur optimisme et leurs heureux caractères et E. Basillais, pour nos fécondes discussions dans tant de domaines et pour les difficultés auxquelles je me suis heurtée dans son orientation, qui m'ont beaucoup appris sur le comportement à adopter envers les étudiants lors de la direction de leurs recherches.
- Les collègues et le personnel du Centre National Patagonique, pour leurs compétences, leur courage et leur amitié, qui ont grandement participé à rendre mon séjour en Argentine non seulement profitable mais ancré merveilleusement dans ma mémoire.
- Les collègues de la Base Océanographique Atlantique, pour avoir démontré une grande confiance en mes compétences, avoir résisté aux pressions de leur Administration et pour leur amitié.
- Les collègues de la Station Marine d'Endoume, maintenant Centre Océanologique de Marseille, pour leurs enseignements, la rigueur et la solidité de leur raisonnement, leur amour de leur profession.

Je n'oublie pas M. Leveau, qui a dirigé mon stage de DEA, M. Travers, tant appréciable et apprécié et membre de mon jury de thèse, D. Bonin, P. Laborde, pour ses explications sur l'ATP dans les sédiments... et tous ceux qui « faisaient de la maison ce qu'elle était » et dont le sourire et les encouragements, précieux soutiens, ne peuvent être que reconnus et salués. Il en va de même pour le personnel local du Centre ORSTOM de Tahiti.



- Un remerciement ... spécial à L. Charpy, pour tant de grands moments et pour le travail que nous avons accompli ensemble.

ABREVIATIONS DES ORGANISMES ET DES PROGRAMMES***Organismes***

BOA : Base Oceanografica Atlantica, Brésil
CNP : Centro Nacional Patagonico , Argentine
CGMICLO : Connaissance et gestion des milieux coralliens littoraux et océaniques(Tahiti)
COM : Centre d'Océanologie de Marseille
EVAAM : Etablissement Valorisation Aquacoles (Tahiti)
FURG : Fundação Universidade de Rio Grande do Sul, Brésil
MAE : Ministère des Affaires Extérieures
ORSTOM : Institut pour la recherche et le développement en Coopération
SMCB : Service de la Marine du Contrôle Biologique (Tahiti)
SMNLR : Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon (Montpellier)
USP : University of South Pacific (Fidji)

Programmes

ATOLL : Fonctionnement des atolls
ASTRO : mission sur le récif de l'ASTROLabe (Fidji)
CYEL : CYcle de la matière et de l'Energie des Lagons d'atolls (Tahiti)
GAR : Great Astrolabe Reef (Grand Récif de l'Astrolabe), Fidji.
PGRN : Programme Général de Recherche sur la Nacre
PNRCO : Programme National de Recherches sur les Récifs COralliens
TYPATOLL : Influence de la TYPologie des ATOLLs sur leur fonctionnement.

I. *Cursus*

Diplôme	Lieu	Direction	Objet
1975	Aix-Marseille - SME	D.E.A Océanographie	
1977	Aix-Marseille - SME	Thèse de spécialité	La production primaire des golfes nord-patagoniques, Argentine, et ses facteurs limitants.
	<i>Mention très Honorable -</i>		<i>félicitations du jury.</i>
Spécialisation	Lieu	Direction	Objet
1975 (4 mois)	Marseille, France.	M. Leveau (Luminy) S. Maestrini (S.M.E.)	1) Problèmes liés à l'eutrophisation (DEA). 2) Méthodologie des bioessais.
1976 (2 mois)	Mar del Plata, Argentine	F. Ramirez (Mar del Plata)	Systématique des organismes zooplanctoniques.
1979 (21 jours)	Rio de Janeiro, Brésil.	E. Paasche (Norvège)	Physiologie et écologie du phytoplancton.
1982 (5 jours)	Nantes, France.	C.F.P.	Etudes d'impact.
1982 (5 jours)	Aix, France.	C.E.T.E.	Législation des études d'impact.
1990 (8 jours)	Paris, France.	P. Desbenne (Paris VII)	Initiation à la chromatographie moderne (HPLC).
1990 (15 jours)	Luminy, France.	R. Dumas (Luminy)	Analyse des acides aminés par HPLC.
1992 (15 jours)	Univ. Sydney, Australie.	A.W.Larkum (Sydney)	Analyses par chromatographie gazeuse.
1993 (12 jours)	Tahiti, Pol. Française.	G. Sarazin (Paris VII)	Méthodes d'étude des flux à l'IES.
1993 (15 jours)	Tahiti, Pol. Française.	A. Turner (Australie)	Mise au point de méthodes pour analyse des pigments par HPLC.
1997 (7 jours)	Montpellier, France.	Formation ORSTOM	Analyses multi-données.
Carrière	Lieu	Secteur d'Emploi	Statut
1975-1977	Argentine	Recherche	Contrat local, couverture MAE
1978-1980	Brésil	Enseignement	Contrat local, couverture MAE
1981-1983	France	Gestion d'études	Contractuelle de l'état, SMNLR
1984-1988	Tahiti, P.F.	Recherche	Episodiquement : Allocataire de recherche (AR) ORSTOM ou sans statut.
1988-1990	France	Recherche	ANPE excepté 2 mois d'A.R. ORSTOM
depuis 1990	Tahiti, P.F.	Recherche	ORSTOM

Il ressort donc de mon *cursus* que:

- 1) Il s'est écoulé de nombreuses années entre 1977, année de la soutenance de ma thèse, et 1990, année de mon intégration à l'ORSTOM, avant que je n'obtienne un emploi stable, ce qui favorise rarement un épanouissement favorable à des recherches.
- 2) Durant toutes ces années et même avant (car dès la fin de mon DEA), avec ou sans rémunération suivies (1984-1990), j'ai toutefois réussi, avec opiniâtreté, et malgré des moments très difficiles à traverser, à travailler sur un domaine qui m'est si cher : la mer.
- 3) Ma grande mobilité s'est accompagnée d'une homogénéité dans les domaines de recherches que j'ai abordés.

II. Activités de Recherches

1975 - 1980 : Amérique du sud Fertilité des eaux - Production primaire phytoplanctonique

– Pages 13 à 18 de ce mémoire

1975-1977 : Argentine (golfs nord-patagoniques) – Pages 15 et 16 de ce mémoire

Organisme d'accueil	Centre Nacional Patagonique, Province du Chubut, Argentine
Statut	Contractuelle locale, couverture du MAE
Fonction	Chercheur
Programme	« Vieiras » ; 9 chercheurs et techniciens
But	Etudier les possibilités d'implantations conchyliques.
Lieu d'études	Définir les bases d'une législation pour l'exploitation de <i>Chlamys tehuelcha</i> - Golfs nord-patagoniques (Nuevo et San Jose)
Recherches développées	Etude de la fertilité potentielle et de la production primaire des golfs -
Etudes annexes	Etude des organismes zooplanctoniques et des stades larvaires de <i>Chlamys tehuelcha</i>
Financement	Gouvernement du Chubut
Collaborations établies	Universités de La Plata et de Mar del Plata
Exploitation p.18	- 7 articles revues rang A ; 4 communications à des congrès, thèse, divers

1978-1980 : Brésil (Lagoa dos Patos, aire de dilution, plate-forme riograndense) Page 17

Organisme d'accueil	Fondation Universitaire de Rio Grande (FURG) - Base Océanographique Atlantique (BOA)
Statut -	Contractuelle locale, couverture du MAE -
Fonctions	1) Professeur d'Université – 2) Chercheur
Programmes	« Lagoa », 7 chercheurs. « Pesca », 5 chercheurs
But	Fertilité de la lagune. Etude des bancs de poissons
Lieu d'études	La lagune « dos patos » et son aire de dilution. La plate-forme sudriograndense
Recherches développées	Etude des organismes phytoplanctoniques et de la chimie des eaux
Financement	Gouvernement du Brésil
Collaborations établies	Universités de Porto Alegre et de Sao Paulo
Exploitation p. 18	2 communications à des congrès.

1981 - 1983 : France Hydrobiologie des eaux du Languedoc-Roussillon

Page 19 de ce mémoire

Organisme d'accueil	Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon (SMNLR)
Statut	Contractuelle de l'Etat-
Fonction	Adjointe au Chef de cellule anti-pollution et au Délégué des Affaires Maritimes
But	Surveillance de la qualité des eaux - Valorisation des plans d'eau.
Champs d'application	Plages - Fleuves -Étangs du Languedoc-Roussillon
Activités développées	Coordination des projets d'études d'environnement - Assurer la liaison entre le SMNLR et les Institutions scientifiques ou les élus locaux
Financement	Ministère de la Recherche et Ministère des Transports
Collaborations établies	Institutions municipales, Universités de Montpellier et de Perpignan, Bureaux d'études de Montpellier et de Paris.
Exploitation p.19	Divers rapports internes

Activités de Recherches (suite)

Depuis 1894 : Production microphytobenthique des atolls de Polynésie	
Pages 20 à 44 de ce mémoire	
1984 – 1988 : Tahiti, programme ATOLL, phase terrain.	
Organisme d'accueil	O.R.S.T.O.M.
Statut	Allocataire de Recherches ou sans statut, par intermittence.
Fonction	Chercheur.
Programme	ATOLL, 5 disciplines représentées sur place, plus collaborateurs.
But	Etude du fonctionnement des atolls.
Lieu d'étude	Tikehau, Archipel des Tuamotu.
Recherches développées	Biomasse et production primaires des fonds de lagon, chimie des sédiments.
Financement	O.R.S.T.O.M.
Collaborations	EVAAM, SMCB (Tahiti), Institut Technologique et Université de Sydney (Australie), COM, Universités de Paris VII et de Perpignan (France)
Exploitation p.41 et 42	- 7 articles dans revues rang A, 4 chapitres d'ouvrages ou ouvrages, 9 participations à des congrès, 3 articles rang B, 4 rapports d'actions incitatives
1988-1990 : France métropolitaine, rédaction d'articles.	
Statut	- excepté 2 mois d'allocation de recherches O.R.S.T.O.M. en 1989, ANPE. - accueillie au MNHN 10 mois par A. Sournia, en 1988.
Activités	Rédaction d'articles et recherche d'1 emploi.
Exploitation séjour MNHN p.41	- 1 article de synthèse revue rang A
1990 – 1995 : Tahiti, programme CYEL, phase terrain.	
Organisme d'accueil	O.R.S.T.O.M.
Statut	CR 2., ORSTOM
Fonction	Chercheur.
Programmes	CYEL (7 disciplines sur place), PGRN, PNRCO, TYPATOLL
Opérations annexes	ASTRO, CORDET
But	Fonctionnement des atolls - Etude des sables à gîtes à « nonos ».
Lieux d'études	Tikehau et Takapoto + 10 atolls. Récif de l'Astrolabe. Les Marquises,
Recherches développées	Fixation de N ₂ par les communautés benthiques – Production primaire - Flux de nutriments à l'I.E.S. - Caractéristiques biogéochimiques de sables. Influence des pinacles.
Financements	O.R.S.T.O.M., PNRCO, Ministère de la Recherche, M.A.E., CORDET
Collaborations	EVAAM, SMCB(Tahiti), Institut Technologique et Université de Sydney (Australie), COM, Universités de Paris VII et de Perpignan (France).
depuis 09/1995 : analyses, rédaction d'articles, étude des « stromatolithes récents ».	
Organisme d'accueil	Centre Océanologique de Marseille
Activités	Analyses - Rédaction d'articles -Préparation d'un colloque (11/97)
Financement	O.R.S.T.O.M., PNRCO, CORDET.
Collaborations	Université de Sydney (Australie), de Paris VII et de Perpignan, C.O.M. (France).
Activités annexes	- Participation à l'élaboration et à la réalisation d'une opération PNRCO (« étude des microbialites préstromatolithiques »). - Membre du Comité d'Organisation du congrès sur les cyanobactéries (Nov. 97)
Exploitation p. 42 à 44	3 articles parus, 2 sous-presse, 3 soumis, 5 envoyés pour corrections finales aux co-auteurs, 3 articles de synthèse, 12 participations à des congrès, ouvrages, divers articles type B et rapports, 3 articles en préparation (rédaction avancée).

III. Activités d'enseignement et d'encadrement (stages universitaires ou formation professionnelle).

Page 45 de ce mémoire

	Lieu	Niveau	Durée	Auditeurs	Objet
Cours					
1976	Argentine	Maîtrise	20 jours.	Etudiants de Mar del Plata, La Plata, Buenos Aires	Ecologie du phytoplancton et méthodologie des bioessais Français
1976- 77	Argentine		4h/sem.	Chercheurs du CNP	
1978- 80	Brésil	Maîtrise	60 h/an	Etudiants de la FURG	Biologie du phytoplancton
1978- 80	Brésil	Maîtrise	8 h/an		Production primaire
1978- 80	Brésil	D.E.A.	90h/an	Etudiants de la FURG	Biologie du phytoplancton
1978- 80	Brésil	D.E.A.	8h/an	Etudiants de la FURG	Biogéographie des micro-Phytes (plancton, benthos)
1984	Tahiti	3èmes	5h/sem.	Collégiens	Mathématiques
1991- 95	Tahiti	D.E.A.	10h/an	Etudiants DIMICLO UFP	Production Primaire
Encadrement					
1976	Argentine	Maîtrise	2 mois	I.Swoboda, FURG	P.P.- bioessais (techniques)
1978-80	Brésil	Prof.	1,5 an	I. Swoboda, assist. FURG	P.P.- écophysio du phytopk.
1979-80	Brésil	Prof.	1 an	MT. Almeida, assist.. FURG	P.P.- écophysio du phytopk.
1979	Brésil	Prof.	6 mois	V.Peri, JO. da Silva, B. Nelson, assist FURG	Concepts P.P.- techniques d'étude
1979-80	Brésil	Tech.	10 mois	P. Guaraci, laborantin BOA	Chimie de l'eau
1986	Tahiti	IUT	2 mois	P. Séchan	Analyses chimiques des eaux
1987	Tahiti	Tech.	2 mois	A. Elias	Analyses chimiques des eaux
1993	Tahiti	Tech.		N. Maihota, techn-plongeur ORSTOM Tahiti	Prélèvements, Techniques <i>in situ</i> d'étude de la PP.bent.
1993	Tahiti	Tech.	1 mois	A. Pellan, L. LO, tech. EVAAM	Analyses chimiques du sed.
Direction (1)					
1992	Tahiti	DEA	4 mois	J. Pierres, CGMICLO-UFP	Fixation d'azote moléculaire. par les communautés benthiques.
1993-94	Tahiti	Master	9 mois	C. de Vargas, Univ. Genève	Influence de la lumière sur la fixation de N ₂
depuis 1994	Tahiti puis France.	Thèse de spécialité		E. Basillais, UPF (Tahiti) puis Luminy	Dimension fractale d'un récif, implications écologiques.
Atelier					
1990	France		1 jour	Chercheurs français CNRS, ORSTOM, IFREMER, Universités.	Comparaison des méthodes utilisées . géochimie, aquaculture, biologie du sédiment
1992	Fiji		10 jours	Etudiants Université de. Suva	Production primaire benthique
Conférences-Médiatisation					
1975- 1877	Argentine			Conférences (Mar del Plata, La Plata)	Bioessais, Production primaire
1981-1982	Brésil			Conférences (Puerto Alegre, Sao Paulo)	
1998	Mexique			Conférence (Mexico, UAM) Diaporama	Fonctionnement des atolls Fonctionnement des atolls
1998	Brest			Emission télévisée (TF5)	



IV. Activités administratives et d'animation

	Lieu	Action
1976	CNP, Argentine	Création du laboratoire Production primaire- Phytoplancton avec L. Charpy
1975-1977	CNP, Argentine	Co-responsable de ce laboratoire
1976	CNP, Argentine	Création d'une salle de cultures d'algues
1978	BOA, Brésil	Création du laboratoire Production primaire
1979-1980	BOA, Brésil	Responsable de ce laboratoire
1979	BOA, Brésil	Création d'une salle de cultures d'algues
1978	FURG, Brésil	Participation à la création du Master en Océanologie de la FURG Responsable de la structuration des cours « Matière Organique Particulière » et « Biologie et écologie du phytoplancton »
1978-1980	FURG, Brésil	Membre du Collège des Professeurs du Département Océanographie
1978-1980	FURG, Brésil	Membre du Comité de Sélection d'entrée en 3ème cycle
1981-1983	SMNLR, France	Liaisons entre Institutions administratives, privées et de recherches
1982	Montpellier	Membre fondateur du « Groupement d'Utilisateurs de la Télédétection du Languedoc-Roussillon » (GUTLAR)
1991-1995	Tahiti	Membre du Collège des Professeurs du D.E.A. GIMICLO

V. Responsabilités d'opérations scientifiques

	Lieu	Programme	Opération
1976-1977	Argentine	« VIEIRAS »	Facteurs limitants la P.P.
1978- 1980	Brésil	« LAGOA»	Biologie du phytoplancton
1984-1988	Tahiti	ATOLL	PROBAT (Production. microBenthique. des Atolls)
1990-1995	Tahiti	CYEL	Biogéochimie des lagons d'atolls
1991-1995	Tahiti	PNRCO	Fixation d'azote moléculaire
1994-1997	Tahiti, Marquises	CORDET	Relation biogéochimie/abondance « nonos »
1994	FIJI	ASTRO	Production microphytobenthique et géochimie (Chef de mission).

VI. Mise en place de Coopération scientifique

	Coopération	Financement	Retombées
1977	Franco-Argentine	MAE	Achat de matériel scientifique pour le CNP (800 000FF). Bourses d'étudiants .
1980	Franco-Brésilienne	MAE	Bourses d'étudiants.
1993	Franco-Fidjienne	MAE	Atelier de travail à Suva. Campagne Océanographique dans le GAR (300 000FF du MAE). Projet de recherche sur le lagon de Tarawa (150 000FF du MAE) Vacances (100 000FF)
1998 (mai) (octobre)	Franco-Mexicaine	ORSTOM/Mexique	Mission exploratoire en vue d'étudier : 1) Programmes sur les récifs des Caraïbes- 2) Encadrement de Post-doctorat- 3) Préparation d'un atelier de travail -4) Projet d'un congrès. Demandée pour orienter un doctorat (UNAM), un post-doctorat (UAM- Xochimilco), participer à deux missions sur des sites du récif des Caraïbes

Chapitre I : Amérique du sud (1975-1982)

Production primaire planctonique - Enseignement

Pourquoi avoir regroupé dans un chapitre mes recherches en Amérique du sud ?

Parce que pour moi ce continent marque une étape : celle du passage de la théorie à la pratique. Ainsi, mes séjours et travaux en Amérique du sud ont été pour moi comme un baptême du feu, mettant à l'épreuve mes rêves d'étudiante ; les expériences que j'y ai vécues m'ont permis de connaître les différentes phases, possibilités et difficultés du métier que j'avais choisi, et de sentir à quel point j'aimais ce métier. Par ailleurs, j'ai appris la pratique courante des langues espagnole et portugaise.

Plus concrètement, les recherches effectuées en Argentine m'ont permis d'appréhender certains aspects de l'écologie et de la physiologie des micro-végétaux - notamment en ce qui concerne leurs besoins nutritifs - les concepts de la production primaire et l'étude taxinomique des populations. Ayant de plus mené en parallèle une étude de la chimie des eaux, j'ai pu acquérir une bonne pratique de l'analyse des principaux constituants de la matière organique particulaire et de celle dissoute.

Mon intégration dans le programme « vieiras » m'a en outre permis de saisir l'importance des interrelations entre différentes disciplines et le bénéfice d'une recherche qui englobe plusieurs compartiments. Par ailleurs, j'ai acquis le goût pour les études de terrain et...de la compétence pour pailler le manque de matériel et les conditions difficiles de travail que sont celles d'un laboratoire sous-équipé, dans un pays en voie de développement.

En ce qui concerne mon séjour au Brésil, s'il a été très bénéfique sur le plan de l'enseignement et de sa gestion, les circonstances n'ont pas permis qu'il en soit de même en ce qui concerne mes activités de recherche (cf. préambule) qui n'ont pu déboucher sur une thèse d'état

Exploitation et diffusion de l'information :

Cf. Tableau Activité de recherches, p.9 et 18. De plus, au cours de mes séjours en Amérique du Sud, j'ai été amenée à donner de nombreuses conférences à Mar del Plata, La Plata, Buenos Aires (Argentine), Porto Alegre, Rio Grande, Sao Paulo (Brésil) sur la production primaire et l'écophysiologie des algues unicellulaires.

1. ARGENTINE :1975 - 1977

PRODUCTION PRIMAIRE PHYTOPLANCTONIQUE et FACTEURS LIMITANTS.

Programme « VIEIRAS ».

« Centro Nacional Patagonico » (CNP), Argentine, contrat local, statut de coopérante.

Introduction

Le Centre National Patagonique était un petit Centre de recherches complètement sous-équipé en matériel le plus élémentaire. Il était dirigé par un chimiste, le Dr. Pizarro, qui s'était formé en France ; le personnel du Centre comptait dix chercheurs et huit techniciens, dont deux plongeurs et deux chauffeurs, toujours prêts à aider en dehors de leurs tâches d'attribution. Les disciplines représentées étaient la dynamique de population du zoobenthos (programme « vieiras », la taxinomie des macroalgues (programme « algues ») et l'agronomie (programme « zones arides »). Les collègues chercheurs, formés à l'Université de Mar del Plata, étaient internationalement reconnus dans leur discipline, mais tout était à faire sur les microalgues, tant sur le plan du métabolisme que celui de la composition spécifique des populations.

Le programme « Vieiras », centré sur l'étude du pétoncle *Chlamys tehuelcha*, espèce de rand intérêt commercial, était un de ceux axés vers le développement de la Patagonie. En l'occurrence, suite à une convention passée entre la province du Chubut et le C.N.P, ce programme pluridisciplinaire devait :

- conseiller le Territoire sur la **réglementation à mettre en vigueur** pour l'exploitation (systèmes, époques,...) des stocks naturels de *Chlamys tehuelcha*, dont les stocks étaient surexploités.
- étudier les possibilités **d'implantation d'installations conchylicoles** (sites, reproduction, fertilité des eaux) de ce bivalve et de la moule *Mytilus edulis* dans les golfes nord-patagoniques (golfes Nuevo et San Jose).

Dans le cadre de ce programme mes activités ont été centrées sur **l'étude de la Production primaire de ces eaux et ses facteurs limitants**. Je n'oublie pas que dois beaucoup, pour les recherches effectuées sur les facteurs limitant la production primaire, au mois que S. Maestrini est venu passer au CNP. Non seulement sur le plan expérimental –la formation reçue avant mon départ ne s'était pas confrontée aux difficultés de terrain telle le manque de matériel- mais également sur le plan de la valorisation des résultats, Serge m'ayant très vite sensibilisée à l'importance de communiquer ses résultats à la communauté scientifique.

J'ai en outre été amenée à conduire, dans le programme « Vieiras », des opérations d'appoint sur **les organismes zooplanctoniques (R1) et sur les stades larvaires de *Chlamys tehuelcha* (R2)** (reproduction artificielle, recrutement de larves en milieu naturel).

Recherches et résultats :

1) Suivi annuel de la biomasse phytoplanctonique et de la teneur des eaux en sels nutritifs :

Un décalage a été observé entre la constitution de la réserve nutritive (**A3, C3**) et le déclenchement du bloom printanier (**C2, A4**)

2) Etude des facteurs limitant la fertilité des eaux et fertilité potentielle :

Des enrichissements différentiels ont été effectués en petits et grands volumes : tubes à essais et bonbonnes de 10 l (L'utilisation de sacs à dialyse a dû être abandonnée car les manchots les prenant sans doute pour des poissons, venaient les manger. Dix substances enrichissantes, composés seuls ou mélanges, ont été ajoutées. Les expériences en petits volumes, effectuées sur 6 espèces provenant de la collection de la Station Marine d'Endoume et sur les populations naturelles, étaient conduites dans une chambre à culture ; l'incubation en grands volumes des populations naturelles était faite sur les bords du golfe Nuevo. L'évolution de la biomasse était suivie par comptage des cellules, au microscope, et la fertilité potentielle estimée, en fin d'expérience, par analyse des C et N des populations.

Quel que soit le paramètre estimatif de biomasse utilisé, l'azote est apparu comme premier facteur limitant la fertilité des eaux des golfes nord-patagoniques (**A1**), résultat identique à ceux

de la plupart des auteurs ayant travaillé avec des eaux océaniques. Dans les eaux enrichies, une assimilation importante en phosphore n'est pas toujours accompagnée par une assimilation comparable en carbone car, en l'absence de substances complexantes et de vitamines, une bonne part du phosphore est mise en réserve dans les cellules. Cependant, mon travail a pu mettre en évidence (A2) l'action différente des éléments enrichissants sur l'augmentation de la biomasse des cellules et sur leur vitesse d'assimilation du carbone. De plus, il réfute la notion d'existence d'un seul facteur limitant dans le temps puisque les résultats obtenus sur plus d'une année montraient une évolution et une succession des éléments limitants en fonction des époques considérées (A1, C1). Enfin, la composition spécifique des populations initiales ne persiste pas toujours, certaines espèces se développant plus vite que d'autres et ne présentant pas la même limitation (A7) : Ainsi, *Tetraselmis triata*, très utilisée en aquaculture, était plus limitée par l'insuffisance des eaux en fer complexée et en vitamines que par celle en azote. Cette augmentation de la biomasse et la succession des espèces sont des critères importants dès lors que l'on désire l'utiliser à des fins pratiques. Toutefois, les tests de fertilité effectués en inoculant des algues test aux eaux naturelles filtrées ont montré que la fertilité potentielle des eaux n'est, à l'abri des prédateurs, qu'un peu plus de 2 fois supérieures à la biomasse naturelle *in situ*.

Par ailleurs, si la lumière joue un rôle important et est même considérée par certains auteurs comme le facteur limitant le plus important, il s'est avéré que le phytoplancton étudié était fort bien adapté aux intensités lumineuses qu'il recevait et que si la température influait sur la composition spécifique des populations, ce facteur n'était pas limitant de la production primaire.

3) Etude de la production phytoplanctonique :

En ce qui concerne la production primaire annuelle du golfe « San Jose » (A5), et plus particulièrement la production brute ($160 \text{ g C m}^{-2} \text{ an}^{-1}$), elle est très élevée certaines productions journalières pouvant atteindre celles mentionnées à propos des aires de remontées profondes.

4) Synthèse des recherches :

Dans une optique de développement de l'aquaculture envisagée par les responsables argentins, le site de « La Caleta » est conseillé pour des élevages en cultures suspendues, dû a sa production primaire élevée, alors que de site de la « Isla de los Pajaros » est a préférer pour une production intensive de phytoplancton alimentaire. Il n'en reste pas moins que la production maximale pouvant être espérée était d'environ 80 fois inférieure à celle des aires de production mytilicoles les plus intenses. La production d'1 Kg de chair de Mytilacés dulies nécessite la consommation de la biomasse phytoplanctonique d'une colonne d'eau de 2.6 m³ (A6). Par ailleurs, la fertilité à l'abri des prédateurs et sur les eaux enrichies ne serait en moyenne que de deux fois supérieurs à celle observée *in situ*. Il était donc inopportun d'implanter une aquaculture.

Les recherches que j'ai développées en Argentine ont donné lieu à ma thèse de spécialité (T1), la synthèse des recherches conduites par le programme « Vieiras » a conduit à l'énoncé de conseils d'exploitation des stocks naturels, conseils entérinés par le Gouvernement du Chubut ... et suivis par les pêcheurs.

2. BRESIL : 1978 - 1981

PRODUCTION PHYTOPLANCTONIQUE.

Programmes « Lagoa » et « Dilucao ».

« Base Oceanografica Atlantica » (BOA), Brésil, contrat local, couverture du MAE ;

Introduction

Dans le cadre de l'implantation d'un 3^{ème} cycle d'Océanographie à l'université de Rio Grande do Sul, Brésil, la tâche qui m'a été attribuée en tant qu'expert de coopération était de participer à la création du Master en Océanologie de la FURG et, plus personnellement, d'organiser la structuration de la partie inhérente à la biologie du phytoplancton, tant sur le plan de l'enseignement que sur celui de la recherche. Si la durée de mon séjour au Brésil m'a permis de remplir ces clauses, je n'ai, en revanche, pu mener à terme mes propres recherches, effectuées sur la production primaire et qui devaient déboucher sur une thèse d'Etat. Je les ai cependant développées pendant deux ans sur un milieu lagunaire (« Lagoa dos Patos »), son aire de dilution avec les eaux océaniques et sur les eaux de la plate-forme brésilienne de Santa Catarina et de Rio grande du Sul.

Recherches et conclusion :

Pendant deux ans, à partir de sorties hebdomadaires sur la lagune, l'étude taxinomique du phytoplancton a été faite. La plupart des espèces étaient des espèces benthiques (**R3**), mais cette étude, non seulement ne peut se prévaloir d'aucune publication mais les résultats n'ont pas vraiment été exploités et, de même que ceux obtenus sur l'aire de dilution (sorties mensuelles, durant 6 mois) de cette lagune, sont restés « propriété de la Base Océanographique » (!!!). Je mentionnerai simplement que, dans cet écosystème particulier qu'est la Lagoa dos Patos, lagune peu profonde et qui s'étend sur 300 Km, les études entreprises démontraient clairement l'importance que pouvait avoir le compartiment benthique, dont les espèces étaient largement présentes dans les rivières (**C4**) et dans l'aire de dilution de la lagune dans l'océan (**R4**).

Je considère que, dans ma carrière, il s'agit là d'une deuxième étape qui a élargi ma compréhension et ma sensibilisation aux mécanismes de la production primaire en milieu côtier et lagunaire. Je projetais alors de m'intéresser à la production phytobenthique et aux mécanismes se déroulant au niveau du fond, d'autant plus qu'en Argentine déjà, il était apparu que la reminéralisation au niveau du fond pouvait jouer un rôle essentiel pour la production primaire côtière.



Exploitation

1. Périodiques à comité de lecture

1.1. Publications

- A1 **Charpy-Roubaud C.J.**, Charpy L., Maestrini S.Y. (1978). Etude de la production primaire des eaux des golfes nord-patagoniques (Argentine). Détermination des facteurs nutritionnels limitant la fertilité du phytoplancton du golfe "San José". *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, **287** : 539-542.
- A2 **Charpy-Roubaud C.J.**, Charpy L., Maestrini S.Y., M.J. Pizarro (1978). Etude de la production primaire des eaux des golfes nord-patagoniques (Argentine). Estimation de la fertilité potentielle au moyen de tests biologiques. *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, **287** : 1031-1034.
- A3 Charpy L., **Charpy-Roubaud C.J.**, Pizarro M.J. (1980). La production primaire des eaux du Golfe San Jose (Peninsule Valdes, Argentine). I. Parametres physiques et teneurs en sels mineraux. *Hydrobiologia*, **75** : 209-214.
- A4 Charpy L., **Charpy-Roubaud C.J.** (1980). La production primaire des eaux du Golfe San Jose (Peninsule Valdes, Argentine). II. Populations phytoplanctoniques et composition du seston. *Hydrobiologia*, **75** : 215-224.
- A5 Charpy L., **Charpy-Roubaud C.J.** (1980). La production primaire des eaux du Golfe San Jose (Peninsule Valdes, Argentine). III. Estimation de la production phytoplanctonique annuelle. *Hydrobiologia*, **75** : 225-229.
- A6 **Charpy-Roubaud C.J.**, Charpy L., Maestrini S.Y. (1982). Fertilité des eaux côtières nord-patagoniques : facteurs limitant la production du phytoplancton et potentialités d'exploitation mytilicole. *Oceanologica Acta*, **5(2)** : 179-188.
- A7 **Charpy-Roubaud C.J.**, Charpy L., Maestrini S.Y. (1983). Nutrient enrichments of waters of "Golfo de San Jose" (Argentina, 42°S), growth and species selection of phytoplankton. *P.Z.N.I. : Marine Ecology*, **4(1)** : 1-18.

1.2. Périodiques sans comité de lecture:

- B1 **Charpy-Roubaud C.J.** Charpy L (1977). Les orques de Patagonie. *La Plongée*. 44: 15-22.

1.3. Rapports

- R1 **Charpy-Roubaud CJ**, F. Ramirez (1974): El zooplancton del golfo San Jose: estudio qualitativa y quantitativa *Informe interne, Pgm. Vieiras, CNP*: 59pp
- R2 **Charpy-Roubaud CJ** (1975) Estadios larvales de Chlamys tehuelcha, *Informe interne, Pgm. Vieiras* : 39 pp
- R3 **Charpy-Roubaud C** (1979) : Composição fitoplanctonica do saco da Mangueira, Lgoa dos Patos : 17 pp
- R4 **Charpy-Roubaud C** (1979) Características químicas e composição fitoplanctônicas da área de diluição da lagoa dos Patos, *Pgm diluição* : 8-19

1.3. Communications à des congrès, colloques....

- C1 **Charpy-Roubaud C.J.**, Charpy L., Hall M., Maestrini S.Y., Pizarro J.M., Cejas J. (1976). Estudios experimentales de los factores limitante de la production primaria de los golfos Nuevo y San José. *Quarto congreso de oceanografia. Buenos Aires*.
- C2 Charpy L., **Charpy-Roubaud C.J.** (1977). El fitoplancton del golfo San José. *3^{ero} Semin. Oceanogr. Buenos Aires*.
- C3 Charpy L., **Charpy-Roubaud C.J.**, Pizarro J.M. (1977). Estimacion de la production fitoplanctonica del golfo San José. *3^{ero} Semin. Oceanogr. Buenos Aires*
- C4 Mingo R., Falou J, **Charpy-Roubaud C.**, Ribeira N., (1979): Aspectos geologicos do rio Fortenza, *Quinto colloque de geologia*,

1.4. Rapport diplômant

- T1 **Charpy C.J.** Charpy L (1977). Biomasse phytoplanctonique, production primaire et facteurs limitant la fertilité des eaux du golfe San José (Péninsule Valdes, Argentine). **Thèse de 3^{ème} cycle, Université d'Aix-Marseille II**, pp 210. **Recherches personnelle : facteurs limitants, partie en collaboration avec L. Charpy : chimie des eaux et production primaire.**

Chapitre II : France (1981-1982), SMNLR.
Qualité des eaux, valorisation d'une région.

Et pourquoi maintenant un chapitre « France » ?

Parce les activités que j'ai effectuées alors ne consistaient pas en recherches personnelles mais étaient essentiellement des activités de « gestion » de projets, études et recherches.

Introduction

De retour en France, aucune intégration dans un Organisme de recherches n'était possible, tout au moins rapidement (les étudiants « d'aujourd'hui » savent-ils que la pénurie de poste ne date pas d'aujourd'hui et qu'il faut se battre sans jamais désespérer ?...). Or il fallait bien assurer la subsistance de la famille, d'autant plus qu'elle comptait maintenant un bébé d'1 an. Le seul poste trouvé a été celui d'hydrobiologiste au Service Maritime et de Navigation du Languedoc-Roussillon (Montpellier), statut de technicien, emploi de « cadre ». « De toutes façons, la fonction que j'allais y occuper me permettrait au moins de garder contact avec le milieu de mon métier... ». De plus, si mes activités en Amérique du sud m'avaient permis de faire mes premières armes et d'acquérir de l'expérience en recherche, enseignement, direction de personnel et de structures, il manquait le créneau « gestion ». Et c'est ce qui allait m'être confié très vite : gestion –non pas « financière » mais « intellectuelle »- d'études, d'élaboration et d'évaluation de dossiers. De fait, les activités qui ont été les miennes durant mon contrat au SMNLR ont été comme une parenthèse complémentaire au métier que j'avais appris.

Activités

Ainsi, durant mon appartenance au S.M.N.L.R. j'ai travaillé sur des **études d'environnement**. Celles-ci concernaient la surveillance de la qualité des eaux, la résolution des problèmes liés à la pollution, les études sur les potentialités de la côte du Languedoc-Roussillon en aquaculture et sur l'aménagement de ses étangs.

Plus précisément, mon rôle était essentiellement d'assurer la **liaison entre le S.M.N.L.R. et les Institutions scientifiques ou les élus locaux** de statuer sur les plans d'études de la pollution des milieux lagunaires et marins, d'en coordonner le développement et d'en juger les rapports.

Par ailleurs, j'ai participé à l'élaboration de cartes de qualité des eaux, relevés et cartographies des sources de pollution et des potentialités productives des étangs (**R5, R6**). Après quelques mois, mon emploi « d'adjointe au chef de la cellule anti-pollution » se doublait de celui « d'adjointe au délégué des Affaires Maritimes », à la demande de ce dernier. J'ai alors été amenée à donner mon avis et à intervenir sur d'ambitieux projets d'aménagement de la région.

Conclusion

Mon intégration au S.M.N.L.R. (France), n'a autorisé aucun travail scientifique personnel ; j'ai cependant pu acquérir une bonne expérience des problèmes liés aux recherches appliquées et de l'organisation de programmes à grande échelle, à long terme et faisant appel aux compétences de plusieurs Instituts appartenant à des Ministères différents.

Exploitation : Rapports dont deux à possible diffusion

R5 Charpy-Roubaud C (1982): Rejets pirates de la côte Montpelliéraine : 67 pp

R6 Charpy-Roubaud C (1982): Aire de dilution d'une pollution simulée au débouché de l'Hérault : 12pp

Chapitre III : Tahiti

Les fonds de lagons d'atolls : production primaire et biogéochimie

Tout simplement : Tahiti ou

... « le retour aux sources, par les chemins de l'incertitude et de la foi »



Introduction

Depuis 1982, le Centre ORSTOM de Tahiti développait le programme ATOLL (Fiche 1), dont l'objectif était la connaissance du fonctionnement des atolls de Polynésie Française. Le contexte scientifique, l'insertion du programme ATOLL dans le dispositif polynésien, les problématique et structure de ce programme, de même que la synthèse des résultats des différentes disciplines investies dans le programme peuvent être trouvés dans le document de travail **S3**. Le programme ATOLL s'est terminé en 1988. Durant la phase d'exploitation des résultats (**S4**), les lacunes à combler pour mieux cerner le cycle de la matière sont clairement apparues ; L. Charpy et moi-même avons élaboré le programme ATOLL 2. Il s'est affiné et est devenu le programme CYEL (Fiche 2), qui s'est déroulé de 1991 à 1998 (fin de la phase terrain en 1995) et dont la mise en place est explicitée dans les documents **D1** et **D2**.

L'atoll cible des programmes ATOLL et CYEL a été Tikehau, atoll des Tuamotu possédant une passe, choisi pour ses facilités de liaisons avec Tahiti et la présence d'activités de pêche, une des ressources de la Polynésie française. Au départ, trois disciplines étaient essentiellement représentées dans le programme ATOLL : la production primaire de la colonne d'eau, le zoobenthos et les poissons. La mise en place au sein de ce programme de l'opération que j'ai planifiée, a permis d'appréhender l'importance du compartiment microphytobenthique dans le fonctionnement des lagons d'atolls. Pour approcher la compréhension des phénomènes observés, les recherches ont ensuite été étendues à la géochimie, aux phénomènes de diagénèse précoce (qui est celle qui intéresse les sédiments imbibés d'eau) et aux flux d'éléments nutritifs à l'interface eau-sédiment (I.E.S.). Les techniques employées étaient alors récentes (« peeper » et chambres benthiques). Dans le programme CYEL mes actions de recherches ont porté d'avantage sur la biogéochimie, sur l'influence des pinacles des fonds de lagons et sur la fixation de l'azote moléculaire (opération en partie financée par le PNRCO) par les communautés microbenthiques.

Les données obtenues sur Tikehau ont pu être complétées par ma participation à deux programmes, annexes pour mon temps d'investissement, développés sur l'un d'un atoll fermé et l'autre sur un ensemble d'atolls. Le programme PGRN (Programme Général de Recherches sur la Nacre, 1992-1995, fiche 3), mis en place suite à une convention avec l'EVAAM, Organisme territorial, a été mené sur Takapoto, atoll fermé où la culture de *Pinctata margaritifera*, huître perlière, est très intense. Le programme TYPATOLL (1995-1998, fiche 4, financé par le PNRCO) a apporté sur dix atolls des Tuamotu de typologie différente, des données de biomasse microvégétale et caractéristiques géochimiques des sédiments ; la durée des expériences pour étudier les flux benthiques (production, fixation d'azote moléculaire, flux de composés chimiques à l'interface eau-sédiment) n'était pas compatible avec celle de « visite » des atolls, ce qui ne devait permettre qu'une exploitation limitée du fonctionnement biologique du compartiment primaire benthique.

Enfin, les caractéristiques du métabolisme microphytobenthique et des composés organiques du sédiment des lagons d'atolls ont pu être comparées à celles d'un île haute qui n'avait jamais été étudiée ; soit celles du lagon de Dravuni, dans le Grand Récif de l'Astrolabe, Fidji, qui présente de très grandes potentialités de tourisme. Cette étude s'est faite grâce à la campagne ASTRO

(D3, D4), faite dans la cadre d'une coopération scientifique à la mise en place de laquelle j'ai été acteur principal et soutenue par le MAE.

Fiche 1 :

Programme ATOLL (1983 – 1988)*Fonctionnement des lagons d'atolls***ORSTOM*****Tikehau : passe, pêcheries*****Etudes :**

Le Site

Le Milieu physique

Hydrodynamisme (X. Lenhardt)

La Chimie

Les eaux libres (L. Charpy)

Les eaux interstitielles (C. Charpy-Roubaud)

Le Milieu vivant

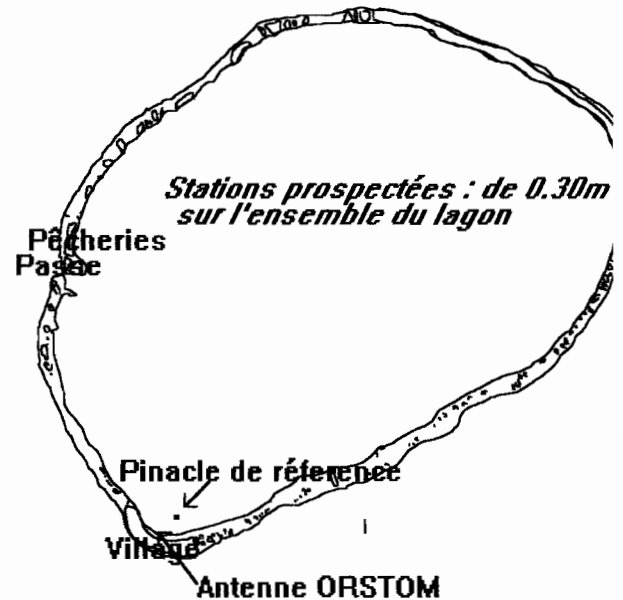
Le Phytoplancton (L. Charpy)

Le Microphytobenthos (C. Charpy-Roubaud)

Les habitats (A. Intes)

Le Zoobenthos (A. Intes)

Les Poissons (E. Morize, B. Caillart)

**Motivations justifiant la mise en place du programme : de deux ordres :**

- 1) Scientifiques : Le concept d'atoll oasis s'applique-t-il aux atolls de Polynésie ?
- 2) Economiques : Les ressources exploitées sont presque toutes lagonaires et c'est pourquoi l'étude des lagons d'atolls est un thème prioritaire. La gestion de ces ressources conditionne la vie des populations insulaires et contribue fortement à l'économie du Territoire

Problématique et structure :

Le problème posé était « Quelle est la production des lagons d'atolls et sa dynamique »? Deux objectifs ont été poursuivis pour rechercher des éléments de réponse à la question posée : 1) évaluation de la fertilité de l'écosystème 2) Nature et potentiel des ressources d'intérêt économique

Le programme a fonctionné à base d'opérations de recherches (op.) sur 1) l'environnement (op. ENVAT) 2) la matière organique particulaire (op. MOPAT) 3) la production phytobenthique et les flux à l'interface eau-sédiment (op. PROBAT), 4) les habitats marins (op. HABAT), 5) le zoobenthos (op. BENTAT), 6) les poissons et la pêche (op. HALIAT)

Collaborations:

ORSTOM Nouméa, COM, l'IFREMER, Universités de Perpignan, Paris VI, Paris VII, EVAAM.

Financement : ORSTOM

Fiche 2 : **Programme CYEL (1990 – 1998)**
CYcle de la matière et de l'Énergie dans les Lagons d'atolls

Tikehau toujours...

ORSTOM
PGRN

1990-1995 : phase terrain :

Etudes

La colonne d'eau

Les bactéries (P. Dufour, J-P. Torreton)

Le picoplancton (L. Charpy)

La fixation d'azote moléculaire (L. Lemasson, L. Charpy)

La chimie (L. Lemasson)

Le fond

Le vivant

La meiofaune (P. Buat)

La macrofaune (C. Hily)

La géochimie

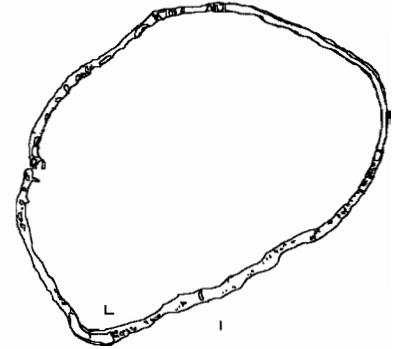
La composition élémentaire (C. Charpy-Roubaud)

Les flux à l'IES (C. Charpy-Roubaud)

La fixation d'azote moléculaire (C. Charpy-Roubaud)

Les pinnacles

Leur influence sur les eaux libres (L. Charpy) et sur les sédiments (C. Charpy-Roubaud)



1995-1998 : Phase exploitation

Les chercheurs ont pour la plupart regagné la métropole pour exploiter et rédiger les résultats obtenus.

Motivations justifiant la mise en place du programme :

Les recherches développées dans le programme ATOLL et leurs exploitation et synthèse ont fait surgir des hypothèses pour expliquer certains flux, comme ceux de la production primaire. connaître le cycle de la matière et de l'énergie dans le lagon de Tikehau. De plus, certains compartiments, qui entrent dans le cycle de la matière et de l'énergie n'avaient pas été étudiés.

Problématique et structure :

Le programme a comporté ... thèmes de recherches : 1) la boucle microbienne 2) la fixation d'azote moléculaire 3) les substrats durs 4).....

Collaborations:

Universités de Paris VII, de Perpignan, de Sydney ; ORSTOM Nouméa, COM.

Financement : ORSTOM, PNRCO

Fiche 3 : Programme PGRN (1991 – 1995)
- Programme Général de Recherche sur la Nacre -

Takapoto : sans passe, nacrier

EVAAM (COORDINATEUR)

ORSTOM

EPHE

IFREMER

UFP

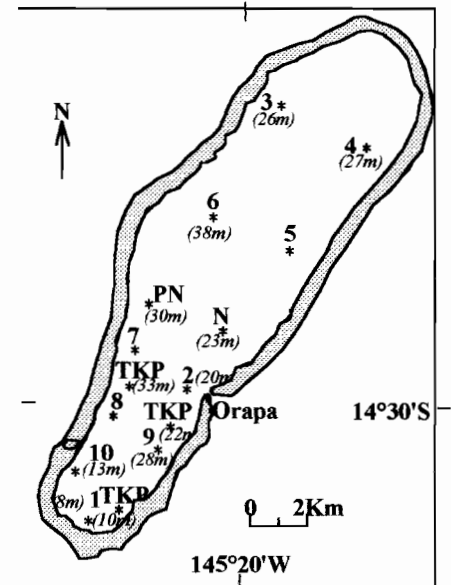
COM

UNIV. ORLEANS

UNIV. PARIS VI

Motivation justifiant la mise en place du programme :

Suite aux mortalités massives qui ont décimé les élevages de nacres dans certains atolls en 1985, la Polynésie a décidé de mettre en place un programme pluridisciplinaire faisant intervenir divers Organismes du Territoire et de la France métropolitaine afin d'établir des données fiables pour la gestion du lagon et de l'activité nacrrière



Problématique et structure :

La question posée était "Comment gérer les ressources nacrrières connaissant le fonctionnement de l'atoll?" Pour répondre à cette question, les objectifs à atteindre étaient de rechercher les causes de mortalité dans les élevages de nacres, améliorer les connaissances sur la biologie des huîtres perlières, établir les bases du fonctionnement de l'atoll.

Le programme a fonctionné sur la base de dix-neuf actions de recherches, portant respectivement sur : recherche des organismes provoquant des maladies chez les nacres, étude de la grégarine, problèmes de dégradation des coquilles, comparaison des nacres de Polynésie française, atlas anatomique de l'animal, conditions de reproduction, modalités de croissance des nacres en élevage, respiration, alimentation, évaluation des stocks naturels, MOP, sa valeur nutritive, son devenir, producteurs primaires, bactéries, zooplancton, stocks des autres coquillages de l'atoll, compétiteurs.

Les participants à ce programme ont été très nombreux. Mon action s'est située sur les études de la Production Primaire

Financement : Polynésie française, Communauté européenne,

Fiche 4 : Le Programme TYPATOLL (1995-1998)
Influence de la Typologie des atolls sur dix
Atolls des Tuamotu

PNRCO
Orstom

Etudes :

La colonne d'eau

La Production primaire (L. Charpy, J. Pages)

Les bactéries (P. Dufour, P. Torretton)

Le sédiment

La composition élémentaire

(C. Charpy-Roubaud)

La granulométrie (C. Chevillon)

La biomasse végétale

(C. Charpy-Roubaud)

Le benthos

Les macroalgues (C. Payri)

Les poissons (M. Kulbicki, M. Harmelin-Vivien)

Téledétection- Modélisation

(S. Andrefouett)

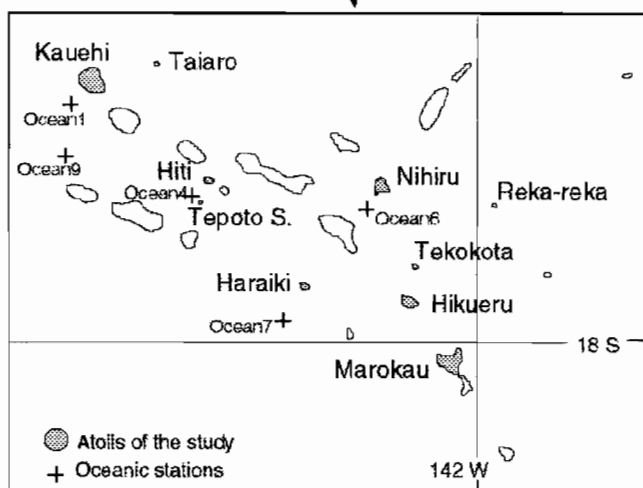
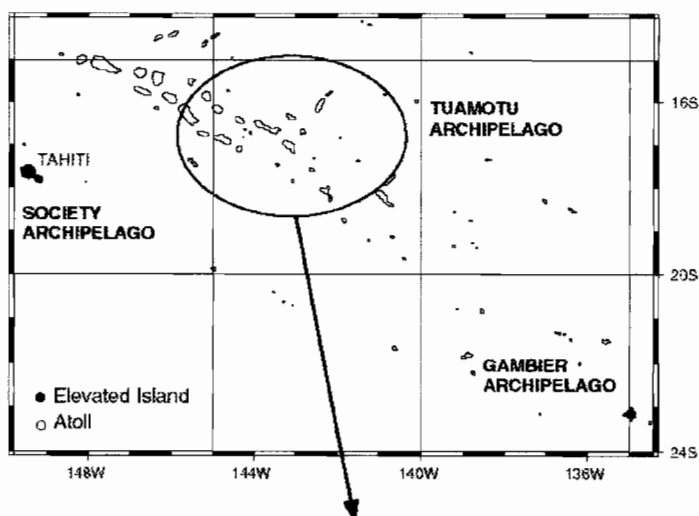
Motivations justifiant la mise en place du programme : deux ordres

- 1) Scientifiques : étudier les variations du fonctionnement des lagons en fonction du type d'atoll (morphologie).
- 2) Socio-Economiques : proposer les usages préférentiels (pêche, perliculture, tourisme, réserve naturelle, etc.) des lagons en fonction du type d'atoll.

Problématique et structure :

La question posée était : la typologie des atolls génère-t-elle leur richesse ?

Le programme a été développé à partir de quatre campagnes océanographiques destinées aux études par les différentes disciplines regroupées en "« colonne d'eau-sédiment » et « benthos-poissons ». Les différentes phases du programme sont : 1) base de données et de connaissances 2) Traitement des données et rédaction d'articles par disciplines 3) Analyse numérique interdisciplinaire et modélisation 4) Validation des modèles 5) Typologie des lagons d'atolls 6) Restitution sociale des résultats.



Financement : PNRCO, ORSTOM, Territoire, Marine Nationale

Fiche 5 : **Campagne ASTRO (1993)**
Etude d'un lagon d'île haute du Grand Récif de l' Astrolabe, Fidji.

Dravuni

ORSTOM
USP

Etudes :

La colonne d'eau (Responsable L. Charpy)

Les bactéries (J-P. Torreton)

Le picoplancton (L. Charpy)

Le picoplancton (J. Blanchot)

La chimie (L. Charpy, N. Harrison, M. Maata)

Le fond (Responsable C. Charpy-Roubaud)

Le vivant

Le microphytobenthos (C. Charpy-Roubaud)

La meiofaune (G. Boucher)

Le macrobenthos (J. Clavier, P. Newell)

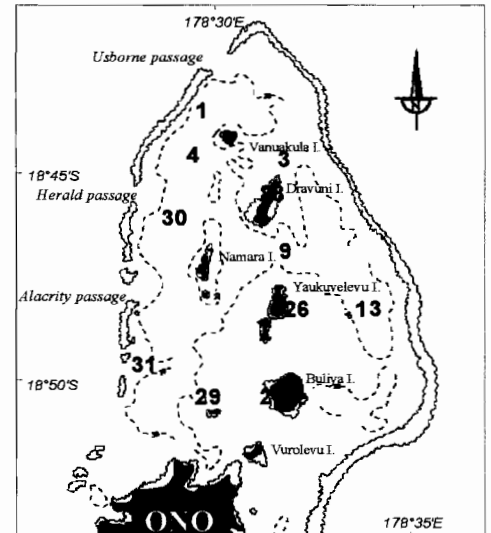
La géochimie

La sédimentologie (C. Chevillon)

La composition élémentaire (C. Charpy-Roubaud)

La minéralisation et les flux à l'IES (C. Charpy-Roubaud, G. Sarazin)

La fixation d'azote moléculaire (C. Charpy-Roubaud)



Contexte et motivations justifiant la campagne :

Cette campagne a été effectuée dans le cadre de la coopération établie entre l'ORSTOM et l'Université du Pacifique Sud (USP). Le lagon de Dravuni est un centre important pour les recherches sur les récifs et sur les lagons du GAR. Une étude de base y avait été développée en 1988 par le Marine Pollution Research Group. La USP souhaitait compléter cette étude pour acquérir une meilleure connaissance du milieu et comparer le lagon du DAR avec les lagons de Polynésie française, bien étudiés par ailleurs par le biais de programmes français.

Structure :

La campagne s'est déroulée sur un mois, à bord du NO Alis, de l'ORSTOM, pour les recherches développées sur la colonne d'eau (responsable L. Charpy) et avec le NO Aphareus, de l'USP, pour les études sur le sédiment (responsable C. Charpy-Roubaud).

Participants et Collaborations :

Au total 18 chercheurs, y compris ceux des collaborations établies avec l'Université de Perpignan, l'Université Paris VII et le Muséum d'Histoire Naturelle, Paris.

Financement : MAE, ORSTOM, USP

I. BIOMASSE

Introduction

La biomasse peut être indirectement estimée par l'étude des pigments photosynthétiques : 1) la chlorophylle a « active » intervient directement dans la photosynthèse et est donc « le premier indice » à considérer. 2) les plastes des cellules microphytobenthiques sont particulièrement riches en pigments dits « accessoires », tels les chlorophylles b et c et les caroténoïdes : ces pigments ont la capacité d'absorber l'énergie lumineuse à différentes longueurs d'onde et de transférer cette énergie sur la chlorophylle a. Ils peuvent donc jouer un rôle primordial dans la photosynthèse de ces organismes qui se développent à la surface de sédiments parfois profonds et sont aussi, de toutes façons, enfouis dans le sédiment. 3) les phaeopigments sont les produits de dégradation des chlorophylles. 4) la chlorophylle a « totale » est la somme « chlorophylle a + phaeophytine a ». Les analyses ont donc porté sur les points 1 à 4.

L'ATP est reconnu comme un paramètre très important pour estimer la biomasse : les molécules d'ATP se dégradent instantanément à la mort des organismes mais sont présentes dans tous les organismes vivants. Cependant, le seul dosage de l'ATP ne permet pas d'estimer les contributions respectives des micro-organismes appartenant aux différents compartiments : végétal (microphytobenthos), bactérien et animal (meiofaune, représentée par des organismes de taille 1 mm).

La comparaison entre les quantités de carbone organique, estimées respectivement à partir de la chlorophylle et de l'ATP, permet de faire une estimation plus juste de la biomasse microphytobenthique présente dans les sédiments de l'atoll.

Le travail effectué a permis de mettre au point une méthodologie dans un domaine d'études dont l'impact écologique n'est pas toujours estimé à sa juste valeur, malgré les « progrès » et pour lequel les méthodes d'études ne sont pas encore unanimement reconnues.

Résultats et discussion

ATP

De mes premiers tests et expérimentations, il est ressorti que le dosage de l'A.T.P. selon la méthode de KARL n'était pas adapté aux sédiments trop carbonatés des fonds d'atolls. C'est la méthode de Bancroft *et al.* (1976) qui a été utilisée.

L'ATP, avec une moyenne de 4.1 mg m⁻² (**B2, C8**) dans les sédiments de surface, est faible. Sa distribution verticale est hétérogène : les pics observés peuvent être attribués à l'existence de microorganismes hétérotrophes, aucune corrélation n'ayant été mise en évidence avec la teneur en pigments de ces niveaux de sédiment. Dans la couche superficielle, le carbone phytobenthique, représente 76% du carbone vivant total (**L2**).

Pigments

La variabilité des concentrations en pigments photosynthétiques (**B2**) n'apparaît pas en priorité liée à la profondeur des stations prospectées (0.60 m à 40 m) et ceci pour tous les pigments considérés. Par ailleurs, bien que l'excès d'énergie lumineuse puisse être un facteur limitant la photosynthèse par photo-oxidation, le microphytobenthos des fonds de lagon n'est pas apparu inhibé par l'éclairement, maximal à ces latitudes (**A9, C9**). Dans l'ensemble, les valeurs observées sur les 5 premiers millimètres, ont, pour tous les lagons d'atolls prospectés, une moyenne avoisinant les 10 mg de chlorophylle par m². Cette valeur est 4 fois plus faible que celle estimée pour les sédiments de Nosy-Bé (Madagascar) par Plante-Cuny (1978).

La présence des chlorophylles a été observée dans la profondeur des sédiments (Fig.1) pour toutes les stations, sans discrimination de leur profondeur ; à -10 cm, la chlorophylle active représente encore 17.5% de la chlorophylle active de la couche superficielle. la cause est peut-être à rechercher dans l'hydrodynamisme du lagon ou dans une possible migration volontaire ou non (bioturbation) des organismes dans le substrat. Excepté la chlorophylle b, qui augmente nettement avec la profondeur dans le sédiment, tous les autres pigments diminuent avec l'enfouissement à partir du premier 0.5 cm.

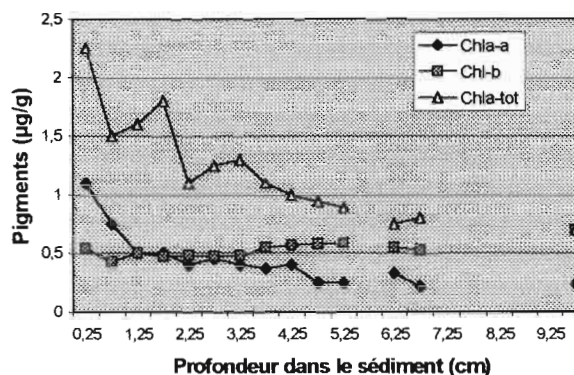


Fig. 1 : Distribution des pigments dans la profondeur des sédiments

Comparaison avec la biomasse phytoplanctonique de Tikehau :

La valeur moyenne de chlorophylle active, répartie de façon homogène dans la colonne d'eau, est de l'ordre de 0.2 mg m^{-3} (Charpy 1985). Les biomasses microalgales benthique et planctonique serait donc égales à partir d'une profondeur d'intégration de 50 m (B3, L2). Le pourcentage de carbone phytobenthique (A10, C6) est beaucoup plus élevé que le pourcentage de carbone phytoplanctonique, estimé par Charpy (1985) à 14%.

Etude des pigments par HPLC : une étude que je n'ai pas été matériellement en mesure de mener à terme.

En 1991, le programme CYEL soumettait auprès de l'ORSTOM la demande d'acquisition d'une chaîne HPLC. Elle est arrivée sur le Territoire en fin 1992. Le modèle très moderne n'avait rien à voir avec les chaînes sur lesquelles j'avais fait mon initiation à cette méthode. En particulier, tout le système informatisé de saisies de données (logiciels PDA et Maxima) a posé de gros problèmes d'utilisation ; et ce d'autant plus qu'une des fonctions ne marchait pas. De plus, les méthodes généralement utilisées ne parvenait pas à donner une bonne séparation des pigments des mates algales. Or, c'est essentiellement sur ces communautés que la technique de l'HPLC, fastidieuse et coûteuse, trouvait sa raison d'être employée. En effet, ces mates microbiales sont essentiellement composée de cyanobactéries et de bactéries qui, outre les chlorophylles, possèdent des pigments qui d'une part leur sont caractéristiques et, d'autre part, peuvent de plus expliquer leur biologie.

Tableau 1 : Gradient d'éluion

Temps (mn)	Flux (ml/mn)	A %	B %	Sparge (ml/mn)
t0	1.5	55	45	20
30	1.5	1	99	20
45	1.5	1	99	20
46	1.5	55	45	20

J'ai finalement réussi à mettre au point une méthode (Tab.1) qui, en utilisant deux solvants et un temps relativement long d'éluion, permettait une bonne séparation des pigments.

solvant A: 50% H_2O + 25% MeOH+25%. CH_3CN
solvant B: 50% MeOH+50% CH_3CN

C'est ensuite posé le problème des standards, pour confirmer certaines déterminations et surtout quantifier les résultats obtenus. J'ai fabriqué certains d'entre eux, avec beaucoup de travail car je ne disposais ni de la colonne adéquate, ni d'un passeur automatique d'échantillons... et mon temps de recherches ne pouvait être consacré à 100% à l'étude des pigments par HPLC. En 1995, alors que je voyais enfin proche la récompense des investissements financier et de mon temps, sachant auprès de quels laboratoires (communiqués par M-R Plante) j'allais pouvoir me procurer des standards, je suis revenue en métropole, pensant que la chaîne HPLC, dont j'étais

seule utilisatrice, allait être rapatriée avec moi. Pour des besoins de service (!) il a été décidé qu'elle allait rester encore 6 mois à Tahiti.. Le COM a acquis une chaîne HPLC dont il m'a cordialement été proposée l'utilisation. Cela sous-entendait l'apprentissage du nouveau logiciel de saisie et traitement de données, ce que je ne pouvais faire passer en priorité dans mes activités : je n'étais pas sûre de pouvoir calibrer cette chaîne avec celle utilisée à Tahiti, de façon à ne pas perdre les 580 échantillons passés là-bas. J'ai préféré attendre le rapatriement de la chaîne HPLC de Tahiti. Mais il semblerait qu'elle doive rester acquise au Territoire.

La non concrétisation, par un travail publié, des efforts et du temps passé sur l'étude des pigments des mates par HPLC reste une grande frustration pour moi. Et il reste dans ma ferme intention de ne pas m'en tenir à ce qui est un échec, même si je n'en suis en rien responsable. En ce qui concerne les échantillons passés sur la chaîne de Tahiti, la seule exploitation possible sera de traiter les histogrammes en raisonnant sur les aires des pics ; cela ne permettra pas le calcul de la concentration des pigments et donc pas, non plus, de comparer la richesse respective des pigments. En revanche, la richesse en un pigment donné pourra être comparé pour les différentes communautés étudiées.

II. Production primaire des fonds blancs

Dans les lagons d'atolls, qui sont des écosystèmes côtiers bénéficiant d'un maximum d'éclairement, la production primaire joue un rôle important (S1) et sa quantification incontournable dans une étude de fonctionnement.

Les étapes pour affiner la méthodologie ont consisté (B3, B4) en :

- 1) Tests comparatifs des deux méthodes les plus couramment utilisées ont été effectués. J'ai pu observer que les estimations de production par la technique du ^{14}C posaient des problèmes et devaient plutôt être faites par la technique de l' $^{18}\text{O}_2$, ainsi que le présentait déjà A. Sournia. Les estimations de production ont donc été faites par des bilans d' O_2 obtenus sur les populations de « sable blanc » incubées sous des enceintes claires et d'autres sombres, enfoncées de 5 cm dans le sédiment.
- 2) Comparaison des valeurs de production estimée à partir des teneurs en oxygène mesurées directement dans des enceintes (sonde YSI) et à partir des bouteilles à BOD (prélèvement dans les enceintes, avec une seringue, d'eau incubée : les résultats obtenus par les deux méthodologies sont comparables.
 - 1) Tests de reproductibilité des méthodologies choisies.
 - 2) Cinétique de production durant les 12 heures de jours, afin de suivre l'évolution journalière et de déterminer le moment et la durée les plus adéquats pour les incubations de courte durée. L'énergie lumineuse a été mesurée, durant ces cinétiques, à l'aide d'un solarimètre LICOR avec une période d'intégration de 15 mn ; le pourcentage d'énergie arrivant au niveau des incubations a été obtenu à l'aide d'un quantummètre LICOR équipé d'une cellule sphérique

Résultats – discussion

Les cinétiques de production ont montré (A8) que: 1) les processus de photosynthèse l'ont toujours emporté sur la respiration. 2) la photosynthèse est maximale à midi et la respiration est à peu près constante. 3) les productions suivent une évolution identique à celle de l'énergie lumineuse. 4) les plus fortes irradiances n'inhibent pas le phyto-benthos étudié.

L'étude de l'énergie lumineuse a montré (A9) que les pourcentages mesurés en surface décroissent avec la profondeur (Fig. 2) suivant la relation exponentielle :

$$\% \text{ d'énergie incidente} = e^{(40.45 - 0.066Z)}$$

A partir des résultats des incubations de courte durée, beaucoup plus nombreuses, j'ai pu établir que :

1) il existe (Fig. 3) entre production journalière par m² et profondeur la relation.

$$PJ(O_2) = - 25.5 \text{ Profondeur} + 1005$$

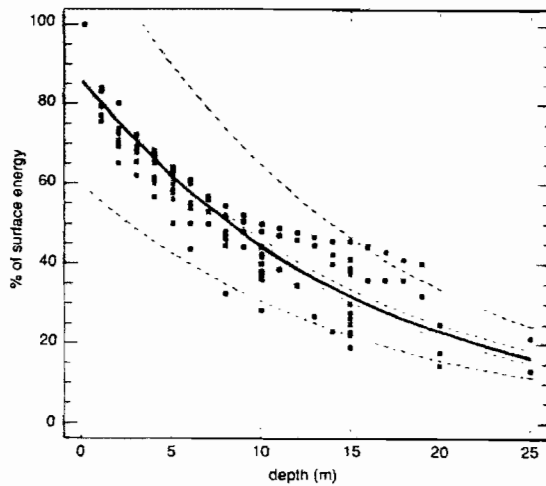


Fig. 2 : Régression Energie-Profondeur

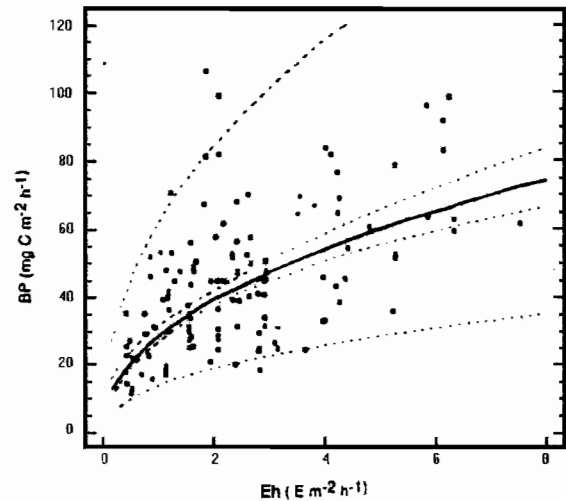


Fig. 3: Régression Prod.bent-Energie

2) la profondeur pour laquelle la PJ(O₂) s'annule est 39 m ; la quasi-totalité des fonds du lagon de Tikehau participe donc à la production primaire. Compte tenu des surfaces des tranches bathymétriques, c'est la tranche [20-25] m qui contribue le plus à cette production.

En utilisant l'équation de Mc Closkey *et al.* (1978), soit :

$$PB(gC m^{-2}) = [PN (gO_2 m^{-2}) 0.375 PQ] + [R (gO_2 m^{-2}) 0.375 RQ]$$

où : PB (production brute) = PN (production nette) + R (respiration), PQ et RQ étant choisis égaux à 1, faute d'avoir pu être déterminés et bien que susceptibles de varier (NDOC),

j'ai pu estimer la PB journalière moyenne phyto-benthique des fonds blancs de Tikehau :

$$PB(gC m^{-2}) = 0.44g C m^{-2} j^{-1}$$

La comparaison entre les productions primaires benthique, planctonique et totale du lagon montre (Fig. 4) que la production phyto-benthique l'emporte sur la production de la colonne d'eau pour les fonds de 0-10 m, lui est équivalente pour les fonds [10-15]m, limite au-delà de laquelle la production phytoplanctonique l'emporte. Les deux types de production se « compensent », la production totale reste à peu près constante quelle que soit la profondeur considérée.

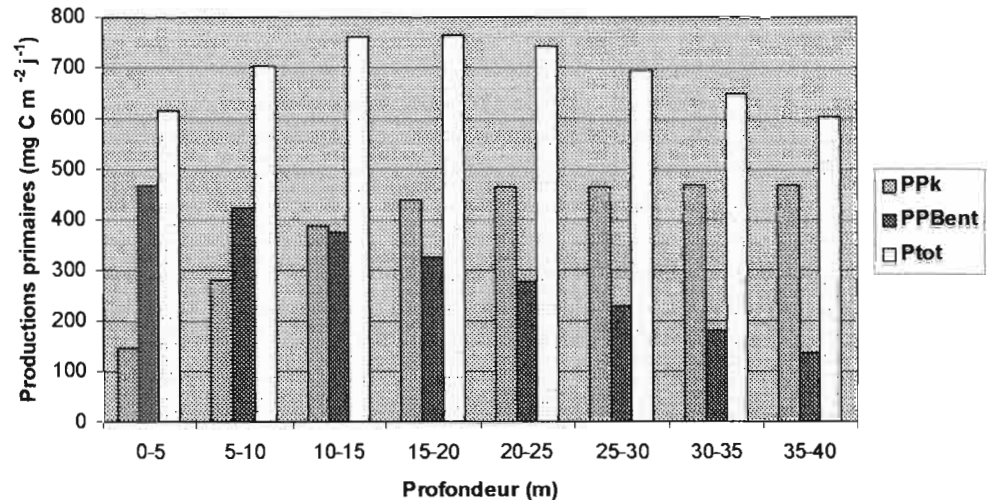


Fig.4 : Productions primaires benthique (PPBent), planctonique (PPk) et totale (Ptot) du lagon de tikehau.

Takapoto

L'étude des biomasse et production primaire de Takapoto (**R10, R11**) présentait deux intérêts :

- 1) Takapoto est un atoll surexploité par la culture de l'huître perlière *Pinctata margaritifera*. Dans le cas de culture de nacres, il n'existait aucune certitude sur l'importance directe des producteurs primaires pour les bivalves considérés. Toutefois, ces derniers étant des filtreurs, ils se nourrissent de matière organique particulaire (MOP), qu'elle soit morte ou vivante. L'objectif de la fiche « productions primaires » du PGRN était double, visant à la connaissance de l'environnement de la nacre et à approcher le rôle que pouvaient jouer les producteurs primaires dans cet environnement
- 2) Par ailleurs, les recherches menées à Takapoto permettaient la comparaison de l'environnement d'un atoll fermé avec celui d'un atoll ouvert (Tikehau).

Les méthodologies d'étude de la Production primaire et des caractéristiques géochimiques des sédiments ont été les mêmes que celles utilisées à Tikehau. Les stations ont été réparties sur l'ensemble du lagon.

La biomasse (6 mg Chl m^{-2} en moyenne) est légèrement plus faible que celle observée à Tikehau. Ses valeurs les plus élevées ont été observées aux stations de plus grande abondance de nacres. En revanche, la proximité de ces élevages est apparue n'avoir aucune influence sur la production microalgale ; le rôle des microvégétaux benthiques n'est donc pas, a priori, à rechercher dans l'alimentation des nacres. La production, dont la valeur moyenne est de $0.14 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (soit moitié moindre qu'à Tikehau), est presque exclusivement liée à la profondeur (**C10**). Pour le compartiment benthique ; ces deux paramètres sont liés par la relation :

$$P = -3.77 \text{ Profondeur} + 69.04$$

III. Géochimie et chimie

1) Composition élémentaire des sédiments

La quantification des éléments organiques des sédiments est importante car les besoins en nutriments de la production primaire dépendent en grande partie du recyclage –minéralisation– du matériel sédimentaire. Un des principaux facteurs gouvernant le taux de régénération des nutriments est la disponibilité de la matière organique incorporée aux sédiments suite à sa sédimentation depuis la colonne d'eau. Par ailleurs, la teneur des sédiments en N et C est un bon indicateur de l'état de la matière organique et de son origine.

L'étude a porté sur l'ensemble des fonds de lagon en insistant sur l'influence que pouvaient avoir les pinnacles (estimés à 500 pour le lagon de Tikehau) sur la composition élémentaire des sédiments.

Les résultats, qui sont en fin d'exploitation montrent que les sédiments de Tikehau sont plus riches en carbone organique que ceux de Takapoto (0.44% contre 0.26%) alors que les teneurs en azote organique sont comparables (de l'ordre de 0.027%). Pour l'ensemble du lagon, la matière organique des sédiments de Tikehau n'est pas dégradée (C/N = 9.5) alors que celle de Takapoto l'est (C/N = 15.75).

L'influence des pinnacles sur la matière organique de la colonne d'eau (A16) est moins nette que sur le sédiment pour lesquels, à proximité de ces formations coralliennes, on observe deux zones présentant des caractéristiques différentes (A23) : la zone « au vent », celle sous le vent et celle entourant le pied du pinnacle. Quantitativement, les sédiments situés à la base du pinnacle sont beaucoup plus riches, en raison de la sédimentation des particules exportées du substrat dur. Cet apport peut-être notablement augmenté lors de tempêtes. Cette richesse décroît avec l'éloignement par rapport au pinnacle. Parallèlement, côté sous le vent, plus cette distance augmente, plus la matière organique est dégradée ; en revanche, côté sous le vent, la matière organique n'est pas dégradée, phénomène sans doute imputable à un hydrodynamisme plus actif.

2) Bilan d'éléments nutritifs :

L'études des flux d'éléments nutritifs horizontaux dans la colonne d'eau et verticaux depuis le sédiment vers la colonne d'eau entrait dans l'objectif de celle de l'étude du cycle de la matière et de l'énergie.

1) Flux horizontaux dans la couche de surface

Les budgets de l'azote et du phosphore ont été établis d'une part entre les eaux lagunaires et celles océaniques (C9, A13, L1) afin d'évaluer l'équilibre entre la matière sortante du lagon et celle qui y entrait et d'autre part entre l'amont et l'aval des pinnacles, afin d'estimer l'influence de ces derniers sur la composition et la quantité de matière organique lagunaire (C15, C18).

Il est apparu que si le phosphore passe de la forme minérale à celle organique, il n'en reste pas moins qu'il présente un budget « lagon-voisinage de l'atoll » parfaitement équilibré (C5) ; le budget de l'azote, lui, est déséquilibré : il ressort plus d'azote qu'il n'en rentre (A11, A12).. L'hypothèse que nous avons émise à cet enrichissement des eaux océaniques durant leur transit lagunaires est celle de la fixation d'azote, phénomène démontré dans de nombreux écosystèmes coralliens.

Les teneurs plus élevées au voisinage de l'atoll que dans les eaux moins proches (A14) sont explicables par un enrichissement dû à des mouvements turbulents verticaux, hypothèse vérifiée au voisinage d'autres atolls et îles hautes, selon les résultats trouvés dans la littérature.

3) Les flux verticaux à l'interface eau-sédiment

Les flux verticaux ont été mesurés à l'interface eau-sédiment. Cette étude visait à savoir si le sédiment étaient un piège ou une source en éléments nutritifs. De plus, elle contribuait à l'étude

de l'hypothèse émise par B. Wauthy et F. Rougérie, soit, en 1993, l'existence de remontées d'eaux profondes, riches en nutriments, au niveau de l'atoll et de ses fonds.

L'étude des flux à l'interface eau-sédiment a été effectuée sur 8 stations (profondeur =13m à 37 m) réparties sur l'ensemble du lagon (C7, A15). La méthode utilisée est celle des « peepers », qui permet d'établir les gradients de concentrations. Les flux sont calculés à partir des gradients de concentrations, en utilisant les équations de Rutgers van der Loeff *et al.* (1984) suivant la première loi de diffusion de Fick :

$$F = \phi D_s \frac{dC}{dz}$$

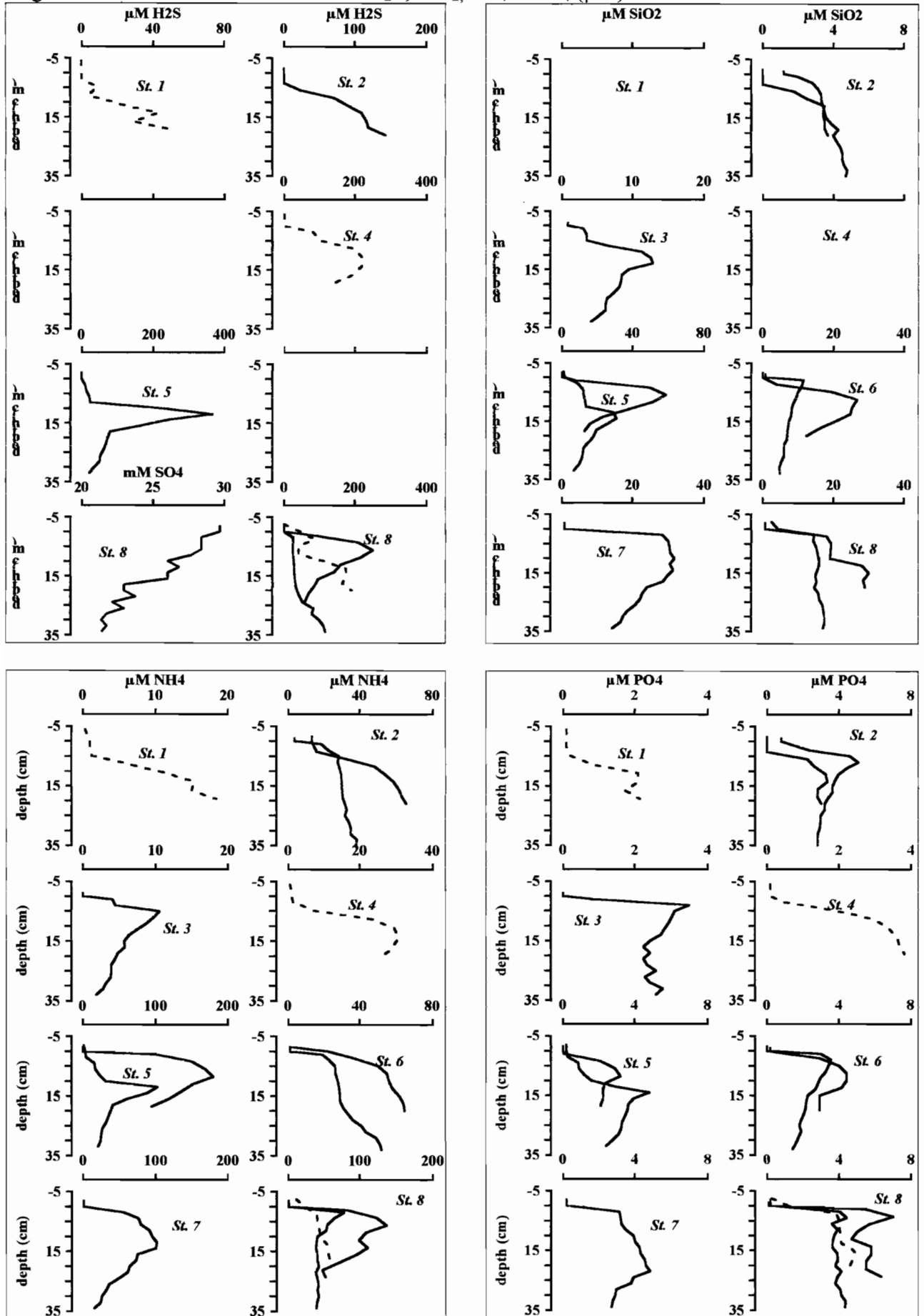
où F est le flux, ϕ la porosité, D_s le coefficient de diffusion et dC/dz le gradient de concentration à l'IES.

Les flux ainsi calculés (Tab. 2) à partir des gradients de concentration sont corrélés ($r = 0.73$) avec la profondeur des stations. Indépendamment d'une activité biologique plus réduite et donc moins consommatrice sur et au sein des sédiments plus profonds, le taux de sédimentation de la matière organique de la colonne d'eau rentre sans doute comme facteur important dans cette influence de la profondeur sur les flux. Par ailleurs, les résultats observés aux stations 2 et 3, situées respectivement au vent et sous le vent d'un pinnacle tend à démontrer que les produits issus de la reminéralisation sont moins consommés en amont qu'en aval de ces formations (A23).

Tableau 2 : Flux en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{j}^{-1}$; Prof = profondeur (m)

Stat.	Prof	NH ₄	PO ₄	N : P	Si
1	13	10.0	0.8	13.1	Ind.
8	36	395	7.45	49.6	53.4
4	24	18.3	0.9	20.1	ind
3	21	4.2	0.6	25.1	14.8
2	21	78.8	3.0	25.9	2.7
6	27	133.4	10.3	13.0	34.1
5	25	ind	2.3	ind	57.8
7	31	273	7.7	35.4	79.2

Les flux d'éléments nutritifs azotés et phosphorés calculés à partir des profils de concentrations (Fig. 5) représentent respectivement 6% et 4% des taux de sédimentation et sont susceptibles d'assumer entre 0.1% et 6.8% des besoins en azote de la production primaire et entre 0.1% et 107% des besoins en phosphore de ces mêmes productions.

Figure 5 : Profils de concentrations de H_2S , SiO_2 , NH_4 et PO_4 (μM) dans les eaux interstitielles

IV La fixation d'azote moléculaire

Introduction

De nombreuses recherches ont montré que la productivité des écosystèmes coralliens dépend d'un apport d'azote exogène et que celui-ci est essentiellement fourni par la fixation d'azote atmosphérique. L'étude de la fixation d'azote par les communautés de Tikehau constituait un des thèmes du programme CYEL (**D1, D2, C11**). Cette opération, qui constituait le thème 4 du programme CYEL, a de plus bénéficié du support financier du PNRCO. Son but était de :1) quantifier la fixation des différents substrats 2) estimer l'apport total inhérent à la « fixation de N_2 » 3) comparer cet apport avec les besoins de la production primaire en azote.

Ces recherches se sont déroulées de 1991 à 1995 sur le sédiment (**C12, C14, R7, R9**). Les mates algales dominées par les cyanobactéries sont très nombreuses et diversifiées à Tikehau, tant sur les fonds de lagon (sable, squelettes de corail, pinnacles) que sur les surfaces exondées (beach rock, mates encroûtées, sable des bords de plage). La fixation de N_2 dépendant étroitement de la nature du substrat et des conditions environnementales, l'étude que j'ai développée a porté sur chaque communautés précédemment citées et a pris en compte le maximum de facteurs (communautés, saison, lumière, salinité, dessèchement). ont donné lieu à un sujet de DEA et à un sujet d'obtention de diplôme de fin d'étude d'un étudiant de l'Université de Genève. Elles ont par ailleurs bénéficié de la collaboration de L. Charpy, qui devait au départ se concentrer sur la fixation de N_2 par les organismes de la colonne d'eau, et de AW Larkum, de l'Université de Sydney (Australie) qui m'a initié aux méthodologies « de base » (ces dernières ont du être reprises sur bien des points).

Méthode et communautés

La fixation d'azote a été estimée par la méthode réduction de l'acétylène. La méthodologie de chacune des phases de cette méthode a dû être ajustée aux conditions de terrain et au matériel utilisé (**R8**).

Les mesures de fixation ont été faites pour différentes intensités lumineuses. Les incubations ont pour la plupart d'entre elles été effectuées dans des bocaux. Cependant, afin de pouvoir étudier le processus non seulement *in situ* mais directement sur les populations en place, j'ai mis au point un système d'incubation (Fig. 6, **A27**).

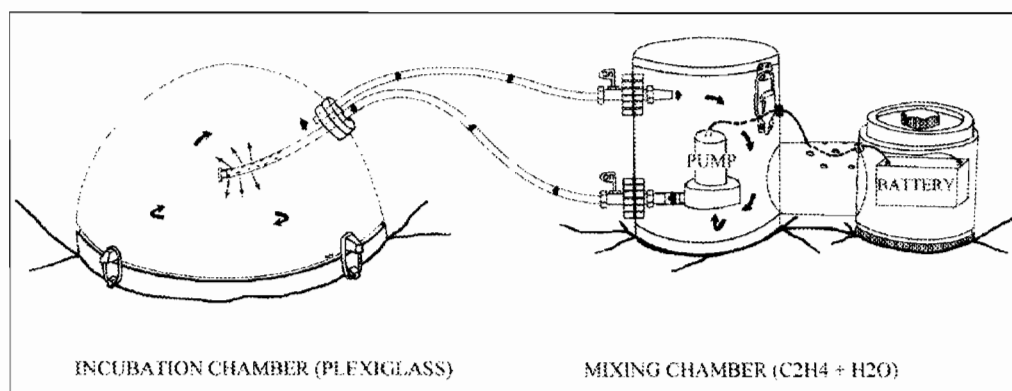


Figure 6 : schéma du système conçu pour étudier la fixation de N_2 par les communautés des fonds sableux sans qu'elles soient perturbées.

Afin de pouvoir estimer la fixation d'azote moléculaire à partir des mesures de taux de réduction de l'acétylène, le rapport $C_2H_2 : N_2$ a été déterminé pour toutes les communautés étudiées en effectuant des mesures de ^{15}N . La contribution des substrats benthiques a pu ainsi être estimée (**C16**).

Les communautés benthiques à dominance cyanobactérienne sont très diversifiées, tant par leur densité que par leur composition spécifique, dont une première étude apparaît dans le tableau 3.

Tableau 3 : Taxinomie des communautés cyanobactériennes de l'atoll de Tikehau

Communities	Organisms
Sand 0	Diatoms, Dinoflagellate, no apparent cyanobacteria
Sand 1	<i>Spirulina</i> , <i>Oscillatoria</i> , + undetermined species
Sand 2	<i>Spirulina</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Dinoflagellate</i> + undetermined species
Sand 3	<i>Lyngbya</i> associations + some undetermined species
Exposed mats	<i>Scytonema</i> , <i>Schizothrix</i> + undetermined species
Kopara mats	<i>Phormidium</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Lyngbya</i> , <i>Johannes baptista</i> + undetermined species
Exposed beach sand	<i>Schizothrix</i> + undetermined species
Limestone surfaces	<i>Calothrix</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Pleurocapsa</i> + undetermined species
Beach Rock	<i>Calothrix</i> + undetermined species

Les diverses communautés ont été étudiées : d'une part des communautés lagunaires, regroupant celles se développant sur le fond sableux du lagon (Fig. 7) et les épiphytes des pinnacles et, d'autre part, des communautés exondées, regroupant les beach rock, les sables de plage et les mates exondées.

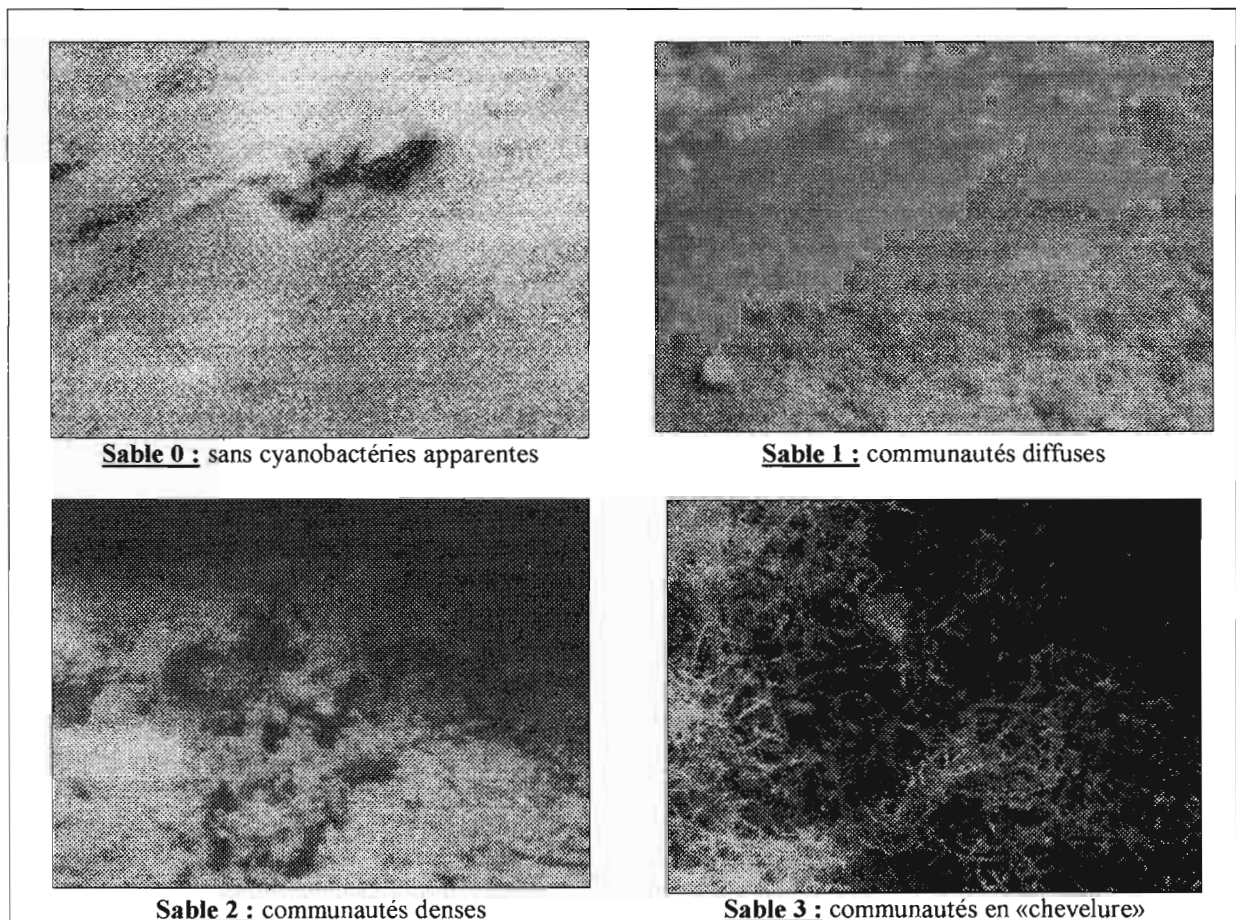


Figure 7 : Aspect visuel des communautés lagunaires des substrats meubles

La biomasse des communautés fixatrices d'azote a été estimée par le pourcentage de recouvrement de chacune d'entre elles dans le lagon et par la surface concernée par le recouvrement de ces communautés (C19).

Taux de fixation-discussion

Tous les substrats étudiés fixent l'azote moléculaire (A19, A20).

Si l'influence de la lumière varie suivant les communautés étudiées, seuls les beach rock ont une fixation nocturne supérieure à celle diurne. Les communautés des mates exondées ont une importante capacité de fixation, ce qui traduit leur grande adaptation aux hautes lumière, température et au dessèchement.

Par m² de communauté lagonaire, c'est sur le Sable₂ qu'ont été mesurés les taux les plus

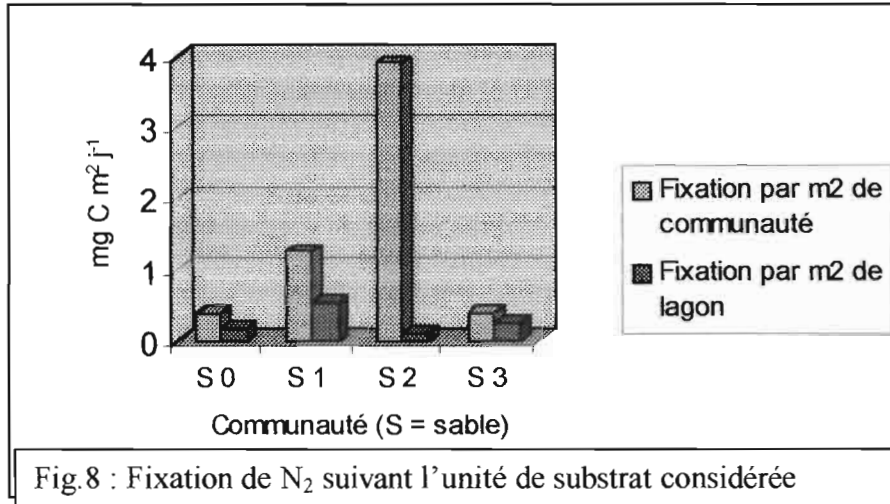


Fig.8 : Fixation de N₂ suivant l'unité de substrat considérée

importants de fixation de N₂. Par m² de lagon, c'est le Sable₁ qui, par ce processus, est responsable de l'apport le plus important d'azote ; suivi du Sable₃ puis du Sable₀ (Fig.8) ; en fait, le Sable₂, du fait de son faible taux de recouvrement dans le lagon, n'est pas responsable d'un important apport

d'azote dans l'écosystème:

L'ensemble des résultats apparaît dans le tableau 4.

Ainsi, les mates exondées sont les communautés qui ont démontré avoir le pouvoir fixateur le plus grand ; la fixation par les épiphytes des coraux morts est supérieure à celle des communautés lagonaires des substrats meubles. Cependant, l'importance relative du processus de fixation des différentes communautés dans le fonctionnement du lagon de Tikehau est apparu dépendre exclusivement de l'extension de ces communautés.

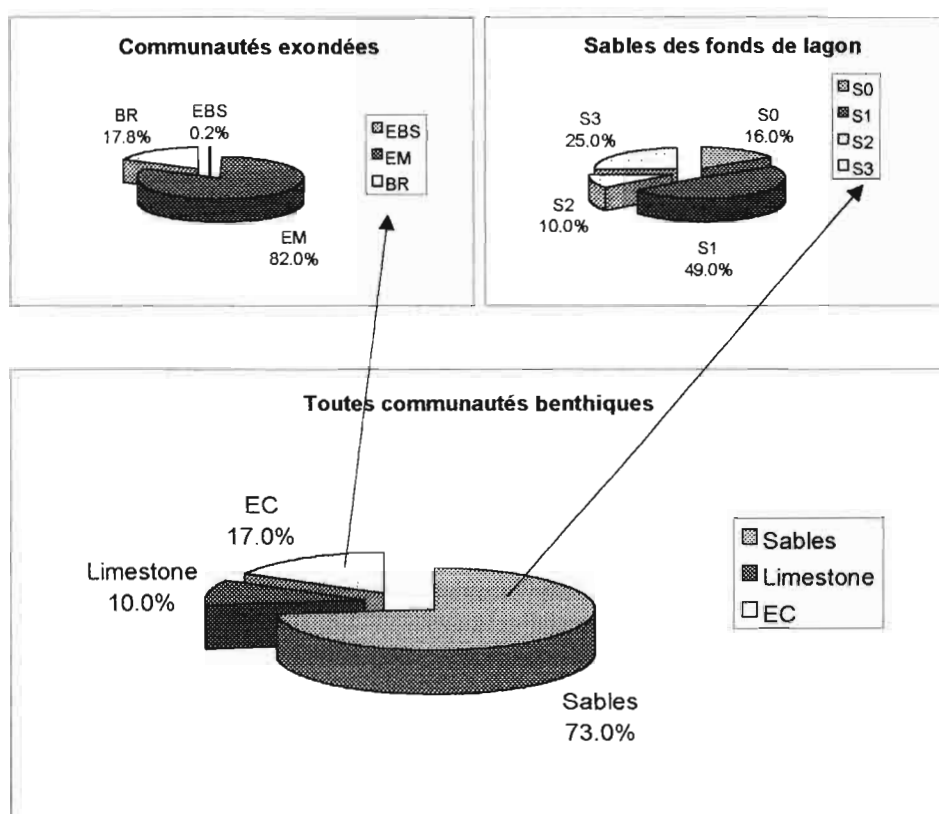
Les contributions respectives des différentes communautés des sédiments meubles apparaissent et des différentes communautés exondées apparaissent sur la figure 9. Les communautés des fonds de lagon (les « Sand ») sont responsables de 73 % du total de la fixation benthique de N₂, les communautés des flancs des pinnacles (limnstone) de 10% et les mates exondées et sables de plage de 17%.

Tableau 4 : (1) = Taux de réduction d'acétylène à 25 m ($DARR_{25m}$: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$); (2) = rapport $\text{N}_2:\text{C}_2\text{H}_4$ (3) = fixation de N_2 ($\text{mg N m}^{-2} \text{j}^{-1}$); (4) = % de recouvrement par les communautés lagonnaire; (5) = fixation journalière par « m2 virtuel » de lagon ($\text{mg N m}^{-2} \text{j}^{-1}$); (6) = surface concernée (Km^2); (7) = fixation totale de N_2 (Kg N d^{-1}).

Soft bottom communities	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
Sand 0	43.2	3.0*	0.4*	46.2	0.18	184.8	72
Sand 1	100.8	2.2	1.26	42.4	0.53	169.6	212
Sand 2	244.8	1.8	3.9	2.8	0.11	11.2	44
Sand 3	67.6	4.8	0.39	6.7	0.26	26.6	104
Total soft bottom					1.08	392.2	432
Limestone surfaces communities	251	3.3	2.12	6.0		24	50.88
Total Limestone							50.88
Exposed communities							
sand	153.6	1.6	1.44			0.9	0.22
mats	458.4	1.6	8.00			10	80
Beach rock	488	1.6	4.55			4	18.2
Total exposed mats							98.42
Total benthic N2 fixation							581.3

Value calculated with $\text{N}_2:\text{C}_2\text{H}_4$ ratio = 3

Figure 9: Respectives contributions des différentes communautés cyanobactériennes benthiques à la fixation d'azote moléculaire totale benthique.



La fixation par les communautés des fonds de lagon contribue pour 24% des besoins annuels en azote de la production primaire

Les microbialites préstromatolithiques

Dans le lagon de Tikehau se développent des mates algales particulières, les « stromatolithes récents » (C13); Ces formations, non lithifiées, sont organo-sédimentaires et présentent une lamination plus ou moins marquée. Observées pour la première fois en 1991 sur des fonds allant de 17m à 23m, ces microbialites à prédominance de cyanobactéries se sont avérées être monospécifiques ; 3 espèces ont pu être différenciées qui déterminent la couleur du coussinet formé (mauve, marron ou rosé). Ces « stromatolithes récents » peuvent couvrir des surfaces très étendues (250 m²). Leur taux de fixation de l'azote est très élevé (C17), ce qui contribue à leur attribuer un grand intérêt dans le fonctionnement de l'écosystème. Toutefois, ces formations non seulement n'arrivent pas à se lithifier ni même à se calcifier réellement (le processus reste à l'état de piègeage du sédiment) mais se désagrègent en quelques mois. La composition taxinomique, le métabolisme et la géochimie de ces mates cyanobactérienne (A22) font depuis 1997 l'objet d'une opération de recherche soutenue par le PNRCO.

Influence de la typologie des atolls sur les composés organiques du sédiments (A24).

De fait, les atolls prospectés peuvent être classés en trois groupes, suivant la profondeur de prélèvement. Le paramètre qui influence le plus la concentration en carbone organique est la « porosité » et la profondeur de prélèvement. L'atoll de Reka-Reka, appartenant au groupe d'atolls de faible profondeur de prélèvements et dont la porosité est faible est très riche en composés organiques (CO, NO, PO, Pigments) mais présente une matière organique particulièrement dégradée (C/N = 14, sur l'ensemble du lagon). Les atolls de profondeur moyenne, en revanche, ont une matière organique peu dégradée. La composition organique des sédiments des lagons d'atolls profonds dépend de la profondeur de prélèvement.

En règle générale, prises séparément, les valeurs observées ne peuvent être reliées à aucune caractéristique typologique. En revanche, si l'on considère la moyenne de ces valeurs, il semble que 1) la teneur en carbone organique décroît avec l'augmentation de la profondeur de prélèvement 2) de même, la teneur en cet élément, ainsi que la concentration en pigments, décroissent avec l'augmentation du degré d'ouverture des atolls.

L'influence de la taille, de la profondeur et de la « perméabilité » des atolls sur la quantité et la qualité de la matière organique dépend des composés considérés. Quantitativement : les atolls fermés et de faible profondeur sont les plus riches en carbone et azote organiques : la fréquence de la remise en suspension de matière organique depuis les eaux intertidales est facilitée. Par ailleurs, les lagons fermés présentent les concentrations en pigments les plus élevées mais la profondeur n'influence guère ces concentrations. Qualitativement : les atolls fermés et de faible profondeur présentent une matière organique plus dégradée, ce qui peut être dû aux conditions oxydantes résultant de la production primaire benthique, généralement élevée aux faibles profondeurs. Les atolls de grande taille et profonds ont une matière organique pas dégradée, sans doute à cause d'un hydrodynamisme et donc une remise en suspension de MO réduits.

Ces observations sont confortées par les données obtenues sur différents écosystèmes récifaux (Tab. 5)

La seule corrélation qui a pu être établie entre le sédiment et tous les paramètres étudiés lors de Typatoll est celle entre les teneurs en carbone organique de la colonne d'eau et du sédiment. Encore n'est-elle pas très bonne : $r = 0,53$

Comparaison des fonds de lagons d'atoll avec les fonds de lagon d'île haute (A25)

La mission ASTRO, qui s'est déroulée dans le lagon de Dravuni, île haute du grand récif de l'Astrolabe, a permis de comparer les caractéristiques des fonds de cet écosystème avec celles des fonds de lagon d'atoll.

La biomasse, exprimée par la teneur des sédiments en chlorophylle, est du même ordre de grandeur que celle des sédiments d'atolls, avec une valeur moyenne de $8.3 \text{ mg Chl m}^{-2}$, ce qui la classe entre celle de Tikehau (à laquelle elle est inférieure) et celle de Takapoto (à laquelle elle est supérieure). Si l'ensemble des fonds du lagon de Dravuni participe à la production puisque même sur les fonds de 40m une production brute était mesurable, en revanche, suivant les stations considérées et indépendamment de la profondeur de ces stations, la production nette est apparue n'être pas toujours positive (O1), contrairement à ce observé dans le lagon de Tikehau. La lumière n'est pas apparue être le premier facteur influençant biomasse ou production.

La teneur des sédiments en carbone organique est faible (0.19%), celle en azote organique étant dans la moyenne de celle des sédiments de lagons d'atolls. Avec un rapport C/N de 9.9 en moyenne, la matière organique apparaît peu dégradée (O2).

Les flux d'azote et de phosphore (O3) sont du même ordre que ceux mesurés à Tikehau. En revanche, ceux de silicate sont 3 fois plus élevés, pouvant atteindre $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ j}^{-1}$ (C20). Dus à l'environnement (les îles hautes sont basaltiques), la teneur élevée des sédiments en silicate et leur remise à disposition permet le développement de populations de diatomées, alors que dans les lagons d'atolls, ce sont les cyanobactéries qui dominant.

Ces observations sont confortées par les données obtenue sur différents écosystèmes récifaux (Tab. 5).

Tableau 5 : Comparaison des caractéristiques des composés organiques des sédiments de lagons et d'îles hautes (A23)

Site	SD (m)	Area	% OC d.w.	% ON d.w.	C/N	Authors
Tiahura	1-3	Lagoon of Island	0.22	0.15	15	Delesalle et al., 1998
Tiahura, F.P.	40	Bord recif	0.23	0.030	8.9	Delesalle et al., 1998
GAR, Fiji	8-39	Lagoon of Island	0.19	0.024	9.9	Charpy-Roubaud et al.
N-W Noumea, N.C.	10-17	Lagoon of Island	0.43	0.032	13.8	Buscail (unpub.)
Ouvea	6-19	Lagoon bascule atoll	0.68	0.063	8.8	Buscail (unpub.)
Reka-Reka, Tepoto Tekokota, Haraiki, F.P.	1-10	Lagoon of Atoll	0.51	0.042	12	This study
Taiaro, Hikueru, Hiti, Nihiru, Takapoto, F.P.	13-25	Lagon of Atoll	0.52	0.033	15.75	This study
Tikehau, F.P.	19-36	Lagoon of atoll	0.44	0.026	18	Charpy-Roubaud, Buscail, (unpub)
Marokau, Kauehi	32	Lagoon of atoll	0.26	0.028	9.5	This study
GBR, Davies, A.	2-16	Lagoon of Island	0.42	0.031	13.5	Hansen et al, 1987

EXPLOITATION

Séjour MHN : Rewiew

- S1 **Charpy-Roubaud, C.J.** & Sournia, A., 1990. The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans. *Marine Microbial Food Webs*, 4(1): 31-57.

Programme ATOLL

1.1. Publications à comité de lecture

- A8 **Charpy-Roubaud, C.J.**, (1988). Production primaire des fonds meubles du lagon de Tikehau (Atoll des Tuamotu, Polynésie Française). *Oceanol. Acta*, 11: 241-248
- A9 Charpy L., **Charpy-Roubaud C.J.** (1990). A model of light-primary production relationship in an atoll lagoon (Tikehau, Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 70 : 357-369.
- A10 Charpy L., **Charpy-Roubaud C.J.** (1990). Trophic Structure and Productivity of the lagoonal communities of Tikehau atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Hydrobiologia*, 207 : 43-52.
- A11 **Charpy-Roubaud CJ**, Charpy L. (1990). Budgets de l'azote, du phosphore et de la silice dans un atoll ouvert du Pacifique Central (Tikehau, Tuamotu, Polynésie Française). *C. R. Acad. Sc. Paris, serie III*, 310 (5) : 163-167.
- A12 **Charpy-Roubaud C.J.**, Charpy L., Cremoux J.L. (1990). Nutrient budget of the lagoonal waters in an open central South Pacific atoll (Tikehau, Tuamotu, French Polynesia). *Marine Biology*, 107 : 67-73.
- A13 Charpy L., **Charpy-Roubaud C.J.** (1991). Particulate Organic Matter fluxes in a Tuamotu Atoll Lagoon (French Polynesia). *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 71 : 53-63.
- A14 **Charpy-Roubaud C.J.**, Charpy L. (1993). Nutrients, Particulate Organic Matter, and Plankton and Benthic Production of the Tikehau Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Atoll Res. Bull.* 415: 1-30.

1.2. Synthèses scientifiques

1.2.1. Chapitres d'ouvrages

- S2 **Charpy-Roubaud C.J.**, Charpy L. (1993). Un modèle de fonctionnement du lagon de Tikehau. *Atlas de la Polynésie Française* (J.F. Dupon ed.) 45-47

1.2.2. Ouvrage entier (éditeur scientifique) avec participation

Avec comité de lecture :

- S3 Intes A., Caillart B., Charpy L., **Charpy-Roubaud C.**, Lemasson L., Morize E. (eds) (1994). Tikehau. An atoll of the Tuamotu Archipelago (French Polynesia). *Atoll Res. Bull.* 415: 110 pp.

Sans comité de lecture

- S4 Intes A., **Charpy-Roubaud C.**, Charpy L., Lemasson L., Morize E. (1990). Les lagons d'atolls de Polynésie Française : Bilan des travaux du programme ATOLL (1981-1987). *Notes et Doc. Océanogr.* 43 : 1-136.
- S5 Charpy L., **Charpy-Roubaud C.**, Newell P. (1996). The Great Astrolabe Reef Lagoon : Results of the French-Fijian ASTRO expedition. *Notes et Doc. Océanogr.* 46: pp 96

1.3. Actes de colloque avec comité de lecture

- L1 Charpy L. **Charpy-Roubaud CJ** (1988) Phosphorus budget in an atoll lagoon. *Proc. 6th Int. Coral Reef Symposium*, Australia, 2 : 547-550.
- L2 **Charpy-Roubaud C.J.**, Charpy L. & Lemasson L. (1988). Benthic and Planktonic primary production of an open atoll lagoon (Tikehau, French Polynesia). *Proc. 6th Int. Coral Reef Symposium*, Australia, 2 : 551-556.

- L3 Sarazin G., Charpy-Roubaud C. & Charpy L. (1988). Early diagenesis of organic matter in the sediments of the central basin of Tikehau lagoon-reef (Tuamotu Archipelago - French Polynesia). *Proc. 6th Int. Coral Reef Symposium, Australia*, 3 : 373-378.

1.4. Périodiques sans comité de lecture:

- B2 Charpy-Roubaud CJ (1986) Le microphytobenthos. I Biomasse (premiers résultats). in Contribution à l'étude de l'atoll de Tikéhau:II(archipel des Tuamotu) ORSTOM-TAHITI, *Notes et Doc. Océanogr.*, 28: 37-51.
- B3 Charpy-Roubaud CJ (1986) Le microphytobenthos. II Production Primaire (premiers résultats). in Contribution à l'étude de l'atoll de Tikéhau:II(archipel des Tuamotu) ORSTOM-TAHITI, *Notes et Doc. Océanogr.*, 28: 52-81.
- B4 Charpy-Roubaud CJ (1987) Comparaison et représentativité des méthodes d'étude de la production primaire benthique. in Contribution à l'étude de l'atoll de Tikéhau:IV(archipel des Tuamotu, Polynésie Française. ORSTOM-TAHITI, *Notes et Doc. Oc,anogr.*, 35: 1-52.

1.5. Rapports d'actions incitatives ou de programmes

- I1 Charpy L., Charpy-Roubaud C.J., Orenpulle J. (1986) Résultats de la mission TIK016 (Janvier 86). Chimie, biomasse et production de la colonne d'eau et des sédiments. ORSTOM-TAHITI, *Arch. Océanogr.* 86/12.
- I2 Charpy L., Charpy-Roubaud C.J., Lemasson L., Orenpulle J., Sandstrom M. (1986) Résultats de la mission TIK017 (Février-Mars 86). Production phytoplanktonique et microphytobenthique. Flux de sels nutritifs. ORSTOM-TAHITI, *Arch. Océanogr.* 86/13.
- I3 Charpy-Roubaud C.J., Charpy L., Cremoux J.-L., Orenpulle J. (1986). Résultats de la mission TIK019 (Décembre 86). Production phytoplanktonique et microphytobenthique. Chimie des eaux et des sédiments. Taux de sédimentation. ORSTOM-TAHITI, *Arch. Océanogr.* 87/06.
- I4 Charpy-Roubaud C.J., Charpy L., Cremoux J.-L. (1988). Résultats de la mission TIK 022. Production et Calcification Récifale. ORSTOM-TAHITI, *Arch. Océanogr.* 88/04 : 1-30.

1.6. Communications à des congrès, colloques....

- C5 Charpy L., Charpy-Roubaud C.J. (1988). Phosphorus budget in an atoll lagoon. *Proc. 6th Int. Coral Reef Symposium, Townsville* (Australia), Abstracts : p 16.
- C6 Charpy-Roubaud, C.J., L. Charpy, L. Lemasson (1988). Benthique and Planktonic primary production of an open atoll lagoon (Tikehau, French Polynesia). *Proc. 6th Int. Coral Reef Symposium, Townsville* (Australia), Abstracts : p 17.
- C7 Sarazin, G., C. Charpy-Roubaud, L. Charpy (1988). Early diagenesis of organic matter in the sediments of the central basin of Tikehau lagoon-reef (Tuamotu Archipelago - French Polynesia). *Proc. 6th Int. Coral Reef Symposium, Townsville* (Australia), Abstracts : p 91.
- C8 Charpy, L., Charpy-Roubaud, C.J. (1989). Carbon Cycle in an atoll lagoon. *Congrès commun Limnologie-Océanographie*. Marseille, Abstract p. 66.
- C9 Charpy-Roubaud, C.J., Charpy, L. (1989). Nutrient budget of the lagoonal waters of an opened atoll. *Colloque "Biologie et Géologie des Récifs Coralliens"*. I.S.R.S. Meeting. Marseille : p. 47
- C10 Charpy, L., Charpy-Roubaud, C.J. (1990). Light and primary production in an atoll lagoon. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 69, p. 721.

2. Programme CYEL

2. 1. Périodiques à comité de lecture

- A15 Charpy-Roubaud C., Charpy L., Sarazin G. (1996) Diffusional nutrient fluxes at the sediment-water interface and organic matter mineralization in an atoll lagoon (Tikehau, Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Mar Ecol. Progr. ser.* 132: 181-190.
- A16 Charpy L., Charpy-Roubaud C., Buat P., « Excess primary production, calcification and nutrient uptake of patch reefs (Tikehau atoll, French Polynesia) » *MEPS, sous-presse*
- A17 Basillais E. Charpy-Roubaud C. Functional role of coral colony texture : a new model of turbulent diffusion to coral reefs. *Soumis a MEPS*
- A18 Basillais E. Charpy-Roubaud C. A new method to measure coral surfaces and fractal dimensions. *Soumis a MEPS*
- A19 Charpy-Roubaud C., Charpy L., Larkum A.W. « Atmospheric Dinitrogen by lagoonal benthic communities as a source of Nitrogen for the primary benthic production of Tikehau Lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia) *soumis a MEPS.*
- A20 Charpy-Roubaud C. and Larkum A.W. Relative contribution of hard and sandy exposed communities to benthic atmospheric dinitrogen fixation of Tikehau atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia) *soumis a MEPS.*

A22 Basillais E., **Charpy-Roubaud C.** Fractal morphology of corals enhances nutrient turbulent diffusion fluxes.
Soumis à *Nature*

2. 2. Participation a des ouvrages

A22 **Charpy-Roubaud C.**, Le Campion T., Golubic S., Sarazin G. « Recent cyanobacterial stromatolites in the lagoon of Tikehau atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia) » in *Marine Cyanobacteria, Charpy & Larkum (Ed), sous presse.*

2. 3. Ouvrage entier (éditeur scientifique) avec participation

O1 **Charpy-Roubaud C.** (1996) Microphytobenthic biomass and production of the Great Astrolabe lagoon (Fiji), 53-59 in *Charpy L., Charpy-Roubaud C. Newell P (eds). The great Astrolabe Reef Lagoone : Results of the French Fijian ASTRO expedition, Notes et Doc Oceanogr. 46 : 53-59*

O2 **Charpy-Roubaud C.**, Sarazin G., Buscaill R. (1996) Organic carbon, nitrogen and phosphorus in the Great Astrolabe Reef lagoon sediments. Preliminary results 79-91 in *Charpy L., Charpy-Roubaud C. Newell P eds. The great Astrolabe Reef Lagoone : Results of the French Fijian ASTRO expedition, Notes et Doc Oceanogr. 46 :91-95*

O3 Sarazin G., **Charpy-Roubaud C.** (1996) Some main processes of organic matter mineralization and nutrient fluxes at the sediment-water interface in the Great Astrolabe lagoon (Fiji) 60-68 in *Charpy L., Charpy-Roubaud C. Newell P eds. The great Astrolabe Reef Lagoone : Results of the French Fijian ASTRO expedition, Notes et Doc Oceanogr. 46 :60-68*

1.4. Actes de colloque avec comité de lecture

C11 Lemasson, L., Charpy, L., **Charpy-Roubaud, C.J.** (1992). Nitrogen fixation in atolls. *7th int. Coral Reef Symp.*, Guam, Abstract, p. 60.

C12 **Charpy-Roubaud C.J.**, Charpy L., Lemasson L. (1993). La fixation de l'azote moléculaire : un apport essentiel pour la productivité des atolls. *III Journées de la Recherche en Polynésie Française.*

C13 **Charpy-Roubaud C.**, Le Campion T., Montaggioli. (1993) Les stromatolithes de Tikehau *III Journées de la Recherche en Polynésie Française.*

C14 **Charpy-Roubaud C.J.**, Charpy L., Larkum A.W. (1996). Benthic cyanobacteria nitrogen fixation in Tikehau lagoon. *8th Int. Coral Reef Symposium, Panama.*

C15 Charpy L., **Charpy-Roubaud C.** (1996). Influence of coral heads on water chemistry and sediment characteristics in atoll lagoons. *8th Int. Coral Reef Symposium, Panama*

C16 **Charpy-Roubaud C.**, Charpy L., Larkum A.W., (1997) Contribution of N₂ fixation to N productivity of the lagoon of Tikehau (French Polynesia). *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp. Panama 1 : 785-790*

C17 **Charpy-Roubaud C.**, Le Campion T., Chazotte V., Golubic S., 1997. « Recent stromatolithes in Tikehau atoll (French Polynesia) : first observations on taxonomy, physiology and sedimentary environment. *Int. Symposium on Marine Cyanobacteria, Paris, abstract p. 16*

C18 Charpy L., **Charpy-Roubaud C.** (1997) Lagoonal water chemistry changes induced by pinnacles in Tikehau atoll (French Polynesia). *Proc. 8th Int. Coral Reef Symposium, Panama, 1: 785-790.*

C19 **Charpy-Roubaud C.**, Charpy L., Larkum A.W. (1997). Contribution of N₂ fixation to N productivity of the lagoon of Tikehau. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symposium, Panama, 1: 803-808.*

C20 **Charpy-Roubaud C.**, Buscaill R., Sarazin G., (1998) Primary production and nutrient fluxes at the sediment water interface of the Great Astrolabe Lagoon *I.S.R.S. european meeting, 1st – 4th september , Perpignan, France p.49*

C21 Basillais E., **Charpy-Roubaud C.**, (1998) The definitive end of the Darwin's paradox *I.S.R.S. european meeting, 1st – 4th september , Perpignan, France p.23*

C22 Basillais E., **Charpy-Roubaud C.**, (1998) Fundamental functional role of corals' fractal morphology on their metabolic performance *I.S.R.S. european meeting, 1st – 4th september , Perpignan, France p 24*

2.5. Rapports d'actions incitatives ou de programmes

R7 **Charpy-Roubaud C.**, Charpy L., Lemasson L. (1993) Importance de la fixation d'azote moléculaire dans les lagons d'atoll, *Rapport intermédiaire PNRCO*

R8 **Charpy-Roubaud C.**, Charpy L., Lemasson L. (1995) Contribution de la fixation d'azote moléculaire à la production primaire des lagons d'atoll, *Rapport PNRCO*

R9 **Charpy-Roubaud, C.**, Charpy, L. Lemasson L. (1997). Contribution de l'azote moléculaire au cycle de la matière dans les lagons, Tikehau, archipel des Tuamotu, Polynésie Française. in theme 1 : flux de matière *Rapport final PNRCO. pp 36*

R10 **Charpy-Roubaud C.**, Charpy, L., Maihota, N., Pellan, A. (1993). Rapport intermédiaire de la fiche 12 : Etude de la production et de la transformation de la matière organique particulaire : Productions primaires. *Rapport ORSTOM-EVAAM, pp. 24.*

R11 **Charpy-Roubaud C.**, Charpy, L., Lo L., Madec L., Maihota N., Pellan A (1994). Rapport définitif de la Fiche 12. Productions primaires. *Rapport final du PGRN : 29 pp.*

R12 Charpy, L., **Charpy-Roubaud C.** (1994). Compte rendu de la mission ASTRO. 10.pp

R13 **Charpy-Roubaud C.**, Sechan Y. (1997) Etude des paramètres environnementaux des gîtes larvaires de *Leptoconops albiventris* sur des plages des Marquises (Polynésie française) en relation avec l'abondance des différents stades de ce diptère. *Rapport intermédiaire CORDET*

2.6. Autres

D1 En collaboration avec les participants de CYEL (Charpy L., Charpy-Roubaud C., Hily C., Dufour C., Torreton J-P., Lemasson L.) édition du plaquette en anglais sur le programme CYEL

D2 **Charpy L.**, Charpy-Roubaud, C.J., Dufour P., Hily C., Intes A., Lemasson L., Morize E. (1990). Le Programme CYEL : Cycle de l'énergie et de la matière dans les lagons d'atolls. 45 pp.

D3 **Charpy-Roubaud C.** Charpy, L (1993). Proposition de Campagne à la mer : Mission ASTRO

D4 Charpy, L., **Charpy-Roubaud C.** (1994). Compte rendu de la mission ASTRO. 10.pp

2.7. Rapport diplômant

T1 **Charpy-Roubaud C.** Présent mémoire d'habilitation

3. Perspectives d'exploitation - novembre 1998 -

3.1. Publications en phase finale de rédaction

A23 **Charpy-Roubaud C.**, Buscail R., Sarazin G. « Impact of leeward and windward pinnacles sides on sedimentar organic composition and microphytobenthos metabolism ».. *Sera soumis a MEPS ou Coral Reef*

A24 **Charpy-Roubaud C.**, Buscail R., Sarazin G., Chevillon C. « Surface sediment organics in differents typological atoll lagoons (Tuamotu Archipelago, French Polynesia) : source and evolution » Envoyé pour révision finale à la co-auteur. *Sera soumis à MEPS*

A25 **Charpy-Roubaud C.**, Sarazin G., Buscail R., Chevillon C. Early diagenetic, metabolic and sedimentar processes at sediment-water- interface of Dravuni Lagoon (Great Astrolabe Reef, Fiji). *Sera soumis à MEPS.*

3.2. Articles en préparation :

A26 **Charpy-Roubaud C.**: Un article sur la physiologie, la composition élémentaire et les caractéristiques chimiques environnementales des boules stromatolithiques du lagon de Tikehau

A27 **Charpy-Roubaud C.** : A new device to in situ measurments of N₂ fixation by benthic cyanobacterial mates.

Direction de recherches ayant donné lieu à un diplôme pour l'étudiant dirigé

1) Direction du stage de DEA de Joël Pierres. DEA CGMICLO, UFP, 1992, 4 mois.

Titre du mémoire soutenu : Fixation d'azote moléculaire par les communautés benthiques des fonds du lagon de Tikehau, Archipel des Tuamotu, Polynésie Française : mise en évidence. pp 94

Le stage de J. Pierres faisait partie intégrante du thème 4 de CYEL. Il s'est déroulé lors de la mise en place des expérimentations, qui ont permis de déterminer les méthodologies à appliquer à l'étude du phénomène sur les communautés benthiques et d'obtenir des mesures de taux de réduction de l'acétylène sur chacune d'entre elles.

2) Direction du travail de diplôme (niveau DEA/thèse) de C. de Vargas, Université de Genève, 1994, 11 mois.

Titre du mémoire soutenu : Fixation d'azote moléculaire par les communautés de cyanobactéries benthiques d'un lagon d'atoll (Tikehau-Polynésie française) : influence de la lumière pp :126, hors annexes

Ce travail de diplôme était basé sur la mise au point de différents dispositifs d'atténuation de la lumière lors des incubations et les mesures du taux de réduction d'acétylène par les communautés benthiques sous ces conditions.

3) Direction de la thèse d'Eric Basillais, UFP puis Aix-Marseille, 1998, 4 ans.

Titre du mémoire soutenu : Etude de la géométrie fractale de trois espèces coralliennes, *Pocillopora eydouxi*, *Porites lobata*, *Acropora cerealis* ; transfert d'échelles, modèle fractal des flux naturels d'espèces chimiques dissoutes vers les récifs coralliens.

Les travaux développés dans le cadre de cette recherches ont donné lieu à deux publications dans les CRAS, deux participations à un meeting international (ISRS), deux publications soumises à MEPS et une à Nature.

Les principaux résultats sont le calcul d'une dimension fractale pour les colonies coralliennes étudiées, l'obtention de coefficients de transfert, et la preuve que malgré leur faible concentrations en éléments nutritifs, les eaux océaniques sont aptes à supporter la croissance des coraux.

Perspectives

1) Recherches personnelles

Mon affectation en métropole prendra fin en septembre 1999, date à laquelle je devrai soit intégrer un programme existant, soit proposer la formation d'une UR dont les objectifs cadreraient avec ceux de l'ORSTOM.

Durant les mois qui me séparent de cette date, mes ambitions sont de 1) terminer les dernières exploitations des programmes CYEL et TYPATOLL, ce qui ne sauraient tarder, les publications étant pour la plupart d'entre elles en phase finale de rédaction. 2) exploiter les données collectées sur les microbialites de Tikehau.

Je souhaite aussi pouvoir m'investir dans l'étude des pigments par HPLC (exploitation au mieux du possible des données obtenues à Tahiti et traitement des échantillons de coussinets cyanobactériens récoltés.

Par ailleurs, je participerai sans doute, sur invitation d'Université et Instituts de recherche Mexicains, à une mission d'étude sur la grand Récif des Caraïbes. Ma participation s'insère dans des programmes financés par le CONACYT sur l'atoll d'Alacranes et diverses zones du golfe du Mexique. Elle visera à étudier la production primaire benthique et la fixation d'azote des tapis microbiens, de même que la géochimie des sites étudiés. Il est évident que je chercherai à élargir cette collaboration, commencée en 1998, à d'autres Instituts français dont les ressortissants seraient intéressés. L'importance des mates cyanobactériennes est de plus en

plus reconnue et l'intérêt de la communauté scientifique pour elles va grandissant. Je souhaite m'investir dans des programmes de recherches visant à la compréhension de leur fonctionnement, de leur impact sur l'écosystème et leur dépendance aux conditions environnementales.

2) Direction de recherches et enseignement

- J'ai été sollicitée pour encadrer le doctorat d'une étudiante de la UNAM, Mexico et le post-doctorat d'une ressortissante de la UAM-Xochimilco, Mexico.
- - Un poste d'accueil d'enseignante de 3^{ème} cycle m'a tout récemment été proposé pour une durée de 9 mois, dans une Université de Mexico. Si je ne souhaite pas, actuellement, consacrer le maximum de mon temps à l'enseignement, en revanche, j'accepterai avec plaisir de dispenser quelques cours niveau DEA.

Les publications annexées correspondent au choix suivant :
Présentation d'une publication pour chacun des sujets ou thème abordés tout au long de ma carrière



- Production primaire phytoplanctonique. (CRAS)
- Facteurs limitant la production primaire (PSZNI, *Marine Ecology*)
- Fertilité potentielle et potentialités d'exploitation mytilicole (*Océanologica acta*)
- Revue de l'importance respective des différentes productions primaires (phytoplanctonique, microbenthique, macrobenthique). (*Marine microbial food Webb*)
- Production microphytobenthique (*Océanologica acta*)
- Bilan d'azote et de phosphore des eaux d'un lagon d'atoll (*Marine Biology*)
- Flux à l'interface eau-sédiment (MEPS)
- Fixation d'azote moléculaire des communautés lagunaires (soumis à MEPS)
- Fixation d'azote moléculaire des communautés émergées (soumis à MEPS)
- Microbialites préstromatolithiques (*Marine Cyanobacterial bulletin*)
- Modèle de fonctionnement du lagon de Tikehau (extrait de l'Atlas de Polynésie).

BIOLOGIE MARINE. — *Étude de la production primaire des eaux des golfes nord-patagoniques (Argentine). Estimation de la fertilité potentielle au moyen de tests biologiques.*
Note (*) de Claude J. Charpy-Roubaud, Loïc J. Charpy, Serge Y. Maestrini et Mariano J. Pizarro, présentée par M. Jean-Marie Pérès.

La fertilité pour les Algues planctoniques des eaux des golfes nord-patagoniques a été estimée, de la fin de l'hiver 1976 à la fin de l'été 1977, au moyen de tests biologiques conduits avec des souches algales en culture. Cette fertilité potentielle paraît élevée et du même ordre de grandeur que celles des eaux situées à proximité de certaines aires de remontées d'eaux profondes. Elle varie au cours de l'année, avec un maximum en fin d'hiver. En période estivale, alors que les teneurs en sels nutritifs sont généralement faibles, une fertilité potentielle peut néanmoins être observée, ce qui, pourrait être expliqué par la présence de substances non prises en compte par les analyses de routine.

The growth potential of Patagonic coastal waters ($\Phi = 42^{\circ}\text{S}$) has been bioassayed with five clonal algal strain and samples collected from September 1976 to March 1977. Winter samples display a good fertility; the biomasses obtained range in the same order of magnitude as those recorded by some authors working with waters belonging to some areas closely located to upwelling areas. The water fertility for test algae varies within the period of measurements; highest values have been obtained in winter. In summer, fertility is generally low, but high values can be obtained despite low nutrient levels. In author's opinion this good growth potential is probably supported by substances which are not measured in routine analysis. Therefore, the determination of nutritional limiting factors has been carried out; results obtained will be published later.

INTRODUCTION. — Les eaux côtières nord-patagoniques (42° de latitude sud) ont fait récemment l'objet d'un projet d'exploitation conchylicole établi par le « Centro nacional patagonico » de Puerto Madryn. Les études d'amont, auxquelles nous avons été associés, étaient indispensables à la définition d'une installation pilote et ne pouvaient débiter que par l'estimation de la fertilité de ces eaux pour l'échelon primaire, la fertilité d'une eau de mer étant considérée comme sa capacité, au moment du prélèvement, à supporter la croissance maximale, exprimée en terme de biomasse d'une espèce algale donnée. Cette fertilité peut être inférieure à la fertilité potentielle maximale, par suite de l'utilisation incomplète de la réserve en éléments biogènes, due à la présence d'altéragènes ou à l'absence de composés qui ne sont pas des éléments nutritionnels *stricto sensu* (par exemple, substances complexantes), mais n'en conditionnent pas moins l'assimilation de certains éléments nutritifs. Aussi, pour parvenir à une estimation fiable de la fertilité des eaux considérées, avons nous à la fois, analysé les principaux sels nutritifs et utilisé des tests biologiques conduits avec des Algues en culture. Ces organismes-tests ont été choisis parmi les espèces utilisables en aquaculture ou employées par différents auteurs et permettant ainsi de comparer les résultats obtenus avec ceux donnés dans la littérature. De plus, des observations préliminaires ayant montré que la biomasse phytoplanctonique supportée par les eaux étudiées présentait de fortes variations temporelles, il a paru nécessaire d'estimer cette fertilité avec des échantillons recueillis à intervalles réguliers, de manière à pouvoir estimer l'amplitude des variations dans le temps.

MATÉRIEL ET MÉTHODES. — Les eaux étudiées ont été prélevées dans les golfes San José et Nuevo, dans le bras de mer La Caleta et à Camarones. Les prélèvements, effectués d'octobre 1976 à mars 1977, ont été hebdomadaires à l'une des stations étudiées, irréguliers aux autres stations. Les eaux ont été prélevées à 0,5 et 10 m de profondeur puis mélangées, filtrées et conservées à -20°C . A la fin de la période de prélèvements, toutes les eaux ont été décongelées simultanément et réparties en duplicata dans des

tubes-à-essais, à raison de 25 ml par tube. 14 algues-tests ont été utilisées; une Chlorophycée : *Chlamydomonas palla* Butcher, une Prasinophycée : *Tetraselmis striata* Butcher, deux Bacillariophycées : *Coscinodiscus lineatus* Ehrenberg et *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin et une Eustigmatophycée : *Monallantus salina* Bourrelly. Les cellules-test ont été épuisées de leurs réserves cellulaires suivant le protocole décrit par Berland et coll. (1). Les cultures expérimentales ont été incubées à 18°C en éclairage continu. La biomasse maximale produite a été appréciée par mesure de la chlorophylle-*a* *in vivo*.

RÉSULTATS. — Les échantillons les plus fertiles ou les moins fertiles ne proviennent pas tous d'une même station. On ne peut donc dire, *a priori* et au vu de l'ensemble des résultats, que l'une des aires étudiées possède des eaux plus fertiles que les autres. Toutefois, en comparant les réponses obtenues avec les échantillons prélevés à des stations différentes mais aux mêmes dates, on remarque que les eaux provenant des stations « Camarones » et « La Caleta » sont plus fertiles que celles des autres stations, et ce pour la plupart des Algues-tests (tableau). Pour les eaux de la station « Isla de los Pajaros », les prélèvements sont suffisamment nombreux et bien répartis dans le temps, d'octobre 1976 à février 1977, pour que l'on puisse suivre l'évolution de la fertilité pendant la période printemps-été. Ainsi, il apparaît que, pour les 4 algues-tests utilisées, la fertilité décroît régulièrement durant le mois d'octobre puis augmente au cours du mois de novembre, essentiellement pour *C. palla* et *T. striata*. Relativement faible en janvier, elle augmente à la fin de février et dépasse les valeurs observées au début du mois d'octobre, essentiellement pour *M. salina* et *P. tricorutum*. Pour les eaux provenant des stations autres que « Isla de los Pajaros », nous ne disposons pas de suffisamment d'échantillons pour pouvoir suivre l'évolution temporelle de la fertilité. Nous remarquons toutefois que les eaux prélevées à « San Roman » au début du mois de novembre supportent une biomasse de neuf à douze fois plus faible que celles prélevées au début du mois de mars pour *P. tricorutum*, et de deux à quatre fois plus faible pour les autres espèces. La fertilité des eaux de « Punta Loma » augmente durant le mois d'octobre, présentant ainsi une évolution inverse de celle observée à « Isla de los Pajaros »; à la fin d'octobre, les eaux de cette station présentent une biomasse deux à trois fois supérieure à celle supportée par les eaux prélevées durant les semaines précédentes. Les eaux provenant de « La Caleta » ont des fertilités qui sont identiques pour *M. salina* et *P. tricorutum* en novembre, février et mars, plus élevées en novembre et mars pour *C. palla* et en février et mars pour *T. striata*.

Dans l'ensemble et compte tenu du petit nombre d'échantillons étudiés, il semble que les eaux des stations « Camarones » et « La Caleta » soient plus fertiles que celles des autres stations; leurs teneurs hivernales en sels nutritifs sont d'ailleurs plus élevées. Ainsi, par exemple, la concentration en azote est de l'ordre de 8 à 10 $\mu\text{etg.l}^{-1}$ pour ces deux stations au lieu de 6 à 8 $\mu\text{etg.l}^{-1}$ pour les autres aires étudiées (3).

Les résultats obtenus pour une même eau varient selon les espèces-tests considérées. L'évolution de la biomasse est semblable pour les 2 algues vertes *C. palla* et *T. striata*; par contre, les réponses de *P. tricorutum* et *M. salina* sont différentes de celles de ces 2 algues mais sont, en moyenne, comparables entre elles. Les informations quantitatives obtenues dans les différents échantillons sont, en moyenne, identiques pour *C. palla* et *T. striata*. Toutefois, les eaux prélevées à la fin du mois de novembre à « Isla de los Pajaros », au début du mois de mars à « San Roman » et à la fin du mois d'octobre à « Punta Loma » sont plus fertiles pour *C. palla*. Cette Algue serait donc mieux adaptée aux eaux étudiées. *P. tricorutum* présente des variations beaucoup plus grandes,

TABLEAU

Biomasses maximales produites in vitro par 5 algues-tests sur diverses eaux nord-patagoniques
et teneur en azote (N - NO₃ + N - NO₂) et en phosphates (P - PO₄) de ces eaux

Station de prélèvement	Date de prélèvement	Teneur en azote ($\mu\text{atg. l}^{-1}$)	Teneur en Phosphore ($\mu\text{atg. l}^{-1}$)	Biomasse ($\mu\text{g de chlorophylle-}a\text{. l}^{-1}$)				
				<i>Chlamydomonas palla.</i>	<i>Tetraselmis striata.</i>	<i>Monallantus salina.</i>	<i>Phaeodactylum tricornutum.</i>	<i>Coscinodiscus lineatus.</i>
Isla de los Pajaros.....	04.10.1976	3,85	0,78	3,9	4,8	2,5	2	-
	11.10.1976	1,99	0,95	3,6	4,4	2,2	1,7	-
	18.10.1976	2,09	1,00	2,2	4,1	1,5	1,1	-
	25.10.1976	0,88	0,81	2,3	3,4	1,6	0,7	-
	02.11.1976	1,89	0,54	5,1	4,6	1,8	0,7	-
	12.11.1976	0,37	0,85	5,8	6,7	2,3	1,3	-
	24.11.1976	0,33	0,59	8,9	7,2	2,7	1,7	-
	24.01.1977	-	0,83	3,3	3,9	1,1	0,7	-
	01.02.1977	4,79	0,83	3,0	3,6	1,1	0,7	-
	21.02.1977	0,14	0,65	4,7	5,1	2,5	2,4	-
San Roman.....	07.09.1976	6,12	0,64	5,2	4,8	-	5,1	4,8
	03.11.1976	2,69	0,53	3,0	3,2	1,6	0,4	-
	09.03.1977	1,43	0,89	7,2	5,8	3,8	4,3	-
Punta Loma.....	15.09.1976	1,28	0,61	1,4	2,0	-	1,0	0,4
	04.10.1976	0,53	0,68	1,7	1,9	1,3	0,8	-
	12.10.1976	1,29	0,88	3,3	3,0	1,4	1,3	-
	26.10.1976	2,02	0,94	8,1	6,5	5,0	4,1	-
La Caleta.....	04.11.1976	2,46	0,54	5,1	4,4	3,2	3,9	-
	18.02.1977	0,27	0,82	4,2	6,4	3,4	3,5	-
Camarones (bosquet).....	10.03.1977	0,79	0,79	5,0	5,5	3,2	3,4	-
	08.09.1976	7,08	1,20	7,4	6,8	-	4,8	3,2
Camarones (extérieur).....	08.09.1976	8,20	1,20	6,8	7,2	-	3,8	4,1

suivant les échantillons considérés, que celles observées pour les autres Algues. Les forts développements de cette espèce, tels ceux supportés par les eaux prélevées au début du mois de mars à « San Roman » et par celles provenant de « La Caleta » et « Camarones » pourraient s'expliquer, d'une part, par le fait que cette Algue ne nécessite pas un bon « conditionnement » des eaux ⁽²⁾, d'autre part, parce qu'elle est capable d'épuiser le milieu de ses sels minéraux au delà des limites mesurables par analyse chimique ⁽⁶⁾. Par contre, le faible développement de cette Algue est alors difficilement explicable.

Certaines données de la littérature permettent d'estimer les fertilités d'eaux d'origines diverses et de les comparer, de ce point de vue, à celles que nous avons étudiées [(⁴), (⁵), (⁷)] (tableau). Il apparaît ainsi que la biomasse maximale pouvant être supportée par les eaux nord-patagoniques (5 à 8 $\mu\text{g.l}^{-1}$ de chlorophylle-*a*) est comparable à celle supportée par des eaux situées au voisinage de l'upwelling de Mauritanie (10 $\mu\text{g.l}^{-1}$) ⁽⁵⁾ dont la réserve nutritive est cependant plus élevée. La fertilité de ces eaux ne dépend donc pas uniquement de leurs teneurs en sels minéraux, exprimés par les concentrations en N-NO₃ et P-PO₄.

CONCLUSION. — Les eaux nord-patagoniques présentent, dans l'ensemble, une bonne fertilité potentielle, elles peuvent supporter une biomasse variant entre 5 et 8 $\mu\text{g.l}^{-1}$ de chlorophylle-*a*, suivant les Algues considérées. Bien que les stations « Camarones » et « La Caleta » semblent être, en moyenne, les aires les plus fertiles parmi celles que nous avons étudiées, il apparaît cependant que l'évolution temporelle de la fertilité des eaux nord-patagoniques est plus importante que la variation spatiale. En outre, les biomasses maximales ne sont pas toujours supportées par les eaux les plus riches en nitrates, nitrites et phosphates. La photosynthèse dépendrait donc fortement de la présence et de la disponibilité de substances biogènes non dosées; la détermination de la nature de ces substances a fait l'objet d'un travail dont les résultats seront exposés ultérieurement.

(*) Séance du 2 octobre 1978.

(¹) B. R. BERLAND, D. J. BONIN, S. Y. MAESTRINI et J. P. POINTIER, *Intern. Rev. ges. Hydrobiol.*, 58, 1973 a, p. 203-220.

(²) B. BERLAND, D. BONIN, B. COSTE, S. MAESTRINI et H. J. MINAS, *Mar. Biol.*, 23, 1973 b, p. 267-274.

(³) C. CHARPY, L. CHARPY, *Thèse doct. spéc.*, Univ. Aix-Marseille II, 1977, p. 1-172.

(⁴) M. FIALA, J. CAHET, G. JACQUES, J. NEVEUX et M. PANOUSE, *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 24, 1976, p. 151-163.

(⁵) G. JACQUES, M. FIALA, J. NEVEUX et M. PANOUSE, *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 24, 1976, p. 165-175.

(⁶) E. J. KUENZLER et B. H. KETCHUM, *Biol. Bull.*, 123, 1962, p. 134-145.

(⁷) I. RINNE et E. TARKIAINEN, *Julk. / Havsforskningsinst. skr.*, 239, 1975, p. 91-99.

C.J.C-R. et L.J.C. : *Centro nacional patagónico*, 9120 Puerto-Madryn, Argentine
et *Station marine d'Endoume*, 13007 Marseille;

S.Y.M. : *Station marine d'Endoume*, 13007 Marseille;

M.J.P. : *Centro nacional patagónico*, 9120 Puerto-Madryn, Argentine.

Nutrient Enrichments of Waters of "Golfo de San Jose" (Argentina, 42°S), Growth and Species Selection of Phytoplankton

CLAUDE J. CHARPY-ROUBAUD*, LOIC J. CHARPY* &
SERGE Y. MAESTRINI*

* Centro nacional patagonico, 9120 Puerto Madryn, Argentina

* Station marine d'Endoume, 13007 Marseille, France

With 8 figures and 8 tables

Key words: Phytoplankton, nutrient enrichment, nutrient uptake, yield coefficient, cell status, limiting nutrient, species selection, Patagonia.

Table of contents

1	Problem
2	Material and Methods
3	Results
3	1. pH, CO ₂ and temperature
3	2. August experiment, nutrient utilization and algal yield
6	3. September experiment, nutrient utilization and algal yield
8	Discussion
8	1. Temperature effect on algal growth
8	2. Effects on algal yield and limiting nutrient
12	3. Cell status after nutrient enrichment
13	4. Nutrient enrichments and species composition
16	Summary
16	Acknowledgements
16	References

Abstract. Coastal Patagonian sea waters had been differentially nutrient-enriched to determine (i) the magnitude of the algal biomass supported and (ii) which species were able to best compete for the available nutrients. Nitrogen was found to be the nutrient limiting growth of the natural phytoplankton population. The addition of NO₃ at 25 μg at · l⁻¹ led to a 10 to 30 μg · l⁻¹ increase in chlorophyll *a* in all but those treatments containing trace metal additions. The best yield coefficients were obtained when a chelator (EDTA) was added with NO₃. A pool of nine diatom species were common in the NO₃ supplemented waters and the addition of vitamins along with NO₃ allowed two of the nine species to dominate.

Problem

Water masses of the Patagonian Current are the major sources for the Gulf of San Jose, Argentina (BRANDHORST & CASTELLO, 1971). Since this desert area is free from municipal and industrial waste, these waters remain unpolluted.

Based on these favourable conditions, a research project was undertaken to evaluate the natural fertility of the local primary producers in supporting shellfish aquaculture.

A two-year survey of natural conditions demonstrated these shallow waters to be cold, permanently well mixed (CHARPY *et al.*, 1980) with fast recycling of nutrients and to have an annual primary production of $200 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$ (CHARPY & CHARPY-ROUBAUD, 1980b) despite low ($8 \mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$) dissolved inorganic nitrogen levels. Phytoplankton blooms occur twice a year during spring and fall seasons and temperature appeared to partly govern the MARGALEF (1967) successional stages (CHARPY & CHARPY-ROUBAUD, 1980a). Test-tube bioassays with unialgal strains demonstrated the algal biomass was not maximal, because nutrients limited the growth potential (CHARPY *et al.*, 1978).

However, test-tube bioassays involving artificial enrichment of natural waters with a limited number of nutrients allowing algae to exhaust the whole nutrient pool have several notable biases, namely wall effects and selection for test strains which may not reflect changes in species composition of natural assemblages (see MAESTRINI *et al.*, in press). To avoid these problems the experiments presented here were conducted in large carboys with natural phytoplankton populations. Water was collected in late winter when the nutrients were at maximum and in the spring prior to the annual phytoplankton bloom. Our objectives were to determine which nutrient(s) were limiting growth and how the nutrient additions affected the algal biomass increases and changes in species composition.

Material and Methods

Two separate experiments were conducted on surface waters collected in the Gulf of San Jose on August 27th and September 9th, 1976. In order to maintain test cultures at near ambient conditions, 22–23 liter carboys containing 20 liters of natural water were placed in an open air basin filled to 50 cm with continuously running sea water. The light intensity within each carboy was equal to the *in situ* intensity at the 5 m depth which corresponded to the light level yielding the highest production during the previous two-year survey.

The sea water enrichments differed between each experiment because the first assays suggested that few nutrients were important and that the addition of trace metals was deleterious to the growth of the phytoplankton. In the second experiment, slightly different combinations of nutrients were used and the trace metal was deleted. The nutrient treatments are given in Table 1.

Daily samples were taken for measurements of temperature, pH, CO_2 , NO_2 , NO_3 , PO_4 (STRICKLAND & PARSONS, 1965), NH_4 (SOLORZANO, 1969), particulate organic carbon (POC), particulate organic nitrogen (PON) (MAESTRINI *et al.*, 1979), chlorophyll *a* (YENTSCH & MENZEL, 1963), ^{14}C fixation (STEEMANN-NIELSEN, 1952) and cell counts (UTERMÖHL, 1958). The data belonging to the second experiment were analysed using BENZECRI's factorial correspondence analysis (BENZECRI *et al.*, 1973).

Table 1. Mixture compositions and element concentrations used for enriching the surface waters of the Gulf of San Jose, sampled on late August (first experiment) and early September (second experiment). E = EDTA; M = metal mixture; Vit = vitamin mixture; All = N + P + Si + Fe + M + E + Vit.

Enrichment		Element	
First experiment	Second experiment	Symbol	Concentration
O (none)	O (none)	N	25.0 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$
N	N	P	2.3 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$
P	Vit	Si	26.0 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$
Si	Fe	EDTA	0.73 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$
Fe	E	Fe	0.80 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$
E	N + P	Zn	0.01 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$
N + P	N + Vit	Mn	0.05 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$
Fe + E	N + Fe	Bo	1.42 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$
N + P + Vit	N + E	Co	0.14 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$
N + P + E	P + E	Mo	0.08 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$
N + P + Fe + E	Vit + E	Cu	0.06 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$
N + P + M + E	Fe + E	B ₁₂	1 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$
All	P + Fe + E	Biotin	2 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$
	Fe + E + Vit	Thiamin	500 $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$
	All		

Results

1. pH, CO₂ and temperature

During the course of the two experiments, the pH of all nutrient-enriched cultures varied slightly. The initial value of 7.93 increased to 8.55 by the end of the experiment begun on August 27 and less of a variation, from 8.03 to 8.50, was observed for the experiment beginning September 9. The changes in pH were accompanied by similar changes in CO₂ content which varied from a low of 74.8 to a high of 97.3 mg · l⁻¹. In contrast, the temperature of the experimental cultures varied greatly, despite the continuous cooling by waters close to 9°C. During the August experiment, the morning (0900 h) temperatures varied from 2.5 to 9.6°C and in afternoon periods (1600 h) they increased from 7.5 to 11.5°C. During the September experiment no temperature below 7.0°C was observed and temperatures varied from 7.0 to 14.5°C. The lowest temperature occurred on cloudy, windy days while the higher temperatures occurred on sunny days.

2. August experiment, nutrient utilization and algal yield

The initial concentration in sea water used for the August experiment was 7.1 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$ for NO₂ + NO₃ - N and 1.3 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$ for PO₄ - P. A short lag phase (one day) occurred after nutrient enrichment and thereafter nitrogen was quickly

taken up (Fig. 1) in all cultures containing the original nitrogen pool and those with nitrate added. Except for the cultures with metal additions and, curiously, one with the addition of N + P, nitrate was primarily assimilated and nitrite decreased slightly from the original concentration ($0.23 \mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$) or remained unchanged. The initial phosphorus content decreased immediately after the start of the experiment but was never totally exhausted (Fig. 1). When nitrate was not added, from 28 to 70 % of the initial nutrients were taken up by the cultures, whereas in nitrate supplemented cultures 80 to 92 % of these nutrients were taken up by the end of the experiment.

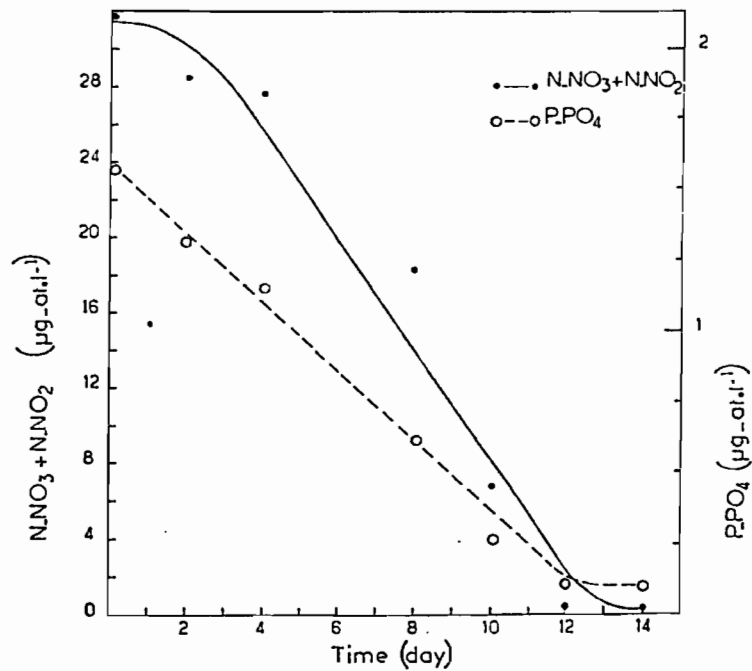


Fig. 1. Typical decrease in nitrate and nitrite and phosphate during the late August experiment of the NO_3 -enriched culture.

Algal growth began after a 2 day lag and ended within 6 to 14 days. The longest duration of growth occurred in enrichments which involved nitrogen where the maximal biomass represented a 4- to 8-fold increase over the unenriched cultures (Table 2). Cultures without the addition of nitrogen never attained a chlorophyll biomass greater than twice the unenriched control. The addition of iron alone or associated with EDTA increased the average biomass with chlorophyll *a* values between 5.2 and $8.6 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ by the sixth day. The addition of the trace metal mix was deleterious and no growth occurred when the metal mix was added with N, P, or EDTA and the inoculum died in the treatment containing all the enrichments. The addition of EDTA alone or associated with iron increased the yield coefficient ($\mu\text{g chlorophyll } a \cdot \mu\text{g at N}^{-1}$)

from 0.5 to 0.9 for those without the chelator, and from 1.2 to 1.3 for those treatments in which it was added. The maximum in chlorophyll *a* usually preceded that for PON and POC, however, unlike the others the maximum in POC remained constant until the end of the experiment (Fig. 2).

Table 2. Consumption of NO_3 and PO_4 , as % of initial reserves, maximum chlorophyll *a* produced ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$), yield coefficient (μg chlorophyll *a* $\cdot \mu\text{g}$ at $\text{NO}_3 - \text{N}^{-1}$), particulate organic carbon (μg at $\cdot \text{l}^{-1}$), particulate nitrogen (μg at $\cdot \text{l}^{-1}$) and ^{14}C uptake rate (μg C $\cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) of the August experiments. The numbers in parentheses represent days from beginning of the experiment when values were measured.

Parameter	Enrichment	O	N	P	Si	Fe	E	N P	Fe E	N,P E	N,P Vit	N,P Fe,E	N,P M,E	All
NO_3 consumption (%)		100	100	100	100	100	100	69	100	100	100	100	0	0
PO_4 consumption (%)		70	92	28	61	61	58	36	50	80	50	81	8	3
Chlorophyll <i>a</i> ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$)		4.0	21.6	4.7	3.5	5.2	8.6	15.0	8.2	26.8	29.1	17.8	0.9	0
Yield coefficient ($\mu\text{g} \cdot \mu\text{g}$ at $^{-1}$)		0.56	0.67	0.66	0.49	0.73	1.21	0.47	1.15	0.83	0.91	0.55	0	0
POC (μg at $\cdot \text{l}^{-1}$)		107	449	149	74	107	108	190	149	649	465	390	9S	82
		(12)	(14)	(12)	(14)	(8)	(10)	(12)	(8)	(14)	(12)	(12)	(8)	(8)
PON (μg at $\cdot \text{l}^{-1}$)		2	24	3	2	3	2	8	4	31	33	23	0	0
		(12)	(14)	(12)	(12)	(8)	(8)	(12)	(6)	(10)	(10)	(10)		
Rate of carbon uptake ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)		10	56	24	14	17	16	54	21	60	74	50	6	2
		0.8	4.7	2.0	1.2	1.4	1.4	4.5	1.7	5.0	6.2	4.2	0.5	0

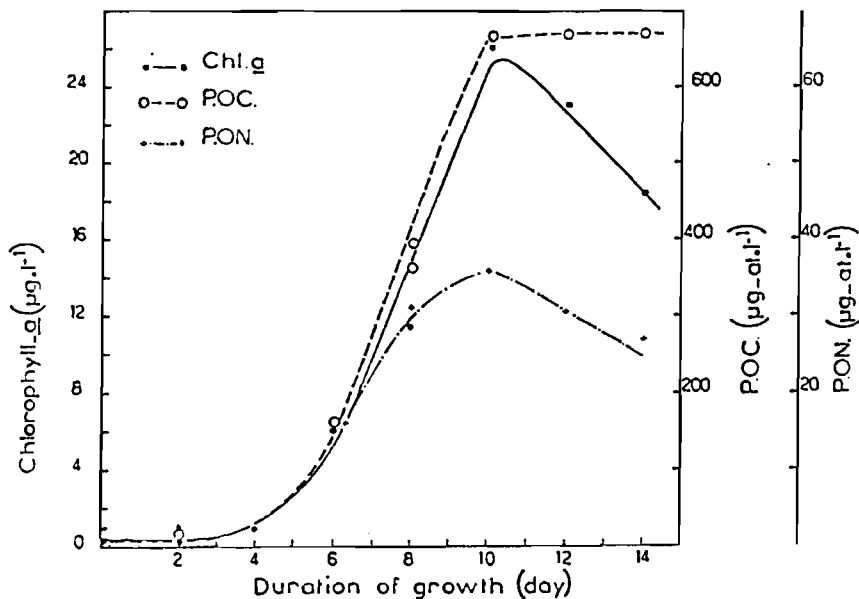


Fig. 2. Typical increase in chlorophyll *a* POC and PON during the late August experiment in $\text{NO}_3 + \text{PO}_4 + \text{EDTA}$ enriched culture.

3. September experiment, nutrient utilization and algal yield

The nutrient contents of the September water was lower than the August samples with $\text{NO}_2 + \text{NO}_3 - \text{N} = 6.5 \mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$ and $\text{PO}_4 - \text{P} = 0.8 \mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$. Ammonium concentrations were also determined at this time with an initial value of $4.1 \mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$. This ammonium concentration is presumably due to the metabolic activity of the clam *Chlamys tehuelcha* whose abundance was between 30 to 50 individuals $\cdot \text{m}^{-2}$ in the area of the sampling station. In the nutrient enrichment experiments, nitrate and phosphate decreased steadily during the first three days while ammonium concentrations remained near the initial value (Fig. 3). In all cases where nitrate was added, NO_3 was rapidly taken up and exhausted within the first six days, whereas the nitrogen reserve was depleted within four days in ambient level control water. Phosphate was never completely taken up even when only nitrate was added (Table 3). Phosphate uptake was not as rapid as nitrate and in several cultures phosphate uptake continued despite the exhaustion of nitrate.

Unlike the previous experiments, no lag in growth was observed after the addition of enrichments to the September water. In most cultures the chlorophyll *a* maximum occurred after 4–5 days but chlorophyll synthesis continued throughout the 7 day growth period (Table 3).

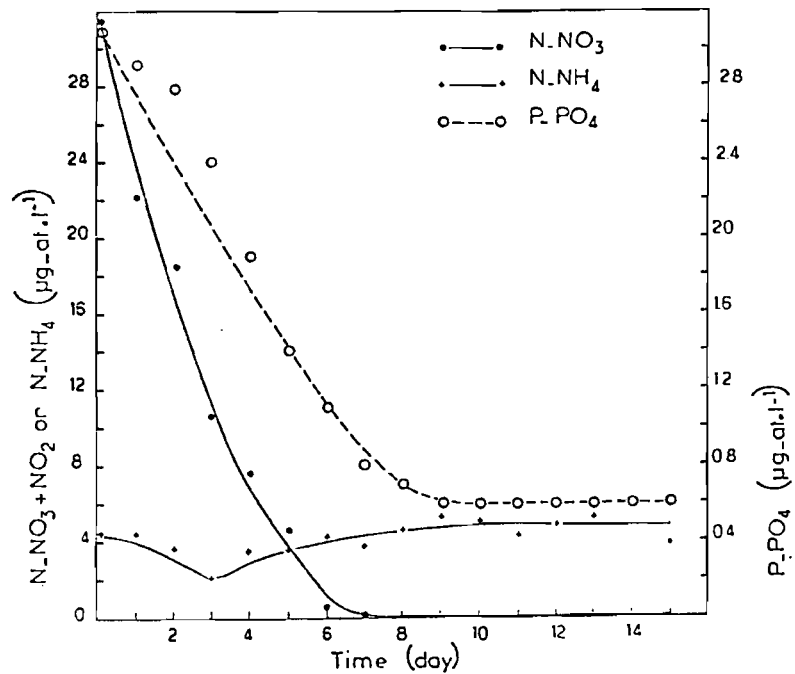


Fig. 3. Typical decline of NO_3 , NH_4 and PO_4 concentrations during the September experiment with additions of NO_3 + PO_4 .

Table 3. Consumption of NO_3 and PO_4 , as % of initial reserves, maximum chlorophyll *a* produced ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$), yield coefficient (μg chlorophyll *a* $\cdot \mu\text{g}$ at $\text{NO}_3 - \text{N}^{-1}$), particulate organic carbon (μg at $\cdot \text{l}^{-1}$), particulate nitrogen (μg at $\cdot \text{l}^{-1}$) and ^{14}C uptake rate (μg C $\cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) of the September experiments. The numbers in parentheses represent days from beginning of the experiment when values were measured.

Parameter	Enrichment	O	N	Fe	Vit	E	N P	N Fe	N Vit	N E	P E	Vit E	Fe E	P,Fe E	Fe,E Vit	All	
NO_3 consumption (%)		100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
PO_4 consumption (%)		38	68	70	86	53	66	83	67	81	14	63	63	26	42	67	
Chlorophyll <i>a</i> ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$)		6.4	38.0	6.7	6.0	7.0	17.0	15.5	30.0	23.0	9.5	9.3	6.5	6.2	5.7	37.3	
		(4)	(6)	(4)	(4)	(4)	(5)	(5)	(7)	(6)	(7)	(4)	(4)	(4)	(5)	(7)	
Yield coefficient ($\mu\text{g} \cdot \mu\text{g at}^{-1}$)		0.98	1.21	1.03	0.92	1.03	0.54	0.49	0.95	0.73	1.46	1.43	1.00	0.95	0.88	1.18	
POC ($\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$)		133	325	158	183	233	175	308	317	292	117	183	125	142	192	367	
		(7)	(9)	(11)	(11)	(7)	(11)	(7)	(11)	(10)	(11)	(11)	(6)	(7)	(11)	(8)	
PON ($\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$)		93	29	14	14	15	30	21	36	29	7	7	7	15	15	36	
		(7)	(7)	(11)	(7)	(7)	(5)	(7)	(11)	(9)	(11)	(4)	(4)	(4)	(10)	(7)	
Rate of carbon uptake ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)		37	155	110	48	64	114	103	194	153	54	65	45	47	55	160	
($\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)		3.1	12.9	9.2	4.0	5.3	9.5	8.6	16.2	12.8	4.5	5.4	3.8	3.9	4.6	13.3	

The maximum carbon uptake rate (43 to $186 \mu\text{g C} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) occurred two days prior to the chlorophyll *a* maximum except for cultures enriched with iron alone which showed a longer delay. Increases in PON followed chlorophyll *a* except after day 7 when chlorophyll *a* remained constant and PON increased slowly. POC continued to increase after the chlorophyll *a* and PON maxima, presumably due to the destruction of particulate organic material (Fig. 4). All other parameters used to estimate algal biomass showed a similar pattern in decline. Degradation of chlorophyll *a* occurred so rapidly that only 20% of the maximum was present at the end of the experiment.

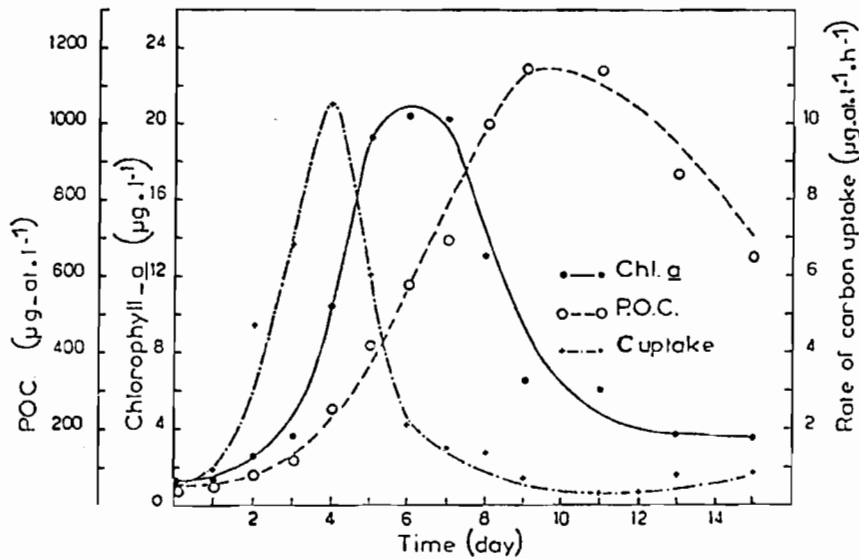


Fig. 4. Changes in algal biomass (chlorophyll *a*, POC) and rate of carbon uptake during the September experiment with additions of $\text{NO}_3 + \text{EDTA}$.

Discussion

1. Temperature effect on algal growth

The effect of temperature cannot be clearly discerned from these experiments particularly the one done in August where the ambient temperature remained low (9°C) while temperatures of the cultures varied from 2.5 to 11.5°C. However, the cultures were dominated by diatoms including *Skeletonema costatum* which can maintain growth of 1 division · d⁻¹ over this temperature range (EPPLEY, 1972; SMAYDA, 1973). For the whole array of treatments in the August experiments, the chlorophyll based growth rate (k) (GUILLARD, 1973) averaged 0.64 divisions d · d⁻¹ (s = 0.16) with extreme values of 0.43 to 1.08 divisions · d⁻¹. In September, the significantly higher temperatures (up to 14.5°C) resulted in greater growth having an average chlorophyll based growth rate of 0.83 divisions · d⁻¹. While temperature appeared never to prevent the growth of the algal population, the growth rate at the lower temperature was 20 % lower than that recorded at the higher temperature.

2. Effects on algal yield and limiting nutrient

Nitrogen appeared to be the nutrient which consistently limited algal growth in this study. During the August experiment, the single addition of NO₃ supported

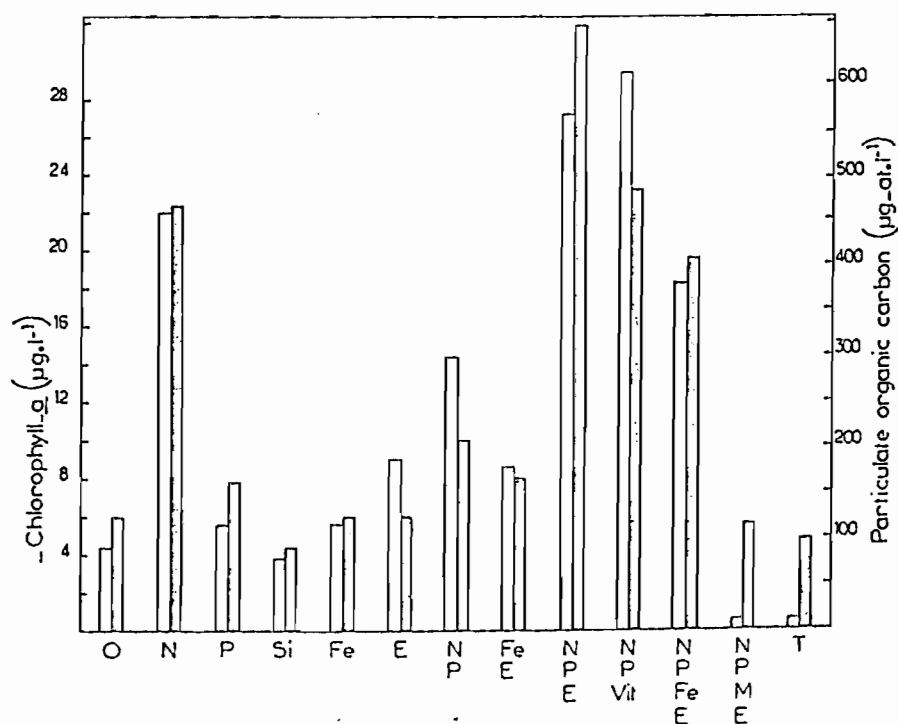


Fig. 5. Maximum chlorophyll a (white bars) and particulate organic carbon (dark bars) of nutrient-enriched samples in late August.

a biomass which was five times greater than the unenriched control (Fig. 5), while in September a seven fold increase was observed (Fig. 6). None of the other nutrients added singly generated an obvious biomass increase. Increases in chlorophyll *a* were proportional to the inorganic nitrogen additions which increased the ambient nitrogen levels 5-fold. All additions containing nitrogen produced yields greater than the control with a 3- to 4-fold increase in chlorophyll *a* for August and September waters. Similarly, an increase in carbon uptake from 20 to 60 $\mu\text{g C}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ for August and 4.9 to 11.6 for September was observed when nitrogen was added. The results consistently indicate the importance of nitrogen in limiting algal yield in these Patagonian coastal waters. The reason for the inconsistent lack of biomass increase during August when N + P were added together remains unknown.

Although secondary to nitrogen, the addition of EDTA and vitamins enhanced the algal yield. EDTA alone or combined with Fe promoted an algal biomass twice as great as that of the control. Neither phosphate, silicate nor iron alone gave similar increases in yield and the addition of trace metals did not allow algal growth. The secondary importance of EDTA and/or vitamins was particularly notable in the August experiment. In the September experiment, the addition of EDTA, vitamins and iron added singly or in combination

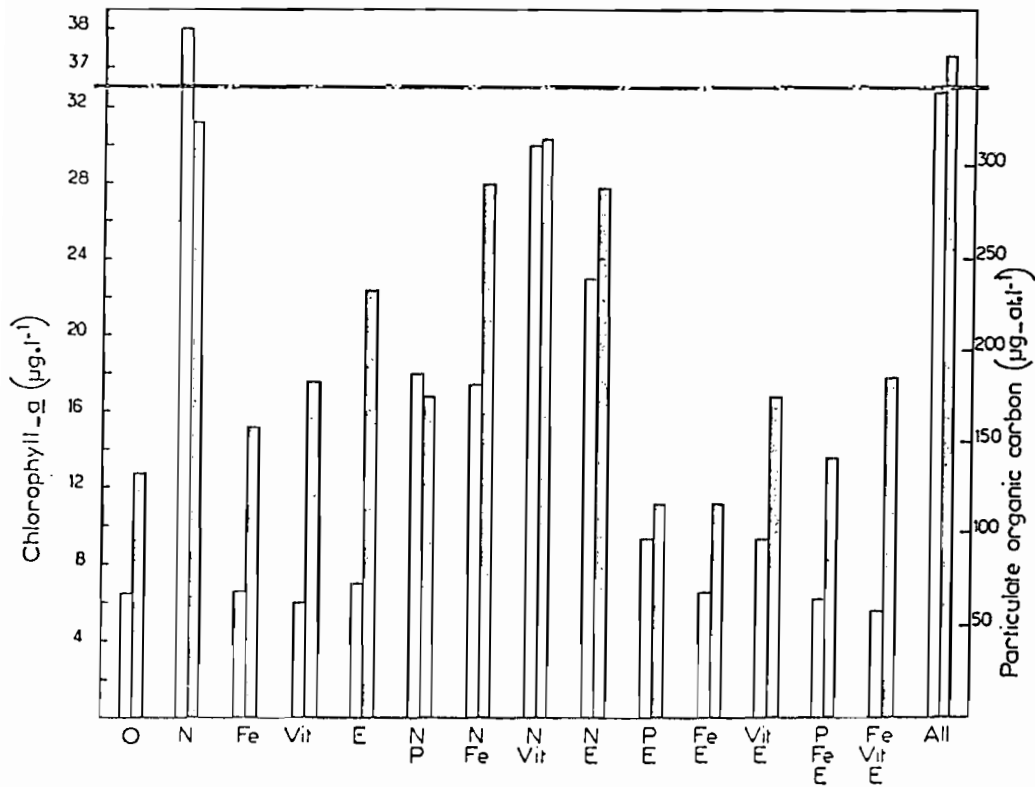


Fig. 6. Maximum chlorophyll *a* (white bars) and particulate organic carbon (dark bars) of nutrient-enriched samples in September.

resulted in a discrepancy between biomass estimated by chlorophyll *a* and that estimated by POC (Fig. 6). The consistently higher POC biomass values may have been influenced by the growth of non-pigmented microflagellates and bacteria stimulated by the EDTA and/or vitamin addition(s) and the higher ambient temperatures.

To clearly quantify the effect of nitrogen, EDTA, vitamins and iron in the September experiment, data from the first seven days of observations were analysed using factorial correspondence analysis (BENZECRI *et al.*, 1973). All data were used in this analysis for that period when chlorophyll increased and reached maximum levels. Data after day 7 were excluded because POC contents increased without increases in ^{14}C uptake indicating a dominance of heterotrophic processes. The main parameters were two nutrient parameters ($\text{NO}_2 + \text{NO}_3 - \text{N}$ and $\text{PO}_4 - \text{P}$), three for biomass (chlorophyll *a*, POC, PON), and

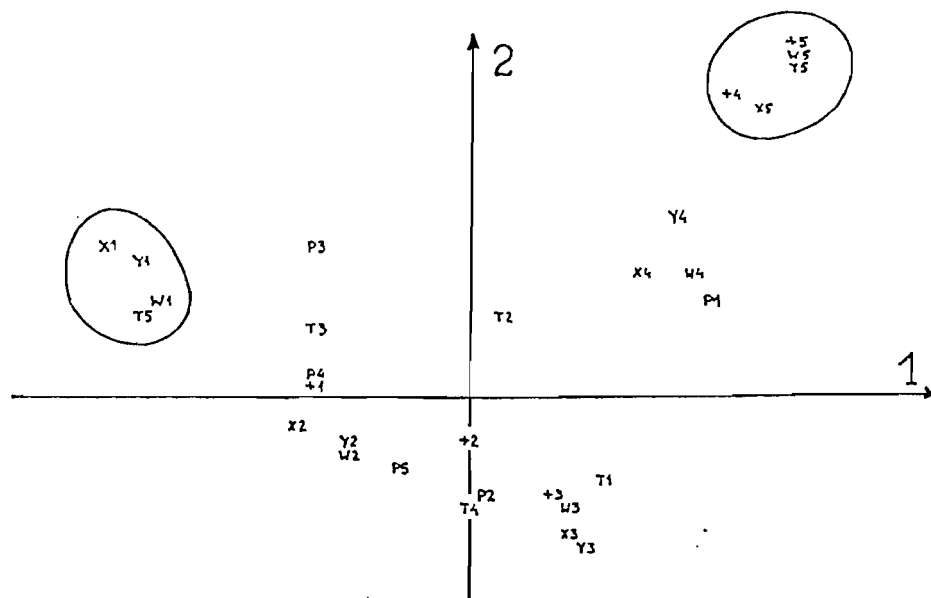


Fig. 7. Positioning of analysis data (barycenters) in the space of sampling dimension. Letters and numbers indicate the classes of parameter values.

$\text{N} - \text{NO}_3$ ($\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$)	$\text{P} - \text{PO}_4$ ($\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$)	Chl. <i>a</i> ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$)
T1 = 0-0.5	P1 = 0-0.5	Y1 = 0-1.5
T2 = 0.5-5	P2 = 0.5-1	Y2 = 1.5-5
T3 = 5-10	P3 = 1-1.5	Y3 = 5-10
T4 = 10-15	P4 = 1.5-2	Y4 = 10-25
T5 = 15	P5 = 2	Y5 = 25
POC ($\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$)	PON ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$)	C uptake ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)
W1 = 0-0.5	X1 = 0-50	+1: 0-1.5
W2 = 0.5-1	X2 = 50-100	+2: 20-30
W3 = 1-2	X3 = 100-200	+3: 30-70
W4 = 2-3	X4 = 200-300	+4: 70-120
W5 = 3	X5 = 300	+5: 120

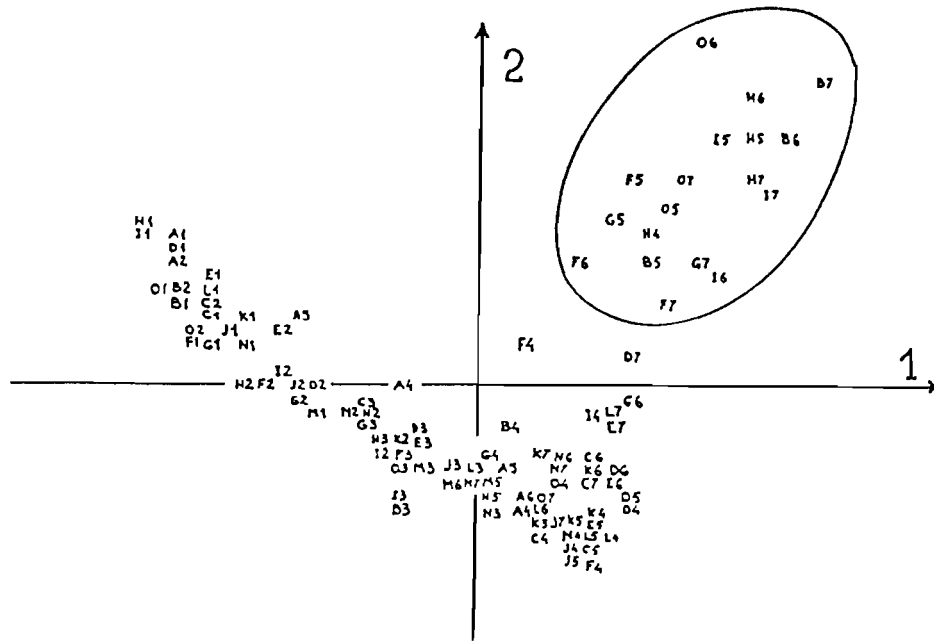


Fig. 8. Positioning of daily samples in the parameter-datum space. Letters indicate the nutrient enrichment (A = none; B = N; C = vitamins; D = Fe; E = EDTA; F = N + P; G = N + vitamins; H = N + Fe; I = N + EDTA; J = P + EDTA; K = vitamins + EDTA; L = Fe + EDTA; M = P + Fe + EDTA; N = Fe + vitamins + EDTA; O = All nutrients added); numbers indicate days of sampling (1 = Day 1 7 = Day 7). Axis 1 and axis 2 generated 16.2% and 12.8% of the total variance, respectively.

one for ^{14}C uptake. Values for these parameters were sorted into 5 classes along a two dimensional plane with low values for biomass and productivity associated with high nitrogen values and separated by axis 1 from high biomass and productivity values associated with low nitrogen (Fig. 7). Axis 1 appears to depict algal biomass production and concomitant decrease in nitrogen concentration and the absolute values of these parameters were negatively correlated. When daily samples were analysed, those supplemented with nitrogen clustered in the same quadrant indicating the primary importance of nitrogen in limiting algal yield (Fig. 8). The role of other nutrients is not clear, however, by summing all positive coordinates for each culture it is possible to compare and classify the different enrichments according to the rate of algal production. The results (Table 4) indicate that only the addition of EDTA or vitamins can enhance the growth promoting effect of single NO_3 additions. EDTA is not a nutrient and did not support growth by itself but may enhance the utilization of nutrients by "conditioning" the water (BARBER & RYTHER, 1969; BARBER *et al.*, 1971). Vitamins are rarely lacking in marine environments and are reported not to be important in oligotrophic waters such as the Sargasso Sea (MENZEL & SPAETH, 1962). However, in our experiments, additions of vitamins did stimulate biomass production by providing a common pool of these substances for uptake and utilization. In spite of this, it is our opinion that vitamin levels in Patagonian coastal waters do not limit yield but the rate of biomass production.

In the nitrogen enriched environment light may be more important in limiting growth than the ambient levels of vitamins.

Table 4. Lengths of vectors depicting the respective growth-promoting effects of nutrient enrichments added to the sea water of the September experiment.

Enrichment	Sum of positive coordinates	Enrichment	Sum of positive coordinates
N + EDTA	1802	Fe + vitamins + EDTA	855
N + Vitamins	1613	Fe + EDTA	836
N	1541	Vitamins + EDTA	792
All nutrients added	1277	Fe	749
EDTA	1129	P + EDTA	651
N + Fe	938	None	276
Vitamin mixture	930	P + Fe + EDTA	205
N + P	892		

3. Cell status after nutrient enrichment

The two natural samples of phytoplankton appeared healthy and grew rapidly when nutrient additions were made. The chlorophyll *a* contents of these samples were low and the POC/chlorophyll *a* ratio (w/w) varied from 210 to 218 (Table 5) and were 4 to 5 times higher than the frequently reported values of 50 (RILEY, 1959; STEELE & BAIRD, 1961), 37 to 67 (MENZEL & RYTHER, 1964) and twice the value reported by HOLM-HANSEN (1969) of 100. The relative contents of these cellular components are highly variable (BANSE, 1977) and in our experiments overestimations of POC may have occurred due to the presence of tripton, bacteria and non coloured flagellates. The POC/PON ratio (atoms) was 11.0 in August and 8.3 in September, slightly higher than the mean value of 6.5 reported for microalgae (RILEY, 1970; HEALEY, 1975). Thus, the biomass

Table 5. Particulate organic carbon (POC) / chlorophyll *a* (Chl *a*) ratios (weight/weight), chlorophyll *a* per cell ($\mu\text{g} \cdot \text{cell}^{-1}$), particulate organic carbon/particulate organic nitrogen (PON) ratios (atom/atom), and increases of chlorophyll *a* or PON per cell when NO_3 is present in the nutrient enrichments.

Ratio	Original sample	Nutrient enrichments				Chlorophyll <i>a</i> or nitrogen increase (%)	
		None	All without nitrogen		All with nitrogen		
			\bar{x}	s	\bar{x}	s	
<i>Late-August experiment</i>							
POC/Chl <i>a</i>	218	178	230	(54)	113	(44)	104
POC/PON	11.0	9.3	15.5	(2.7)	10.5	(2.9)	48
<i>September experiment</i>							
POC/Chl <i>a</i>	210	142	176	(33)	102	(20)	39
Chl <i>a</i> · cell ⁻¹	0.43	0.42	0.40	(0.18)	0.60	(0.20)	50
POC/PON	9.3	7.6	9.0	(0.8)	6.3	(1.2)	21

represented roughly 59 % of the particulate organic matter in August, and 78 % in September, from which 47 % and 37 % respectively were pigmented organisms.

Most of the nutrient additions did not drastically modify the contents of the populations. Only the addition of N + P resulted in a POC/chlorophyll *a* value of 47 near the one of nutrient replete cells during the September experiment (Table 6). Also the single addition of N was the only addition which resulted in an increase in POC per cell. When nitrogen was omitted the addition of all other nutrients resulted in little change in the cellular ratios and only slight growth in the algae. Most of these cultures did not produce more than 5 μg chlorophyll *a* · l⁻¹ which was not sufficient to overcome the interference by tripton. None of the mixtures without nitrogen were capable of alleviating the nutrient deficiency.

Table 6. Particulate organic carbon (POC)/chlorophyll *a* (Chl *a*) ratios (weight/weight), chlorophyll *a* per cell ($\mu\text{g} \cdot \text{cell}^{-1}$) and particulate organic carbon/particulate organic nitrogen (PON) ratios (atom/atom) on days of respective maximum chlorophyll *a* contents of nutrient-enriched cultures.

	Late-August experiment											
	O	N	P	Si	Fe	E	N	Fe	N,P	N,P	N,P	N,P
							P	E	E	Vit	Fe,E	
POC/Chl <i>a</i>	178	149	174	267	290	172	47	248	115	100	157	
POC/PON	9.3	10.3	15.1	11.1	15.8	17.1	6.4	18.2	9.4	12.6	13.7	

	September experiment														
	O	N	Fe	Vit	E	N	N	N	N	E	P	Fe	P,Fe	Fe,E	All
						P	Fe	Vit	E	Vit	E	E	E	Vit	
POC/Chl <i>a</i>	142	68	147	128	159	114	107	123	101	169	168	202	216	219	95
Chl <i>a</i> · cell ⁻¹	0.42	0.84	0.42	0.34	0.30	0.39	0.38	0.61	0.54	0.36	0.65	0.43	0.41	0.21	0.81
POC/PON	7.6	6.4	9.0	8.1	7.7	4.4	5.6	7.1	6.1	10.1	9.2	8.6	-	9.6	8.0

4. Nutrient enrichments and species composition

The importance of nutrients in regulating species composition has been frequently discussed. DUGDALE (1967) emphasized the advantage of low half saturation constants (K_s) for nutrient uptake and high maximum growth rates (μ_{max}). In oligotrophic waters, species with low K_s are better capable of taking up the low nutrient levels thus fulfilling their nutrient requirement and dominating the population, whereas in coastal waters where nutrients are abundant those species having highest maximum growth rates usually dominate. TAYLOR & WILLIAMS (1975) predict that when aquatic populations are limited by a single or few nutrients the growth of microorganisms tend to produce populations of low species diversity. Other authors demonstrate the importance of nutrients in governing species competition using laboratory experiments (TITMAN, 1976; TILMAN, 1977; MICKELSON *et al.*, 1979; for more details, see MAESTRINI & BONIN, 1981), however, few experiments have been done with natural populations. The

results of nutrient enrichment studies of the Woods Hole region (VINCE & VALIELA, 1973), Mediterranean Sea (FIALA *et al.*, 1976) and Oregon waters (FREY & SMALL, 1980) led to the conclusion that additions of NO_3 ranging from 10 to $75 \mu\text{g}$ at $\text{N} \cdot \text{l}^{-1}$ with other nutrients at balanced levels do not generate any significant changes in species composition. This is contrary to the results of STOERMER *et al.* (1978) who found drastic shifts in species dominance of lake water enriched with nutrients. FREY & SMALL (1980) noted that micronutrients had marked effects on species composition but substantial effects on final yields were regulated by macronutrients. Some of the differences in the studies mentioned result in the use of different criteria, maximum yield versus growth rate, resulting in the discrepancies observed. In our opinion, the use of cell density in batch culture is misleading since the slight advantage of a species to acquire nutrients will not generate a higher density at the end of a few cell divisions before the nutrient is exhausted. A slightly higher growth rate will, however, allow a species to outcompete others and ultimately eliminate most of them if nutrient-rich conditions remain long enough. One can expect that nutrient enrichments to oligotrophic waters will not lead to a species selection within the natural population when concentrations remain very low. These conclusions were observed by PARSONS *et al.* (1977) who supplemented natural waters with $1.5 \mu\text{g}$ at $\text{N} \cdot \text{l}^{-1}$ and other nutrients at balanced levels. In later experiments, PARSONS *et al.* (1978) observed better growth of diatoms over flagellates and the composition of the original populations was not modified.

Our results contrast with those of PARSONS *et al.* since we used higher nutrient levels and an obvious species selection occurred. Three of the diatom species (*Asterionella japonica*, *Coscinodiscus lineatus* and *Fragilaria vitrea*) originally present in the September water disappeared during incubation. *Lauderia borealis* grew only in N enriched cultures and *Melosira sulcata* only grew in N + P enrichments. No clear explanation can be given for these results, but it was probably not due to experimental manipulation since these species are routinely cultured in the laboratory. Most of the remaining species developed in the unenriched control where daily division rates varied from 2.2 to 6.6 div. day^{-1} (Table 7). In the enriched cultures, these species grew from 1.2 to 4.8

Table 7. Respective numbers of divisions required to reach maximum chlorophyll *a* in enriched cultures of species present in September water.

Species	Enrichment	O	N	Fe	Vit	E	N P	N Fe	N Vit	N E	P E	Fe E	Vit E	P,Fe E	Fe,E Vit	All	Excess divisions
<i>Chaetoceros compressus</i>	.		7.8	6.6	7.9	6.9	.
<i>Lauderia borealis</i>	.		10.2
<i>Melosira sulcata</i>	7.3
<i>Nitzschia longissima</i>	5.0		0.7	7.2	4.0	.	8.7	7.6	5.0	7.6	6.0	7.0	4.0	5.0	.	.	3.7
<i>Nitzschia sp.</i>	2.3		5.3	2.6	6.7	6.6	.	6.3	5.9	4.4	.
<i>Rhizosolenia fragilissima</i>	.		.	.	6.9	.	.	.	8.4	.	.	.	6.6	.	6.7	6.4	.
<i>Skeletonema costatum</i>	6.6		2.9	7.6	7.4	7.2	7.8	7.6	.	8.8	5.6	6.6	7.2	7.2	6.9	6.6	1.2
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	.		5.8	.	.	.	6.0	5.0	.	.	6.6	6.5	.	.	.	7.3	.
<i>Thalassiosira aestivalis</i>	3.8		5.2	3.9	4.4	4.6	5.1	9.6	5.4	5.5	3.7	3.2	4.5	3.9	4.2	5.5	1.7
<i>Thalassiosira gravida</i>	4.8		8.2	.	6.0	7.0	8.0	.	7.0	7.0	6.0	7.2	6.8	6.0	.	5.6	4.8
<i>Thalassiosira hyalina</i>	2.2		6.3	3.2	4.7	2.2	5.1	.	6.3	5.3	4.5	5.1	5.1	3.2	5.5	5.3	4.1

Table 8. Relative number of divisions, as % of total divisions, for each treatment in the nine dominant diatom species.

Nutrients added	<i>Nitzschia longissima</i>	<i>Nitzschia sp.</i>	<i>Rhizosolenia fragilissima</i>	<i>Skeletonema costatum</i>	<i>Thalassionema nitzschooides</i>	<i>Thalassiosira aestivialis</i>	<i>Thalassiosira gravida</i>	<i>Thalassiosira hyalina</i>
1. Number of cultures in which growth occurred (over 15)	11 ¹	7	5	14	5	15	13	14
2. No nutrient added (control)	20.3	9.3	0	26.8	0	15.4	19.5	8.9
3. All nutrients added	0	12.1	13.1	13.5	15.0	11.3	11.5	10.9
4. Mean value for all other enrichments (= All - 2 - 3)	\bar{x} 17.7 s 4.4	\bar{x} 14.4 s 4.7	\bar{x} 21.4 s 3.3	\bar{x} 21.0 s 7.0	\bar{x} 14.9 s 3.6	\bar{x} 13.4 s 3.6	\bar{x} 20.9 s 6.0	\bar{x} 13.8 s 3.4
5. Nutrient(s) evidently most favouring	nature Fe or P \bar{x} 21.2 18.7 s 3.2 0.4	E 16.4 s 3.3	Vit 21.4 s 3.3	-	E 17.0 s 2.4	-	-	Vit 16.2 s 3.0
6. Mean value for non-favouring enrichments (= All - 2 - 5)	\bar{x} 14.4 s 3.1	\bar{x} 9.2 s 0.9	0	\bar{x} 19.2 s 5.9	\bar{x} 11.7	\bar{x} 12.6 s 2.5	\bar{x} 17.6 s 3.1	\bar{x} 12.4 s 2.8
7. Other probable favouring nutrient(s)	nature value -	-	-	E singly 34.6	-	E singly 22.1	E singly 33.6 N + Fe 32.0	-

¹) growth in + N culture (= 0.7 division) is not involved.

divisions · day⁻¹ and the data do not allow us to discern the nutrient most favourable for growth. Only *Rhizosolenia fragilissima* clearly grew best in vitamin enriched waters with 6.8 to 8.4 divisions · day⁻¹. Single additions of nitrogen generated growth of all species except *Melosira sulcata* and *R. fragilissima*.

In order to clearly point out the effects of nutrients on species composition, the relative division rate was expressed as a mean % of the total for each species and each nutrient combination (Table 8). The addition of vitamins clearly favoured *Rhizosolenia fragilissima* and *Thalassiosira hyalina* which had division rates of 21.4 and 16.2 % respectively in enriched cultures, and 0 and 12.4 % in unenriched controls. The addition of EDTA favoured the growth of *Nitzschia sp.* and *Thalassionema nitzschooides* with relative division rates of 16.4 and 17.0 % respectively in enriched cultures, and only 9.2 and 11.7 % when EDTA was absent. The results for other species are not as clear, but *Nitzschia longissima* was probably favoured by the addition of Fe and P which gave relative division rates of 21.2 and 18.7 % when added and only 9.2 and 11.7 %

when absent. *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira aestivalis* and *T. gravida* showed increased relative growth of 34.6, 22.1 and 33.6%, respectively, when EDTA alone was added, but this was not observed in other treatments containing this addition. *Thalassiosira gravida* was also favoured by the addition of Fe when added with nitrogen. The addition of phosphorus in these experiments did not allow the dominance of *Skeletonema costatum* as previously reported by DUNSTAN & TENORE (1974), HARRISON & DAVIS (1979) and THOMAS *et al.* (1980). The results of these experiments show features which are pertinent to the understanding of the nature of nutrient limitation to the phytoplankton of Patagonian coastal waters and how such waters may be enriched to provide increased food levels for aquaculture.

Summary

Patagonian coastal waters were differentially enriched with nutrients to determine the limiting nutrient(s) for the phytoplankton population and the magnitude of increase supported by these additions. Nitrogen was found limiting the natural population with secondary limitation by chelating substances (EDTA) and vitamins. Neither phosphorus, silicon, nor trace metals stimulated growth above control values. In the two experiments, the yield coefficients were increased from 0.64 and 0.87 to 0.94 and 1.9 μg chlorophyll *a* · μg at N^{-1} when EDTA was added with nitrogen. The winter experiment contained large amounts (~50%) of detrital material which was not seen in the later experiment. Diatoms dominated the phytoplankton population and some species (*Asterionelle japonica*, *Chaetoceros lineatus* and *Fragilaria vitrea*) did not grow in any treatment. *Lauderia borealis* required only nitrogen for growth, while *Melosira sulcata* grew only when N + P were present. The other species, dominated by *Thalassiosira hyalina*, required the addition of nitrogen and vitamins for growth. EDTA and NO_3 favoured *Thalassionema nitzschooides*, *T. aestivalis*, *T. gravida*, *Skeletonema costatum* and *Nitzschia* sp.

Acknowledgements

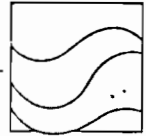
We wish to gratefully thank DR. CARMELO TOMAS for revising the English manuscript and offering helpful suggestions.

References

- BANSE, K., 1977: Determining the carbon-to-chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Mar. Biol.*, 41: 199-212.
- BARBER, R. T. & J. H. RYHER, 1969: Organic chelators: factors affecting primary production in the Cromwell current upwelling. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 3: 191-199.
- , R. C. DUGDALE, J. J. MACISAAC & R. L. SMITH, 1971: Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water. *Invest. Pesq.*, 35: 171-193.
- BENZECRI, J. P. *et coll.*, 1973: L'analyse des données. II. L'analyse des correspondances. Dunod éd., Paris: 619 pp.
- BONIN, D. J., J. W. LEFTLEY & S. Y. MAESTRINI, 1981: The role of phytohormones and vitamins in species succession of phytoplankton. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 210: 310-322.

- BRANDHORST, W. & J. P. CASTELLO, 1971: Proyecto desarrollo pesquera. Ser. Int. Tec., pub. n° 29, Mar del Plata.
- CHARPY, L. J. & C. J. CHARPY-ROUBAUD, 1980a: La production primaire des eaux du golfe San José. II. Populations phytoplanctoniques et composition du seston. *Hydrobiologia*, 75 (3): 215-224.
- & --, 1980b: La production primaire des eaux du golfe San José (Péninsule Valdes, Argentine). III. Estimation de la production phytoplanctonique annuelle. *Hydrobiologia*, 75 (3): 225-229.
- , -- & M. J. PIZARRO, 1980: La production primaire des eaux du golfe San José (Péninsule Valdes, Argentine). I. Paramètres physiques et teneurs en sels minéraux. *Hydrobiologia*, 75 (3): 209-214.
- CHARPY-ROUBAUD, C. J., L. J. CHARPY, S. Y. MAESTRINI & M. J. PIZARRO, 1978: Etude de la production primaire des eaux des golfes nord-patagoniques (Argentine). Estimation de la fertilité potentielle au moyen de tests biologiques. *C. R. Acad. Sci. Paris, sér. D*, 287: 1031-1034.
- DUGDALE, R. C., 1967: Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 685-695.
- DUNSTAN, W. M. & K. R. TENORE, 1974: Control of species composition in enriched mass cultures of natural phytoplankton populations. *J. Appl. Ecol.*, 11: 529-536.
- EPPLEY, R. W., 1972: Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.*, 70 (4): 1063-1085.
- FIALA, M., G. CAHET, G. JACQUES, J. NEVEUX & M. PANOUSE, 1976: Fertilisation de communautés phytoplanctoniques. I. Cas d'un milieu oligotrophe: Méditerranée nord-occidentale. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 24: 151-163.
- FREY, B. E. & L. F. SMALL, 1980: Effects of micro-nutrients and major nutrients on natural phytoplankton populations. *J. Plankton Res.*, 2 (1): 1-22.
- GUILLARD, R. R. L., 1973: Division rates. In: J. R. STEIN (Ed.), *Handbook of phycological methods - Culture methods and growth measurements*. Cambridge Univ. Press: 289-311.
- HARRISON, P. J. & C. O. DAVIS, 1979: The use of outdoor phytoplankton continuous cultures to analyse factors influencing species selection. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 41 (1): 9-23.
- HEALEY, F. P., 1975: Physiological indicators of nutrient deficiency in algae. *Fish. mar. Serv. Tech. Rep. N° 585*: 30 pp.
- HOLM-HANSEN, O., 1969: Determination of microbial biomass in ocean profiles. *Limnol. Oceanogr.*, 14 (5): 740-747.
- MAESTRINI, S. Y. & D. J. BONIN, 1981: Competition among phytoplankton based on inorganic macronutrients. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 210: 264-278.
- , D. J. BONIN & M. R. DROOP: Test algae as indicators of sea water quality. In: L. E. SHUBERT (Ed.), *Algae as ecological indicators*. Academic Press, London (in press).
- , M. G. KOSSUT & C. P. REYNAUD, 1979: Analise do nitrogênio e do carbono particular por pirolise e separação em fase gasosa. Nota técnica. *Inst. Pesq. Marinha, Rio de Janeiro*, 126: 40 pp.
- MARGALEF, R., 1967: Ritmos, fluctuaciones y secesion. In: J. CASTELVI *et al.* (Ed.), *Ecologia marina*. Fundacion La Salle, Caracas: 454-492.
- MENZEL, D. W. & J. H. RYTHER, 1964: The composition of particulate organic matter in the western north Atlantic. *Limnol. Oceanogr.*, 9 (2): 179-186.
- & J. P. SPAETH, 1962: Occurrence of vitamin B₁₂ in the Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 7: 151-154.
- MICKELSON, M. J., H. MASKE & R. C. DUGDALE, 1979: Nutrient-determined dominance in multi-species chemostat cultures of diatoms. *Limnol. Oceanogr.*, 24: 298-315.
- PARSONS, T. R., P. J. HARRISON & R. WATERS, 1978: An experimental simulation of changes in diatom and flagellate blooms. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 32: 285-294.
- , W. H. THOMAS, D. SEIBERT, J. R. BEERS, P. GILLESPIE & C. BAWDEN, 1977: The effect of nutrient enrichment on the plankton community in enclosed water columns. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 62 (5): 565-572.
- RILEY, G. A., 1959: Note on the particulate matter in Long Island Sound. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 17: 83-86.
- , 1970: Particulate organic matter in sea water. *Adv. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 8: 1-118.
- RYTHER, J. H. & W. M. DUNSTAN, 1971: Nitrogen, phosphorus, and eutrophication in the coastal marine environment. *Science (N. Y.)*, 171: 1008-1013.
- SMAYDA, T. J., 1973: The growth of *Skeletonema costatum* during a winter-spring bloom in Narragansett Bay. *Norw. J. Bot.*, 20: 219-247.

- SOLÓRZANO, L., 1969: Determination of ammonia in natural waters by the phenolhypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.*, 14(5): 799-801.
- STEELE, J. H. & I. E. BAIRD, 1961: Relations between primary production, chlorophyll and particulate carbon. *Limnol. Oceanogr.*, 6: 68-78.
- STREMANN-NIELSEN, E., 1952: The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 18: 117-140.
- STOERMER, E. F., B. G. LADEWSKI & C. L. SCHELSKE, 1978: Population responses of lake Michigan phytoplankton to nitrogen and phosphorus enrichment. *Hydrobiologia*, 57(3): 249-265.
- STRICKLAND, J. D. H. & T. R. PARSONS, 1965: A manual of sea water analysis. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 125: 203 pp.
- TAYLOR, P. A. & P. J. LE B. WILLIAMS, 1975: Theoretical studies on the coexistence of competing species under continuous-flow conditions. *Can. J. Microbiol.*, 21: 90-98.
- THOMAS, W. H., M. POLLOCK & DON L. R. SEIBERT, 1980: Effects of simulated upwelling and oligotrophy on chemostat-grown natural marine phytoplankton assemblages. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 45: 25-36.
- TILMAN, D., 1977: Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology*, 58: 338-348.
- TILMAN, D., 1976: Ecological competition between algae: experimental confirmation of resource-based competition theory. *Science*, 192: 463-465.
- UTERMÖHL, H., 1958: Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Comm. Ass. int. Limnol. theor. appl.*, 9: 38 pp.
- VINCE, S. & I. VALIELA, 1973: The effects of ammonium and phosphate enrichments on chlorophyll *a*, pigment ratio and species composition of phytoplankton of Vineyard Sound. *Mar. Biol.*, 19: 69-73.
- YENTSCH, C. S. & D. W. MENZEL, 1963: A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, 10: 221-231.



Fertilité des eaux côtières nord-patagoniques : facteurs limitant la production du phytoplancton et potentialités d'exploitation mytilicole

Fertilité
Facteurs limitants
Production primaire
Mytiliculture
Côte patagonique
Growth potential
Limiting factors
Primary productivity
Mussel culture
Patagonic coastal waters

C.J. Charpy-Roubaud ^{ab}, L.J. Charpy ^{ab}, S.Y. Maestrini ^a

^a Station marine d'Endoume, Chemin de la Batterie des Lions, 13007 Marseille, France.

^b Centro nacional Patagonico, 28 de Julio, 9120 Puerto-Madryn, Argentine.

Reçu le 20/3/81, révisé le 16/11/81, accepté le 11/12/81.

RÉSUMÉ

La biomasse algale maximale (fertilité) pouvant être produite avec les eaux côtières tempérées froides des golfes nord-patagoniques a été estimée au moyen d'analyses chimiques et de tests biologiques. L'un des objectifs de ce travail était l'estimation des possibilités offertes par ces eaux pour une exploitation conchylicole.

La fertilité de ces eaux à l'abri des prédateurs n'est au mieux qu'un peu plus de 2 fois supérieure à la biomasse des populations naturelles présente *in situ*. Elle est maximale durant les périodes de fortes concentrations hivernales en sels nutritifs, mais peut être également élevée dans les eaux estivales épuisées en ions minéraux. Elle varie également avec l'appartenance taxonomique des algues utilisées. Les Chlorophycées produisent de 2 à 4 μg de chlorophylle *a* par μg -atome d'azote nitrique consommé, alors que pour les algues des autres groupes, en particulier les Diatomées, ce rendement est moitié moindre. L'azote est l'élément essentiel limitant la croissance des algues, mais les substances complexantes seules ou associées au fer, les vitamines et, à un moindre degré, le phosphore, peuvent parfois jouer un rôle égal à celui de l'azote. Des différences spécifiques apparaissent : outre l'azote, le développement des Diatomées est limité par les substances complexantes et celui des Chlorophycées est contrôlé par les vitamines.

La production de 1 kg de chair de l'herbivore comestible parmi les plus favorables, le bivalve *Mytilus platensis*, nécessite la capture de la totalité des algues unicellulaires annuellement produites par une colonne d'eau ayant 2,6 m² de section, compte tenu que la production primaire est de 161 g C.m⁻².an⁻¹. La production maximale prévisible en moules est environ 80 fois inférieure à celle des aires de production mytilicoles les plus intenses. De ce fait, les golfes nord-patagoniques semblent ne convenir qu'à une exploitation de faible importance fondée sur des équipements suspendus et dispersés le long des côtes.

Oceanol. Acta, 1982, 5, 2, 179-188.

ABSTRACT

Algal Growth Potential (AGP) of coastal North-Patagonic waters: limiting nutrients and prospects for commercial mussel production.

The algal growth potential of North-Patagonic waters was estimated on the basis of nutrient analysis and algal bioassays, with the aim of determining the prospect of commercial shellfish production.

In grazer-free waters, maximum algal crop amounts to only 8 μg chlorophyll *a*.l⁻¹, which is barely twice as great as the *in situ* algal biomass. Fertility is greatest during the late-winter period when the inorganic nutrient reserve is at its maximum. High growth-potential values may also be recorded in inorganic-nutrient exhausted summer waters; these values originate in the consumption of organic-nitrogen forms by

chlorophytes. Fertility also varies according to the algal species; the NO_3 -based yield coefficient ranges from 2-4 μg chlorophyll a μg atom $^{-1}$ for the chlorophytes, these figures are halved in the case of other algae.

Nitrogen concentration is the limiting factor where algal crop production is concerned; during short periods, however, the absence or presence of chelators, chelated-iron, vitamins and phosphorus may have a similarly important effect on algal growth. Specific variations were observed; diatoms as a whole are particularly susceptible to a lack of chelators, and chlorophytes to a lack of vitamins.

Under the conditions observed (1977) the production of 1 kg of meat of the mussel *Mytilus platensis* requires the total algal production of a water column of 2,6 m^2 section (ca 161 g C. m^{-2} .year $^{-1}$). Predicted mussel production is consequently 80 times lower than that obtained in the most efficient waters elsewhere in the world. Due to the absence of research on water exchanges between gulfs and the open sea, the prediction of the consequences on algal crop of heavy harvesting of shellfish biomass and the subsequent decrease of the biogenic element is at present hazardous. Nevertheless, the data estimated above are certainly optimal. It thus appears that the North-Patagonic waters will only support low density commercial mussel production based on vertical-rope growth techniques.

The high output of algal food required for shellfish aquafarming will depend on artificial nutrient enrichment based on nitrogen. The addition of chelating substances and/or vitamins will partially determine the species composition of the algal population.

Oceanol. Acta, 1982, 5, 2, 179-188.

INTRODUCTION

Les eaux côtières des golfes nord-patagoniques ($\varphi = 42^\circ\text{S}$) ont fait l'objet d'un projet d'exploitation conchylicole établi par le Centro Nacional Patagonico de Puerto-Madryn. Le taux annuel moyen de la production primaire et la biomasse phytoplanctonique maximale (= fertilité ou « growth-potential ») pouvant être produite dans ces eaux n'étant pas connus, leurs estimations étaient nécessaires avant la conception du projet précité.

La croissance des algues marines étant essentiellement limitée par l'énergie lumineuse et la concentration des sels nutritifs (Morris, 1974), l'étude de la fertilité d'une eau passe donc par celle de sa teneur en éléments biogènes. Toutefois, l'assimilation de certains éléments peut être limitée par la présence d'agents altérageux ou l'absence de substances qui ne sont pas des facteurs nutritionnels *stricto sensu*. Au contraire, la fertilité, estimée à partir d'analyses n'intéressant le plus souvent que $\text{N}-\text{NO}_3$, $\text{P}-\text{PO}_4$ et $\text{Si}-\text{SiO}_3$, peut être sous-évaluée : certaines autres formes chimiques non analysées, notamment azotées sont assimilées par les algues (Bonin, Maestrini, sous presse). L'étude descriptive de la production primaire et des sels nutritifs des eaux considérées, effectuées par Charpy et Charpy-Roubaud (1980 *b*) et Charpy *et al.* (1980) étaient donc insuffisantes pour l'estimation de la fertilité de ces eaux. C'est pourquoi nous avons ensuite utilisé simultanément des tests biologiques et l'analyse des principaux sels nutritifs.

Ces tests ont été effectués avec des souches d'espèces utilisables pour la culture massive et employées par différents auteurs pour la nourriture des bivalves, de

manière à ce que les résultats autorisent un calcul direct des biomasses d'herbivores correspondant aux biomasses algales.

Par ailleurs, Charpy et Charpy-Roubaud (1980 *a*) ayant montré que la biomasse des populations phytoplanctoniques naturelles du golfe San Jose présente d'importantes variations temporelles qui ne paraissent pas toujours liées aux variations des teneurs en sels nutritifs, nous avons estimé la fertilité et déterminé la nature des facteurs nutritionnels limitant la croissance des algues avec des échantillons recueillis à intervalles réguliers pendant une période de sept mois.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les eaux étudiées (fig. 1) ont été prélevées dans le golfe San Jose [stations Isla de los Pajaros (3) et San Roman (2)], dans le golfe Nuevo [station Punta Loma (5)], dans les eaux côtières de Camarones (6) et dans le bras de mer Caleta Valdes (4). Les prélèvements ont été effectués d'octobre 1976 à avril 1977 à 0 m, 5 m et 10 m de profondeur. Les échantillons de ces trois niveaux ont été mélangés; une partie de l'eau, destinée aux tests biologiques, a été filtrée sur 0,45 μm .

Analyses chimiques

Les concentrations en $\text{P}-\text{PO}_4$, $\text{N}-\text{NO}_3$ et $\text{N}-\text{NO}_2$ ont été dosées suivant les protocoles décrits par Strickland et Parsons (1965). La chlorophylle *a* a été mesurée par fluorométrie (Yentsch, Menzel, 1963). La teneur en chlorophylle des tubes enrichis différenciellement a été estimée par fluorescence *in vivo*, après avoir établi une

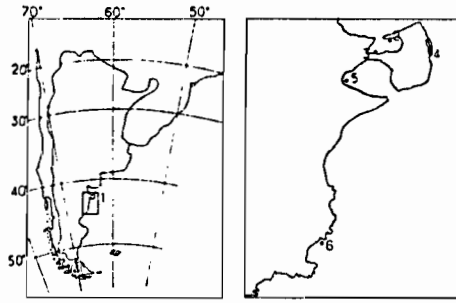


Figure 1

Situation des golfes nord-patagoniques (1) et positions des stations de prélèvement : San Román (2); Isla de Los Pájaros (3) et Caleta Valdes (4); golfo de San José; Punta Loma (5); Golfo Nuevo; Camarones (6).

Location of the North-Patagonia gulfs (1), and sites of seawater-sampling stations: San Román (2); Isla de Los Pájaros (3) and Caleta Valdes (4); Gulf of San José; Punta Loma (5); Gulf Nuevo; Camarones (6).

courbe d'étalonnage pour chacune des algues cultivées. Les teneurs en azote et carbone particulaires ont été analysées avec un analyseur Perkin-Elmer, suivant la méthode de Simon *et al.* (1962). Les densités cellulaires ont été calculées à partir de comptages effectués avec des cellules Nageotte ou Neubauer, suivant la taille des cellules.

Enrichissements différentiels

L'eau de mer filtrée est distribuée dans des tubes à essais à raison de 20 ml par tube; de l'eau de mer non filtrée a été répartie dans des tubes à essais, comme précédemment, et également dans des flacons de 125 ml remplis complètement. Les enrichissements ont été ajoutés à raison de 0,5 ml pour 10 ml, quel que soit le nombre d'éléments qui compose chacun d'eux. Neuf mélanges différents ont été utilisés : N; P; N + P; N + P + Si; N + P + Vitamines (B_{12} + biotine + thiamine); N + P + Fe; N + P + Métaux (Zn + Mn + Bo + Co + Mo + Cu); N + P + Fe + EDTA; tous les éléments. Un tube témoin ne contenait aucun enrichissement. Les concentrations utilisées (tableau 1) sont supérieures à celles des nutriments contenus dans l'eau de mer étudiée afin que l'enrichissement se tra-

Tableau 1

Nature des composés et concentrations finales des éléments utilisés pour les enrichissements différentiels ($\mu\text{g-at} = \mu\text{g-atome}$).

Chemical compounds and element concentrations in differentially enriched sea waters ($\mu\text{g-at} = \mu\text{g-atom}$).

Élément	Composé utilisé	Concentration de l'élément
N	NaNO_3	25 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$
P	K_2HPO_4	2,3 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$
Si	$\text{Na}_2\text{SiO}_3 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	26 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$
EDTA	Na_2EDTA	0,73 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$
Fe	$\text{FeCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	0,80 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$
Zn	ZnCl_2	0,11 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$
Mn	$\text{MnSO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$	1,05 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$
Bo	H_3BO_3	28,3 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$
Co	CoCl_2	2,85 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$
Mo	$\text{NaMoO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$	1,53 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$
Cu	$\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$	1,11 $\mu\text{g-at.l}^{-1}$
B_{12}	Mélange vitaminique	0,1 mg.l^{-1}
Biotine		
Thiamine		
		25 mg.l^{-1}

duise par une croissance significativement plus forte que celle observée sur l'eau de mer non enrichie et suffisamment faible pour que les voies métaboliques de l'assimilation soient les mêmes qu'*in situ*. Ces concentrations sont proches de celles correspondant aux aires d'upwelling ou aux zones côtières particulièrement riches. L'eau de mer a étéensemencée avec six algues-tests provenant de cultures monospécifiques : une Prasinophycée : *Tetraselmis striata* Butcher et une Bacillariophycée : *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin, utilisées régulièrement, et deux Chlorophycées : *Chlamydomonas palla* Butcher et *Chlamydomonas sp.*, une Eustigmanophycée : *Monallantus salina* Bourrelly et une Prasinophycée : *Platymonas suecica* Kylin, avec lesquelles les expériences ont été moins nombreuses. Les cellules-tests ont été cultivées pendant six jours dans une eau de mer pauvre en sels minéraux et filtrée sur charbon actif, suivant le protocole décrit par Berland *et al.* (1973 a), afin d'appauvrir les algues de leurs substances de réserve et d'augmenter ainsi la sensibilité et la reproductibilité des mesures. Les inoculums, d'un volume de 1 ml, sont préparés de manière à ce que les densités cellulaires initiales soient de 1 000 cellules. ml^{-1} pour *T. striata*, *P. suecica* et *Chlamydomonas sp.*, et de 8 000 cellules. ml^{-1} pour *P. tricorutum*, *C. palla* et *M. salina*. La nature et le classement par ordre d'importance des facteurs limitants sont déterminés par observation des courbes de croissance des cultures, en considérant que seules sont significatives des différences de croissance d'au moins 10 % (précision du comptage).

Tests de fertilité

L'eau filtrée est répartie dans des tubes à essais stériles à raison de 25 ml par tube. Quatre algues-tests sont utilisées : *Chlamydomonas palla* Butcher, *Tetraselmis striata* Butcher, *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin et *Monallantus salina* Bourrelly, après avoir été appauvries comme précédemment. Les inoculums, d'un volume de 1 ml, sont préparés pour donner des densités cellulaires de 10 000 cellules. ml^{-1} pour *C. palla*, de 5 800 cellules. ml^{-1} pour *T. striata*, de 8 000 cellules. ml^{-1} pour *P. tricorutum* et de 16 000 cellules. ml^{-1} pour *M. salina*.

Incubation et estimation de la croissance

Les cultures en tubes à essais sont incubées au laboratoire, à 18°C et en éclairage continu. Les croissances sont suivies par comptage des cellules, effectué tous les deux jours sur les cultures non enrichies et celles contenant (N + P) et (N + P + Fe + EDTA). La biomasse maximale produite sur chacune des eaux étudiées est estimée en fin de croissance par mesure *in vivo* des teneurs en chlorophylle *a* et par comptage des densités cellulaires. Les expériences effectuées en vue d'estimer la fertilité potentielle et celles pour déterminer les facteurs limitants se sont poursuivies jusqu'à obtention de la biomasse maximale, c'est-à-dire huit jours au maximum. Les flacons de 125 ml contenant les échantillons

d'algues naturelles sont alors, après ajout des enrichissements, placés en plein air dans un aquarium en verre dans lequel une circulation d'eau maintient la température proche de celle des eaux *in situ*. Ils y sont laissés pendant 16 heures, période déterminée au cours d'une expérience préliminaire comme étant adéquate pour une adaptation des cellules aux conditions nutritionnelles respectives de chacune des eaux, puis sont ensemencés avec 1 ml de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ et laissés de 10 heures à 14 heures dans les mêmes conditions de température et de lumière.

Tous les tests sont effectués en double.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Les eaux étudiées correspondent à une phase de pauvreté en azote. En effet, Charpy *et al.* (1980) montrent que la réserve en sels nutritifs se reconstitue à partir de la fin de l'automne, atteignant $8 \mu\text{g-at-N-NO}_3\cdot\text{l}^{-1}$ et $1,8 \mu\text{g-at-P-PO}_4\cdot\text{l}^{-1}$; mais les nitrates sont consommés durant la période printanière et restent faibles jusqu'à l'automne suivant. Les populations phytoplanctoniques contenues dans ces eaux sont dominées par les Diatomées et présentent une évolution annuelle caractérisée par une floraison printanière très marquée et une floraison automnale (Charpy, Charpy-Roubaud, 1980 a); lors de la floraison printanière, les densités cellulaires dépassent généralement 10^6 cellules. $\cdot\text{l}^{-1}$, dont les 3/4 sont représentés par *Chaetoceros compressus*, et ont même atteint 3×10^6 cellules. $\cdot\text{l}^{-1}$ lors d'un développement massif de *Chlamydomonas* sp.

L'évolution annuelle des teneurs en sels nutritifs et de la concentration en biomasse algale peut être considérée comme étant représentative des processus naturels qui se déroulent dans ces eaux, car elle a été observée deux ans de suite.

Tableau 2

Teneurs en azote (NO_3) et phosphore (PO_4) dissous et concentration de la biomasse algale, exprimée par la densité cellulaire (cell), la teneur en chlorophylle *a* (Chl-*a*), la teneur en azote élémentaire et la teneur en carbone élémentaire des eaux prélevées du 4 octobre 1976 au 10 mars 1977 ayant fait l'objet d'une estimation de la fertilité au moyen de tests biologiques ($\mu\text{g-at} : \mu\text{g-atome}$).

Dissolved inorganic nitrogen (NO_3), dissolved inorganic phosphorus (PO_4), and algal biomass expressed in terms of cell density (cell), chlorophyll a content, the particulate organic nitrogen and the particulate organic carbon contents of seawaters, sampled from 4 October 1976 to 10 March 1977 and used for fertility bioassays ($\mu\text{g-at} : \mu\text{g-atom}$).

Station de prélèvement	Date de prélèvement	Teneur en N- NO_3 ($\mu\text{g-at}\cdot\text{l}^{-1}$)	Teneur en P- PO_4 ($\mu\text{g-at}\cdot\text{l}^{-1}$)	Teneur en Chl- <i>a</i> ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)	Densité cellulaire (10^3 cell. $\cdot\text{l}^{-1}$)	Teneur en C élémentaire ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)	Teneur en N élémentaire ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)
« Isla de los Pajaros »	04.10.76	3,85	0,78	1,89	303	—	—
	11.10.76	1,99	0,95	1,89	280	—	—
	18.10.76	2,09	1,00	3,00	357	—	—
	25.10.76	0,88	0,81	2,84	780	525	72
	02.11.76	1,89	0,54	3,10	434	435	74
	12.11.76	0,37	0,85	2,82	947	707	92
	24.11.76	0,33	0,59	2,62	233	559	149
	24.01.77	—	0,83	2,49	193	—	—
	01.02.77	4,79	0,83	1,18	—	613	60
21.02.77	0,14	0,65	1,34	288	551	63	
« San Roman »	03.11.76	2,69	0,53	1,93	170	—	—
	09.03.77	1,43	0,89	1,33	283	—	—
	—	—	—	—	—	—	—
« Punta Loma »	04.10.76	0,53	0,68	0,64	214	—	—
	12.10.76	1,29	0,88	2,40	87	—	—
	26.10.76	2,02	0,94	1,40	800	—	—
« La Caleta »	04.11.76	2,46	0,54	3,47	—	—	—
	18.02.77	0,27	0,82	2,15	—	—	—
	10.03.77	1,34	0,79	4,33	—	—	—

Biomasse potentielle (fertilité) pouvant être produite par des algues-tests

Dix-huit échantillons ont été étudiés; les teneurs en sels nutritifs, les concentrations en chlorophylle *a*, azote et carbone particulaires et les densités cellulaires initiales de ces eaux sont rassemblées dans le tableau 2.

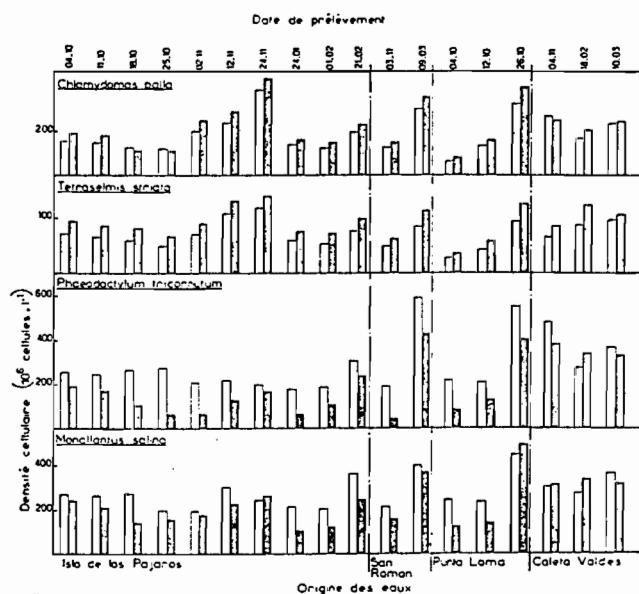


Figure 2

Densités cellulaires maximales (rectangles blancs) et teneurs maximales en chlorophylle *a* (rectangles en grisé) des algues-tests *Chlamydomonas palla*, *Tetraselmis striata*, *Phaeodactylum tricoratum* et *Monallantus salina*, cultivées *in vitro* dans les eaux non enrichies des golfes nord-patagoniques prélevées du 4 octobre 1976 au 10 mars 1977.

Maximum cell densities (white bars) and maximum-chlorophyll a (dark bars) yield of test algae Chlamydomonas palla, Tetraselmis striata, Phaeodactylum tricoratum and Monallantus salina, grown, in vitro, in unenriched seawaters of North-Patagonia gulfs and sampled between 4 October 1976 and 10 March 1977.

Origine des échantillons	Population naturelle B in situ (Chl-a) (µg.l ⁻¹)	<i>Chlamydomonas palla</i>			<i>Tetraselmis striata</i>			<i>Phaeodactylum tricornutum</i>		
		B in vitro (Chl-a) (µg.l ⁻¹)	B in vitro B in situ	B in vitro Azote ($\frac{\mu\text{g}}{\mu\text{g-at}}$)	B in vitro (Chl-a) (µg.l ⁻¹)	B in vitro B in situ	B in vitro Azote ($\frac{\mu\text{g}}{\mu\text{g-at}}$)	B in vitro (Chl-a) (µg.l ⁻¹)	B in vitro B in situ	B in vitro Azote ($\frac{\mu\text{g}}{\mu\text{g-at}}$)
Isla de los Parajos »										
1.10.76	1,9	3,8	2,0	1,0	4,7	2,5	1,2	2,6	1,4	0,7
1.10.76	1,9	3,5	1,9	1,8	4,3	2,3	2,2	2,3	1,2	1,1
1.10.76	3,0	2,2	0,7	1,1	4,1	1,4	2,0	1,2	0,4	0,6
1.10.76	2,8	2,2	0,8	2,5	3,4	1,2	3,8	0,9	0,3	1,0
1.11.76	3,1	5,0	1,6	2,6	4,5	1,5	2,4	0,9	0,3	0,5
1.11.76	2,8	5,7	2,0	15,4	6,6	2,3	17,9	1,7	0,6	4,7
1.11.76	2,6	8,7	3,3	26,4	7,1	2,7	21,5	2,3	0,9	6,9
1.01.77	2,5	2,3	0,9	—	3,8	1,5	—	0,8	0,3	—
1.02.77	1,2	3,0	2,5	0,6	3,6	3,1	0,8	1,5	1,2	0,3
1.02.77	1,3	4,6	3,4	33,0	5,0	3,7	35,8	3,2	2,4	22,8
San Roman »										
1.11.76	1,9	3,0	1,6	1,1	3,2	1,6	1,2	0,6	0,3	0,2
1.03.77	1,3	7,1	5,3	4,9	5,7	4,3	4,0	5,8	4,4	4,0
Punta Loma »										
1.10.76	0,6	1,6	2,6	3,1	1,8	2,8	3,4	1,1	1,7	2,1
1.10.76	2,4	3,3	1,4	2,5	2,9	1,2	2,3	1,7	0,7	1,3
1.10.76	1,4	8,0	5,7	3,9	6,4	4,5	3,2	5,5	3,9	2,7
La Caleta »										
1.11.76	3,5	5,1	1,5	2,1	4,3	1,2	1,8	5,2	1,5	2,1
1.02.77	2,2	4,1	1,9	15,2	6,3	2,9	23,2	4,6	2,1	17,1
1.03.77	4,3	4,9	1,1	3,6	5,4	1,2	4,0	4,5	1,0	3,4
			2,2			2,3			1,4	
			1,0			0,9			1,2	

<i>Monallantus salina</i>		
B in vitro (Chl-a) (µg.l ⁻¹)	B in vitro B in situ	B in vitro Azote ($\frac{\mu\text{g}}{\mu\text{g-at}}$)
2,4	1,3	0,6
2,1	1,1	1,1
1,4	0,5	0,7
1,6	0,6	1,8
1,8	0,6	1,0
2,3	0,8	6,2
2,6	1,0	8,0
1,0	0,4	—
1,2	1,1	0,3
2,5	1,8	17,6
1,7	0,8	0,6
3,8	2,8	2,6
1,3	2,0	2,4
1,4	0,6	1,1
4,9	3,5	2,4
3,2	0,9	1,3
3,4	1,6	12,5
3,2	0,7	2,4
	1,2	
	0,6	

Tableau 3

Biomasse (= B), exprimée par la teneur en chlorophylle a (Chl-a), des populations naturelles (B in situ) et biomasse maximale produite in vitro (B in vitro) par les algues-tests *Chlamydomonas palla*, *Tetraselmis striata*, *Phaeodactylum tricornutum* et *Monallantus salina*, dans les eaux nord-patagoniques prélevées d'octobre 1976 à mars 1977, rapports des biomasses maximales produites in vitro à la biomasse présente in situ au moment du prélèvement (Chl-a/Chl-a) et rapports des biomasses maximales (Chl-a) aux concentrations en azote (NO₃ + NO₂).

Algal biomass (= B), expressed in terms of the chlorophyll a (Chl-a) content of natural populations (B in situ) and maximal algal crop (B in vitro) of cultured test algae *Chlamydomonas palla*, *Tetraselmis striata*, *Phaeodactylum tricornutum* et *Monallantus salina*, in North-Patagonian seawaters sampled from October 1976 to March 1977, ratios of in vitro crop to in situ biomass yield coefficient compared with nitrogen content (NO₃ + NO₂).

valeurs observées au début du mois d'octobre, essentiellement pour *Monallantus salina* et *Phaeodactylum tricornutum*.

Les biomasses obtenues in vitro sont assez souvent nettement supérieures à celles observées in situ avec, toutefois, des différences notables selon l'espèce-test considérée; le rapport chlorophylle a produite in vitro/chlorophylle a mesurée in situ (tab. 3) présente des moyennes plus élevées pour *T. striata* et *C. palla*, égalant respectivement 2,3 (écart-type = 0,9) et 2,2 (écart-type = 1,0) que pour *P. tricornutum* et *M. salina* pour lesquelles on calcule respectivement les valeurs 1,4 (écart-type = 0,8) et 1,2 (écart-type = 0,6). C'est donc une biomasse potentielle environ deux fois plus importante qui semble pouvoir être produite avec les deux Chlorophycées, mais il faut considérer que les algues de ce groupe sont généralement riches en chlorophylle a, alors que *P. tricornutum* et *M. salina* sont plutôt pauvres de ce point de vue (Berland et al., 1973 a). L'avantage pondéral pourrait donc être moins net qu'il n'y paraît à première vue, mais il demeure que, in vitro, les deux Chlorophycées tirent un meilleur parti des éléments nutritifs présents dans les eaux étudiées. Au contraire, in situ, les populations naturelles sont essentiellement constituées de Diatomées mais, appartenant à des genres pélagiques fortement silicifiés, elles

Les résultats obtenus (fig. 2) montrent que les échantillons les plus fertiles ou les moins fertiles ne proviennent pas tous d'une même station; aucune des aires étudiées ne possède donc, a priori, des eaux plus fertiles que celles des autres aires. A la station Isla de los Pajaros, la fréquence des prélèvements permet de suivre l'évolution de la fertilité pendant la période printemps-été. Il apparaît ainsi que la fertilité décroît régulièrement durant le mois d'octobre puis augmente au cours du mois de novembre, essentiellement pour *Chlamydomonas palla* et *Tetraselmis striata*. Relativement faible en janvier, elle dépasse, à la fin du mois de février, les

pourraient être assez mal représentées par l'espèce *P. tricorutum*, car celle-ci est une Diatomée atypique peu silicifiée (Lewin, 1958; Lewin *et al.*, 1958), tycho-benthique, ne nécessitant pas un bon conditionnement des eaux (Berland *et al.*, 1973 *b*) et capable d'utiliser aisément bon nombre de formes organiques de l'azote (Antia *et al.*, 1975). Ces propriétés ne sont sans doute pas présentes chez les espèces du phytoplancton des eaux étudiées.

Les valeurs du rapport biomasse produite *in vitro*/teneur en N-NO₃ des eaux varie grandement, à la fois avec les espèces considérées et l'origine des échantillons (tab. 3). Là encore, les deux Chlorophycées sont responsables des plus grandes quantités de chlorophylle *a*/μg-atome d'azote consommé : les valeurs de ce rapport sont pour la plupart comprises entre 2 et 4 pour *C. palla* et *T. striata*, alors que celles inférieures à 1 sont assez nombreuses pour *P. tricorutum* et *M. salina*. Les résultats obtenus pour *P. tricorutum* sont en accord avec ceux de Bages *et al.* (1978) qui calculent, pour cette même espèce, des moyennes variant entre 1,1 et 2,9 μg Chl-*a*.μg-at-N⁻¹. Par ailleurs, nous avons observé des valeurs très élevées obtenues simultanément pour les quatre algues-tests utilisées; elles correspondent à une période printanière postérieure à la floraison printanière et à une période estivale. Les eaux considérées devaient contenir des formes chimiques de l'azote, telles que l'ammoniaque et les substances organiques, non prises en considération par les analyses, mais utilisées par les algues comme source d'azote, à la fois *in vitro* par les algues-tests et *in situ* par les populations naturelles, car les fortes valeurs obtenues sont dues aux teneurs très faibles en NO₃ des eaux.

Ces substrats ont pu être excrétés par les phytoplanctontes au cours de leur croissance, ou libérés à la mort de ces organismes (Hellebust, 1967); car c'est précisément après la floraison printanière que leur présence serait la plus importante. Dans le golfe San Jose, ces substances biogènes peuvent en outre avoir été excrétées par les mollusques appartenant aux genres *Chlamys*, *Mytilus* et *Aulacomya*, qui abondent aux aires de prélèvement et qui ont une activité métabolique accrue durant le printemps (Trancart, 1978). Les valeurs élevées de la biomasse produite *in vitro* par μg-atome d'azote consommé seraient donc des artéfacts dus à l'insuffisance de notre protocole analytique qui n'a pas pris en compte toutes les formes assimilables de l'azote.

Essai de détermination des facteurs nutritionnels limitant la fertilité des eaux du golfe San Jose

Les eaux étudiées appartiennent toutes à la station Isla de los Pajaros. La première observation qui s'impose sur l'ensemble des résultats (tab. 4 et 5), est que l'azote est le principal facteur limitant la fertilité des eaux étudiées, tant pour le phytoplancton naturel que pour les algues-tests utilisées; sur les 50 séries d'expérimentation, cet élément apparaît 39 fois comme étant le premier facteur limitant. Les substances complexantes seules, le complexe fer-substances complexantes, les vitamines et plus rarement le phosphore ont également un

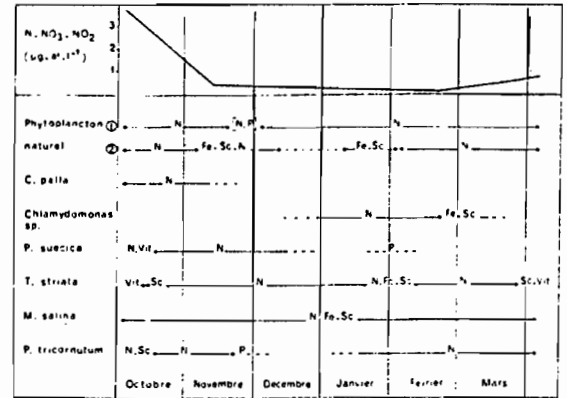


Figure 3

Évolution, d'octobre 1976 à avril 1977, des facteurs nutritionnels limitant la croissance du phytoplancton naturel et de six algues-tests, dans les eaux de la station « Isla de los Parajos ».

Time-scale evolution, from October 1976 to April 1977, of the nutrient limiting growth potential of natural phytoplankton populations and six test algae, at the "Isla de los Parajos" station.

rôle non négligeable sur le développement des populations utilisées, leur importance étant parfois équivalente ou même supérieure à celle de l'azote. Ces éléments représentent les seconds facteurs limitant la production des eaux étudiées. Le silicium et le fer non complexé ont dans l'ensemble un rôle très faible et les métaux-trace paraissent n'avoir aucune action.

L'importance des éléments enrichissants varie, cependant, suivant le groupe taxonomique considéré. Pour le phytoplancton naturel, essentiellement constitué de Diatomées, l'azote demeure presque constamment le seul premier facteur limitant, dans les eaux plus riches de la période précédant la floraison printanière comme dans les eaux pauvres estivales (fig. 3); le phosphore a tout au plus un rôle équivalent à celui de l'azote vers la fin novembre, à la fin de la floraison. Par ailleurs, on note que l'action du complexe fer-substances complexantes apparaît être plus grande quand le taux d'assimilation de carbone est utilisé comme critère d'estimation de la croissance; ces substances ont sans doute une influence sur la vitesse d'assimilation, sans pour autant limiter la biomasse potentielle pouvant être obtenue avec ces eaux. Les réponses de l'algue-test *Phaeodactylum tricorutum* sont semblables à celles du phytoplancton naturel. Au contraire, à travers les réponses de *Platymonas suecica* et *Tetraselmis striata*, il apparaît que ce sont les vitamines qui limitent la croissance des Chlorophycées dans les eaux précédant la floraison printanière et dans celles de la fin de l'été. L'Eustigmatophycée *Monallantus salina* est la seule algue-test pour laquelle le complexe fer-substances complexantes ou ces dernières seules sont constamment aussi limitants que l'azote.

La limitation de l'azote sur la croissance des algues avait déjà été supputée par Charpy *et al.* (1980), en observant que les évolutions respectives des nitrates et des phosphates *in situ* conduisaient à des valeurs du rapport N-NO₃/P-PO₄ nettement plus faibles que la valeur (15) du rapport moyen d'assimilation de ces éléments (Redfield, 1934). Dans ces conditions, les trois

Tableau 4

Facteurs nutritionnels limitant la fertilité des eaux du golfe « San Jose », du 4 octobre 1976 au 4 avril 1977, pour les populations naturelles et les algues-tests : *Chlamydomonas palla*, *Chlamydomonas* sp., *Platymonas suecica*, *Tetraselmis striata*, *Monallantus salina* et *Phaeodactylum tricornutum*. Les tests ont été effectués en volumes de 20 ml; la croissance a été estimée par mesure *in vivo* de la teneur en chlorophylle *a*. Pk = plancton; Sc = substances complexantes; Vit = vitamines; Fe - Sc = les rôles du fer et des substances complexantes n'ont pu être séparés; les éléments entre parenthèses ont un rôle d'égale importance.

Nutrients limiting the algal fertility of waters of "San Jose" gulf, from 4 October 1976 to 4 April 1977, for the natural populations and the test species Chlamydomonas palla, Chlamydomonas sp., Platymonas suecica, Tetraselmis striata, Monallantus salina and Phaeodactylum tricornutum. Tests were made with 20 ml cultures; growth was followed by determining in vivo chlorophyll a fluorescence. Pk = plankton; Sc = chelators; Vit = vitamin mixture; Fe - Sc = respective roles of iron and chelators were not distinguished; elements within parentheses have respective role of equal importance.

Échantillon	Algue	Facteurs limitants			
		1 ^e	2 ^e	3 ^e	4 ^e
04.10.76	Pk naturel	N	(Sc, Vit)		
	<i>C. palla</i>	N	(Sc, Vit)		
	<i>P. suecica</i>	(N, Vit)		Sc	
	<i>T. striata</i>	Vit	(N, Sc)		
	<i>P. tricornutum</i>	(Sc, N)		Vit	
18.10.76	Pk naturel	N	Sc	Vit	Si
	<i>C. palla</i>	N	Sc	Vit	
	<i>P. suecica</i>	N			
	<i>T. striata</i>	Sc	Vit	N	
	<i>P. tricornutum</i>	N	Fe - Sc	Vit	
02.11.76	Pk naturel	N	Sc	Si	Vit
	<i>C. palla</i>	N	Fe - Sc		
	<i>T. striata</i>	N	Fe - Sc	Vit	
	<i>M. salina</i>	(N, Fe - Sc)			
	<i>P. tricornutum</i>	N	Fe - Sc	Vit	P
12.11.76	Pk naturel	N	Sc	Si	P
	<i>T. striata</i>	N	Fe - Sc	Vit	
	<i>M. salina</i>	Fe - Sc	(N, P)		
	<i>P. tricornutum</i>	N	P	Sc	Fe
	<i>P. suecica</i>	(N, P)		Si	Fe
24.11.76	Pk naturel	(N, P)			
	<i>P. suecica</i>	N	Fe		
	<i>T. striata</i>	N	P	Fe - Sc	Vit
	<i>P. tricornutum</i>	P	N	(Fe - Sc, Vit)	
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	N	Fe - Sc	Si	Vit
24.01.77	<i>T. striata</i>	(N, Fe - Sc)		Vit	
	<i>M. salina</i>	(N, Sc)			
	<i>P. tricornutum</i>	N	(Vit, Fe)		
	Pk naturel	N	(Vit, Fe - Sc)		Si
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	N	(Vit, Fe - Sc)		P
01.02.77	<i>P. suecica</i>	P	(N, Sc)		Vit
	<i>T. striata</i>	(N, Fe - Sc)			
	<i>P. tricornutum</i>	N	Vit	P	Fe
	Pk naturel	N	Fe - Sc	Vit	Si
	<i>Chlamydomonas</i> sp.	Fe - Sc	N		
21.02.77	<i>T. striata</i>	N	Vit		
	<i>P. tricornutum</i>	N	Fe - Sc	Vit	
	Pk naturel	N	(Sc, Si)		Vit
	<i>T. striata</i>	(Sc, Vit)		N	
	<i>P. tricornutum</i>	N	Sc	Vit	Si

tests biologiques indiquant le phosphore comme premier facteur limitant, seul ou au même degré que l'azote, malgré un rapport inférieur à 15, confirmeraient l'hypothèse émise au cours de l'étude de la fertilité potentielle des eaux considérées : à la fin du printemps, ces dernières contiendraient des quantités accrues de formes non analysées de l'azote dissous qui

n'interviennent pas dans le calcul du rapport N/P, mais sont cependant assimilées par les algues, et pour certaines même préférentiellement à NO₃, notamment l'ammoniaque (Morris, Syrett, 1963).

Cette prépondérance de l'azote dans le contrôle de la croissance des algues planctoniques a été mise en évi-

Tableau 5

Facteurs nutritionnels limitant la fertilité des eaux du golfe « San Jose » pour les populations naturelles, du 4 octobre 1976 au 11 mars 1977. Les tests ont été effectués en volumes de 125 ml; la croissance a été estimée par la mesure du taux d'assimilation du carbone. Sc = substances complexantes; Vit = vitamines; Fe - Sc = les rôles du fer et des substances complexantes n'ont pu être séparés; les éléments entre parenthèses ont un rôle d'égale importance.

Nutrients limiting the fertility of waters of "San Jose" gulf for natural phytoplankton, from 4 October 1976 to 11 March 1977. Tests were made with 125 ml cultures; growth was estimated by the rate of carbon uptake. Sc = chelators; Vit = vitamin mixtures; Fe - Sc = respective roles of iron and chelators were not distinguished; elements within parentheses have respective roles of equal importance.

Échantillon	Facteurs limitants				
	1 ^e	2 ^e	3 ^e	4 ^e	5 ^e
04.10.76	(N, Sc)		Vit		
18.10.76	N	Sc	Fe	P	Si
25.10.76	N	Sc	Fe		
02.11.76	Fe - Sc	N	P		
12.11.76	N	Fe - Sc	P	Vit	
24.11.76	N	Fe - Sc	Si	P	
24.01.77	Fe - Sc	N	Si		
01.02.77	N	Fe - Sc	Si	Vit	
21.02.77	N	Fe - Sc	Si		
11.03.77	N	Fe	Sc	Vit	

dence pour des eaux côtières de l'Amérique du Nord, aussi bien atlantiques (Ryther, Dunstan, 1971) que pacifiques (Thomas, 1969). Les golfes nord-patagoniques ne diffèrent pas, de ce point de vue, des autres régions de l'Océan Atlantique. Cependant, les vitamines, le complexe fer-substances complexantes et, plus rarement, le phosphore, peuvent limiter épisodiquement la croissance des populations naturelles dans leur ensemble ou, plus probablement, celle d'espèces ayant des exigences plus marquées; ce qui correspond au rôle qui leur est généralement attribué, notamment pour les vitamines (Bonin *et al.*, sous presse). En ce qui concerne les substances complexantes, Barber et Ryther (1969) et Barber *et al.* (1971) ont montré que les eaux de l'upwelling du Pérou, pourtant très riches en éléments biogènes, ne supportent pas immédiatement une croissance importante du phytoplancton et qu'un « conditionnement organique » préalable est nécessaire; par ailleurs, Berland *et al.* (1978) ont mis en évidence le rôle important de ces substances dans les eaux oligotrophes de Méditerranée. Certains auteurs signalent des éléments autres que l'azote comme facteurs limitants de la production primaire : le silicium, le fer ou les métaux-trace, en mer des Sargasses (Ryther, Guillard, 1959; Menzel, Ryther, 1961); le fer, en Océan Indien (Tranter, Newell, 1967); le phosphore, les substances complexantes et le fer, en Méditerranée (Berland *et al.*, 1973 b; 1973 c; Jacques *et al.*, 1973; Fiala *et al.*, 1976). De même, la croissance du phytoplancton des eaux côtières nord-patagoniques, bien qu'étant essentiellement contrôlée par la teneur en azote dissous, serait à notre avis limitée par une succession d'éléments. En réfutant le concept issu d'une généralisation (Ryther, Dunstan, 1971; Morris, 1974) de l'unicité de l'azote comme facteur limitant, nous rejoignons les conclusions de Smayda (1973) et de Berland *et al.* (1980). La dominance très nette des Diatomées au sein des populations naturelles des eaux considérées dépend sans doute beaucoup moins de leur éventuelle plus grande aptitude à utiliser l'azote qu'à une limitation plus marquée des autres algues par insuffisance de vitamines, de substances complexantes ou, même, de fer. Les temps de génération très courts des Chlorophycées utilisées comme algues-tests militent en ce sens.

Essai d'estimation des possibilités offertes par la biomasse phytoplanctonique des golfes nord-patagoniques pour une exploitation conchylicole

La production primaire des golfes nord-patagoniques a été estimée par ailleurs (Charpy, Charpy-Roubaud, 1980 b). Nous rappelons ici les principaux résultats obtenus.

Entre 1975 et 1977, les productions journalières nettes, exprimées en g C assimilé.m⁻², ont varié respectivement entre 0,04 et 1,6 avec, en novembre, des valeurs exceptionnellement élevées, atteignant 3,2 mg C.m⁻² et dues à une floraison de *Chlamydomonas* sp.; les productions les plus fortes correspondent à l'époque printanière. En moyenne, pour les deux cycles considérés, la production annuelle nette est estimée à 161 g C.m⁻²,

correspondant à 131 000 tonnes annuelles de carbone phytoplanctonique produit dans l'ensemble du golfe. Cependant, les productions estimées à partir de la consommation de la réserve nutritive sont nettement inférieures, car l'azote serait recyclé 12 fois et le phosphore 3 fois, dans l'année (Charpy, Charpy-Roubaud, 1980 b).

Dans les golfes nord-patagoniques vivent plusieurs espèces de mollusques pélicypodes présentant un intérêt commercial; les plus importantes sont le Pectinidé *Chlamys tehuatla* dont la densité est parfois supérieure à 50 individus par m² et les Mytilidés *Aulacomya ater* et *Mytilus platensis*. Une étude détaillée de la croissance et des techniques de culture les plus appropriées de cette dernière espèce ayant été entreprise parallèlement à la présente (Trancart, 1978), c'est par référence à elle qu'il convient d'essayer d'estimer les possibilités d'alimentation offertes par les eaux considérées et les conditions d'une exploitation rationnelle de ce point de vue. Pour parvenir à cette estimation, on peut déterminer la biomasse pouvant être produite par les herbivores à partir de la biomasse algale produite annuellement, ou procéder de la manière inverse, connaissant au départ la production d'un herbivore donné, à savoir *M. platensis*.

En l'absence d'information précise sur les transferts d'énergie entre le matériel particulaire ingéré et la production de ce mollusque, nous avons admis que le rendement de cette espèce ne dépasse pas 10 %, comme pour la plupart des herbivores détritivores (Raymont, 1963) et le carbone représentant 40 % du poids sec chez une espèce proche, *Mytilus edulis*, mentionnée par Vinogradov (1953), nous avons adopté ce coefficient. Par ailleurs, Trancart (1978) a montré que le poids de matière sèche de *M. platensis* représente 9,3 % à 11,4 % du poids frais, avec une valeur moyenne de 10,6 %. La quantité de chair qui pourrait être produite annuellement par cette espèce si elle avait à sa disposition la totalité des algues unicellulaires produites, serait donc de 379 g.m⁻². Dans cette hypothèse, les 1 000 g.m⁻².an⁻¹ de chair produite par les bancs de moules observés par Trancart (1978) nécessiteraient l'utilisation d'une colonne d'eau plus grande, ce qui est localement possible, car les moulières n'occupaient qu'une surface réduite.

Ces estimations sont fondées sur une utilisation exclusive de la colonne d'eau par l'espèce considérée. Une telle situation n'existe évidemment pas dans le milieu naturel. Toutefois, le zooplancton des golfes nord-patagoniques restant toujours très clairsemé (Charpy, Charpy, 1977), sa participation dans le matériel particulaire est très réduite. Les organismes cultivés sur cordes suspendues peuvent exploiter toute la colonne d'eau, ce qui leur confère, dans la compétition trophique, un net avantage sur les mollusques épigés. Nos estimations correspondraient donc à la situation optimale d'une éventuelle exploitation à grande échelle et la production de moules aurait sans doute pour effet de faire régresser notablement les espèces benthiques, notamment la « vieira » *Chlamys tehuatla*, pour laquelle une éventuelle exploitation devrait alors être envisagée sur d'autres sites.

En tout état de cause, les eaux des golfes nord-patagoniques sont-elles, dans l'absolu, favorables à l'exploitation mytilicole projetée? Il n'appartient pas aux biologistes d'apporter des éléments de réponse autres que ceux de leur spécialité et de prendre parti dans une décision qui implique des conséquences économiques, sociales et politiques. En revanche, nous pensons qu'il est de notre ressort de faire remarquer que ces eaux ne sont en rien comparables à celles des aires d'intense production conchylicole, comme par exemple les rias de la côte atlantique espagnole, ou les eaux ostréicoles françaises, qui bénéficient d'un apport continu de sels minéraux; de grandes rivières permanentes y déversent des eaux très riches et la teneur en nitrates dépasse fréquemment, sinon en permanence, la concentration de $18 \mu\text{g-at-N.l}^{-1}$ (Tenore, Gonzalez-Garcia-Estrada, 1976; Robert *et al.*, 1979). Cette situation conduit à des productions algales intenses qui autorisent des charges en bivalves extrêmement importantes. De plus, la présence d'une forte teneur en particules tryptoniques d'origine tellurique ou fluviale conduit à des productions conchylicoles pouvant aller jusqu'à 30 kg.m^{-2} (Firth, 1969; Bardach *et al.*, 1972); soit près de 30 fois plus que celle correspondant à la situation la plus favorable observée dans les eaux des golfes nord-patagoniques par Trancart (1978) et 80 fois plus que la production mytilicole prévisible dans l'éventualité d'une exploitation qui couvrirait des surfaces nettement plus étendues.

Toutefois, les eaux du golfe San Jose, sur lesquelles sont essentiellement fondées nos estimations, ne sont pas, comme on l'a vu, les plus riches de la région nord-patagonique; celles de la Caleta et du golfe Nuevo bénéficient d'apports particuliers en éléments nutritifs qui permettraient une production primaire plus intense. On pourrait donc supposer que ces sites se prêtent mieux que le golfe San Jose à l'implantation d'une mytiliculture. Cependant, la nature des apports dans le golfe Nuevo (effluents domestiques et industriels) réduit l'intérêt de l'accroissement de la production, en raison des risques d'une contamination des produits commercialisables. Du point de vue alimentation, c'est donc la Caleta qui semblerait être le site le plus favorable pour le but recherché; il faut cependant considérer cette possibilité avec prudence, car un nombre très restreint d'analyses et de mesures ont trait à ces eaux.

CONCLUSION

La fertilité des eaux côtières nord-patagoniques varie au cours de l'année. Elle est maximale en hiver quand la réserve en sels nutritifs a été reconstituée, puis elle diminue grandement au début du printemps, au fur et à

mesure que les populations naturelles prélèvent les éléments dont elles ont besoin pour leur croissance. Par la suite, elle reste faible, excepté pendant de courtes périodes qui correspondent à une floraison des chlorophycées. Ces floraisons ne correspondent pas à une augmentation des concentrations en ions minéraux dissous, mais à une utilisation des formes organiques et ammoniacales de l'azote.

C'est l'azote qui est l'élément nutritionnel essentiel limitant la croissance des algues planctoniques. D'autres éléments ou facteurs ont cependant un rôle non négligeable de ce point de vue; ce sont les substances complexantes seules ou combinées avec le fer, les vitamines et, plus rarement, le phosphore. Leurs rôles varient à la fois au cours de l'année et avec les espèces considérées. Les Diatomées, qui constituent l'essentiel des populations naturelles, sont presque constamment limitées par l'azote, aussi bien dans les eaux riches précédant la floraison printanière que dans les eaux pauvres de la période postérieure; les substances complexantes sont pour ces algues un deuxième facteur limitant. La croissance des Chlorophycées est essentiellement limitée, outre par l'azote, par les vitamines, sauf dans les eaux de la période estivale qui ont été enrichies en vitamines par la floraison des Diatomées.

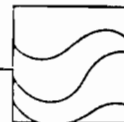
La production de 1 kg de chair de *Mytilus platensis* nécessite présentement l'utilisation de toutes les algues produites annuellement dans une colonne d'eau de $2,6 \text{ m}^2$ de section. Dans la perspective d'une exploitation sur corde suspendue, les espèces benthiques auraient certainement à souffrir d'une telle situation; ainsi, il serait notamment à craindre que la densité des populations de *Chlamys tehuelcha* (la « vieira ») déjà surexploitées localement ne diminuent grandement. En l'absence d'informations précises concernant les échanges hydrologiques entre les deux golfes nord-patagoniques et la mer ouverte, les conséquences d'une récolte intensive des bivalves sont difficiles à apprécier, car d'éventuelles entrées d'eaux riches pourraient compenser la perte en éléments biogènes due à la non-consommation sur place de ces organismes.

Les golfes nord-patagoniques ne sont pas favorables, à notre avis, à l'implantation *in situ* d'exploitations conchylicoles à haut rendement; au contraire, de petites installations artisanales dispersées le long des côtes conviendraient à la situation locale.

Dans la perspective d'une production massive d'algues unicellulaires à des fins d'aquaculture, les eaux devraient être enrichies pour autoriser l'obtention de densités cellulaires suffisantes. Un enrichissement conçu pour utiliser au mieux les ressources naturelles devrait être à prépondérance d'azote; l'addition de fer complexé augmenterait sensiblement la fertilité des eaux utilisées.

RÉFÉRENCES

- Antia N.J., Berland B.R., Bonin D.J., Maestrini S.Y., 1975. Comparative evaluation of certain organic and inorganic sources of nitrogen for phototrophic growth of marine algae, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 55, 519-539.
- Bages M., Dreno J.P., Gonzalez-Rodriguez E., Maestrini S.Y., Robert J.M., 1978. Biomasse et fertilité des claires à huîtres de la baie de Bourgneuf (Vendée) : rendements de l'utilisation des sels nutritifs par les Diatomées *Navicula ostrearia* Bory, *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin et *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve, *C.R. Acad. Sci. Paris, Sér. D*, 287, 16, 1414-1415.
- Barber R.T., Ryther J.H., 1969. Organic chelators : factors affecting primary production in the Cromwell current upwelling, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 3, 191-199.
- Barber R.T., Dugdale R.C., Mac Isaac J.J., Smith R.L., 1971. Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water, *Invest. Pesq.*, 35, 171-193.
- Bardach J.E., Ryther J.H., McLarney W.O., 1972. *Aquaculture; the farming and husbandry of freshwater and marine organisms*, Wiley-Interscience, John Wiley and sons, Inc., New York, 868 p.
- Berland B.R., Bonin D.J., Maestrini S.Y., Pointier J.P., 1973 a. Étude de la fertilité des eaux marines au moyen de tests biologiques effectués avec des cultures d'algues. II. Limitation nutritionnelle et variabilité de l'inoculum, *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, 58, 203-220.
- Berland B.R., Bonin D.J., Coste B., Maestrini S.Y., Minas H.J., 1973 b. Influence des conditions hivernales sur les productions phyto- et zooplanctoniques en Méditerranée occidentale. III. Essai de caractérisation des eaux de surface au moyen de cultures d'algues, *Mar. Biol.*, 23, 267-274.
- Berland B.R., Bonin D.J., Maestrini S.Y., Pointier J.P., 1973 c. Étude de la fertilité des eaux marines au moyen de tests biologiques effectués avec des cultures d'algues. IV. Étude d'eaux côtières méditerranéennes, *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, 58, 473-500.
- Berland B.R., Bonin D.J., Maestrini S.Y., 1978. Facteurs limitant la production primaire des eaux oligotrophes d'une aire côtière méditerranéenne (Calanque d'En-Vau, Marseille), *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, 63, 4, 501-531.
- Berland B.R., Bonin D.J., Maestrini S.Y., 1980. Azote ou phosphore? Considérations sur le « paradoxe nutritionnel » de la mer Méditerranée, *Oceanol. Acta.*, 3, 1, 135-142.
- Bonin D.J., Maestrini S.Y., 1981. Importance of organic nutrients for phytoplankton growth in natural environments. Implications for algal species succession, *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* (sous presse).
- Bonin D.J., Leftley J.W., Maestrini S.Y., 1981. The role of phytohormones and vitamins in species succession of phytoplankton, *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* (sous presse).
- Charpy C., Charpy L., 1977. Biomasse phytoplanktonique, production primaire et facteurs limitant la fertilité des eaux du golfe « San José » (Péninsule Valdes, Argentine), *Thèse Doct. Spéc., Océanologie, Univ. Aix-Marseille II*, 185 p.
- Charpy L.J., Charpy-Roubaud C.J., 1980 a. La production primaire des eaux du Golfe San José. II. Populations phytoplanktoniques et composition du seston, *Hydrobiologia*, 75, 3, 215-224.
- Charpy L.J., Charpy-Roubaud C.J., 1980 b. La production primaire des eaux du Golfe San José (péninsule Valdes, Argentine). III. Estimation de la production phytoplanktonique annuelle, *Hydrobiologia*, 75, 3, 225-229.
- Charpy L.J., Charpy-Roubaud C.J., Pizarro M.J., 1980. La production primaire des eaux du Golfe San José (péninsule Valdes, Argentine). I. Paramètres physiques et teneurs en sels minéraux, *Hydrobiologia*, 75, 3, 209-214.
- Fiala M., Cahet G., Jacques G., Neveux J., Panouse M., 1976. Fertilisation de communautés phytoplanktoniques. I. Cas d'un milieu oligotrophe : Méditerranée nord-occidentale, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 24, 151-163.
- Firth F.E., 1969. *The Encyclopedia of marine resources*, Van Nostrand Reinhold Company, New York, 740 p.
- Hellebust J.A., 1967. Excretion of organic compounds by cultured and natural populations of marine phytoplankton, edited by G.H. Lauff, Estuaries, Washington, *Am. Assoc. Adv. Sci. Publ.*, 83, 361-366.
- Jacques G., Cahet G., Fiala M., Panouse M., 1973. Enrichissement de communautés phytoplanktoniques néritiques de Méditerranée nord-occidentale, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 11, 287-295.
- Lewin J.C., 1958. The taxonomic position of *Phaeodactylum tricornutum*, *J. Gen. Microbiol.*, 18, 427-432.
- Lewin J.C., Lewin R.A., Philpott D.E., 1958. Observations on *Phaeodactylum tricornutum*, *J. Gen. Microbiol.*, 18, 418.
- Menzel D.W., Ryther J.H., 1961. Nutrients limiting the production of phytoplankton in the Sargasso Sea, with special reference to iron, *Deep-Sea Res.*, 7, 271-281.
- Morris I., 1974. How productive is the sea? *Chem. Britain*, 10, 6, 198-206.
- Morris I., Syrett P.J., 1963. The development of nitrate reductase in *Chlorella* and its repression by ammonium, *Arch. Mikrobiol.*, 47, 32-41.
- Raymont J.E.G., 1963. Plankton and productivity in the oceans, in : *International series of monographs on pure and applied biology. Division Zoology, Vol. 18*, edited by G. Kerkut, Pergamon Press Book, MacMillan company, New York, 660 p.
- Redfield A.C., 1934. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton, in : *James Johnstone Memorial Volume*, Liverpool, 176-192.
- Robert J.M., Maestrini S.Y., Bages M., Dreno J.P., Gonzalez-Rodriguez E., 1979. Estimation, au moyen de tests biologiques, de la fertilité pour trois diatomées des eaux des claires à huîtres de Vendée, *Oceanol. Acta*, 3, 2, 275-286.
- Ryther J.H., Guillard R.R.L., 1959. Enrichment experiments as a means of studying nutrients limiting to phytoplankton production, *Deep-Sea Res.*, 6, 65-69.
- Ryther J.H., Dunstan W.M., 1971. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment, *Science*, 171, 1008-1013.
- Simon W., Sommer P.F., Lyssy G.H., 1962. Complete automation in the microdetermination of carbon and hydrogen in organic compounds, *Microchem. J.*, 6, 239-258.
- Smayda T.J., 1973. The growth of *Skeletonema costatum* during a winter-spring bloom in Narragansett Bay, Rhode Island, *Norw. J. Bot.*, 20, 219-247.
- Strickland J.D.H., Parsons T.R., 1965. A manual of sea water analysis, *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 125, 203 p.
- Tenore K.R., Gonzalez Garcia-Estrada N., 1976. Food chain patterns in the Ria de Arosa, Spain : an area of intense mussel aquaculture, *10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium*, 1975.
- Thomas W.H., 1969. Phytoplankton nutrient enrichment experiments of Baja California and in the eastern equatorial Pacific Ocean, *J. Fish. Res. Board Can.*, 26, 1133-1145.
- Trancart M., 1978. Biologie et possibilités d'exploitation de *Mytilus platensis* (d'Orb) dans le golfe San José, péninsule Valdes, Argentine, *Thèse Doct. Spéc., Océanologie biologique, Univ. Aix-Marseille II*, 86 p.
- Tranter D.J., Newell B.S., 1967. Enrichment experiments in the Indian Ocean, *Deep-Sea Res.*, 10, 1-10.
- Vinogradov A.P., 1953. The elementary chemical composition of marine organisms, *Memoir of the Sears Foundation for Mar. Res., Yale Univ., New Haven*, 2, 647 p.
- Yentsch C.S., Menzel D.W., 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence, *Deep-Sea Res.*, 10, 221-231.



Production primaire des fonds meubles du lagon de Tikehau (atoll des Tuamotu, Polynésie française)

Production phytobenthique
Bilans d'O₂
Énergie lumineuse
Atoll
Polynésie

Phytobenthic production
O₂ measurement method
Light energy
Atoll
Polynesia

Claude J. CHARPY-ROUBAUD

Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération, Centre ORSTOM de Tahiti, B.P. 529, Papeete, Tahiti, Polynésie Française.

Reçu le 5/10/87, révisé le 7/12/87, accepté le 14/12/87.

RÉSUMÉ

La méthode des bilans d'O₂ utilisée permet des estimations fiables et reproductibles de la production primaire des fonds meubles. Les évolutions respectives des productions nettes horaires et de l'énergie lumineuse sont très fortement corrélées et aucune photoinhibition n'est apparue; la production journalière (PJ) peut donc être estimée à partir d'incubations de courte durée et de mesures d'énergie incidente. Une relation PJ-profondeur a pu être établie, qui permet d'estimer les productions phytobenthiques des différentes tranches bathymétriques du lagon. La quasi-totalité des fonds a une productivité > 0. La production phytobenthique l'emporte sur la production planctonique jusqu'à la profondeur de 10 m, alors que la production moyenne phytobenthique, égale à 0,25 g C.m⁻².j⁻¹, est 1,8 fois plus faible que la production primaire de la colonne d'eau.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 3, 241-248.

ABSTRACT

Primary production of benthic algae in a Tuamotu atoll lagoon

The O₂ measurement method permitted reliable and reproducible estimations of benthic primary production. Net hourly productions were strongly correlated with light energy and no photoinhibition appeared; daily production (PJ) could be estimated using short-time incubations and incident energy data. Regression line equation PJ versus depth provided a good estimation of lagoon bathymetric edge primary production. Net production estimations of phytoplankton were positive at all depths of the lagoon. Phytoplankton production exceeds phytobenthos at depth > 10 m. The mean value of the phytobenthic lagoon production (0.25 g C.m⁻².d⁻¹) is 1.8 times lower than phytoplanktonic production.

Oceanol. Acta, 1988, 11, 3, 241-248.

INTRODUCTION

L'importance des végétaux benthiques dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers est maintenant reconnue, et les études qui en appréhendent les différents aspects se multiplient. L'énergie lumineuse est le premier facteur qui limite la biomasse végétale (Gruendling, 1971; Cadée, Hegeman, 1974; Davis, McIntire, 1983; Colijn, Jonge, 1984), et donc la production primaire. Son impact est souvent lié à celui de la température, les plus hautes productions s'observant pour des valeurs élevées de ces deux paramètres

(Kanwisher, 1966; Littler *et al.*, 1979; Littler, Arnold, 1980). Les atolls des Tuamotu bénéficient d'un ensoleillement important (Charpy, Lemasson, sous presse) et la température de leurs eaux est chaude et constante, avec une moyenne annuelle de 28°C ± 3 (Charpy, 1985); les végétaux qui se développent dans de tels écosystèmes de cette zone sont donc susceptibles d'être responsables d'une haute production tout au long de l'année.

Cependant, les études faites sur la productivité des fonds de lagons d'atolls de Polynésie sont rares et ponctuelles: Sournia (1976a; 1976b), Sournia *et al.*

générale, les eaux océaniques ressortent du lagon par la passe, où les courants peuvent être violents. Le lagon a une superficie de 400 km² et une profondeur moyenne de 25,2 m, la profondeur maximale atteignant 40 m (Lenhardt, 1987). Les fonds meubles de Tikehau sont constitués de sable « fins à très fins » (Intes, Arnaudin, 1987) et présentent des traces de bioturbation importante. Les populations végétales qui s'y développent sont essentiellement constituées de microorganismes, dont des cyanophycées formant des voiles à la surface des sédiments, et de phanérogames du genre *Halophila*, qui peuvent atteindre des densités importantes.

Les stations prospectées (fig. 1) ont été réparties sur la presque totalité du lagon. Elles couvrent les débouchés des « hoa », la passe, la proximité des « motu » et leurs profondeurs varient entre 0,30 et 25 m. Cependant, les expériences en continu ont été réalisées à de faibles profondeurs (0,30 à 2,60 m). L'étude de la biomasse et de la production végétale benthique des fonds meubles du lagon de Tikehau s'est poursuivie de 1985 à 1987, mois de plein hiver exceptés.

Biomasse

Les expériences préliminaires effectuées pour définir les stratégies de prélèvement, de traitement des échantillons et de dosages sont explicitées dans un travail précédent (Charpy-Roubaud, 1986 b). Nous mentionnerons seulement ici que les prélèvements ont été effectués, à pied ou en plongée, à l'aide de carottiers de 2,7 cm de diamètre et que l'échantillonnage a été réalisé en utilisant un anneau gabarit de 0,5 cm de hauteur. Les protocoles utilisés sont ceux décrits par Plante-Cuny (1984); cependant, afin d'éviter les erreurs dues au glissement du sédiment le long des parois du carottier lors de la poussée par le piston, le diamètre des gabarits était de 2,1 cm. Les extractions des pigments photosynthétiques ont été faites sur le sédiment frais et la totalité des échantillons, avec de l'acétone à 90%. Le dosage a été fait par fluorimétrie pour la chlorophylle dite active et par spectrophotométrie pour la chlorophylle dite totale; les formules de calcul employées sont dérivées respectivement de celles de Yentsch et Menzel (1963) et de Parsons *et al.* (1984). Les résultats sont exprimés en mg.m⁻² et pour une hauteur de sédiment de 0,5 cm.

Production primaire

La production primaire a été estimée par les bilans d'O₂ mesurés dans des enceintes. Des expériences préliminaires ont permis de tester la reproductibilité des résultats obtenus: 1) en utilisant des incubateurs de diamètre 20 et 13 cm; 2) en dosant l'oxygène soit avec une sonde YSI soit par la méthode de Winkler appliquée sur 120 ml d'eau prélevée *in situ* dans les incubateurs (tab. 1), méthode utilisée pour les stations dont la profondeur était supérieure à 12 m (et ce en raison de la longueur du câble de la sonde). Les expériences en continu ont été effectuées à des stations de faible profondeur et les incubateurs étaient laissés à poste durant 24, 36 ou 48 h; les mesures d'oxygène ont été réalisées toutes les deux heures en moyenne durant la

Tableau 1

Comparaison entre les valeurs d'O₂ (mg.l⁻¹) mesurées directement à l'aide d'une sonde YSI et par la méthode de Winkler appliquée à un sous-échantillon de 120 ml prélevé à la seringue à l'intérieur de l'incubateur.

Comparison between O₂ (mg.l⁻¹) probe direct measurements and O₂ Winkler analysis of a 120 ml sample of the same jar.

Cloche	O ₂ (mg.l ⁻¹)	
	Winkler	Sonde
Claires	11,51	11,40
	12,20	12,20
	9,94	10,02
	9,86	10,00
	10,99	10,89
	7,11	7,0
	13,12	13,08
	12,30	12,18
Noires	4,85	4,55
	4,78	4,73
	5,10	5,07
	4,70	4,68

période d'éclairement (≈ 6 h 30 à 18 h) et les mesures d'énergie lumineuse ont été faites avec la même fréquence. Pour une des expériences, la sonde et le quantamètre ont été reliés à des enregistreurs.

Énergie lumineuse

L'énergie lumineuse incidente a été mesurée avec un solarimètre Licor de 15' de période d'intégration. Le pourcentage d'énergie arrivant au niveau des incubations a été obtenu à l'aide d'un quantamètre Licor équipé d'une cellule sphérique. Les deux cellules sont sensibles aux radiations utilisables pour la photosynthèse.

RÉSULTATS

Pigments chlorophylliens

Les moyennes générales de 185 mesures de pigments photosynthétiques faites sur la couche superficielle (0-0,5 cm) des sédiments, toutes stations et prélèvements confondus, sont de 19,7 ± 1,6 mg.m⁻² pour la chlorophylle-*a* totale et de 9,6 ± 1,4 mg.m⁻² pour la chlorophylle active. Les sédiments superficiels du lagon sont hétérogènes quant à leurs concentrations en ces pigments. Sur 34 observations faites à une même station, à 19 m, on obtient les moyennes suivantes: 17,7 mg.m⁻² pour la chlorophylle-*a* totale et 8,5 mg.m⁻² pour la chlorophylle-*a* active; les coefficients de variation sont respectivement égaux à 41 et 73%. L'hétérogénéité intra station, phénomène de plus ou moins grande ampleur, est toujours observée par les auteurs; elle est due aux microdistributions (Plante-Cuny, 1978) sur lesquelles la bioturbation joue sans doute un rôle important dans les sédiments de Tikehau. La chlorophylle active est présente à des niveaux profonds dans les sédiments, et sa concentration y dépasse parfois celle observée en surface. Aucune corrélation n'a pu être mise en évidence entre les pigments, d'une part, et la profondeur de la station ou la granulométrie, d'autre part. Les fonds étudiés, constitués de sable fins à très fins, sont homogènes, ce qui explique que le rôle du facteur granulométrie ne puisse être observé. En

absence de tendance, nous avons choisi comme valeur pour la biomasse la moyenne des observations faites sur l'ensemble des fonds du lagon.

Production primaire

Expériences en continu

Dans toutes les cloches claires, la concentration en O₂ dissous augmente jusqu'à 16 h 30 puis, sans que l'on observe de plateau, diminue: les processus de photosynthèse l'emportent donc sur la respiration. Dans les cloches noires, la concentration diminue de façon pratiquement linéaire: la respiration est à peu près constante.

Les productions nettes horaires sont maximales à midi, d'une façon générale, et peuvent atteindre 252 mg O₂ · m⁻² · h⁻¹. Ces productions présentent une évolution journalière identique à celle de l'énergie lumineuse (fig. 2). Sur l'ensemble des observations (91), on calcule une corrélation très hautement significative ($r=0,70^{***}$) entre la production nette horaire et l'énergie lumineuse correspondante (fig. 3). Aucune photoin-

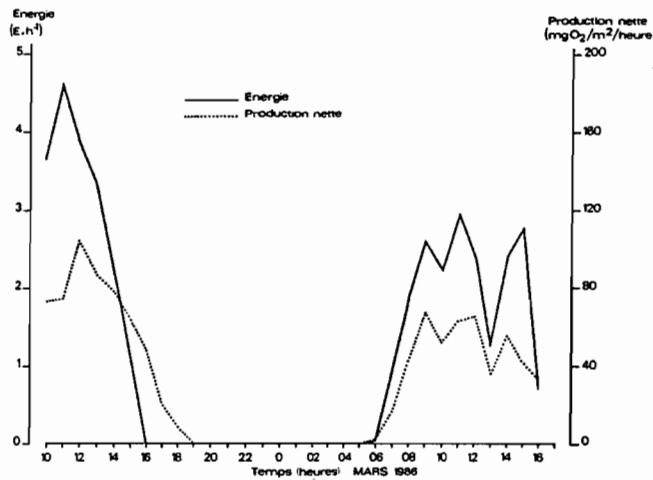


Figure 2
Évolutions journalières de la production nette phytobenthique et de l'énergie lumineuse, mesurées au cours d'une expérience en continu.
Net hourly O₂ production and light energy evolution during a continuous experiment.

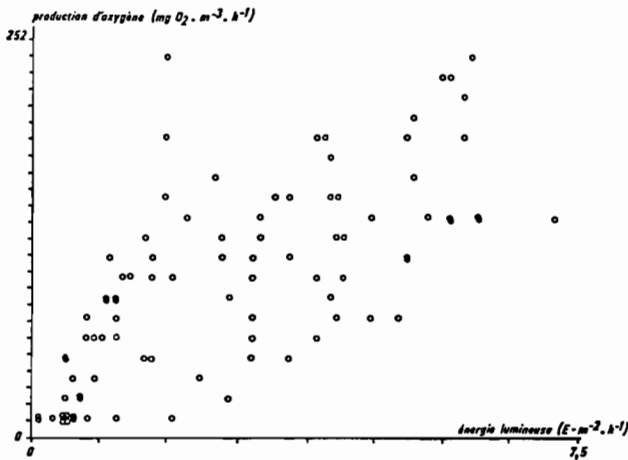


Figure 3
Production d'O₂ en fonction de l'énergie lumineuse (données de base).
O₂ production versus light energy.

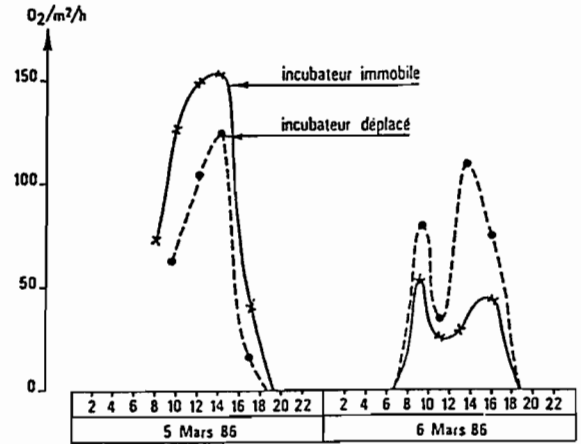


Figure 4
Variations d'O₂ mesurées dans un incubateur immobile et dans un incubateur déplacé.
O₂ variations inside an immobile and a shifted bell jar.

hibition n'a été observée, même aux très faibles profondeurs (0,30 et 0,50 m), et on peut établir la relation suivante:

$$\text{Prod. nette (mg O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}) = 23 \cdot \text{Énergie (E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}) + 26.$$

La corrélation très élevée entre production nette horaire et énergie lumineuse permet d'estimer la production nette journalière par l'équation (Leach, 1970; Riznyk et al., 1978):

$$P_j (\text{mg O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}) = P_{(tf-td)} \cdot (E_j/E_{(tf-td)})$$

avec $E (\text{E} \cdot \text{m}^{-2}) = \text{Énergie reçue en surface}$;
 $tf-td = \text{temps d'incubation}$.

Il ressort (tab. 2) que les incubations effectuées en milieu et durant 2 heures donnent la meilleure estimation de la production journalière. Les résultats sont considérés comme fiables car, *a priori*, l'effet de confinement, s'il existe, ne peut être considéré comme important: les variations d'O₂ présentent le même profil dans les incubateurs immobiles et ceux déplacés après chaque mesure d'O₂ (fig. 4).

La moyenne des respirations horaires, pour l'ensemble des expériences en continu, est de $31 \pm 7,3 \text{ mg O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Productions nettes et brutes journalières: incubations de courte durée

La production nette journalière a été mesurée à partir d'incubations de courte durée réalisées en tenant compte des informations obtenues au cours des expériences en continu. Les 50 estimations réalisées alors varient entre 84 et 1873 mg O₂ · m⁻² · j⁻¹. Le facteur déterminant des différences observées est, principalement, la profondeur ($n=50, r=0,39^{**}$). Ainsi nous avons pu établir entre la production d'O₂, par m⁻² et par jour, et la profondeur, la relation suivante:

$$P_j (\text{O}_2) = -25,5 \cdot \text{Profondeur} + 1005 \quad (1)$$

Tableau 2

Exemples de productions nettes horaires mesurées durant des expériences en continu. Eh=énergie lumineuse reçue au niveau du fond; PN=productions journalières obtenues en sommant les productions nettes observées.

Examples of net hourly production data during continuous experiments. Eh=light energy at the bottom level; PN=sum of observed net productions.

Jour profondeur	Heure demi incubation	Eh (E. m ⁻² . h ⁻¹)	PNh (mg O ₂ . m ⁻² . h ⁻¹)	PNJ Σ PN	
				(mg O ₂ . m ⁻² . j ⁻¹)	
2/03 0,6 m	7 h 10	0,75	63,1	2571	1498
	9 h 10	4,23	173,4	1856	
	11 h 25	6,13	214,0	1583	
	13 h 38	6,31	136,4	1023	
	15 h 25	3,12	105,0	1419	
	17 h 20	0,52	3,4	188	
2/03 0,6 m	7 h 10	0,75	47,3	1928	1324
	9 h 10	4,23	141,3	1510	
	11 h 25	6,13	190,3	1370	
	13 h 40	6,31	127,0	952	
	15 h 25	3,12	91,7	1239	
	17 h 20	0,52	27,9	1549	
4/03 0,5 m	7 h 40	1,16	75,5	2364	1427
	10 h 30	4,01	192,0	1734	
	11 h 40	5,84	225,6	1441	
	13 h 10	5,85	138,0	970	
	15 h 13	3,20	137,3	1512	
	17 h 10	0,5	0	-	
4/03 2 m	7 h 40	0,90	53,2	1428	745
	9 h 50	4,37	90,3	815	
	11 h 26	7,50	132,4	785	
	13 h 10	5,23	64,8	504	
	15 h 10	4,26	71,4	638	
	17 h 10	0,43	7,3	414	
5/03 2 m	8 h 10	1,09	73,9	1231	1108
	10 h 10	4,81	130,6	885	
	12 h 10	3,59	148,7	1380	
	14 h 00	4,25	152,5	1101	
	16 h 20	1,62	37,3	398	
6/03 2 m	8 h 30	1,19	66,1	983	1030
	10 h 30	3,12	69,0	717	
	12 h 50	5,28	179,2	1107	
	15 h 20	2,65	122,2	1442	
	17 h 15	0,5	0	-	
5/03 2 m	8 h 30	1,18	79,9	1188	759
	10 h 30	3,12	34,9	363	
	12 h 50	5,28	109,6	674	
	15 h 20	2,77	78,5	926	
	17 h 40	0,47	41,1	1630	
6/03 2 m	8 h 30	1,18	48,7	724	722
	10 h 30	3,12	52,4	545	
	12 h 50	5,28	106,3	657	
	15 h 20	2,65	101,9	1201	
	17 h 15	0	-	-	
5/03 0,3 m	8 h 30	1,88	252	3575	1580
	10 h 30	4,11	187,1	1930	
	12 h 40	6,24	232,4	1524	
	15 h 10	3,39	150,8	1594	
	17 h 15	0,50	0,8	454	

La profondeur pour laquelle la PJ(O₂) s'annule est de 39 m (1 005/25,5): la quasi-totalité des fonds du lagon de Tikehau participent donc à la production primaire. La tranche bathymétrique 20-25 m est celle qui contribue le plus à la production phytobenthique du lagon (tab. 3). On considère que les surfaces lagonaires données par Lenhardt (1987) sont représentatives des surfaces de fond. En utilisant alors ces surfaces et l'équation (1), la production de chaque tranche bathymétrique peut être estimée (tab. 3). La production journalière totale est ainsi estimée à 145 tonnes d'O₂, ce qui donne une PJ moyenne phytobenthique du lagon égale à 363 mg O₂. m⁻². j⁻¹.

Pour pouvoir comparer ces résultats avec ceux de la production phytoplanctonique du même lagon et, par ailleurs, ceux d'autres régions, trouvés dans la littérature, ces productions nettes (PN) d'O₂ doivent être

transformées en production brutes (PB) carbonées. La respiration (R) horaire des organismes des sédiments meubles de Tikehau étant à peu près constante durant les 10 heures d'éclaircissement, nous retiendrons la valeur 31 ± 7 mg O₂. m⁻². h⁻¹, ce qui donne une respiration journalière de 310 mg O₂. m⁻². j⁻¹.

La PB (=PN+R) carbonée journalière est obtenue par (McCloskey *et al.*, 1978):

$$PB(g C. m^{-2}) = [PN(g O_2. m^{-2}). 0,375. PQ] + [R(g O_2. m^{-2}). 0,375. QR]$$

Les coefficients PQ et QR peuvent varier sensiblement selon les populations considérées, leur métabolisme et certains facteurs du milieu (revue: Charpy-Roubaud, 1987). Faute d'avoir pu les déterminer expérimentalement, nous les prenons chacun égal à 1, comme le

Tableau 3

Productions nettes journalières phytobenthiques des différentes tranches bathymétriques du lagon de Tikehau.

Net daily phyto-benthic productions of different bathymetric sections.

(1) m	(2) %	(3) mg O ₂ .m ⁻² .j ⁻¹	(4) km ²	(5) 10 ⁶ g. O ₂ .j ⁻¹	(6) %
0-5	1,04	941	4,2	3,9	2,7
5-10	1,77	814	7,2	5,8	4,0
10-15	5,70	686	22,8	15,6	10,8
15-20	14,66	559	58,6	32,8	22,6
20-25	28,74	431	115,0	49,6	34,2
25-30	19,53	304	78,1	23,7	16,4
30-35	15,68	176	62,7	11,1	7,6
35-40	12,87	49	51,5	2,5	1,7
Total	100		400	145	100

(1) = tranches bathymétriques = bathymetric sections.

(2) = pourcentage de la surface du lagon = percentage of lagoon surface.

(3) = production par m² de tranche = production per m² of the section.

(4) = surface des tranches bathymétriques = surface of the bathymetric sections.

(5) = production journalière des surfaces = daily production of the surfaces.

(6) = contribution de la tranche à la production totale = contribution of the section to the total production.

conseillent Raven (1976) et McCloskey *et al.* (1978) et, ainsi que l'observent Sournia *et al.* (1981), comme le font la majorité des auteurs. Les productions journalières moyennes carbonées, ramenées au mètre carré et calculées pour chaque tranche bathymétrique, apparaissent, ainsi que celles du compartiment phytoplanctonique données par Charpy et Lemasson (sous presse) sur la figure 5. La production phytobenthique l'emporte sur celle du phytoplancton pour les fonds de 0 à 10 m, fait généralement observé (Plante-Cuny, 1984; Sournia, Ricard, 1976). Les deux productions sont équivalentes pour la tranche 10-15 m, profondeur au-delà de laquelle la production phytoplanctonique devient prépondérante. La diminution de la production végétale benthique avec la profondeur est compensée par la production phytoplanctonique, la production totale restant à peu près constante quelle que soit la profondeur considérée. Pour comparer les productions primaires dues respectivement au plancton et au benthos, il apparaît capital de raisonner sur l'ensemble du lagon. Sournia (1976a) observe que les fonds meubles de Takapoto sont cinquante fois plus productifs que la colonne d'eau. Ces observations portent sur les fonds qui n'excèdent pas 1 m de profondeur. A Tikehau, pour cette même

hauteur d'eau, nous calculons un facteur 25 (donc moitié moindre que celui de Sournia pour Takapoto) en faveur du phytobenthos. La PB journalière moyenne phytobenthique de l'ensemble du lagon est de 0,25 g C.m⁻², soit 1,8 fois plus faible que celle due au phytoplancton, donnée égale à 0,44 g C.m⁻².j⁻¹ par Charpy et Lemasson (sous presse). C'est donc seulement avec une grande prudence que des comparaisons peuvent être établies, car rares sont les travaux qui, dans la littérature, rendent compte d'un écosystème pris dans son ensemble. Ceci a pu être fait pour les fonds meubles de Tikehau, où la profondeur est apparue comme le facteur principal contrôlant la production phytobenthique. Par ailleurs, les différences méthodologiques employées pour mesurer la production primaire se répercutent sur les résultats dans des proportions qui semblent importantes (revue: Charpy-Roubaud, 1987). Toutefois, ces réserves émises et prises en compte quant aux profondeurs des fonds étudiés, quelques comparaisons ont pu être établies entre les productions phytobenthiques de Tikehau et celles d'autres régions tropicales (tab. 4). On peut considérer que la productivité des fonds meubles du lagon de Tikehau est du même ordre de grandeur que celle des autres régions considérées.

CONCLUSION

La très forte corrélation observée à Tikehau entre la production primaire benthique et l'énergie lumineuse permet d'estimer la production d'O₂ journalière des végétaux benthiques à partir du rapport énergie journalière/énergie reçue pendant le temps d'incubation. La mise en évidence d'une relation énergie-profondeur permet d'estimer les productions primaires benthiques des différentes tranches bathymétriques et, par suite, la production phytobenthique totale du lagon. Il apparaît alors que la quasi-totalité des fonds présentent une production nette journalière positive.

La production phytobenthique carbonée l'emporte sur la production phytoplanctonique jusqu'à la profondeur de 10 m. Compte tenu de la profondeur moyenne du lagon, la production journalière moyenne est égale à 0,25 g C.m⁻².j⁻¹; ainsi, pour l'ensemble de l'écosystème, elle est 1,8 fois plus faible que la production phytoplanctonique. Enfin, la biomasse des microphytes présents dans les premiers millimètres des sédiments est en moyenne égale à 9,6 mg chlorophylle.m⁻².

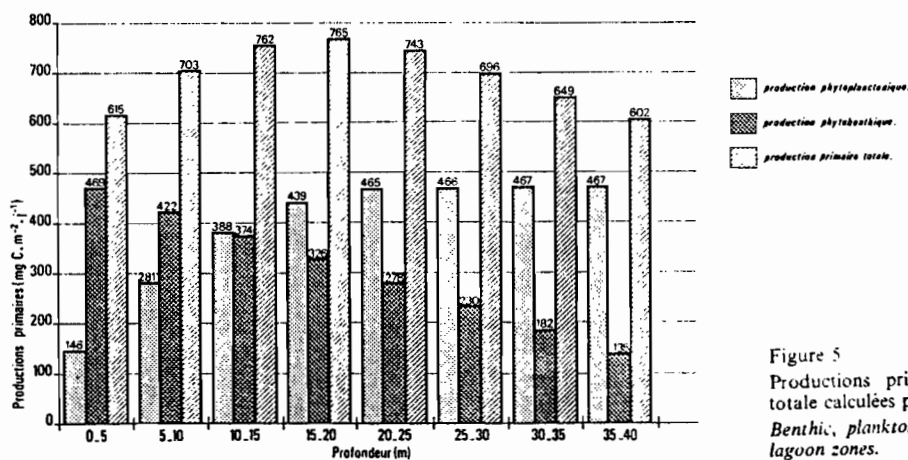


Figure 5

Productions primaires benthique, planctonique et totale calculées pour chaque tranche bathymétrique. Benthic, planktonic and total primary productions of lagoon zones.

Tableau 4
Production primaire de fonds meubles marins en régions tropicales.
Primary production of marine soft bottoms in tropical areas.

Région étudiée	Méthode	Profondeur (m)	P.P. (gC.m ⁻² .J ⁻¹)	Auteur
Takapoto (atoll Polynésie)	O ₂	0,5 à 1	0,9	Sournia (1976 a)
Moorea (île haute Polynésie)	O ₂	0,2 à 0,8	1,13	Sournia (1976 b)
Madagascar	¹⁴ C	5	0,35	Plante-Cuny (1973)
Floride	¹⁴ C	15-25	0,23	Bunt et Lee (1972)
Tikehau (atoll Polynésie)	O ₂	0,3 à 1	0,5	Charpy-Roubaud (présente étude)
Tikehau	O ₂	5	0,34	Charpy-Roubaud (présente étude)
Tikehau	O ₂	15-25	0,22	Charpy-Roubaud (présente étude)

Remerciements

Cette étude constitue une partie des recherches développées dans l'opération « Probat » (Production benthique des atolls) du programme « Atoll » du centre ORSTOM de Tahiti. Je remercie tous mes collègues qui, en métro-

pole et outre-mer, m'ont toujours soutenue dans ma volonté de mener à terme cette opération, ainsi que la Direction de l'ORSTOM qui m'en a donné les moyens.

RÉFÉRENCES

Bunt J. S., Lee C. C., 1972. *An exploratory study of benthic primary production*, Perry Foundation Ed., 7-10.

Cadee G. C., Hegeman J., 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea, *Neth. J. Sea Res.*, 8, 260-291.

Charpy L., 1985. Distribution and composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau (Tuamotu Archipelago, French Polynesia), *Proc. 5th International Coral Reef Congress, Tahiti*, Vol. 3, 353-358.

Charpy L., Lemasson L., 1987. Phytoplankton size and productivity in a Tuamotu lagoon (French Polynesia), *Coral Reef* (sous presse).

Charpy L., Bonnet S., Le Borgne R., 1986. Environnement, matière organique particulaire et production phytoplanctonique, in: Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau. II: Archipel des Tuamotu, Polynésie Française, ORSTOM Tahiti, *Notes Doc. Océanogr.*, 28, 81-113.

Charpy-Roubaud C., 1986 a. Le microphytobenthos. II: Production primaire (premiers résultats), in: Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau. II: Archipel des Tuamotu, Polynésie Française, ORSTOM Tahiti, *Notes Doc. Océanogr.*, 28, 51-80.

Charpy-Roubaud C., 1986 b. Le microphytobenthos. I: Biomasse (premiers résultats), in: Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau (archipel des Tuamotu, Polynésie Française), ORSTOM Tahiti, *Notes Doc. Océanogr.*, 28, 1-49.

Charpy-Roubaud C., 1987. Comparaison et représentativité des méthodes d'étude de la production primaire benthique, *Notes Doc. ORSTOM Tahiti, Sér. Océanogr.*, 35, 1-52.

Colijn F., Jonge V. N. de, 1984. Primary production of microphytobenthos in the Ems-Dollart estuary, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 14, 185-196.

Davis M. W., McIntire C. D., 1983. Effects of physical gradients on the production dynamics of sediments-associated algae, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 13, 103-114.

Gruendling G. K., 1971. Ecology of the epipelagic algal communities in Marion lake, British Columbia, *J. Phycol.*, 7, 239-249.

Intes A., Arnaudin H., 1987. Esquisse sédimentologique du lagon de Tikehau, *Notes Doc. ORSTOM Tahiti, Sér. Océanogr.*, 35, 71-100.

Kanwisher J. W., 1966. Photosynthesis and respiration in some seaweeds, in: *Some contemporary studies in marine science*, edited by H. Barnes, George Allen and Unwin Ltd., London, 407-420.

Leach J. H., 1970. Epibenthic algal production in an intertidal mudflat, *Limnol. Oceanogr.*, 15, 514-521.

Le Borgne R., Bonnet S., Charpy L., 1986. Le zooplancton. Biomasse, composition élémentaire, respiration, excrétion et production, in: Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau: II, *Notes Doc. ORSTOM Tahiti*, 28, 115-153.

Lenhardt X., 1987. Étude bathymétrique du lagon de l'atoll de Tikehau, *Notes Doc. ORSTOM Tahiti, Sér. Océanogr.*, 35, 53-70.

Lindeboom H. J., Sandee A. J., De Klerk-v.d. Driessche H. A., 1985. A new bell jar/microelectrode method to measure changing oxygen fluxes in illuminated sediments with a microalgal cover, *Limnol. Oceanogr.*, 30, 3, 693-698.

Littler M. M., Arnold K. E., 1980. Sources of variability in macroalgal primary productivity: sampling and interpretative problems, *Aquat. Bot.*, 8, 141-156.

Littler M. M., Muray S. N., Arnold K. E., 1979. Seasonal variations in net photosynthetic performance and cover of intertidal macrophytes, *Aquat. Bot.*, 7, 35-46.

McCloskey L. R., Wethey D. S., Porter J. W., 1978. Measurement and interpretation of photosynthesis and respiration, in: *Coral reefs: research methods*, edited by D. R. Stoddart and J. E. Johannes, Unesco, 379-396.

Parsons T. R., Yoshiaki, Lalli C. M., 1984. *A Manual of chemical and biological methods for sea water analysis*, Pergamon Press, 101-111.

Payri C. E., 1987. Variabilité spatiale et temporelle de la communauté des macrophytes des récifs coralliens de Moorea (Polynésie Française). Contribution des algues au métabolisme du carbone de l'écosystème récifal, *Thèse Doct., Acad. Montpellier*, 334 p.

Plante-Cuny M.-R., 1973. Recherches sur la production primaire en milieu marin tropical. 1: Variation de la production primaire et des teneurs en pigments photosynthétiques sur quelques fonds sableux. Valeurs des résultats obtenus par la méthode du ¹⁴C, *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, 11, 3, 317-348.

- Plante-Cuny M.-R., 1978. Pigments photosynthétiques et production primaire des fonds meubles néritiques d'une région tropicale (Nosy-Bé-Madagascar), *Trav. Doc. ORSTOM* (Thèse Doct.), 359 p.
- Plante-Cuny M.-R., 1984. Le microphytobenthos et son rôle à l'échelon primaire dans le milieu marin, *Oceanis*, 10, 4, 417-427.
- Pomeroy L. R., 1959. Algal productivity in salt Marshes of Georgia, *Limnol. Oceanogr.*, 4, 4, 386-397.
- Raven J. A., 1976. The quantitative role of "dark" respiratory processes in heterotrophic and photolithotropic plant growth, *Ann. Bot.*, 40, 587-602.
- Riznyk R. Z., Edens J. I., Libby R. C., 1978. Production of epibenthic diatoms in a southern California impounded estuary, *J. Phycol.*, 14, 3, 273-279.
- Sournia A., 1976a. Primary production of sands in the lagoon of an atoll and the role of foraminiferan symbionts, *Mar. Biol.*, 37, 29-32.
- Sournia A., 1976b. Écologie et productivité d'une Cyanophycée en milieu corallien: *Oscillatoria limosa* Agardh, *Phycologia*, 15, 3-4, 363-366.
- Sournia A., Ricard M., 1976. Données sur l'hydrologie et la productivité du lagon d'un atoll fermé (Takapoto, Iles Tuamotu), *Vie Milieu*, 26, 2, 243-279.
- Sournia A., Delesalle B., Ricard M., 1981. Premiers bilans de production organique et de calcification d'un récif-barrière de la Polynésie Française, *Oceanol. Acta.*, 4, 4, 423-431.
- Vaugelas (de) J., 1980. Étude qualitative et quantitative de la matière organique vivante et détritique de sédiments coralliens dans les îles polynésiennes de Tahiti, Moorea et Takapoto, *Thèse 3^e cycle, Univ. Paris VI*, 103 p.
- Villiers L., Christie D., Severe A., 1987. Investigations sur l'écologie des sables lagonaires biogènes de l'atoll de Mururoa (Tuamotu, Polynésie Française), Rapport interne, septembre 87, C.E.P.-SMCB, 97 p.
- Yentsch C. S., Menzel D. W., 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence, *Deep-Sea Res.*, 10, 3, 221-231.

The comparative estimation of phytoplanktonic, microphytobenthic and macrophytobenthic primary production in the oceans¹

C. CHARPY-ROUBAUD² and A. SOURNIA³

² ORSTOM, B.P. 529, Papeete, Tahiti (Polynésie Française).

³ Station Biologique de Roscoff. Present address : Laboratoire de Géologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, 43, rue de Buffon, 75005 Paris, France.

Abstract

The contributions of the planktonic unicellular algae (phytoplankton), the benthic unicellular algae (microphytobenthos) and the benthic multicellular algae (macrophytobenthos) to the primary production of the world ocean are evaluated, together with the respective limitations regarding data, concepts and methods. The use of "free-water" methods (*e.g. in situ* oxygen or CO₂ budgets) is recommended in complement to the more specific measurements on enclosed organisms. For phytoplankton, a previous estimate of $30 \cdot 10^9$ t C y⁻¹ is retained as a minimal estimate. Earlier estimates of the world benthic production have been based on indirect calculations; revised estimates are suggested here which still lack precision but rely on the actual measurements available at present. Primary production of the micro- and macrobenthic algae amount to 50 and 375 g C m⁻² y⁻¹ respectively as averages for the whole photic layer they can colonize, and total $2.9 \cdot 10^9$ t C y⁻¹ for the world ocean. Thus, benthic algae contribute some 10% of the total marine primary production. On the continental shelf alone, the contributions of benthic and planktonic algae are commensurate and nearly equivalent.

Key words : Global carbon cycle, Macrophytes, Microphytobenthos, Phytoplankton, Primary production.

¹ Keynote paper presented at the Fourth GAP (Group for Aquatic Primary Productivity) Workshop, held at the Centre de Recherche en Ecologie Marine et Aquaculture de L'Houmeau (CNRS-IFREMER), 16-22 April 1988.

Résumé

Contributions du phytoplancton, du microphytobenthos et du macrophytobenthos à la production primaire marine

Trois catégories d'algues sont considérées : les unicellulaires planctoniques (phytoplancton), les unicellulaires benthiques (microphytobenthos) et les pluricellulaires benthiques (macrophytobenthos). Les principales limitations méthodologiques de la mesure de la production primaire dans chaque catégorie sont examinées. L'emploi de méthodes n'impliquant aucune manipulation des organismes (telles que bilans d'O₂ ou de CO₂ *in situ*) est recommandé, conjointement aux mesures expérimentales plus spécifiques en milieu clos. Une évaluation des trois contributions à la production primaire mondiale est proposée. Pour le phytoplancton, on retient l'évaluation récente mais probablement sous-estimée de $30 \cdot 10^9$ t C an⁻¹. Les bilans mondiaux antérieurement proposés pour la production benthique reposaient sur des calculs indirects; on avance ici de nouvelles estimations qui, bien qu'imprécises, se basent sur les données effectivement recueillies jusqu'à présent. Les productions moyennes respectives du micro- et du macrophytobenthos dans l'ensemble des zones photiques colonisables seraient de 50 et 375 g C m⁻² an⁻¹; elles totalisent de l'ordre de $2,9 \cdot 10^9$ t C an⁻¹, soit 10 % environ de la production marine totale. Sur le plateau continental seul, les productions planctonique et benthique sont à peu près égales.

Introduction

If one considers that each of the three types of primary producers included in the title has already lead to an immense (in the case of plankton) or fairly large (benthos) amount of literature consisting of papers, reviews, books and meeting reports, then a paper dealing with the three types all together may seem to be exceedingly ambitious. It may be useful, however, for several reasons, whatever partial and cursory it may be.

The first reason may be called globalism. Obviously, the times are ripe in many fields of the ocean, earth and environment sciences, to systems approaches and global assessments. One of the goals is to answer this question: is benthic production quantitatively significant, on the world scale, as compared to planktonic production? (If not, to which extent is it significant on the continental shelf alone?)

The second reason is related to another modern principle: interdisciplinarity. With few exceptions (which will be reviewed here), phytoplankton, microphytobenthos and macrophytes are studied separately by different specialists using different methods. Yet the three types of organisms share many properties (they all are marine algae; they coexist, apparently, in the same environment, and they may have to compete locally with each other (see the photograph by Huang and Boney (1984) of diatoms destroying the sporelings of a red alga). Several groups of algae, for instance, have colonized both benthic and planktonic habitats, and this even applies to different species of the same genus and, furthermore, to different life stages of the same species. This makes a comparison of adaptative strategies very tempting (see Fryxell (1983) for an introduction). On the other hand, such a comparison may also be of great benefit for the development of the concepts and methods used in production studies, as we do not know of any specialist in her (his) respective field who would not complain about

ambiguities of the concepts and uncertainties of the methods. Our hope is that "looking into the neighbour's garden" may clarify some ideas and help to improve on some strategies.

The modern literature includes a remarkable (still rarely quoted) review of methods and processes pertaining to all the categories of producers in marine and freshwaters (Hall and Moll, 1975) and several reviews devoted more specifically to one or another group of algae (see the relevant section below). As for comparative assessments of benthic vs. planktonic production, only rough estimations have been published.

The objectives of this paper are thus,

— to provide a global estimation of the respective contributions of plankton, microbenthos and macrobenthos to the primary production of the oceans, and to point out the current limitations of such estimates;

— to review the few studies which provide simultaneous measurements on two or three types of producers;

— to compare the three estimates and ascertain their respective contributions to total production.

As the scope of this paper is very large, let us be clear about what will not be found here: (1) neither the concept of primary production, nor the incidence of recycling, excretion, respiration, photosynthetic quotient, duration of the experiments, and significance to further trophic levels will be examined, because each of these points would deserve a proper review or book; (2) specific methodologies will not be discussed, because this has been done elsewhere (as quoted). Up to now, phytoplankton has received the more attention in all respects. As our purpose is to bring the three types of algae into a common perspective, the state of the art about phytoplankton will just be summarized whereas benthic production will be given relatively more attention.

As far as production figures are concerned, the scope of this paper is restricted to the oceans, but methodological and conceptual aspects may include reference to freshwater studies, so that limnologists will hopefully find some interest in the reading. Only photosynthetic production is considered (chemoautotrophy is not). Throughout this paper, "production" is understood strictly as an increase of biomass during a time unit, the term "productivity" being used only when an additional dimension is introduced.

Considering the abundance of the literature to be covered here, we have chosen to focus primarily on recent references; most of the papers that can be called "classical" today will be implicitly included but not quoted.

Thanks are expressed to M.R. Plante-Cuny and J. Raven for their suggestions on a draft manuscript and to the three anonymous reviewers, particularly one of them who took care of revising our "English".

Looking for a unifying method

A variety of principles has been applied, up to now, to the measurement of primary production by the three categories of algae considered. As a matter of fact, these principles are so diverse (Table 1) that a common conceptual frame is difficult to

TABLE 1. — Principles used for the measurement of primary production of the algae.

	Phytoplankton		Microphytobenthos		Macrophytobenthos	
	Bottles	Open	Chambers	Open	Chambers	Open
BIOMASS CHANGES						
Weight	—	—	ε	—	?	+
Cell counts	ε	ε	ε ?	—	0	+
Chlorophyll	ε	ε	ε ?	—	—	?
Remote sensing of chlorophyll	0	ε	0	— ?	0	— ?
METABOLIC CHANGES						
<i>External</i>						
Nutrients	ε	ε	ε	—	ε	ε
O ₂	+	+	+	e	+	+
CO ₂	— ?	ε	— ?	— ?	ε	ε
<i>Internal</i>						
¹⁴ C	+	ε	+	—	+	—
¹⁴ Chlor.	ε	ε	ε	ε	ε	ε

+ largely used; ε seldom used; — not used; 0 not applicable.

establish. By “external” and “internal”, we mean that metabolic changes can be followed either in the surrounding medium (*e.g.*: all the oxygen methods) or in the organisms themselves (*e.g.*: all the ¹⁴C methods). On the other hand, “bottle” and “free water” mean that any application may be practised, at least theoretically, under two ways: enclosing the algae (usually in bottles), or leaving them free in their natural environment. Combining the vertical and the horizontal columns in Table 1, and excluding the cases of non-applicability, we are left with some 50 possibilities. Note that the grid could be extended or subdivided with additional entries; for instance, “mesocosms” could be inserted between “bottles” and “free water”. As the symbols indicate, a given approach may have been widely used, or little used, or not used at all. Different reasons may account for this:

— suitability of the material (*e.g.*: biomass changes are more easily followed in the macrophytes than in other types of algae);

— novelty of the method (*e.g.*: the Redalje and Laws' method (1981) of labelled chlorophyll has apparently not diffused out of the planktologists sphere yet);

— practicability and cost (*e.g.*: avoiding the use of bottles in ¹⁴C experiments is possible by pouring directly the isotope into a small lake (Bower *et al.*, 1987, and references therein), but is hardly feasible at sea).

In addition to the grid of what we call here “methods”, one has to choose among the technical possibilities of applying them — what we call here “techniques” (For instance, users of the ¹⁴C method have to decide about a technique for measuring radioactivity). This distinction once being made, there is (1) no general agreement about the

preferably of a given "method", even within one category of algae, and (2) even a standardization of "techniques" for applying a given method to a given category of algae is difficult to achieve.

Clearly, the only common point is that most investigators use the term "primary production"; yet few of them do, in fact, measure the same rate or the same processes. As primary production is a basic property of ecosystems, this state of affairs will have to be improved. Obviously, if a common method is to be found, this should measure the same thing in all cases: hence the choice for a horizontal column in Table 1. Then the common method should measure it in the same way in all cases: hence the choice of a vertical column. A solution to the latter requirement is that organisms should be manipulated as little as possible (this because handling, incubating and analysing procedures differ necessarily for the different types of algae). If considerations of practicability are added, we finally reach the conclusion that oxygen or CO₂-system changes in unenclosed bodies of water are the most promising approaches. This prediction is reinforced by the recent improvements in the analysis and continuous monitoring of the relevant parameters. A provision should be made, however, for unpredictable advances in chemical techniques that would allow precise and continuous recording of low nutrient concentrations, and for sudden advances in remote sensing technologies.

This does not mean at all that bottles are becoming obsolete, as they must still be used whenever the specific production of a given organism or population or water mass is to be measured and/or compared to another. Furthermore, the "bottles" and "free-water" approaches are, obviously, complementary.

An overview of phytoplankton production

Because of the poor precision and reproducibility which can generally be obtained when estimating phytoplankton biomass, the attempts to measure production by following changes in biomass have never been generalized, even when they have proved successful. This approach has been practised by means of various techniques: cell counts (Riley, 1952), electronic particle counting (Cushing and Nicholson, 1966), or chlorophyll measurements (Saijo *et al.*, 1969), and is certainly not abandoned today (Olivieri and Hutchings, 1987; Sheldon and Rassoulzadegan, 1987). As sampling error is particularly critical in plankton studies, bottles have generally been preferred to "open water" approaches. Both approaches represent the more direct way of estimating net production. The data are so limited, however, that they cannot be used to estimate global productivity.

Global estimates from the ¹⁴C data

All measurements of phytoplankton production have been obtained through a metabolic approach, which offers a wide choice of methods (Table 1). Among the latter, as is well known, the ¹⁴C method has been employed so extensively that

oceanographers were lead in the late 60's, to revise the earlier assumptions derived from some oxygen measurements by G.A. Riley or H.U. Sverdrup, and to compute the total primary production of the world ocean. The milestone paper of that time is Ryther (1969). It was then admitted that the net primary production of the oceans amounts to 20-30 · 10⁹ tons of carbon per year (Koblentz-Mishke *et al.*, 1970; Platt and Subba Rao, 1975), and this estimate is still used in ecology and biogeochemistry. There are several biases, however:

— Several other estimates have been successively derived from the above estimate. They rely on one another and gained much of their credibility through repetitivity. The source data, in so far as they are known, would certainly need to be revisited (Koblentz-Mishke, for instance, made use in her calculations of "indirect" data and extrapolations of her own).

— The dogma that most of the oceans consist of biological deserts is no longer accepted, on the account that high photosynthetic gross rates and high turn-over rates have been measured there (Sheldon and Sutcliffe, 1978; Eppley, 1980; Jenkins, 1982; Laws *et al.*, 1984, 1987). Although controversy may persist for sometime, it is now recognized that variability in space and time is not less in the centre of the oceans than elsewhere. Platt and Harrison (1985) pointed out that undersampling tends to underestimate, rather than overestimate production.

— In counterpart, the fertility of the antarctic areas has long been overestimated on the account of some high rates that had been obtained in bays in the more favourable season. Clearly, the annual production of neritic waters is about as high in the Antarctic as elsewhere in the world (*e.g.* Whitaker, 1982), but oceanic productivity on an annual basis has to be severely revised downwards (Jacques and Minas, 1981; El-Sayed, 1984). Note that, conversely, the productivity of arctic phytoplankton has to be revised upwards, but this will not affect significantly the global picture (Subba Rao and Platt, 1984).

— Metal contamination has been shown to take place in routine measurements (Carpenter and Lively, 1980; Fitzwater *et al.*, 1982; Gieskes and Kraay, 1984), hence the need for "clean methods". Bottle effects, which had been suspected by earlier workers to affect measurements, have been found to be dramatic by Gieskes *et al.* (1979) and negligible by others. Confinement in small bottles probably reinforces the effects of contamination (Gieskes and Kraay, 1984). Underestimation of production is therefore generally suspected.

— A debate was raised in the early years of the ¹⁴C era as to whether gross or net production is measured. This debate is still open today, in spite of the evidence that the ¹⁴C method is not able to discriminate between photosynthesis and respiration. Obviously, the rates tend to be net ones when the incubation period is approaching (or exceeding) the generation time of phytoplankton; long incubations introduce various biases, however, and the regulation of growth rate is a complex one. The question may thus be just insolvable.

— Various technical biases may alter the production estimates and their comparability. The reviews by Carpenter and Lively (1980), Peterson (1980), Sakshaug (1980), Colijn *et al.* (1983), Leftley *et al.* (1983) and Gieskes and Kraay (1984) may be consulted on this respect.

Altogether, a consensus is going to be reached that $20\text{--}30 \cdot 10^9$ tons C y^{-1} is an underestimation (De Vooy, 1979; Carpenter and Lively, 1980; Eppley, 1980; Peterson, 1980; Gieskes and Kraay, 1984). We agree, but dare not to say how much this figure is to be raised; a conservative estimate of $30 \cdot 10^9$ t C y^{-1} will thus be retained here.

The alternatives to the ^{14}C method

Much effort has been devoted until recently to comparative measurements of phytoplankton photosynthesis by the oxygen light-and-dark bottle method and the ^{14}C method — as if one of them should be right and the other be wrong. It is now admitted, at last, that each method has its own advantages and limitations and that, given experimental care, both may reasonably agree (Williams *et al.*, 1983; Gieskes and Kraay, 1984; Bender *et al.*, 1987). Consideration of the photosynthetic quotient (and its dependence on the type of nitrogenous source) is particularly relevant (Williams *et al.*, 1979).

As a matter of fact, the controversy has instead turned to the comparison of ^{14}C measurements with production estimates derived from oxygen changes of the unenclosed medium. The latter may consist of either oxygen budgets in the water mass, corrected or uncorrected for diffusion and advection (Sournia, 1968 and references therein); (Gieskes and Kraay, 1984) or vertical fluxes with reference to the Redfield's ratios (Broenkow, 1965; Minas *et al.*, 1986). This is a vast subject with too broad implications on chemical and physical oceanography to be developed here. It should suffice to say that estimates obtained by this "open-sea" approach prove to be the higher and that a vivid debate arose (Shulenberger and Reid, 1981; Platt, 1984; Platt and Harrison, 1985).

For several reasons, the open-sea approaches may supersede Steemann Nielsen's method in the future: (1) the current interest, in international programs, to water column fluxes and biogeochemical budgets; (2) the refinement of analytical procedures for Winkler titration (Bryan *et al.*, 1976) and fine-scale oxygen monitoring (Atkinson *et al.*, 1987), pCO_2 monitoring (Copin-Montégut, 1985), nutrient traces (Garside, 1982) and pH (Fuhrmann and Zirino, 1988); (3) the long-lasting suspicion about the ^{14}C method, in spite of its sensitivity and practicability.

Production, in the proper sense, can be evaluated through remote sensing under three different ways: (1) entering surface chlorophyll measurements into a photosynthetic model (Smith *et al.*, 1982; Platt, 1986); (2) deducing production rates from successive measurements of surface chlorophyll (Dupouy and Demarcq, 1987); (3) measuring the passive fluorescence of chlorophyll (Topliss and Platt, 1986). None of these approaches has been applied to benthic communities yet.

A review of microphytobenthic production

The term microphytobenthos includes here all the unicellular algae living in or on an inert substratum in aquatic environments. Ice algae are included but the epiphytes

growing on macroalgae or phanerogams will be considered together with the latter, for reasons of convenience. As compared to planktonic algae, and to macroscopic "algae" in the common sense, this category has long been neglected. The last fifteen years gave rise to an outburst of ecological, physiological, taxonomical and production studies but production on the world scale has not been estimated yet. We will first discuss the validity of the concepts and the comparability of the results.

Specific methodological problems

The derivation of production from successive measurements of biomass is generally more difficult with microphytobenthos than with the other algae (Admiraal *et al.*, 1983) and authors such as Wetzel (1965) give only relative values. Microdistribution is particularly critical and depends on the space scale in question (Plante-Cuny, 1978; Plante *et al.*, 1986). The correlation between production and biomass may be found to be positive (Cadée and Hegeman, 1977) as expected, but is, at times, not significant (Charpy-Roubaud, 1988). Another drawback is that chlorophyll measurements are particularly liable to interferences among pigments (Varela, 1982); the use of HPLC techniques is much promising (Riaux-Gobin *et al.*, 1987) but it can hardly be extended to routine analysis.

The bulk of production data on microphytobenthos has been obtained through photosynthetic measurements. Both the oxygen (*e.g.* Pomeroy, 1959; Pamatmat, 1968; Sournia, 1976 a, b and c; Es, 1982; Charpy-Roubaud, 1988) and the ^{14}C methods (*e.g.* Grøntved, 1960; Steele and Baird, 1968; Marshall *et al.*, 1973; Cadée and Hegeman, 1974, 1977; Colijn *et al.*, 1983) have been and still are employed. The latter method, which provides figures in terms of carbon directly, may have been the more widely used (Plante-Cuny, 1974) but this may not hold true in the future. The $^{14}\text{C}/\text{O}_2$ alternative may be put in the following terms when applying to microphytobenthos:

— a specific advantage of ^{14}C lies in the possibility of measuring production in air, thus in temporarily emerged communities (Darley *et al.*, 1976; Holmes and Mahall, 1982; Whitney and Darley, 1983).

— In all the ^{14}C procedures, the substrate and the microalgae have to be manipulated and disturbed to some extent (see the review by Plante-Cuny, 1978). The natural environment being thus modified, the resulting rates are, at the best, somewhat virtual, if not "potential" rates.

— As biomass is more concentrated than in the case of phytoplankton, sensitivity is not limiting; then ^{14}C loses its advantage over oxygen. Furthermore, oxygen electrodes offer the possibility of continuous monitoring (see Langdon, 1984, for a recent improvement); and the high resolution permitted by microelectrodes have eliminated most of the artifacts caused by air bubbles within the sediment (Revsbech *et al.*, 1981; Revsbech and Jørgensen, 1983).

Broadly speaking, environmental gradients are much more acute for benthic microalgae than for the planktonic ones, and this may alter the representativeness and the comparability of the results. The euphotic layer here is a matter of centimeters or even millimeters thick (Taylor and Gebelein, 1966; Fenchel and Staarup, 1971; Colijn, 1982) and vertical migrations are common (Harper, 1977; Riaux 1982; Colijn, 1982).

Interactions of light and temperature are complex (Colijn and Van Buurt, 1975; Redalje and Laws, 1983). Other determining factors include the particle size, (Plante-Cuny, 1978; Davis and McIntire, 1983) and hydrodynamics (Amspoker and McIntire, 1978; Admiraal, 1984; Plante-Cuny and Bodoy, 1987). Photoinhibition may be more dramatic than for planktonic algae (Colijn and Van Buurt, 1975; Whitney and Darley, 1983), but sometimes does not take place at all (Charpy-Roubaud, 1988). Wet sediments exposed to air have shown higher photosynthetic rates than immersed sediments (Holmes and Mahall, 1982). Seasonal variations may be considerable (Pamatmat, 1968; Riaux, 1983; Bodoy and Plante-Cuny, 1984) and culminate, as expected, under high latitudes (Matheke and Horner, 1974); annual variations (from one year to another) are still poorly understood (Cadée and Hegeman, 1974). The consequences of inadequate sampling in space and time have been discussed by Asmus (1982) and Shaffer and Onuf (1985).

In view of these and other methodological difficulties (see also Hunding and Hargrave, 1973; Boynton *et al.*, 1981; Shaffer and Onuf, 1983; Varela, 1985; Charpy-Roubaud, 1987), all we can reasonably do is to provide estimates for the microphytobenthic production within orders of magnitude.

Results on the world scale

On the world scale, microphytobenthic production has been preferentially measured in (1) soft-bottom substrates, (2) shallow depths and (3) temperate latitudes. In other words, any attempt to evaluate the global production is at present biased by the scarcity of data originating from hard bottom, from areas beyond the intertidal zones and from low and (particularly) high latitudes. Reviews have been provided by Plante-Cuny (1978, 1984) and Charpy-Roubaud (1987); the two former reviews include extensive tables which summarize the techniques used and the results obtained throughout the world.

The figures themselves, in so far as they have been expressed in comparable units (such as g O_2 or $\text{g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$), are widely scattered. It cannot be said to which extent this is due to natural variability or to the diversity of the experimental procedures. The mean values, however, are often commensurate with each other, particularly if intensive series of data are available (*e.g.*: Pomeroy, 1959; Pamatmat, 1968; Marshall *et al.*, 1971; Joint, 1978). Summaries or reviews have been provided for the temperate seas by Colijn *et al.* (1983), Davis and McIntire (1983) and Hargrave *et al.* (1983). Two recent reviews deserve particular mention here as they provide global figures: Plante-Cuny (1984) suggests 30-180 $\text{g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ for the intertidal, temperate sediments and a mean of $128 \pm 50\%$ (same units) is indicated by Rizzo and Wetzel (1985) for the intertidal zone, regardless of the latitude and substrate. We believe that the latter figure is overestimated. After reexamining the original data and including some others (Grøntved, 1962; Gargas, 1972; Riznyck *et al.*, 1978; Es, 1982), we found it reasonable to suggest the mean figure of 100 (20-220) $\text{g C m}^{-2} \text{ year}^{-1}$ for the temperate and shallow environments.

Data from tropical seas, although less numerous, and often lacking a full annual coverage, are consistently higher; particularly high production values have been recorded in soft-bottom sediments of coral reefs (*e.g.* Sournia, 1976 b; for reviews, see Plante-Cuny, 1984 or Charpy-Roubaud, 1988). A figure of 66 g C m^{-2} per year in the vicinity of Madagascar (Plante-Cuny, 1978) is noteworthy, as it extends to relatively deep waters (5-60 m) and covers a full annual cycle. A production of $300 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ may be retained for the intertidal tropical parts of the world as a whole (Plante-Cuny, 1984).

The production of benthic microflora decreases towards the higher latitudes, in so far as the number of data (which also decrease in the same way) may indicate it. A tentative figure of 5 g C m^{-2} per year was suggested by Plante-Cuny (1984). Another category of primary producers is to be taken in consideration, however, at these latitudes. These are the complex and diverse microalgal communities associated with ice (Horner, 1976; Fogg, 1977; Hsiao, 1980) and which may not be called properly neither planktonic nor benthic. They may reach considerable biomass at their blooming season and can be extremely shade-adapted. Regarding their production, Fogg (1977) and Subba Rao and Platt (1984) have reviewed antarctic and arctic data, respectively and jointly suggested a production of $10 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ for the "young ice". The latter authors make a reservation about the presumably higher rates to be found in the bottom sea ice. In fact, recent works indicate that this component is more or much more important than previously thought (Horner and Schrader, 1982; Palmisano and Sullivan, 1983; Grossi *et al.*, 1987; Kottmeier and Sullivan, 1987). In the comprehensive study by Horner and Schrader (1982), ice algae accounted for 2/3 of total production, phytoplankton provided 1/3 and the contribution of benthic algae was negligible; the figure of $0.7 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ for ice algae was said to be underestimated for technical reasons.

Altogether, microalgal production of the high latitudes on an annual basis may be only slightly less than microphytobenthic production in the temperate seas at similar depths. As tropical figures are generally higher, we may content ourselves with an overall estimate of $100 \text{ g C m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ for the microbenthic primary production in shallow waters of the world ocean.

A review of macrophytobenthic production

We consider in this section the benthic macroscopic algae and include the free-floating sargassoes but we omit the higher plants of all kinds such as seagrasses, mangroves and the salt marsh communities. The reason is that we felt it preferable to deal with algae only.

Specific methodological problems

The methods and, to some extent, the concepts used in production studies differ here in many respects from the two preceding cases. This is related to the truism that macrophytes are large, pluricellular organisms. Compared to planktonic or benthic

microalgae, a number of additional difficulties arise (Littler and Arnold, 1980), and this also makes it difficult to bring the two sets of data into a common perspective:

1. Specific to macrophytes is the choice of a destructive (De Wreede, 1985) or non-destructive method (Littler and Littler, 1985 b). The former seems to be preferred for biomass estimations whereas the latter would be more suitable for production studies, but a general agreement has not been reached yet.

2. As the different parts of a macrophyte grow and metabolize at different rates, the choice of a representative part will pose a problem for the larger organisms (Hatcher, 1977; Drew *et al.*, 1982). Growth and physiological characteristics are also strongly dependent on the season (Williams *et al.*, 1979; Tijssen and Eijgenraam, 1982).

3. Production rates depend also on the shape of the thallus (Littler, 1980 a and b; Morissey, 1985).

4. Macrophytes are usually a substrate for unicellular epiphytes such as diatoms; this community, in turn, is highly variable under all respects (Cattaneo and Kalff, 1980).

5. When the oxygen method is used, biases arise from the presence of gaseous systems which may store significant amounts of oxygen (McRoy and McMillan, 1977; Zieman and Wetzel, 1980). This effect should be taken into account when the ^{14}C method is used, according to Plante-Cuny and Libes (1984).

Then, as with microphytes, macrophytic production can be deduced either by following the biomass changes or measuring a metabolic rate. Both approaches have been widely used; general reviews are provided by Vollenweider (1969), Plante-Cuny and Libes (1984), Littler and Littler (1985 a) and Lipkin *et al.* (1986).

The parameters for biomass include wet weight, dry weight, chlorophyll content, and length. As all of them are currently in use, comparisons are rarely feasible. Although wet weight is the more commonly used, it is not the more reliable, because of the variability of aqueous content and retention (De Wreede, 1985); for this and other reasons, wet and dry weights are not linearly correlated (Brinkhuis, 1985). When dry weight is used, care is still to be taken as regards seasonality (Mann and Chapman, 1975) and sampling or subsampling procedures (Buesa, 1977; Green, 1979; Littler, 1979, 1980 a, b and c). Another subtlety, which is not relevant to microalgae, is: "standing stock", the quantity of algae present at a given time, is to be distinguished from "standing crop", the repeatedly harvestable biomass (see De Wreede, 1985). Both lead to net productions.

Metabolic rates are measured by the oxygen or the ^{14}C methods. As sensitivity is generally not a constraint for measurements on the macrophytes, the oxygen method may be preferred for the sake of simplicity (and the possibility of flow-through monitoring). Its main disadvantages lie in (1) the presence of the gaseous spaces which may lead to underestimates (see above), an effect which is felt as negligible by Lindeboom and De Brée (1982), however; (2) the frequent occurrence of bubbles in the incubation flasks (Buesa, 1977; Littler, 1979). The ^{14}C methodology is supported by Kremer and Markham (1979), Littler and Arnold (1982) and others but several disadvantages have been pointed out by Littler and Arnold (1985). There is a general agreement that the ^{14}C measurements tend to be lower than those based on oxygen (for a review, see Lindeboom, 1983).

"Flow methods" are particularly suitable for measurements in shallow and productive waters. They have been extensively used in macrophyte studies (coral reefs areas in particular). Descriptions of the methods may be found in the manual edited by Stoddart and Johannes (1978) or in the shorter reviews by Sournia (1982) and Kinsey (1985) and relevant results are included herein (Table 2).

As was the case with microphytobenthos, the production of macrophytes has been preferentially measured, up to now, in shallow waters and in the intertidal range. Measurements at depth or at a distance from the shore are exceptions (Gargas, 1970; Mann, 1972; Towle and Pearse, 1973).

The contribution of epiphytes

Many of the production measurements of the macroalgae implicitly include the production of unicellular epiphytes. In some experiments, however, epiphytes were removed from the samples, and some authors have measured the two rates separately. The more detailed studies on epiphytes deal with the seagrasses. The contribution of microalgae proved to represent a significant fraction of the macrophytic production, in spite of their much lower biomass (Penhale, 1977; Capone *et al.*, 1979; Libes, 1986; Libes and Boudouresque, 1987); it may also exceed phytoplankton production by one order of magnitude (Rodgers and Harvey, 1976). Correspondingly, high turn-over rates were found by Panayotidis and Giraud (1981). In a study by Libes *et al.* (1983), the relative contribution of the epiphytes proved to be remarkably constant throughout the year, because the dramatic seasonal variations exhibited by the macro- and the microphytes were parallel to each other.

Results on the world scale

Table 2 summarizes most of the relevant data expressed in terms of g C m^{-2} per day or per year. We have omitted a number of data about such tropical genera as *Acanthophora*, *Caulerpa*, *Dictyota* and *Halimeda*, the production of which is usually expressed with reference to dry weight. There are indications, however, that these are among the most productive algae of the world (Hillis-Colinvaux, 1974).

The general picture is that macrophytic production is higher than microphytobenthic production by several times and higher than plankton production by one order of magnitude. An overall range of $500\text{-}2,000 \text{ g C m}^{-2}\text{y}^{-1}$, as given by Mann (1973, 1976, 1982) and Mann and Chapman (1975) will be retained here. We are not aware of any previous estimate of the world production that may be attributed to macrophytes specifically; attempts which are more or less relevant refer to such heterogeneous categories as "algal beds and reefs" or "nearshore waters" (see the last Section).

TABLE 2. — Primary production of macroalgae, including earlier reviews.

Regions, Zones and Substratum	Genera	Net production		References
		$\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$	$\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{y}^{-1}$	
Temperate, subtidal, subarctic rocky shores	<i>Laminaria</i>	3 - 9		Bellamy <i>et al.</i> , 1968
		2		Bellamy <i>et al.</i> , 1973
			600-1750	Mann, 1973
			400-1900	Mann, 1972
			1330	Westlake, 1963
			1225	Field <i>et al.</i> , 1977
			120 *	Bellamy <i>et al.</i> , 1968
			1000	Johnston <i>et al.</i> , 1977
			1000-2000	Mann, 1982
			1000-2000	Mann and Chapman, 1975
	<i>Macrocystis</i>	0.5 - 7		Towle and Pearse, 1973
			350-1500	Little and Muray, 1974
			800-1000	Wheeler, 1978
			1000-2000	Mann, 1982
			1000-2000	Mann and Chapman, 1975
Temperate, subarctic, intertidal	<i>Fucus</i>	1.7 - 20		Blinks, 1955
				Kanwisher, 1966
				Breton-Provencher <i>et al.</i> , 1979
		1.3		Little and Muray, 1974
		12		Wassman and Ramus, 1973
Tropical, free algae (water column)	<i>Sargassum</i>		500-1000	Mann and Chapman, 1975
			2250	Wanders, 1976 b
Coral reef, hard substratum	Several genera of <i>Corallinaceae</i>	0.2 - 1		Wanders, 1976 a
				Morrissey, 1985
				Marsh, 1970
				Little, 1973
				Vooren, 1981
Coral reef, hard substratum, sand	<i>Halimeda</i>	5.7		Hawkins and Lewis, 1982
		2.3		Little, 1974
Algal flats or algal crests of coral reef	Coralline communities	1 - 5 **		Hillis-Colinvaux, 1974
				The works of S.V. Smith, J.A. Marsh Jr, D.W. Kinsey, reviewed by Lewis, 1977 and Sourmia, 1977

* Nutrients limitation. ** Flow method.

Comparative measurements in the field

Obviously, the methods and the experimental procedures usually differ among authors and depend on the type of organisms considered. This is severely prejudicial to comparisons. It is tempting, however, to compare the production rates that may have been obtained simultaneously on two or three of the different plant communities — in so far as consistent units, such as: $\text{m}^{-2} \text{y}^{-1}$, were used.

Macrophytobenthos and phytoplankton

The paradigm here lies probably in the study of St. Margaret's Bay (Canada) using a submarine and scuba diving along 50-km transects (Mann, 1972, 1973). Averaged over the 128 km^2 of the bay, annual macrophytic production was 3 times higher than that of the water column. A similar trend was noted by Newell *et al.* (1982) in another kelp environment. Gargas (1970) and Cadée (1980) observed also a predominance of the macrophytic component nearshore, with a reversal when depth or distance from the coast are increasing. In counterpart, other authors who compared the primary production of various algae found macrophytes to be of minor importance in some cases (Cadée and Hegeman, 1974; Wetzel, 1965; Plante-Cuny, 1977).

Microphytobenthos and phytoplankton

This is the aspect under which comparisons are the more numerous. As might be expected, the relative contributions of benthic and planktonic algae tend to equal each other at some distance from the coast but this distance is highly variable depending on latitude and environments.

As far as surface or shallow waters are considered, a dominance of microbenthic production is usually observed (Matheke and Horner, 1974; Cadée, 1980; Warwick *et al.*, cited in Field, 1983; Varela and Penas, 1985; Plante-Cuny and Bodoy, 1987); the more dramatic ratios (up to 50:1) have been noted for coral reefs and atoll lagoons (Sournia, 1976 a; Sorokin, 1973). On one occasion, microphytobenthic production has been found to be relatively negligible, even at the 0.5 m depth (Gargas, 1970). Equivalent rates were noted by Pomeroy (1960), Cadée and Hegeman (1974).

There have been few attempts to evaluate what may be called the "equivalency depth" because, as was said in a preceding section, benthic measurements become rather scarce at depth. No generalization can be made at this stage: equivalency depths of 2 to 40 m have been obtained (Pomeroy, 1960; Cadée, 1980; Charpy-Roubaud, 1988).

Phytoplankton vs. phytobenthos on the world scale

Cautionary notes

Each of the above estimates has limitations of its own. The plankton data are the more abundant and relatively well distributed in the world ocean; more annual cycles in the less productive areas would be welcome, however, and the coverage at the small or middle scales of space and time may be improved. Clearly, the major problem about phytoplankton lies in the understanding of the basic concepts. Seemingly, after having measured primary production extensively for forty years or so, oceanographers still wonder about the significance of "primary production". In fact, their concern about this is much deeper than when they began. Various reserves and doubts repeatedly arise that may be summarized under three queries: how much carbon is recycled during the course of the experiments? How much organic matter is taken or rejected in the medium during the experiments? What are the effects of enclosing plankton in bottles? More efforts are devoted at present to solve these problems than to gain new data from unknown regions.

The situation is quite different with microphytobenthos which has been, roughly speaking, neglected. Biomass and production have been measured at relatively few localities which are preferentially shallow, temperate, and easily reached from a marine laboratory. Thus, the extent and importance of microphytobenthos on the outer parts of the continental shelf are virtually unknown. The qualitative composition is largely ignored as well, except for the diatom component. Microphytobenthos is frequently a kind of "crypto-benthos" to the human eye, although attention has long been called to coloured patches on the sand. The ubiquiteness of microalgae on any aquatic substrate is unsuspected to many — unless they have not read Sieburth's "*Microbial seascapes*" (1975).

The knowledge of macrophytic production suffers from the same limitations with regard to world distribution of the data. In addition and opposite to the latter category, bias may have arisen from the macroscopic nature of these algae, as so-called representative samples and attractive populations have obviously been selected preferentially. Thus, more measurements are available for kelp beds than for less conspicuous algae. On the other hand, the methods are more diversified, and many of them rely on growth measurement or biomass changes throughout one season, so that the production figures tend to be more "net" than the presumably net rates measured on the other communities.

Both the micro- and macrobenthic production may be underestimated for a common reason. Few measurements are carried out in air, although the ^{14}C methods makes it possible; yet photosynthesis has been shown to be more intense on emersed populations of microalgae (Holmes and Mahall, 1982) and macroalgae (Johnson *et al.*, 1974).

Obviously, phytoplankton, microphytoplankton and macrophytes differ from each other in their morphological and functional characteristics. *In situ* comparisons of light adaptations are too few (Gargas, 1980; Rivkin and Putt, 1987) to allow any generalization. On the other hand, benthic algae are probably better adapted for

assimilating nutrients at low concentrations in turbulent waters; analyses of their C/N/P ratios showed them to be relatively nutrient-depleted, however (Atkinson and Smith, 1983) if the additional carbon contained in cell walls and intercellular matrix does not allow for the anomalously low C/N/P ratios. This stands rather as a paradox that considerations of kinetics and turnover should try to elucidate.

Previous estimates

Previous reviews of primary production in the world ocean generally include only a few lines about benthic production and they are all unclear about the reference rates, the surface area and the kinds of organisms or environments under consideration; an exception is the more detailed account given by De Vooy (1979). Some quotations follow, starting with the now classical papers by Ryther (1969) and Koblentz-Mishke *et al.* (1970). The latter two do not mention benthos at all. Relying on a previous estimate of 450,800 km for the total length of coastlines and considering that the benthic photic zone extends to some 1-10 km from the coast, Bunt (1975) calculated that an area of $0.45-4.5 \cdot 10^6$ km² is available for benthic photosynthesis; then, on considerations of the radiation available, he hypothesized an annual production of $0.65-6.5 \cdot 10^9$ tons C, which would amount to 2.8-28% of the (then) "current assessment of $23 \cdot 10^9$ tons for the world ocean". Whittaker and Likens (1975) in their biosphere budget considered a category of "algal beds and reefs" which would account annually for $1.6 \cdot 10^9$ tons of dry matter out of a "total marine" of 55 in the same units (that is: 2.9%). These authors also considered a category of "estuaries, excluding marsh" which may include some benthic production. A contribution of 0.5% of the ocean surface, 67% of the algal biomass, and 7% of marine production is attributed to macrophytes by Whittle (1977) on the account of data allegedly taken from Whittaker and Likens (or from elsewhere?). Based on the same source, Smith (1981) retained an area of $2 \cdot 10^6$ km² and a macrophytic production of $1 \cdot 10^9$ tons per year of 5% of the oceanic production. De Vooy (1979) calculated the contribution of "kelps" and "other weeds" separately, on the consideration of the respective lengths of coastlines they represent; the sum is only $0.03 \cdot 10^9$ tons C y⁻¹, *i.e.* only 0.06% of the total aquatic production, freshwaters included. The contributions of seagrasses and marshes were also evaluated, "benthic diatoms" being mentioned but not evaluated globally. The resulting composite, non-phytoplankton category would eventually be responsible for 3.8% of the total production (De Vooy, 1979).

A revised estimate

We may do better today than using such extrapolations. Quantitative measurements on micro- and macrophytobenthic populations have become available in sufficient number and in sufficiently diverse areas to allow a first calculation to be made, even if approximate and provisional (Table 3). The main limitation lies in the dramatically decreasing number of data with increasing depth or increasing distance from shore. A simple though reasonable approach is to evaluate mean production and to multiply by the respective areas.

TABLE 3. — World estimates of marine primary production.

	Phytoplankton	Microphyto- benthos	Macrophyto- benthos ¹
World area available 10 ⁶ km ²	362	6.8	6.8
Range of production g C m ⁻² y ⁻¹	50-300	20-300	500-2,000
World production 10 ⁶ t C y ⁻¹	≥30	0.34	2.55 ²
Production of continental shelf	4	0.34	2.55

¹ Omitting higher plants, the production of which has been estimated as $0.49 \cdot 10^9$ t C y⁻¹ by De Vooy (1979).

² Accounting for their patchy distribution.

Estimates of the total area of the world ocean available to benthic algae, under the various terms of "inshore waters", "coastal areas", and so on, differ widely among authors; a range of 0.45 to $49.4 \cdot 10^6$ km² was found in a set of six references (Ryther, 1969; Koblenz-Mishke *et al.*, 1970; Bunt, 1975; Platt and Subba Rao, 1975; Whittaker and Likens, 1975; Smith, 1981). We prefer to consider that the 0-200 m range covers $27.123 \cdot 10^6$ km², that is: 7.49% of the world ocean (Menard and Smith, 1966) and that a mean benthic photic zone of say 50 m represents one fourth of this area ($6.8 \cdot 10^6$ km² or $6.8 \cdot 10^{12}$ m²).

Microphytobenthic production in the intertidal areas and shallow environments is about 100 (20-300) g C m⁻² y⁻¹, depending on latitudes, seasons and substrate, as was detailed above. A mean annual value of 50 g C m⁻² is assumed for the entire 0-50 m fringe. Admitting that microphytobenthos colonizes this entire zone, its world production would be:

$$50 \cdot 6.8 \cdot 10^{12} \text{ g} = 0.34 \cdot 10^9 \text{ t C y}^{-1}$$

As for the macrophytes, which produce annually 500-2,000 g in the intertidal and subtidal areas, an average of 750 g may be suggested for the 0-50 m zone. The geographical coverage of this zone by macrophytes is obviously uneven, however, and the above range is biased by the high values originating from "macrophyte-dominated ecosystems" (Mann, 1982; Field, 1983). Applying a correction factor of 50% the world production of macrophyte algae would be:

$$750 \cdot 0.5 \cdot 6.8 \cdot 10^{12} \text{ g} = 2.55 \cdot 10^9 \text{ t C y}^{-1}$$

The highly productive coral-reef waters, the area of which represents up to one tenth of the benthic photic zone (*e.g.*: $617 \cdot 10^3$ km², in Smith, 1978), may pose a problem: their macrophytic and microphytobenthic contributions are included in the above estimates, but the role of symbiotic zooxanthellae is not (the net production of the coral/algae association is low or nil, however, in spite of a high gross production). Although seagrasses have been omitted here, let us mention that "production values of 500-1,000 g C m⁻² y⁻¹ are "typical for the seagrasses" (Zieman and Wetzel, 1980), and that De Vooy (1979) ascribes a world production of $0.49 \cdot 10^9$ t C y⁻¹ to the category "angiosperms".

In comparison with the (presumably underestimated) $30 \cdot 10^9$ t C produced annually by phytoplankton (Table 3), two conclusions arise:

(1) Production of benthic algae amount to about one tenth of the world's marine primary production, and this is about twice the recent estimates by Whittle (1977), De Vooy (1979), or Smith (1981). Although we tend to think that such a percentage is worth consideration by itself, the issue may depend on the use which is ultimately made of the global estimates (for instance, the long-term predictions about geochemical budgets usually imply errors higher than 10%).

(2) Considering the continental shelf only, one fourth of which is assumed here to have a significant phytobenthic production, this production nearly equals that of phytoplankton of the whole continental shelf, say $4 \cdot 10^9$ t C y^{-1} (see Ryther, 1969: "coastal zone" = $3.6 \cdot 10^9$; Platt and Subba Rao, 1975: "shelf" = $4.057 \cdot 10^9$, same units). Comparative measurements in various localities confirm the global estimates on this respect. This had been suggested on an hypothetical basis by Ryther (1963) but has been generally overlooked since. As a consequence, benthic and planktonic productions should deserve equal attention in coastal and shelf studies.

References

- Admiraal W., 1984. The ecology of estuarine sediment-inhabiting diatoms, 269-322. In : F.E. Round and D.J. Chapman (eds.), *Progress in phycological research*, vol. 3. London, Biopress.
- Admiraal W., Bowman L.A., Hoekstra L. and Romeyn K., 1983. Qualitative and quantitative interactions between microphytobenthos and herbivorous meiofauna on a brackish intertidal mudflat. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, **68** (2), 175-191.
- Amspoker M.C. and McIntire C.V.D., 1978. Distribution of intertidal diatoms associated with sediments in Yaquina estuary, Oregon. *Phycologia*, **14** (4), 387-395.
- Asmus R.I., 1982. Field measurements of seasonal variation of the activity of primary producers on a sandy tidal flat in the northern Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **16**, 389-402.
- Atkinson M.J. and Smith S.V., 1983. C:N:P ratios of benthic marine plants. *Limnol. Oceanogr.*, **28** (3), 568-574.
- Atkinson M.J., Berman T., Allanson B.R. and Imberge J., 1987. Finescale oxygen variability in a stratified estuary: patchiness in aquatic environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **36** (1), 1-10.
- Bellamy J.D., John D.M. and Wittick A., 1968. The "Kelp forest ecosystem" as a "phytometer" in the study of pollution in the inshore environment. *Underwater Assoc. Rep.*, 79-82.
- Bellamy D.J., Wittick A., John D.M. and Jones D.J., 1973. A method for the determination of seaweed production based on biomass estimates, 27-33. In : *A guide to the measurement of marine production under some special conditions*. Unesco, *Monogr. oceanogr. Methodol.*, **3**. Paris, Unesco.
- Bender M., Grande K., Johnson K., Marra J., Williams P.J. LeB., Sieburth J. McN., Pilson M., Langdon C., Hitchcock G., Orchardo J., Hunt C. and Donahay P., 1987. A comparison of four methods for determining planktonic community production. *Limnol. Oceanogr.*, **32** (5), 1085-1098.
- Blinks L.A., 1955. Photosynthesis and productivity of littoral marine algae. *J. Mar. Res.*, **14** (4), 363-373.
- Bodoy A. and Plante-Cuny M.R., 1984. Relations entre l'évolution saisonnière des populations de palourdes (*Ruditapes decussatus*) et celle des microphytes benthiques et planctoniques (golfe de Fos, France). *Haliois*, **14**, 71-78.

- Bower P.M., Kelly C.A., Fee E.J., Shearer J.A., DeClercq D.R. and Schindler D.W., 1987. Simultaneous measurements of primary production by whole-lake and bottle radiocarbon additions. *Limnol. Oceanogr.*, **32** (2), 299-312.
- Boynton W.R., Kemp W.M., Osborne C.G., Kaumeyer K.R. and Jenkins M.C., 1981. Influence of water circulation rate on *in situ* measurements of benthic community respiration. *Mar. Biol.*, **65** (2), 185-190.
- Breton-Provencher M., Gagné J.A. and Cardinal A., 1979. Estimation de la production des algues benthiques médiolittorales dans l'estuaire maritime du Saint-Laurent. *Nat. Can.*, **106** (1), 199-209.
- Brinkhuis B.H., 1985. Growth pattern and rates, 461-477. In: M.M. and D.S. Littler (eds.), *Handbook of phycological methods: Ecological field methods: macroalgae*. Cambridge, Cambridge Univ. Press
- Broenkow W.W., 1965. The distribution of nutrients in the Costa Rica dome in the eastern tropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **10** (11), 40-52.
- Bryan J.R., Riley J.P. and Williams P.J. LeB., 1976. A Winkler procedure for making precision measurements of oxygen concentration for productivity and related studies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **21** (3), 191-197.
- Buesa R.G.J., 1977. Photosynthesis and respiration of some tropical marine plants. *Aquat. Bot.*, **3** (3), 203-216.
- Bunt J.S., 1975. Primary productivity of marine ecosystems, 169-183. In: H. Lieth and R.H. Wittacker (eds.), *Primary productivity of the biosphere*. Berlin, Springer Verlag.
- Cadée G.C., 1980. Reappraisal of the production and input of organic carbon in the western Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **14** (4), 305-322.
- Cadée G.C. and Hegeman J., 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **8** (2-3), 260-291.
- Cadée G.C. and Hegeman J., 1977. Distribution of primary production of the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand, Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, **11** (1), 24-41.
- Capone D., Penhale P.A., Oremland R.S. and Taylor B.F., 1979. Relationship between productivity and N_2 (C_2H_2) fixation in a *Thalassia testudinum* community. *Limnol. Oceanogr.*, **24** (1), 117-125.
- Carpenter E.J. and Lively J.S., 1980. Review of estimates of algal growth using ^{14}C tracer techniques, 161-178. In: P.G. Falkowski (ed.), *Primary productivity in the sea*. Brookhaven, Plenum Press.
- Cattaneo A. and Kalf J., 1980. The relative contribution of aquatic macrophytes and their epiphytes to the production of macrophyte beds. *Limnol. Oceanogr.*, **25** (2), 280-289.
- Charpy-Roubaud C.J., 1987. Comparaison et représentativité des méthodes d'étude de la production primaire benthique. *Notes Docum. Océanogr., Centre ORSTOM Tahiti*, **35**, 1-52.
- Charpy-Roubaud C.J., 1988. Production primaire des fonds meubles du lagon de Tikehau (atoll des Tuamotu, Polynésie Française). *Oceanol. Acta*, **11** (3), 241-248.
- Colijn F., 1982. Light absorption in the waters of the Ems-Dollard estuary and its consequences for the growth of phytoplankton and microphytobenthos. *Neth. J. Sea Res.*, **15** (2), 196-216.
- Colijn F. and Van Buurt G., 1975. Influence of light and temperature on the photosynthetic rate of marine benthic diatoms. *Mar. Biol.*, **31** (3), 209-214.
- Colijn F., Gieskes W.W.C. and Zevenboom W., 1983. The measurement of primary production: conclusions and perspectives, problems and recommendations. *Hydrobiol. Bull.*, **17** (1), 29-51.
- Copin-Montégut C., 1985. A method for the continuous determination of the partial pressure of carbon dioxide in the upper ocean. *Mar. Chem.*, **17** (3), 13-21.
- Cushing D.H. and Nicholson H.F., 1966. Method for estimating algal production rates at sea. *Nature*, **212** (5059), 310-311.
- Darley W.M., Dunn E.L., Holmes K.S. and Larew H.G.III., 1976. A ^{14}C method for measuring epibenthic microalgal productivity in air. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **25** (3), 207-217.

- Davis M.W. and McIntire C.D., 1983. Effects of physical gradients on the production dynamics of sediments-associated algae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **13** (2), 103-114.
- De Vooy C.G.N., 1979. Primary production in aquatic environments. 259-292. In : B. Bolin *et al.*, (eds.), *The global carbon cycle*. New York, Wiley.
- De Wreede R.E., 1985. Destructive (harvest) sampling, 147-160. In : M.M. and D.S. Littler (eds.), *Handbook and phycological methods. Ecological field methods: macroalgae*. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- Drew E.A., Ireland J.F., Muir C., Robertson W.A.A. and Robinson J.D., 1982. Photosynthesis, respiration and other factors influencing the growth of *Laminaria ochroleuca* Pyl. below 50 meters in the Straits of Messina. *Mar. Ecol.*, **3**, 335-355.
- Dupouy C. and Demarcq H., 1987. CZCS as an aid for understanding modalities of the phytoplankton productivity during upwelling off Senegal. *Adv. Space Res.*, **7** (2-2), 63-71.
- El-Sayed S.Z., 1984. Productivity of Antarctic waters — a reappraisal, 129-134. In : O. Holm-Hansen (ed.), *Marine phytoplankton and productivity*. Berlin, Springer.
- Eppley R.W., 1980. Estimating phytoplankton growth rates in the central oligotrophic oceans, 231-242. In : P.G. Falkowski (ed.), *Primary productivity in the oceans*. Brookhaven, Plenum Press.
- Es E.S. van, 1982. Community metabolism of intertidal flats in the Ems-Dollard estuary. *Mar. Biol.*, **66** (1), 95-108.
- Fenchel T. and Staarup B.J., 1971. Vertical distribution of photosynthetic pigments and the penetration of light in marine sediments. *Oikos*, **22** (2), 172-182.
- Field J.G., 1983. Flow patterns of energy and matter., 758-794. In : O. Kinne (ed.), *Marine Ecology*. vol. 5 (2). Chichester, John Wiley.
- Field J.G., Jarman N.G., Dieckman G.S., Griffiths C.L., Velimirov B. and Zoutendyk P., 1977. Sun, waves, seaweed and lobsters: the dynamics of a west coast kelp-bed. *South African J. Sci.*, **73** (1), 7-10.
- Fitzwater S.E., Knauer G.A. and Martin J.H., 1982. Metal contamination and its effect on primary production measurement. *Limnol. Oceanogr.*, **27** (3), 544-551.
- Fogg G.E., 1977. Aquatic primary production in the Antarctic. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, **279** (1963), 27-38.
- Fryxell G.A. (ed.), 1983. *Survival strategies of the algae*. Cambridge, Cambridge Univ. Press, x-144 p.
- Fuhrmann R. and Zirino A., 1988. High-resolution determination of the pH of seawater with a flow-through system. *Deep-Sea Res.*, A, **35** (2), 197-208.
- Gargas E., 1970. Measurements of primary production, dark fixation and vertical distribution of the microbenthic algae in the Øresund. *Ophelia*, **8**, 231-253.
- Gargas E., 1972. Measurements of microalgal primary production (phytoplankton and microbenthos) in the SmalandsHAVET (Denmark). *Ophelia*, **10**, 75-89.
- Gargas E., 1980. Production and photosynthetic efficiency of microalgae (phytoplankton and microbenthos) in a shallow Danish fjord. *Vatten*, **36** (2), 125-138.
- Garside C., 1982. A chemiluminescent technique for the determination of nanomolar concentrations of nitrate, nitrate and nitrite, or nitrite alone in seawater. *Mar. Chem.*, **11** (2), 159-167.
- Gieskes W.W. and Kraay G.W., 1984. State-of-the art in the measurement of primary production, 171-190. In : M.J.R. Fasham (ed.), *Flows of energy and materials in marine ecosystems: theory and practice*. New York, Plenum Press.
- Gieskes W.W.C., Kraay G.W. and Baars M.A., 1979. Current ¹⁴C methods for measuring primary production: gross underestimates in oceanic waters. *Neth. J. Sea Res.*, **13** (1), 58-78.
- Green R.H., 1979. *Sampling design and statistical methods for environmental biologists*. New York, Wiley, 257 p.
- Grøntved J., 1960. On the productivity of microphytobenthos and phytoplankton in some danish fjords. *Medd. Danm. Fisk. Havunders. N.S.*, **3** (3), 55-92, pl. 1-3.

- Grøntved J., 1962. Preliminary report on the productivity of microbenthos and phytoplankton on the Danish Wadden Sea. *Medd. Dann. Fisk. Havunds., N.S.*, 3 (12), 347-378, pl. 9-10.
- Grossi S.McG., Kottmeier S.T., Moe R.L., Taylor G.T. and Sullivan C.W., 1987. Sea ice microbial communities. VI. Growth and primary production in bottom ice under graded snow cover. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 35, 153-154.
- Hall C.A.S. and Moll R., 1975. Methods of assessing aquatic primary productivity, 19-53. In : H. Lieth and R.H. Whittaker (eds.), *Primary productivity of the biosphere*. Berlin, Springer Verlag.
- Hargrave B.T., Prouse N.J., Philipps G.A. and Neame P.A.A., 1983. Primary production and respiration in pelagic and benthic communities at two intertidal sites in the upper Bay of Fundy. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40 (Suppl. 1), 229-243.
- Harper M.A., 1977. Movements, 224-249. In : D. Werner (ed.), *The biology of diatoms*. (Bot. Monogr. 13). Oxford, Blackwell.
- Hatcher B.G., 1977. An apparatus for measuring photosynthesis and respiration of intact marine algae and comparison of results with those from experiments with tissue segments. *Mar. Biol.*, 43 (4), 381-385.
- Hawkins C.M. and Lewis J.B., 1982. Benthic primary production on a fringing coral reef in Barbados, West Indies. *Aquat. Bot.*, 12 (4), 355-363.
- Hillis-Colinvaux L., 1974. Productivity of the coral reef alga *Halimeda* (order Siphonales), 35-42. In : A.M. Cameron (ed.), *Proceedings of the second international coral reef symposium*. Brisbane, Great Barrier Reef Committee.
- Holmes R.W. and Mahall B.E., 1982. Preliminary observations on the effects of flooding and desiccation upon the net photosynthetic rates of high intertidal estuarine sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 27 (5), 954-958.
- Horner R.A., 1976. Sea ice organisms. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 14, 167-182.
- Horner R.A. and Schrader G.C., 1982. Relative contributions of ice algae, phytoplankton and benthic microalgae to primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea. *Arctic*, 35, 485-503.
- Hsiao S.I.C., 1980. Quantitative composition, distribution, community structure and standing stock of sea ice microalgae in the Canadian Arctic. *Arctic*, 33 (4), 768-793.
- Huang R. and Boney A.D., 1984. Growth interactions between littoral diatoms and juvenile marine algae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 81 (1), 21-45.
- Hunding C. and Hargrave B.T., 1973. A comparison of benthic microalgal production measured by ¹⁴C and oxygen methods. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 30 (2), 309-312.
- Jacques G. and Minas M., 1981. Production primaire dans le secteur Indien de l'océan Antarctique en fin d'été. *Oceanol. Acta*, 4 (1), 33-41.
- Jenkins W.J., 1982. Oxygen utilization rates in the North Atlantic subtropical gyre and primary production in oligotrophic systems. *Nature*, 300 (5889), 246-248.
- Johnson W.S., Gigon A., Gulmon S.L. and Mooney H.A., 1974. Comparative photosynthetic capacities of intertidal algae under exposed and submerged conditions. *Ecology*, 55 (2), 450-453.
- Johnston C.S., Jones R.G. and Hunt R.D., 1977. A seasonal carbon budget for a laminarian population in a Scottish sea-loch. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 30 (1-4), 527-547.
- Joint I.R., 1978. Microbial production of an estuarine mud flat. *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 7 (2), 185-195.
- Kanwisher J.W., 1966. Photosynthesis in some seaweeds, 407-420, In : A. Barnes (ed.), *Some contemporary studies in Marine science*. London, Allen and Unwin.
- Kinsey D.W., 1985. Open-flow systems, 427-460. In : M.M. Littler and D.S. Littler (eds.), *Handbook of phycological methods. Ecological field methods: macroalgae*. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- Koblentz-Mishke O.J., Volkovinsky V.V. and Kabanova J.G., 1970. Plankton primary production of the world ocean, 183-193. In : W.S. Wooster (ed.), *Scientific Exploration of the South Pacific*. Washington, Nat. Acad. Sci.

- Kottmeier S.T. and Sullivan C.W., 1987. Late winter primary production and bacterial production in sea ice and seawater west of the Antarctic peninsula. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **36** (3), 287-298.
- Kremer B.P. and Markham J.W., 1979. Carbon assimilation by different developmental stages of *Laminaria saccharina*. *Planta*, **144** (5), 497-501.
- Langdon C., 1984. Dissolved oxygen monitoring system using a pulsed electrode: design, performance, and evaluation. *Deep-Sea Res., A*, **31** (11), 1357-1367.
- Laws E.A., DiTullio G.R. and Redalje D.G., 1987. High phytoplankton growth and production rates in the North Pacific subtropical gyre. *Limnol. Oceanogr.*, **32** (4), 905-918.
- Laws E.A., Redalje D.G., Haas L.W., Bienfang P.K., Eppley R.W., Harrison W.G., Karl D.M. and Marra J., 1984. High phytoplankton growth and production rates in oligotrophic hawaiian coastal waters. *Limnol. Oceanogr.*, **29** (6), 1161-1169.
- Leftley J.W., Bonin D.J. and Maestrini S.Y., 1983. Problems in estimating marine phytoplankton growth, productivity and metabolic activity in nature: an overview of methodology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **21**, 23-66.
- Lewis J.B., 1977. Processes of organic production on coral reefs. *Biol. Rev.*, **52** (3), 305-347.
- Libes M., 1986. Productivity-irradiance relationship of *Posidonia oceanica* and its epiphytes. *Aquat. Bot.*, **26** (3-4), 285-306.
- Libes M. and Boudouresque C.F., 1987. Uptake and long distance transport of carbon in the marine phanerogam *Posidonia oceanica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **38** (2), 177-186.
- Libes M., Boudouresque C.F. and Plante-Cuny M.R., 1983. Preliminary data on the productivity of *Posidonia oceanica* and of its epiphytes in the Bay of Port-Cros (Var, France). *Rapp. P.-V. Réunion. Cons. Int. Explor. Mer*, **28** (23), 133-134.
- Lindeboom H.J., 1983. Eelgrass (*Zostera marina*) and microphytobenthos production, 32-33. In: F. Colijn, W.W.C. Gieskes and W. Zevenboom (eds.), *The measurement of primary production: problems and recommendations*. *Hydrobiol. Bull.*, **17** (1), 29-51.
- Lindeboom H.J. and De Brée B.H.H., 1982. Daily production and consumption in an eelgrass (*Zostera marina*) community in saline lake Grevelingen: discrepancies between the O₂ and the ¹⁴C methods. *Neth. J. Sea Res.*, **16**, 362-379.
- Lipkin Y., Beer S., Best E.P.H., Kairesalo T. and Salonen K., 1986. Primary production of macrophytes: terminology, approaches and a comparison of methods. *Aquat. Bot.*, **26** (1-2), 129-142.
- Littler M.M., 1973. The population and community structure of Hawaiian fringing-reef crustose Corallinaceae (Rhodophyta, Cryptonemiales). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **11** (2), 103-120.
- Littler M.M., 1974. The productivity of Hawaiian fringing-reef crustose Corallinaceae and an experimental evaluation of production methodology. *Limnol. Oceanogr.*, **18** "1973" (6), 946-952.
- Littler M.M., 1979. The effects of bottle volume, thallus weight, oxygen saturation levels, and water movement on apparent photosynthetic rates in marine algae. *Aquat. Bot.*, **7** (1), 21-34.
- Littler M.M., 1980 a. Morphological form and photosynthetic performances of marine microalgae: tests of a functional/form hypothesis. *Bot. Mar.*, **23** (3), 161-165.
- Littler M.M., 1980 b. Southern California rocky intertidal ecosystems: methods, community structure and variability, 565-580. In: W.F. Fasham (ed.), *The shore environment*. (Systematics Assoc. Spec. Publ. 17b). London, Academic Press.
- Littler M.M., 1980 c. Overview of the rocky intertidal systems of Southern California, 265-301. In: D.M. Power (ed.), *Proceedings of a multidisciplinary symposium*. Museum Nat. Hist. Santa Barbara.
- Littler M.M. and Arnold K.E., 1980. Sources of variability in macroalgal primary productivity: sampling and interpretation problems. *Aquat. Bot.*, **8** (2), 141-156.
- Littler M.M. and Arnold K.E., 1982. Primary productivity of marine macroalgal functional-form groups from southwestern North America. *J. Phycol.*, **18** (3), 307-311.

- Littler M.M. and Arnold K.E., 1985. Electrodes and chemicals, 349-375. In : M.M. and D.S. Littler (eds.), *Handbook of phycological methods. Ecological field methods : macroalgae*. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- Littler M.M. and Littler D.S., 1985 a. Handbook of phycological methods. Ecological field methods : macroalgae. Cambridge, Cambridge Univ. Press, xiii-617 p.
- Littler M.M. and Littler D.S., 1985 b. Non-destructive methods, 161-176. In : M.M. and D.S. Littler (eds.), *Handbook of phycological methods. Ecological field methods : macroalgae*. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- Littler M.M. and Murray S.H., 1974. The primary productivity of marine macrophytes from a rocky intertidal community. *Mar. Biol.*, **27** (2), 131-135.
- Mann K.H., 1972. Ecological energetics of the sea-weed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. II. Productivity of the seaweeds. *Mar. Biol.*, **14** (3), 199-209.
- Mann K.H., 1973. Seaweeds : their productivity and strategy for growth. *Science*, **182** (4116), 975-981.
- Mann K.H., 1976. Production on the bottom of the sea, 225-250. In : D.H. Cushing and J.J. Walsh (eds.), *The ecology of the seas*. Oxford, Blackwell.
- Mann K.H., 1982. The ecology of coastal waters. A systems approach. Oxford, Blackwell, x-322 p.
- Mann K.H. and Chapman A.R.O., 1975. Primary production of marine macrophytes, 207-223. In : J.P. Cooper (ed.), *Photosynthesis and productivity in different environments*. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- Mann K.H., Chapman A.R.O. and Gagné J.A., 1980. Productivity of seaweeds : the potential and reality, 363-380. In : P.G. Falkowski (ed.), *Primary productivity of the sea*. Brookhaven, Plenum Press.
- Marsh J.A., 1970. Primary productivity of reef-building calcareous red algae. *Ecology*, **51** (2), 255-263.
- Marshall N., Oviatt C.A. and Skauen D.M., 1971. Productivity of the benthic microflora of shoals estuarine environments in northern New England. *Int. Rev. Gesamtem Hydrobiol.*, **56** (3), 947-955.
- Marshall N., Skauen D.M., Lampe H.C. and Oviatt C.A., 1973. Primary production of benthic microflora. *Monogr. Oceanogr. Methodol. Unesco*, **3**, 37-44.
- Matheke G.E.M. and Horner R., 1974. Primary productivity of the benthic microalgae in the Chukchi Sea near Barrow, Alaska. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **31** (11), 1779-1786.
- McCarthy J.J., 1984. Measuring oceanic primary production, 151-165. In : *Global ocean flux study*. Washington, Nat. Acad. Press.
- McRoy C.P. and McMillan C., 1977. Production ecology and physiology of seagrasses, 53-87. In : C.P. McRoy and C. Helffferich (eds.), *Seagrass ecosystems : a scientific perspective*. New York, Marcel Dekker.
- Menard H.W. and Smith S.M., 1966. Hypsometry of ocean basin provinces. *J. Geophys. Res.*, **71** (18), 4305-4325.
- Minas H.J., Minas M. and Packard T.T., 1986. Productivity in upwelling areas deduced from hydrographic and chemical fields. *Limnol. Oceanogr.*, **31** (6), 1182-1206.
- Morrissey J., 1985. Primary productivity of coral reef benthic macroalgae, 7-82. In : B. Salvat et al. (eds.), *Proceedings of the 5th international coral reef congress, Tahiti*. vol. **5**, 77-82.
- Newell R.C., Field J.G. and Griffiths C.L., 1982. Energy balance and the significance of micro-organisms in a kelp-bed community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **8** (1), 103-113.
- Olivieri E.T. and Hutchings L., 1987. Volumetric estimates of phytoplankton production in newly upwelled waters of the southern Benguela current. *Limnol. Oceanogr.*, **32** (5), 1099-1111.
- Palmisano A.C. and Sullivan C.W., 1983. Sea ice microbial communities (SIMCO). I. Distribution, abundance and primary production of ice microalgae in McMurdo Sound, Antarctica, in 1986. *Polar Biol.*, **2** (3), 171-177.

- Pamatmat M.M., 1968. Ecology metabolism of a benthic community on an intertidal mudflat. *Int. Rev. Gesamtem Hydrobiol.*, **53** (3), 211-298.
- Panayotidis P. and Giraud G., 1981. Sur un cycle de renouvellement des feuilles de *Posidonia oceanica* (Linnaeus) Delile dans le golfe de Marseille. *Vie Milieu*, **31** (2), 29-137.
- Penhale P.A., 1977. Macrophyte-epiphyte biomass and productivity in an eelgrass (*Zostera marina* L.) community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **26** (2), 211-224.
- Peterson B.J., 1980. Aquatic primary productivity and the ^{14}C - CO_2 method : a history of the productivity problem. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **11**, 359-385.
- Plante R., Plante-Cuny M.R. and Reys J.P., 1986. Photosynthetic pigments of sandy sediments on the North Mediterranean coast : their spatial distribution and its effect on sampling techniques. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **34** (1-2), 133-141.
- Plante-Cuny M.R., 1974. Recherches sur la production primaire benthique en milieu tropical. I. Variations de la production primaire et des teneurs en pigments photosynthétiques sur quelques fonds sableux. Valeur des résultats obtenus par la méthode du ^{14}C . *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, **11** (3) "1973", 317-348.
- Plante-Cuny M.R., 1977. Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ebrié (Abidjan, Côte d'Ivoire). *Cah. ORSTOM, Sér. Océanogr.*, **15** (1), 3-25.
- Plante-Cuny M.R., 1978. Pigments photosynthétiques et production primaire des fonds meubles néritiques d'une région tropicale (Nosy-Bé, Madagascar). *Trav. Docum. ORSTOM*, **96**, 359 p.
- Plante-Cuny M.R., 1984. Le microphytobenthos et son rôle à l'échelon primaire dans le milieu marin. *Océanis*, **10** (4), 417-427.
- Plante-Cuny M.R. and Bodoy A., 1987. Biomasse et production primaire du phytoplancton et du microphytobenthos de deux biotopes sableux (golfe de Fos, France). *Oceanol. Acta*, **10** (2), 223-237.
- Plante-Cuny M.R. and Libes M., 1984. Revue critique des différentes approches méthodologiques de l'estimation de la production primaire des herbiers à *Posidonia oceanica*, 235-243. In : C.F. Boudouresque et al. (eds.), *International workshop on Posidonia oceanica beds*. Marseille, Gis-Posidonie.
- Platt T., 1984. Primary productivity in the central North Pacific : comparison of oxygen and carbon fluxes. *Deep-Sea Res.*, **A**, **31** (11), 1311-1319.
- Platt T., 1986. Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity : algorithms for remote sensing. *Deep-Sea Res.*, **A**, **33** (2), 149-163.
- Platt T. and Harrison W.G., 1985. Biogenic fluxes of carbon and nitrogen in the ocean. *Nature*, **318** (6041), 55-68.
- Platt T. and Subba Rao D.V., 1975. Primary production of marine microphytes, 249-280. In : J.P. Cooper (ed.), *Photosynthesis and productivity in different environments*. Cambridge, Cambridge Univ. Press.
- Pomeroy L.R., 1959. Algal productivity in salt marshes of Georgia. *Limnol. Oceanogr.*, **4** (4), 386-397.
- Pomeroy L.R., 1960. Primary productivity of Boca Ciega Bay, Florida. *Bull. Mar. Sci.*, **10** (1), 1-10.
- Redalje D.G. and Laws E.A., 1981. A new method for estimating phytoplankton growth rates and carbon biomass. *Mar. Biol.*, **62** (1), 73-79.
- Redalje D.G. and Laws E.A., 1983. The effects of environmental factors on growth and the chemical and biochemical composition of marine diatoms. I. Light and temperature effects. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **68** (1), 59-79.
- Revsbech N.P. and Jørgensen B.B., 1983. Photosynthesis of benthic microflora measured with high spatial resolution by the oxygen microprofile method : capabilities and limitations of the method. *Limnol. Oceanogr.*, **28** (4), 749-756.

- Revsbech N.P., Jørgensen B.B. and Brix O., 1981. Primary production of microalgae in sediments measured by oxygen microprofiles, $H^{14}CO_3^-$ fixation, and oxygen exchange methods. *Limnol. Oceanogr.*, **26** (4), 717-730.
- Riaux C., 1982. La chlorophylle *a* dans un sédiment estuarien de Bretagne-Nord. *Ann. Inst. Océanogr.*, n. Sér., **58** (2), 185-203.
- Riaux C., 1983. Structure d'un peuplement estuarien de diatomées épipéliques du Nord-Finistère. *Oceanol. Acta*, **6** (2), 173-183.
- Riaux-Gobin C., Llewellyn C.A. and Klein B., 1987. Microphytobenthos from two subtidal sediments from North Brittany. II. Variations of pigment compositions and concentrations determined by HPLC and conventional techniques. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **40** (3), 275-283.
- Riley G.A., 1952. Phytoplankton of Block Island Sound, 1949. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, **13** (3), 40-64.
- Rivkin R.B. and Putt M., 1987. Photosynthesis and cell division by antarctic microalgae: comparison of benthic, planktonic and ice algae. *J. Phycol.*, **23** (2), 222-229.
- Riznyk R.Z., Edens J.I. and Libby R.C., 1978. Production of epibenthic diatoms in a Southern California impounded estuary. *J. Phycol.*, **14** (3), 273-279.
- Rizzo W.H. and Wetzel R.M., 1985. Intertidal and shoal benthic community metabolism in a temperate estuary: studies of spatial and temporal scales of variability. *Estuaries*, **8** (4), 342-351.
- Rodgers J.H. Jr. and Harvey R.S., 1976. The effect of current on periphytic productivity as determined using carbon-14. *Water Resour. Bull.*, **12** (6), 1109-1118.
- Ryther J.H., 1963. Geographic variations in productivity, 347-380. In: M.N. Hill (ed.), *The sea*, vol. 2. New York, Interscience.
- Ryther J.H., 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*, **166** (3901), 72-76.
- Saijo Y., Iizuka S. and Asaoka O., 1969. Chlorophyll maxima in Kuroshio and adjacent area. *Mar. Biol.*, **4** (3), 190-196.
- Sakshaug E., 1980. Problems in the methodology of studying phytoplankton, 57-91. In: I. Morris (ed.), *The physiological ecology of phytoplankton*. Oxford, Blackwell.
- Shaffer G.P. and Onuf C.P., 1983. An analysis of factors influencing the primary production of the benthic microflora in a Southern California Lagoon. *Neth. J. Sea. Res.*, **17** (1), 126-144.
- Shaffer G.P. and Onuf C., 1985. Reducing the error in estimating annual production of benthic microflora: hourly to monthly rates, patchiness in space and time. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **26** (3), 221-231.
- Sheldon R.W. and Rassoulzadegan F., 1987. A method for measuring plankton production by particle counting. *Mar. Microb. Food Webs*, **2** (1), 29-44.
- Sheldon R.W. and Sutcliffe W.H. Jr., 1978. Generation times of 3 hr for Sargasso Sea microplankton determined by ATP analysis. *Limnol. Oceanogr.*, **23** (3), 1051-1055.
- Shulenberg E. and Reid J.L., 1981. The Pacific shallow oxygen maximum, deep chlorophyll maximum, and primary productivity, reconsidered. *Deep-Sea Res.*, A, **28** (9), 901-919.
- Sieburth J. McN., 1975. Microbial seascapes. A pictorial essay on marine microorganisms and their environments. Baltimore, Univ. Park Press. 216 p.
- Smith R.C., Eppley R.W. and Baker K.S., 1982. Correlation of primary production as measured aboard ship in Southern California coastal waters and as estimated from satellite chlorophyll images. *Mar. Biol.*, **66** (3), 281-288.
- Smith S.V., 1978. Coral-reef area and the contributions of reefs to processes and resources of the world ocean. *Nature*, **273** (5969), 225-226.
- Smith S.V., 1981. Marine macrophytes as a global carbon sink. *Science*, **211** (4484), 838-840.
- Sorokin Y.I., 1973. "Production characteristics of microflora, periphyton and phytoplankton of the coral biomasses on Majuro atoll (Marshall Islands)." (In Russian.) *Okeanologija*, **13** (3), 487-492.
- Sournia A., 1968. Variations saisonnières et nyctémérales du phytoplancton marin et de la production

- primaire dans une baie tropicale, à Nosy-Bé (Madagascar). *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, **53** (12), 1-76.
- Sournia A., 1976 a. Primary production of sands in the lagoon of an atoll and the role of foraminiferan symbionts. *Mar. Biol.*, **37** (1), 29-32.
- Sournia A., 1976 b. Ecologie et productivité d'une Cyanophycée en milieu corallien : *Oscillatoria limosa* Agardh. *Phycologia*, **15** (3-4), 363-366.
- Sournia A., 1976 c. Oxygen metabolism of a fringing reef in French Polynesia. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **28** (3-4), 401-410.
- Sournia A., 1977. Analyse et bilan de la production primaire dans les milieux coralliens. *Ann. Inst. océanogr.*, n. Sér., **53** (4), 47-73.
- Sournia A., 1982. Calcification et production organique des récifs coralliens. *Océanis*, **8** (4), 319-328.
- Steele J.H. and Baird I.E., 1968. Production ecology of a sandy beach. *Limnol. Oceanogr.*, **13** (1), 14-25.
- Stoddard D.R. and Johannes R.E. (eds.), 1978. Coral reefs : research methods. *Monogr. Oceanogr. Methodol.*, **5**, xv-581 p. Paris, Unesco.
- Subba Rao D.V. and Platt T., 1984. Primary production of arctic waters. *Polar Biol.*, **3** (4), 191-201.
- Taylor W.R. and Gebelein C.D., 1966. Plant pigments and light penetration in intertidal sediments. *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, **13** (3), 229-237.
- Tijssen S.B. and Eijgenraam A., 1982. Primary and community production in the Southern Bight of the North Sea deduced from oxygen concentration variations in the spring of 1980. *Neth. J. Sea Res.*, **16**, 247-259.
- Topliss B.J. and Platt T., 1986. Passive fluorescence and photosynthesis in the ocean : implications for remote sensing. *Deep-Sea Res.*, A, **33** (7), 849-864.
- Towle D.W. and Pearse J.S., 1973. Production of the giant kelp *Macrocystis*, by *in situ* incorporation of ^{14}C in polyethylene bags. *Limnol. Oceanogr.*, **18** (1), 155-159.
- Varela M., 1982. El problema de la determinación de clorofila a en el fitomicrobentos : discusión sobre la metodología. *Oecologia aquatica*, **6**, 7-19.
- Varela M., 1985. Medida de la producción primaria de la microflora bentónica. *Revisión metodológica. Boln Inst. esp. Oceanogr.*, **2** (2), 53-68.
- Varela M. and Penas E., 1985. Primary production of benthic microalgae in an intertidal sand flat of the Ria de Arosa, NW Spain. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **25** (2), 111-119.
- Vollenweider R.A. (ed.), 1969. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments, including a chapter on bacteria. (IBP Handbook 12). Oxford, Blackwell, xvi-213 p.
- Vooren C.H., 1981. Photosynthetic rates of benthic algae from the deep coral reef of Curaçao. *Aquat. Bot.*, **10** (2), 143-154.
- Wanders J.B.W., 1976 a. The role of benthic algae in the shallow reef of Curaçao (Netherlands Antilles). I. Primary productivity in the coral reef. *Aquat. Bot.*, **2** (3), 235-270.
- Wanders J.B.W., 1976 b. The role of the benthic algae in the shallow reef of Curaçao (Netherlands Antilles). II. Primary productivity of the *Sargassum* beds on the northeast coast submarine plateau. *Aquat. Bot.*, **2**, 327-335.
- Wassman R. and Ramus J., 1973. Seaweed invasion. *Nat. Hist.*, New York, **82** (10), 24-36.
- Westlake D.F., 1963. Comparisons of plants productivity. *Biol. Rev.*, **38** (3), 385-429.
- Weitzel R.G., 1965. Techniques and problems of primary productivity measurements in higher aquatic plants and periphyton. In : C.R. Goldman (ed.), *Primary productivity in aquatic environments*. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, **18** (Suppl.), 249-267.
- Whitaker T.M., 1982. Primary production of phytoplankton off Signy Bay, South Orkneys, the Antarctic. *Proc. R. Soc. Lond.*, B, **214** (195), 169-189.
- Whitney D.E. and Darley W.M., 1983. Effect of light intensity upon salt marsh benthic microalgal photosynthesis. *Mar. Biol.*, **75** (2-3), 249-252.

- Whittaker R.H. and Likens G.E., 1975. The biosphere and man, 305-328. In : H. Lieth and R.H. Whittaker (eds.), *Primary productivity of the biosphere*. Berlin, Springer.
- Whittle K.J., 1977. Marine organisms and their contribution to organic matter in the oceans. *Mar. Chem.*, **5** (4-6), 381-411.
- Williams P.J. LeB., Heinemann K.R., Marra J. and Purdie D.A., 1983. Comparison of ^{14}C and O_2 measurements of phytoplankton production in oligotrophic waters. *Nature*, **305** (5939), 49-50.
- Williams P.J. Le B., Raine R.C.T. and Bryan J.R., 1979. Agreement between the ^{14}C and oxygen methods of measuring phytoplankton production : reassessment of the photosynthetic quotient. *Oceanol. Acta*, **2** (4), 411-416.
- Zieman J.C. and Wetzel R.G., 1980. Productivity in seagrasses. Methods and rates, 87-1176. In : R.C. Phillips and C.P. McRoy (eds.), *Handbook of seagrass biology : an ecosystem perspective*. New York, Garland Press.

Nutrient budget of the lagoonal waters in an open central South Pacific atoll (Tikehau, Tuamotu, French Polynesia)

C. J. Charpy-Roubaud¹, L. Charpy¹ and J. L. Cremoux²

¹ ORSTOM and Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, Rue de la Batterie des Lions, F-13007 Marseille, France

² ORSTOM, P.O. Box 529, Papeete, French Polynesia

Date of final manuscript acceptance: June 29, 1990. Communicated by J. M. Pérès, Marseille

Abstract. Nutrient concentrations were measured in the lagoon and surrounding oceanic waters of Tikehau Atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia) from 1984 to 1987. The "atoll-mass effect" alters the nutrient profiles: turbulent vertical mixing of the waters along the deeper slopes of the atoll induces nitrogen and phosphorus enrichment of the surface layer. Nutrient concentrations varied with year and month of sampling; except for ammonium, inorganic nutrient levels were lower inside the lagoon than in the surrounding oceanic waters. Nitrogen, phosphorus and silica budgets were calculated by mean differences in nutrient concentrations recorded between lagoon and oceanic surface waters and by the water-exchange rate through the passage linking the lagoon and oceanic waters and the reef-flat spillways. Particulate and dissolved organic nitrogen and ammonium are exported from the lagoon to the open ocean through the westward passage. The nitrogen budget is not balanced by the nitrate input from oceanic waters and the organic nitrogen and ammonium output from lagoonal waters. Nitrogen fixation would appear to constitute another source of nitrogen for lagoonal waters. The phosphorus budget is largely balanced by phosphate input from the oceanic waters and organic phosphorus output from the lagoon waters. The oceanic waters became impoverished in silicate during their crossing of the atoll reef edge and their residence in the lagoon. The atoll constitutes a source of nitrogen for the surrounding oceanic waters.

This paradox is very striking in the atolls of the Tuamotu Archipelago, since southern tropical waters, which pertain to a great anticyclonic gyre (Blackburn 1981), are poor in nutrients. In addition, the flat surfaces of the atolls and their remoteness from high islands (e.g. Tahiti) make terrestrial nutrient input zero.

We studied the biogeochemistry of the lagoon of Tikehau Atoll (Tuamotu Archipelago) between 1984 and 1987. The purpose of the study was to determine the nutrient fluxes between the lagoon and the surrounding oceanic waters with a view to answering the question: is an atoll a nutrient source or a nutrient sink?

Most coral-reef studies have focused on reef-flats rather than lagoons, and consequently have calculated nutrient fluxes between coral-reef communities and the overlying waters (Odum and Odum 1955, Johannes et al. 1972, 1983, Pilson and Betzer 1973, Pomeroy et al. 1974, Webb et al. 1975, Smith and Atkinson 1983). Lagoons are considered as subsystems of the atolls which receive nutrients and energy inputs from the reef-flat. However, during their residence time in the lagoon, oceanic waters can also exchange nutrients with the lagoon communities; thus, in Tikehau Atoll, Charpy-Roubaud (1988) calculated lagoonal primary production as $0.69 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$.

Nutrient budgets between lagoonal and surface oceanic waters must take into consideration not only reef-flat inputs, but also nutrient fluxes in the lagoon as a whole.

Tikehau Atoll is located in the north-west of the Tuamotu Archipelago. The lagoon surface is 400 km^2 , average depth 25 m. The 25 km^2 of islands are intersected by reef-flat spillways linking the lagoon and the ocean; one of these, to the west of the atoll, comprises a 200 m-wide and 4 m-deep passage (Intes 1984, Harmelin-Vivien 1985, Lenhardt 1987). The average photosynthetically active radiation (PAR) in 1986 was 35 and $50 \text{ E m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ during the austral winter and summer, respectively (Charpy and Charpy-Roubaud 1990). In 1985, annual precipitation was 1979 mm at Rangiroa Atoll, near Tikehau (Lenhardt 1988).

Introduction

Scientists studying coral reefs are faced with the paradox of the high productivity of such ecosystems (review by Lewis 1977) despite their low nutrient levels. The common assumption is that the nutrient requirements of coral-reef communities can be met by means of oceanic flux, nitrogen fixation (Wiebe et al. 1975), and a short turnover time for phosphorus (Pomeroy et al. 1974).

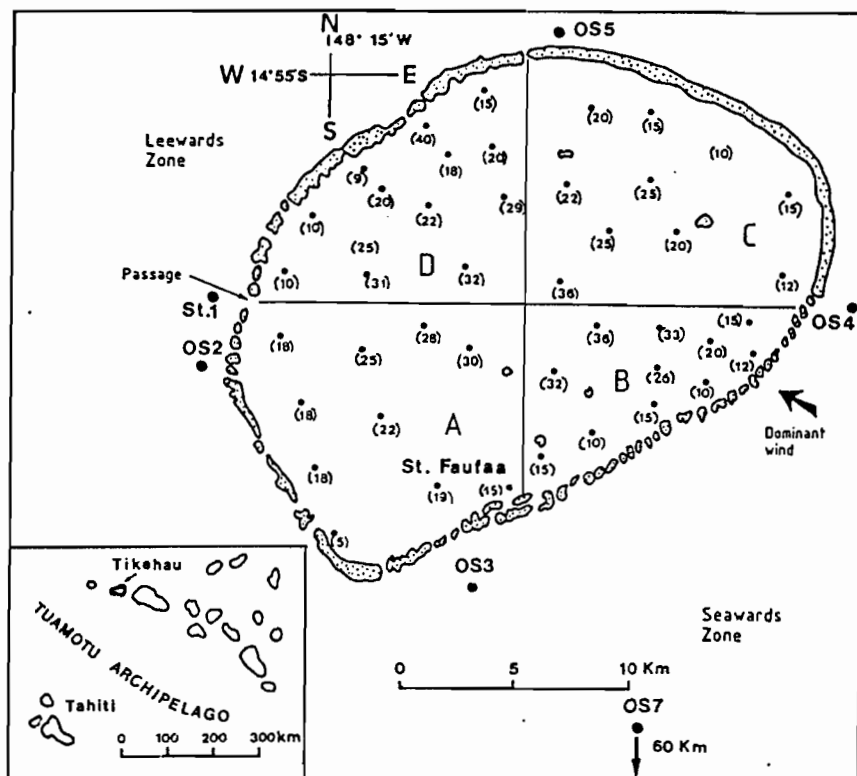


Fig. 1. Location of sampling stations. Ocean Stations OS2–OS5 were 2 km from Tikehau Atoll. Station OS7 60 km seawards; Station 1, located 2 km from passage between lagoon and ocean, served as oceanic reference station. Lagoon was divided into four geographic sectors (A–D) containing 10, 11, 10 and 13 stations, respectively; Station Faufaa in Sector A served as lagoon reference station. Values in parentheses show depths in metres

Table 1. Date and number of stations sampled during nine surveys in lagoon of Tikehau Atoll

Nov. 1984	Jan. 1985	Mar. 1985	Apr. 1985	Jul. 1985	Aug. 1985	Feb. 1986	Dec. 1986	Mar. 1987
11	8	7	7	8	8	6	15	5

Materials and methods

Ocean stations

Ocean stations were studied during the "Tati" expedition of R.V. "Coriolis" in March 1984; four stations (OS2–OS5) were located 2 km outside Tikehau Atoll and one station (OS7) 60 km seawards to the south of the atoll (Fig. 1).

Using 1.7-litre Niskin bottles, water samples were taken at depths of 0, 50, 100, 150, 175, 200, 300, 400 and 500 m. NO_2 , NO_3 and PO_4 levels were analyzed within 1 h of collection using the standard techniques described by Strickland and Parsons (1972); temperature and salinity were measured with a Bisset-Berman 9040 probe, and current speed and direction profiles were determined with an Aanderaa RCM 4 current meter.

Lagoon stations and Ocean Reference Station 1

The lagoon was divided into four geographic sectors: A (10 stations) B (11 stations), C (10 stations) and D (13 stations) and was sampled during nine surveys between November 1984 and March 1987 (Table 1). Station 1 constituted a reference station for the neighbouring oceanic waters; it was located 2 km seawards of the passage from the lagoon to the open ocean, and was sampled on the same dates as the lagoon sectors. In addition, a lagoon reference station (Faufaa in Section A; Fig. 1) was sampled nine times between November 1984 and April 1987. Dissolved organic nitrogen and phosphorus measurements were made only in 1985 and 1986.

Using 5-litre Niskin bottles, samples were taken each 10 m, and nutrient-analyses were performed immediately in the field laboratory using the same methods as for oceanic waters; NH_4 was determined by the indophenol-blue method, while total dissolved nitrogen (DN) and phosphorus (DP) were determined after exposure of the samples to UV with the addition of H_2O_2 (Strickland and Parsons 1972). Dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic phosphorus (DOP) concentrations were calculated by subtracting dissolved inorganic nitrogen and phosphorus concentrations from DN and DP.

Results and discussion

Oceanic waters

At Ocean Station OS7 (60 km to the south of the atoll) in March 1984, a 50 m-deep surface layer displayed the characteristic temperature (29.5°C) and salinity (35.5‰) of oceanic waters. Below this layer, between 120 and 150 m, 25°C and a maximum of 36.2‰ S was recorded. Both layers were moving northwards at speeds of 0.4 m and 0.2 m s^{-1} , respectively. The atoll mount alters the course of the surface water current (Table 2).

At Ocean Station OS7, nutrient profiles were typical of offshore oceanic waters, with very low nutrient concentrations down to 200 m depth (0.1 to 0.2 mmol for

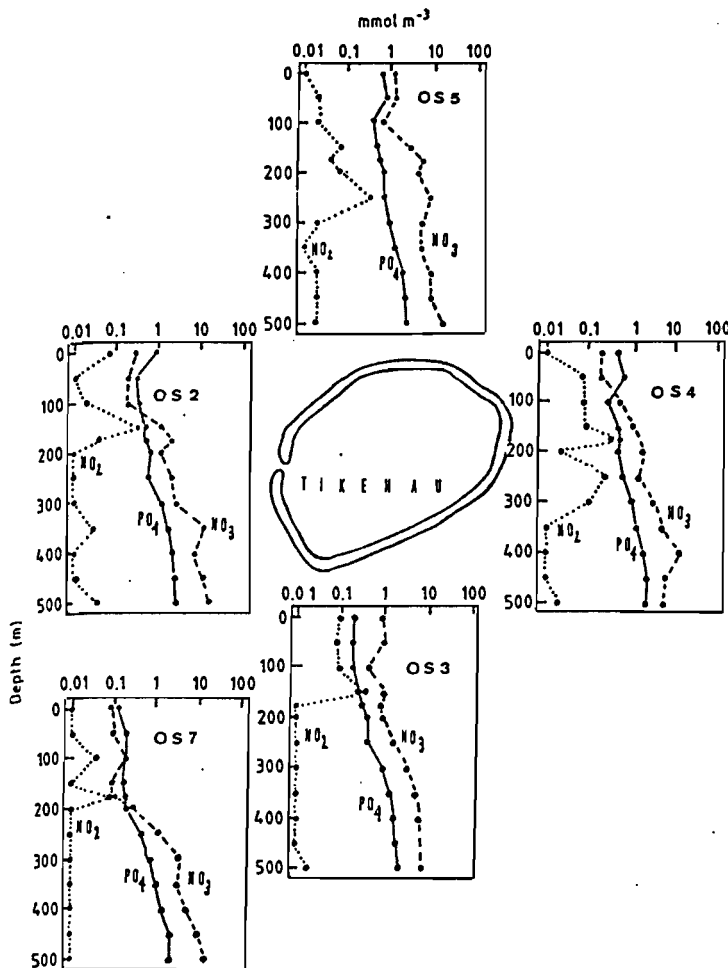


Fig. 2. Inorganic nutrient concentration profiles (mmol m^{-3}) at oceanic stations near Tikehau Atoll

Table 2. Current direction and speed (m s^{-1}) measured in March 1984 in oceanic waters near Tikehau Atoll

Ocean Station No.	0–50 m		100–150 m	
	direction	speed	direction	speed
OS2	N–W	0.2	N–E	0.2
OS3	S–E	0.5	W	0.1
OS4	E	0.2	N	0.1
OS5	W	0.4	N	0.1
OS7	N	0.4	N	0.2

Table 3. Average phosphate and nitrate concentrations (mmol m^{-3}) in 0 to 200 m layer of oceanic stations in March 1984

Nutrient	Station No.				
	OS2	OS3	OS4	OS5	OS7
NO_3	0.9	1.0	0.9	2.5	0.15
PO_4	0.42	0.20	0.45	0.49	0.16
N:P	2.1	5.0	2.0	5.1	0.9

Table 4. Summary of concentrations (mmol m^{-3}) of nutrients, dissolved organic phosphorus (DOP) and dissolved organic nitrogen (DON) in lagoon of Tikehau Atoll. (n): no. of samples

Variable	Range	$\bar{x} \pm \text{SD}$	(n)
NH_4	0.14–9.11	2.10 ± 1.95	(96)
NO_2	0.01–0.18	0.02 ± 0.03	(180)
NO_3	0.01–0.83	0.08 ± 0.12	(184)
DON	0.40–8.20	1.80 ± 2.39	(93)
PO_4	0.01–0.89	0.16 ± 0.13	(232)
DOP	0.01–1.47	0.39 ± 0.24	(142)
SiO_2	0.07–1.72	0.83 ± 0.42	(130)

NO_3 and PO_4 m^{-3}), increasing to $15 \text{ mmol NO}_3 \text{ m}^{-3}$ and $2.5 \text{ mmol PO}_4 \text{ m}^{-3}$ at 500 m; nitrite displayed a maximum at 175 m ($0.1 \text{ mmol NO}_2 \text{ m}^{-3}$; Fig. 2). Nutrient concentrations in the upper 200 m were higher at the stations located nearer to the atoll (Fig. 2, Table 3).

The atoll therefore seems to disturb the standard vertical profiles of nutrients observed at Station OS7, resulting in an enrichment of nitrogen and phosphorus in the euphotic layer.

This nutrient increase is probably induced by turbulent vertical mixing caused by the "atoll-mass effect"; i.e., by internal waves [Andrews and Gentien (1982) consider upwelling to be a source of nutrients for the Great Barrier Reef ecosystem] and also, perhaps, by an upsurge of deep waters from the atoll coral base as hypothesized by Rougerie and Wauthy (1986).

Lagoonal waters

In the lagoon, 1057 nutrient measurements were made (Table 4). The average concentrations recorded were not unusual, being in the same order of magnitude as the standing-stock nutrient concentrations in coral-reef waters summarized by Crossland (1983).

Temporal variability

The results of the analysis of variance (ANOVA; Table 5) reveal that the factor "year" had a significant effect on all response variables except dissolved organic phosphorus (DOP). NH_4 , PO_4 and SiO_2 concentrations were twice as high in 1985 than in other years (Fig. 3).

The ANOVA in Table 6 shows that the factor "month" had a significant effect on all response variables. Average monthly NO_3 lay close to the detection limit (between 0.01 and 0.1 mmol m^{-3}), except in February ($0.24 \pm 0.06 \text{ mmol NO}_3 \text{ m}^{-3}$) and August ($0.14 \pm 0.5 \text{ mmol NO}_3 \text{ m}^{-3}$). NH_4 concentrations were five times higher in April than in other months (Fig. 4); this increase probably resulted from animal excretion. The monthly average PO_4 values lay between 0.1 and 0.2 mmol m^{-3} , except in January ($0.4 \pm 0.1 \text{ mmol m}^{-3}$; 24 observations).

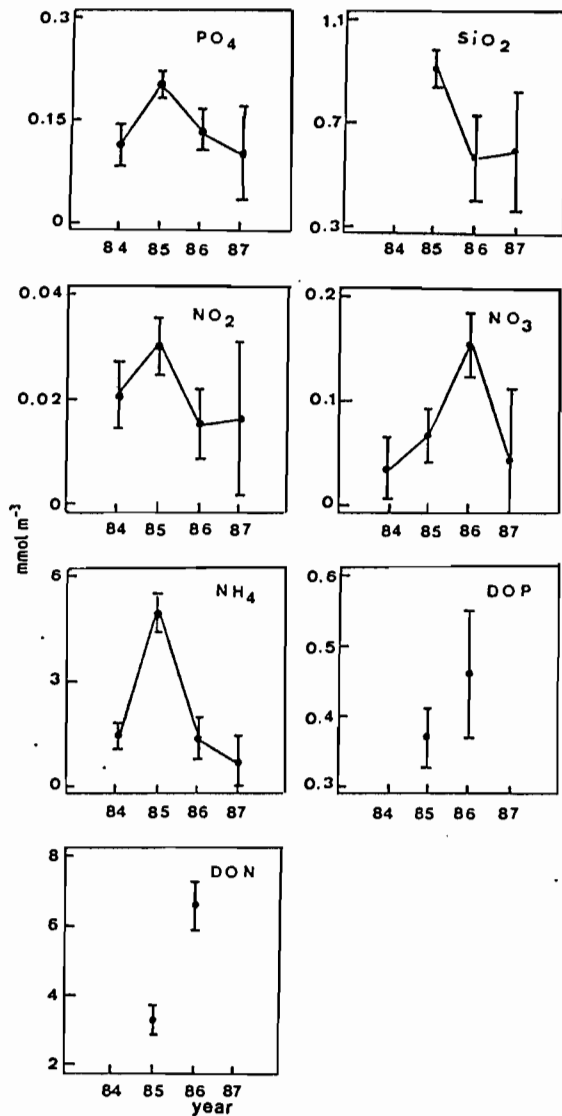


Fig. 3. Mean ($\pm 95\%$ confidence intervals) nutrient concentration in lagoon of Tikehau Atoll as a function of year of sampling. DON: dissolved organic nitrogen; DOP: dissolved organic phosphorus.

Spatial variability

We did not observe large differences in nutrient concentrations between the four lagoon sectors (Fig. 5); an indication of the homogeneity of the lagoon bottom.

All samples were grouped into three classes: S, samples collected at the surface; B, samples taken near the bottom; I, other, intermediate, samples. ANOVA results revealed that proximity to the bottom had no significant effect on any response variable (Fig. 6). Nutrient fluxes from the sediment were probably taken up by the phyto-benthos.

Lagoon-ocean fluxes

Fluxes between lagoon and ocean waters can be calculated by the equation:

$$\text{flux (mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}) = F \cdot (C_L - C_0) / L_s, \quad (1)$$

Table 5. One-way analysis of variance of effect of factor "year" on response variables for lagoon data. SS: sum squares; DF: degree of freedom; MS: mean square; SL: significance level

Response variable and source of variation	SS	DF	MS	F-ratio	SL
NH ₄					
between groups	213.24	3	71.080	44.4	0.000
within groups	147.44	92	1.600		
NO ₂					
between groups	0.01	3	0.002	3.5	0.017
within groups	0.11	176	0.001		
NO ₃					
between groups	0.40	3	0.134	10.1	0.000
within groups	2.40	180	0.013		
DON					
between groups	188.70	1	188.700	55.4	0.000
within groups	306.40	90	3.400		
PO ₄					
between groups	0.39	3	0.129	8.8	0.000
within groups	3.33	228	0.015		
DOP					
between groups	0.17	1	0.170	2.9	0.090
within groups	7.96	140	0.060		
SiO ₂					
between groups	2.76	2	1.380	8.5	0.000
within groups	20.50	127	0.160		

Table 6. One-way analysis of variance of effect of factor "month" on response variables for lagoon data

Response variable and source of variation	SS	DF	MS	F-ratio	SL
NH ₄					
between groups	213.77	4	53.440	33.1	0.000
within groups	146.92	91	1.610		
NO ₂					
between groups	0.01	7	0.002	2.5	0.019
within groups	0.11	172	0.001		
NO ₃					
between groups	1.02	7	0.146	14.5	0.000
within groups	1.79	176	0.010		
DON					
between groups	212.70	4	53.170	16.4	0.000
within groups	283.40	87	3.200		
PO ₄					
between groups	1.28	9	0.142	12.9	0.000
within groups	2.44	222	0.011		
DOP					
between groups	2.90	6	0.480	12.5	0.000
within groups	5.23	135	0.040		
SiO ₂					
between groups	6.67	7	0.950	7.0	0.017
within groups	16.59	122	0.140		

where F = annual average flow through the lagoon passage and the reef-flat spillways ($= 6 \cdot 10^8 \text{ m}^3 \text{ d}^{-1}$) (Lenhardt 1988), L_s = lagoon surface ($= 4 \cdot 10^8 \text{ m}^2$), and C_L and C_0 = concentration of total nitrogen (ΣN), total phosphorus (ΣP) or silicate in the lagoon and ocean

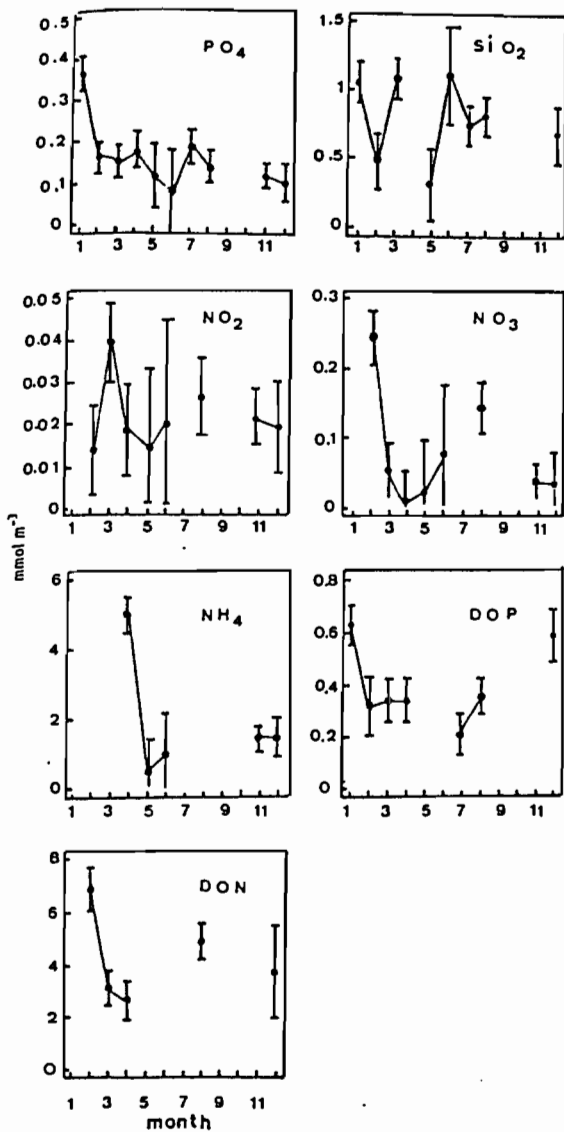


Fig. 4. Mean ($\pm 95\%$ confidence intervals) nutrient concentrations in lagoon of Tikehau Atoll as a function of month of sampling

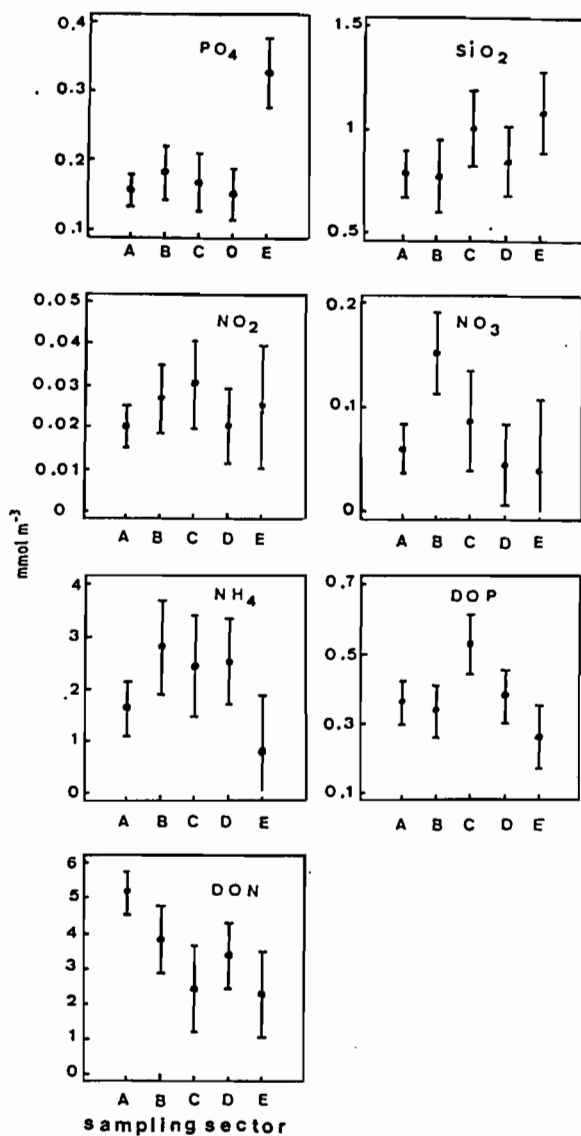


Fig. 5. Mean ($\pm 95\%$ confidence intervals) nutrient concentrations in lagoon of Tikehau Atoll (Sectors A-D) and at Station 1 (E) as a function of sampling sector

($\Sigma N = NO_2 + NO_3 + NH_4 + DON + PON$ and $\Sigma P = PO_4 + DOP + POP$, where PON and POP are particulate organic nitrogen and phosphorus concentrations). The average values are given in another paper (Charpy and Charpy-Roubaud in preparation: 1.4 mmol PON m^{-3} , 0.10 mmol POP m^{-3} in the lagoon; 0.4 mmol PON m^{-3} , 0.02 mmol POP m^{-3} in surface oceanic waters).

Since samples were not taken synoptically in the lagoon and since there are large variations related to year and month of sampling, the best estimations of average concentrations of dissolved nitrogen, phosphorus and silica were calculated by the equation:

$$av\ conc = (\Sigma C_{i,j}) / (N_i \cdot N_j), \quad (2)$$

where $C_{i,j}$ = average concentration of N, P or Si during Year i and Month j , N_i and N_j = number of year and month sampled, respectively.

For surface oceanic waters, the average concentrations of nitrogen, phosphorus and silica were calculated

using data obtained at Station 1, near the passage from the lagoon to the ocean (results of the 108 measurements are summarized in Table 7) and data obtained in March 1984 in the upper 50 m. Table 8 gives the average concentrations of ΣN , ΣP and silicate used to establish the nutrient budgets.

Nitrogen budget

During their crossing of the atoll edge and their residence in the lagoon, oceanic waters become impoverished in NO_2 and NO_3 and enriched in NH_4 and organic nitrogen. Total nitrogen concentration in the ocean equals 3.8 mmol N m^{-3} compared to 8.0 mmol N m^{-3} in the lagoon; therefore, the nitrogen concentration of oceanic waters increases at a rate of 0.6 mmol N $m^{-2} d^{-1}$ during its passage into the lagoon.

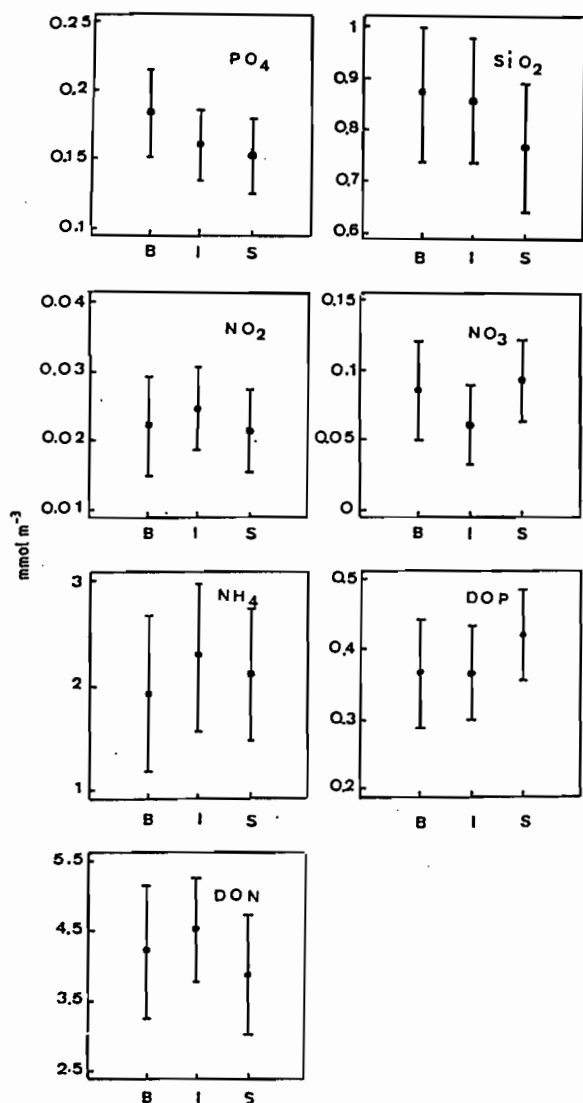


Fig. 6. Mean ($\pm 95\%$ confidence intervals) nutrient concentrations in lagoon of Tikehau Atoll as a function of distance to surface (S, 0 to 5 m) and bottom (B). I: intermediate samples

Johannes et al. (1972, 1983), Webb et al. (1975) and Smith (1984) observed increased nitrogen content of waters flowing above reef-flats and attributed this to gaseous nitrogen fixation. The organisms responsible for such fixation appear to be largely cyanobacteria (Larkum et al. 1988), of which a great variety occur on the limestone substrata of coral reefs (Wiebe et al. 1975, Potts and Whitton 1977). For the entire and well-developed lagoonal reef of One Tree Reef (Great Barrier Reef), Larkum et al. (1988) recorded a mean nitrogen fixation of 0.16 to 0.31 $\text{mmol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$, and noted that the maximum nitrogen fixation rate occurs in the reef-flat and lagoonal patch-reef substrates (0.7 to 1.3 $\text{mmol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$). However, in the Tikehau lagoon, large quantities of cyanobacteria ($150\,000$ cells ml^{-1}) were observed in the water column by Blanchot et al. (1989). Charpy-Roubaud et al. (1989) have estimated their productivity, added to that of the benthic cyanophycean communities, as 0.69 $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$, a carbon production which would require nitrogen assimilation in the order of 3.6 $\text{mmol N m}^{-2} \text{d}^{-1}$;

Table 7. Summary of concentrations (mmol m^{-3}) of nutrients, dissolved organic nitrogen (DON) and dissolved organic phosphorus (DOP) in first 30 m at Oceanic Station (reference station). (n): no. of samples

Variable	Range	$\bar{x} \pm \text{SD}$	(n)
NH ₄	0.20–1.50	0.80 ± 0.60	(10)
NO ₂	0.01–0.08	0.03 ± 0.03	(11)
NO ₃	0.01–0.11	0.04 ± 0.04	(11)
DON	0.30–3.10	1.10 ± 1.23	(11)
PO ₄	0.20–0.72	0.33 ± 0.10	(23)
DOP	0.01–0.62	0.26 ± 0.14	(23)
SiO ₂	0.28–2.00	1.08 ± 0.50	(19)

Table 8. Average concentrations $\pm 95\%$ confidence intervals (mmol m^{-3}) of total nitrogen (ΣN), phosphorus (ΣP) and silicate in oceanic and lagoon waters

Nutrient	Ocean waters	Lagoon waters
NH ₄	0.80	1.90
NO ₂	0.04	0.02
NO ₃	0.30	0.09
DON	2.30	4.60
PON	0.40	1.40
ΣN	3.80 ± 1.30	8.01 ± 0.90
PO ₄	0.38	0.16
DOP	0.26	0.39
POP	0.02	0.10
ΣP	0.66 ± 0.12	0.65 ± 0.06
SiO ₂	1.00 ± 0.20	0.80 ± 0.40

part of this could originate from dissolved molecular nitrogen.

The increase in nitrogen content of oceanic waters during their crossing of the coral reef and during their residence in the lagoon would, therefore, seem to result from nitrogen fixation by cyanobacteria.

Phosphorus budget

Mineral phosphorus (PO₄) content decreased and organic phosphorus (DOP+POP) content increased during the crossing of oceanic waters over the reef-edge and their residence in the lagoon. The ΣP concentration in the lagoon (0.65 mmol P m^{-3}) was in the same order as the ΣP concentration in the surrounding oceanic waters (0.66 mmol P m^{-3}). The phosphorus budget would, therefore, seem to be largely well balanced.

Dissolved silicate budget

The dissolved silicate concentrations of the oceanic waters decreased markedly during their passage into and residence in the lagoon (0.04 $\text{mmol SiO}_2 \text{ m}^{-2} \text{d}^{-1}$); this was probably due to uptake by benthic diatoms and sponges. The dissolved silicate input into the lagoon is equal to 10% of the silicate flux from sediments measured in the Tikehau lagoon bottom (0.4 $\text{mmol SiO}_2 \text{ m}^{-2} \text{d}^{-1}$) by Charpy-Roubaud et al. (in preparation).

Conclusions

The presence of the atoll mount alters the nutrient profiles of the oligotrophic oceanic waters surrounding Tikehau Atoll, resulting in enrichment of the euphotic layer ($0.30 \text{ mmol NO}_3 \text{ m}^{-3}$ and $0.38 \text{ mmol PO}_4 \text{ m}^{-3}$). These increased nutrient concentrations appear mainly due to turbulent vertical water-mixing along the deeper slopes of the atoll.

During their inward flux over the reef edge and their residence in the lagoon, oceanic waters become impoverished in mineral nutrients (except NH_4) and enriched in organic matter, especially organic nitrogen.

Nitrogen is the only element that, by means of nitrogen fixation, is exported from the atoll. Phosphate input from oceanic waters to the lagoon is largely balanced by organic phosphorus output from the lagoon to the ocean.

Therefore, the high primary production over the reef and in the lagoon results from the input of nitrate and phosphate from enriched oceanic waters, from important nitrogen fixation by cyanobacteria, and from mineralisation of organic compounds in the lagoon.

Acknowledgements. We thank Dr. B. A. Thomassin for criticism and S. Bonnet for help in field analysis.

Literature cited

- Andrews, J. C., Gentien, P. (1982). Upwelling as a source of nutrients for the Great Barrier Reef ecosystems: a solution to Darwin's question? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8: 257-269
- Blackburn, A. (1981). Low latitude gyral regions. In: Longhurst, A. R. (ed.) *Analysis of marine ecosystems*. Academic Press, London, p. 3-29
- Blanchot, J., Charpy, L., Le Borgne, R. (1989). Size composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau atoll (Tuamotu archipelago). *Mar. Biol.* 102: 329-339
- Charpy, L., Charpy-Roubaud, C. J. (1990). A model of the relationship between light and primary production in an atoll lagoon. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 70: 357-369
- Charpy, L., Charpy-Roubaud, C. J. (in preparation). Particulate organic matter fluxes in a coral reef lagoon (Tikehau atoll, French Polynesia)
- Charpy-Roubaud, C. J. (1988). Production primaire des fonds meubles du lagon de Tikehau (Atoll des Tuamotu, Polynésie Française). *Oceanol. Acta* 11: 241-248
- Charpy-Roubaud, C. J., Charpy, L., Lemasson, L. (1989). Benthic and planktonic primary production of an open atoll lagoon (Tikehau, French Polynesia). *Proc. 6th int. coral Reef Symp.* 2: 551-556 [Choat, J. H. et al. (eds.) Sixth International Coral Reef Symposium Executive Committee, Townsville, Australia]
- Charpy-Roubaud, C. J., Charpy, L., Sarrazin, G. (in preparation). Preliminary results on sediment pore-water characteristics and inorganic nutrient fluxes
- Crossland, C. J. (1983). Dissolved nutrients in coral reef waters. In: *Perspectives on coral reefs*. Barnes, D. J. (ed.), Australian Institute of Marine Science, Townsville, p. 56-49 (Contribution No. 200: 56-68)
- Harmelin-Vivien, M. (1985). Atoll de Tikehau, Archipel des Tuamotu. *Proc. 5th int. coral Reef Congr.* 1: 211-268 [Gabri , C. et al. (eds.) Antenne Museum-EPHE, Moorea, French Polynesia]
- Intes, A. (1984). Pr sentation g n rale de l'atoll. *Notes Docums oc anogr. ORSTOM, Tahiti* 22: 4-12
- Johannes, R. E. et al. (1972). The metabolism of some coral reef communities: a team study of nutrient and energy flux at Eniwetok. *BioSci.* 22: 541-543
- Johannes, R. E., Wiebe, W. J., Crossland, C. J. (1983). Three patterns of nutrient flux in a coral reef community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12: 131-136
- Larkum, A. W. D., Kennedy, I. R., Muller, W. J. (1988). Nitrogen fixation on a coral reef. *Mar. Biol.* 98: 143-155
- Lenhardt, X. (1987). Etude bathymetrique du lagon de l'atoll de Tikehau. *Notes Docums oc anogr. ORSTOM, Tahiti* 35: 53-70
- Lenhardt, X. (1988). Hydrodynamique les lagons d'atoll et d'iles hautes en Polyn sie Fran aise. Th se du Museum National d'Histoire Naturelle, Paris
- Lewis, J. B. (1977). Processes of organic production on coral reefs. *Biol. Rev.* 52: 305-347
- Odum, H. T., Odum, E. P. (1955). Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecol. Monogr.* 25: 291-320
- Pilson, M. E. Q., Betzer, S. B. (1973). Phosphorus flux across a coral reef. *Ecology* 54: 581-588
- Pomeroy, L. R., Pilson, M. E., Wiebe, W. J. (1974). Tracer studies of the exchange of phosphorus between reef water and organisms on the windward reef of Eniwetok Atoll. *Proc. 2nd int. Symp. coral Reefs* 7: 87-96 [Cameron, A. M. et al. (eds.) Great Barrier Reef Committee, Brisbane]
- Potts, M., Whitton, B. A. (1977). Nitrogen fixation by blue-green algal communities in the intertidal zone of the lagoon of Aldabra Atoll. *Oecologia* 27: 275-283
- Rougerie, F., Wauthy, B. (1986). Le concept d'endo-upwelling dans le fonctionnement des atolls-oasis. *Oceanol. Acta* 9: 133-148
- Smith, S. V. (1984). Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. *Limnol. Oceanogr.* 29: 1149-1160
- Smith, S. V., Atkinson, M. J. (1983). Mass balance of carbon and phosphorus in Shark Bay, Western Australia. *Limnol. Oceanogr.* 28: 625-639
- Strickland, J. D. H., Parsons, T. R. (1972). *A practical handbook of seawater analysis*. 2nd ed. *Bull. Fish. Res. Bd Can.* 167: 1-310
- Webb, K. L., Paul, W. D., Wiebe, W., Sottile, W., Johannes, R. E. (1975). Eniwetok (Eniwetok) Atoll: aspects of the nitrogen cycle on a coral reef. *Limnol. Oceanogr.* 20: 198-210
- Wiebe, W. J., Johannes, R. E., Webb, K. L. (1975). Nitrogen fixation in a coral reef community. *Science, N.Y.* 188: 257-259

Diffusional nutrient fluxes at the sediment-water interface and organic matter mineralization in an atoll lagoon (Tikehau, Tuamotu Archipelago, French Polynesia)

Claude Charpy-Roubaud^{1,*,**}, Loïc Charpy^{1,*}, Gérard Sarazin²

¹Centre ORSTOM de Tahiti, BP 529, Papeete, Tahiti, French Polynesia

²Université Paris 7, Laboratoire de Géochimie des Eaux, F-75251 Paris Cedex 05, France

ABSTRACT: Fluxes of dissolved inorganic N, P and Si from the sediments were calculated using pore water gradient concentration measured using the peeper technique at 8 stations in the lagoon of Tikehau Atoll, French Polynesia. Nutrient concentrations of pore water reached maximum values of 130 μM NH_4 , 7 μM PO_4 and 30 μM SiO_2 . Fluxes calculated from concentration gradients were positive at all stations. N and P fluxes represented 6 and 4 % of the N and P deposition rates and between 0.1 and 6.8 % of the N requirements and between 0.1 and 1.7 % of the P requirements of lagoonal primary production. Study of geochemical processes and stoichiometry of the organic matter shows that a great part of deposited organic matter is oxidized in the water column. The amount of organic matter oxidized inside the sediment is estimated to 2.5 mg kg^{-1} in the upper centimeter and 5.2 mg kg^{-1} below. Pore water was supersaturated with respect to aragonite and calcite, and the kinetics of carbonate dissolution were faster than the reverse reaction. The dissolution/precipitation of carbonate plays an important role in the composition of the pore water.

KEY WORDS: Nutrient fluxes · Sediment · Pore water · Peeper · Atoll lagoon · Mineralisation

INTRODUCTION

Nutrient fluxes on coral reef environments have been extensively studied (see reviews of Lewis 1977, Crossland 1983, Kinsey 1985, Atkinson 1989, Boucher & Clavier 1990, Hatcher 1990, Capone et al. 1992). At the level of the whole reef ecosystem (reef flat + lagoon), net community productivity appears to be but a tiny fraction of the gross production rate, implying that reef ecosystems accumulate biomass slowly and export little of it (Hatcher 1990). Atkinson (1989) asked the question: 'Is the rate of nutrient supply greater than the rate of nutrient uptake?'. The answer is more accessible in ecosystems with high water residence

times: weeks, months or years. For example, the lagoon of Tikehau Atoll, French Polynesia, has an average water residence time estimated at 176 d (Lenhardt 1991). Its phosphorus budget is largely balanced by phosphate input from oceanic waters (Charpy-Roubaud et al. 1990). If we compare the phosphate input (from oceanic waters) per m^2 of lagoon, 60 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (calculated from Charpy-Roubaud et al. 1990), to the phosphate uptake by the phytoplankton + phytobenthos, 600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (calculated from Charpy & Charpy-Roubaud 1989), it is apparent that 90% of the lagoonal phosphate requirements must be supplied by remineralization and recycling processes.

Nutrient mineralization may occur in the water column (excretion and bacterial metabolism), at the sediment-water interface (SWI) or within the sediments. The importance of the recycling of autochthonous material at the SWI and within the sediments can be estimated by measuring nutrient fluxes at the SWI.

*Present address: ORSTOM, COM, Rue de la Batterie des Lions, F-13007 Marseille, France

**E-mail: clcharpy@orstom.orstom.fr

We calculated these fluxes based on measurements of chemical gradients close to the SWI. This approach requires pore water analysis and has been used by many authors since the pioneer work of Hesselein (1976), e.g. Devol & Ahmed (1981), Gaillard et al. (1989).

In this paper we estimate nutrient fluxes at the SWI to compare Tikehau's fluxes with fluxes in other coral reef lagoons and with the deposition of organic matter and nutrient requirements of primary production in Tikehau lagoon (data in Charpy & Charpy-Roubaud 1991 and Charpy-Roubaud et al. 1989).

MATERIAL AND METHODS

Location of experimental sites. The main geographical and geomorphological features of Tikehau Atoll are described in Harmelin-Vivien (1985). Three stations were surveyed in 1987 (1, 4 and 8) and 6 in 1993 (2, 3, 5, 6, 7 and 8) (Fig. 1). Stn 1 was located close to the interior reef flat. Stns 2 and 3 were chosen because of their leeward and windward locations (with respect to the prevailing wind direction) relative to a pinnacle. Stns 4, 5 and 6 exhibited depths similar to the average depth of the lagoon (25 m), while Stns 7 and 8 were located in the deepest part of the lagoon.

Sediment cores from these stations exhibited a general similarity in appearance: all were of fine- to very

fine-grained coral sand (<400 μm) as was observed in the other parts of the lagoon (Intes & Arnaudin 1987). At all stations, the superficial sediment showed spectacular marks of bioturbation (cones and burrows), mainly due to *Callianacea* (Crustacean). Sea grass mats of *Halophila ovata* were commonly observed. The sand community was mainly composed of diatoms, cyanobacteria and foraminifera embedded in coral debris.

Pore water sampling and analytical methods. We used the *in situ* peeper sampling method described by Hesselein (1976). The peepers were inserted in the sediment and left on the site for at least 15 d in order to equilibrate the initial pore water with the interstitial medium. According to the size of the peeper chambers (3 or 10 ml), the spatial resolution was either 1 cm or 2.5 cm. These chambers were covered with a Biodyne A membrane (pore size 0.2 μm).

In the field. The pore water was collected from the chambers with disposable syringes which were quickly punched in a rubber stopper to prevent any exchange with the atmosphere. An aliquot for sulfide analysis was transferred into a blood-collecting vacuum tube which contained 1 ml of a solution prepared by dissolving 0.2 g ZnCl_2 and 2 g gelatin l^{-1} . This procedure prevents H_2S outgassing and further oxidation by converting the initial soluble sulfide species into an homogeneous suspension of ZnS . Aliquots to be used in Ca analysis were acidified with 100 μl of ultrapure concentrated hydrochloric acid (10 M) while 100 μl of ultrapure cadmium acetate solution (1 M) was added to subsamples to be used in SO_4 analysis in order to prevent reoxidation of sulfide into sulfate. All the samples were kept in an icebox (0°C) on the way back to the laboratory.

In the laboratory. The pH was determined at room temperature (22°C) on submicrosamples (500 μl) using an Ingold micro-electrode and the Hansson's calibration method described by Almgren et al. (1975) with a precision of ± 0.01 pH unit. Gran's potentiometric titration was used for alkalinity measurements (Stumm & Morgan 1981). The accuracy was $\pm 0.5\%$. Standard colorimetric procedures, adapted for submicrosamples (Merck Spectroquant methods; sample volume 0.5 or 1 ml, precision $\pm 4\%$) were used for nutrient analysis (SiO_2 , NH_4 and PO_4) and total dissolved sulfide.

A known volume of the ZnS suspension was used in colorimetric analysis of H_2S using the conventional methylene-blue method with a precision of 3%. The first step of the colorimetric analysis was a strong acidification of the standard or sample solution, which completely dissolved the ZnS suspension. Ca was ana-

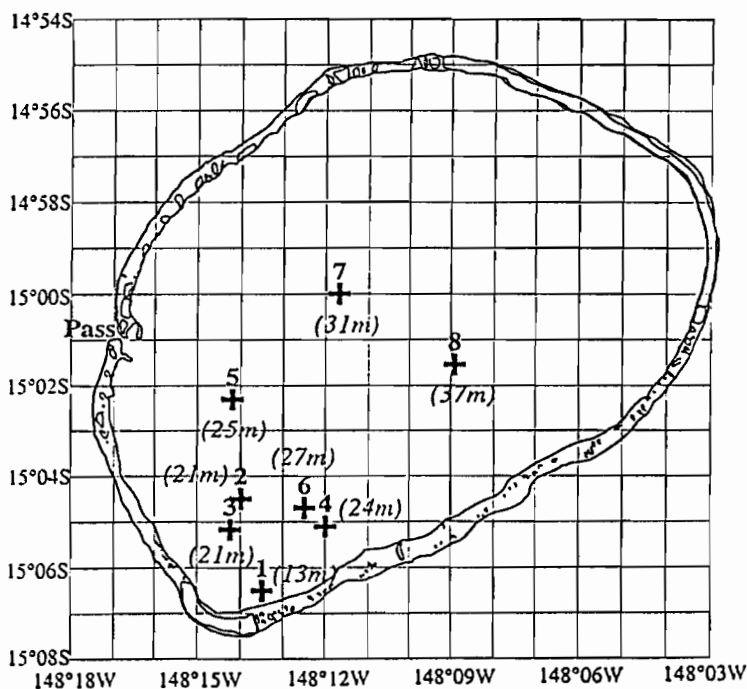


Fig. 1. Location of sampling stations, Tikehau Atoll, French Polynesia

lyzed by conventional AAS procedures with a precision of $\pm 5\%$.

Flux calculation. Rates of efflux of N, P and Si from the sediments were calculated using the equations of Rutgers van der Loeff et al. (1984) (Fick's first law of diffusion):

$$F = \phi D_s \frac{dC}{dz}$$

where F is the rate of efflux ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$), ϕ is sediment porosity (dimensionless), D_s is the effective diffusion coefficient (in $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$), and dC/dz is the concentration gradient across the SWI ($\mu\text{mol m}^{-4}$).

The measured porosity (ϕ) of coral sand sediment was the same from one station to another: 0.63 ± 0.01 . The apparent diffusion coefficients in deionized water (D_0), taken from Manheim (1970) and Li & Gregory (1974) for a water temperature of 25°C , were corrected for tortuosity using a porosity of 0.63 and porosity-tortuosity relationships reported by Sweerts et al. (1991). The apparent diffusion coefficients for the flux across the SWI (D_s) thus calculated for NH_4 , PO_4 and Si were respectively 9.85, 3.72 and $5.01 \text{ m}^2 \text{ d}^{-1}$.

Since the evaluations of D_s , ϕ and dC/dz are independent, the cumulative error on the flux calculation can be estimated at $\pm 40\%$.

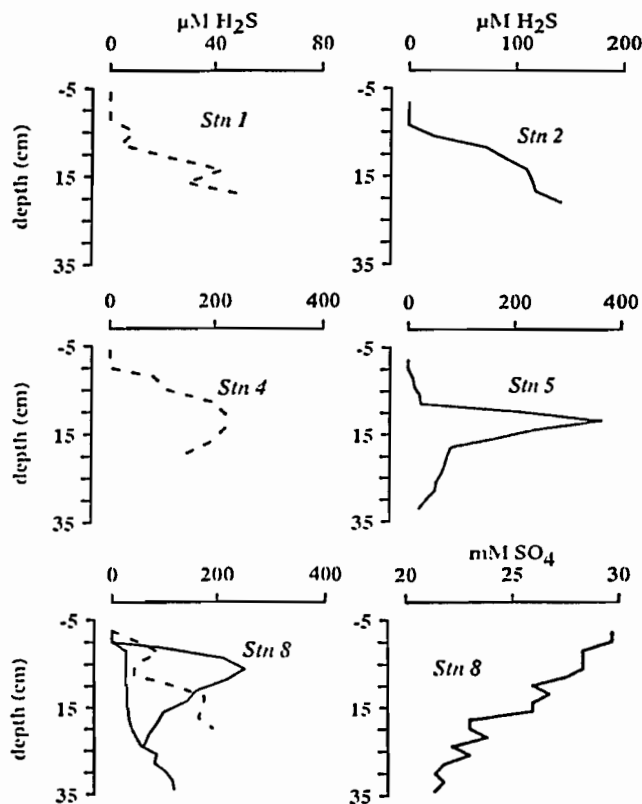


Fig. 2. Pore water profiles of H_2S (μM ; Stns 1, 2, 4, 5, 8) and SO_4 (mM; Stn 8) concentrations. Dashed lines are 1987 data, solid lines are 1993 data. No data for Stns 3, 6 and 7

RESULTS

Nutrient concentration profiles

The pore water nutrient profiles showed significant concentration gradients with depth. These gradients were at a maximum within the upper few centimeters. H_2S (Fig. 2) appeared at a few mm and at 2 cm below the SWI at Stns 5 and 8, while this redox limit was located between 3 and 5 cm below the SWI at Stns 1, 2 and 4. An SO_4 concentration profile was available only at Stn 8 (Fig. 2). The PO_4 profiles (Fig. 3) exhibited 2 major patterns: an increasing concentration from the interface, with maxima ranging from 2 to $6 \mu\text{M}$, between 4 and 6 cm below the surface (Stns 2, 3, 6 and 8), and an increasing concentration, with maxima ranging from 2 to $5 \mu\text{M}$, between 10 and 25 cm below the surface (Stns 1, 4, 5 and 7). The dissolved silica profiles

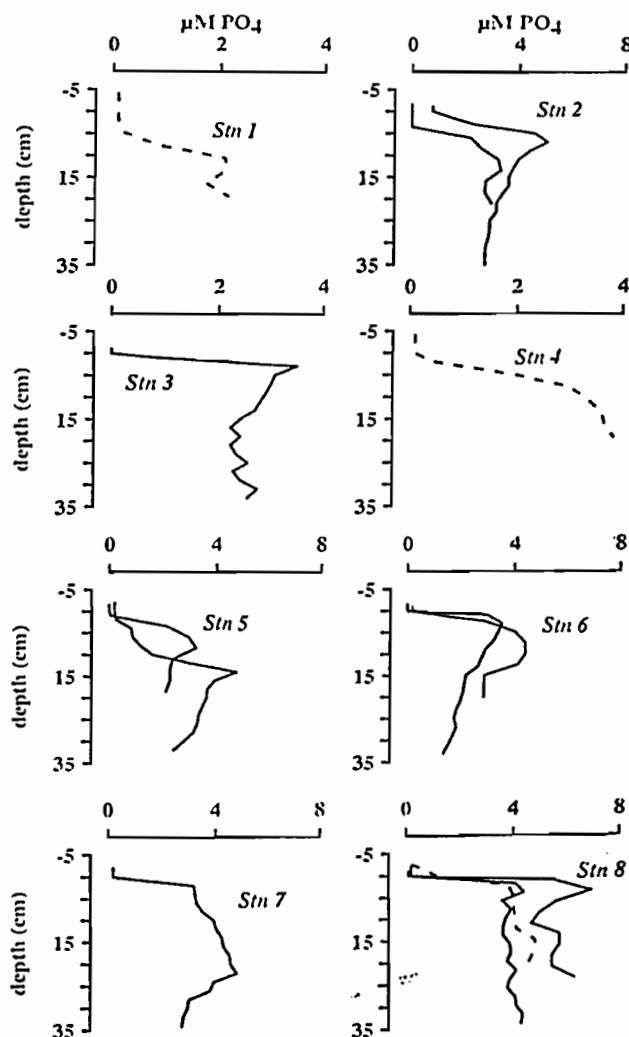


Fig. 3. Pore water profiles of PO_4 concentrations (μM). Dashed lines are 1987 data, solid lines are 1993 data

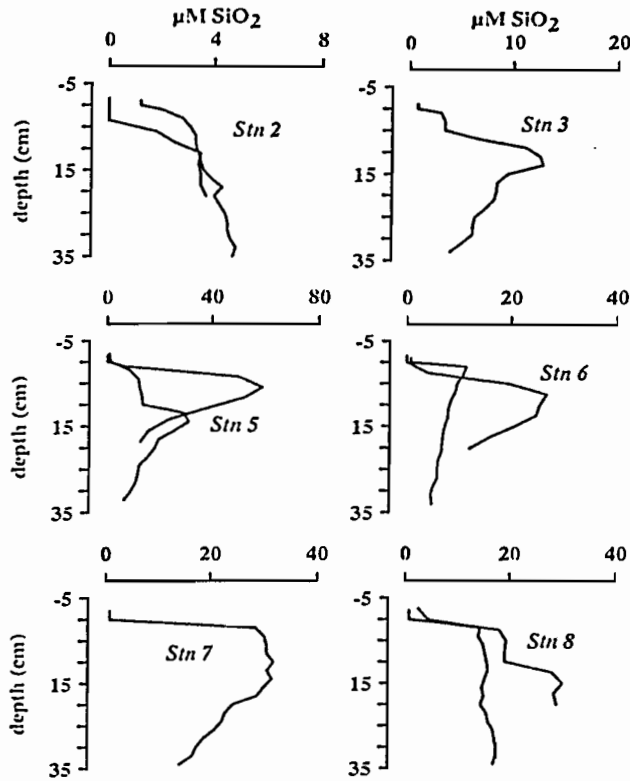


Fig. 4. Pore water profiles of SiO_2 concentrations (μM) from 1993 data. No data for Stns 1 and 4

(Fig. 4) also exhibited 2 major patterns: a regular but minor increase of concentration with depth along the sediment core (Stns 2 and 8), and an increasing concentration going through a maximum followed by a regular decrease (Stns 3, 5, 6 and 7), the highest concentrations being observed at Stns 5 ($59 \mu\text{M}$) and 7 ($32 \mu\text{M}$). Ammonium profiles (Fig. 5) show either a regular increase as observed at Stns 1, 2 and 6 or a mid-depth maximum concentrations as seen at Stns 5 (102 and $180 \mu\text{M}$) and 7 ($101 \mu\text{M}$).

Nutrient fluxes

Calculated NH_4 fluxes ranged from 4.2 at Stn 3 to $600.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ at Stn 8, those of PO_4 from 0.6 at Stn 3 to $10.3 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ at Stn 6 and those of Si from 2.7 at Stn 2 to $79.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ at Stn 7 (Table 1). Integrated PO_4 and NH_4 concentrations, calculated by a trapezoidal integration of nutrient profiles in the upper 20 cm of sediments, were correlated with station depth ($r = 0.79$, $n = 13$ and $r = 0.73$, $n = 11$) (Fig. 6). The rate of sedimentation of organic matter from the overlying water column was certainly one factor in the influence of depth on pore water nutrient concentrations. Accordingly, calculated fluxes of NH_4 and PO_4 were also correlated with depth ($r = 0.73$ and $r = 0.73$).

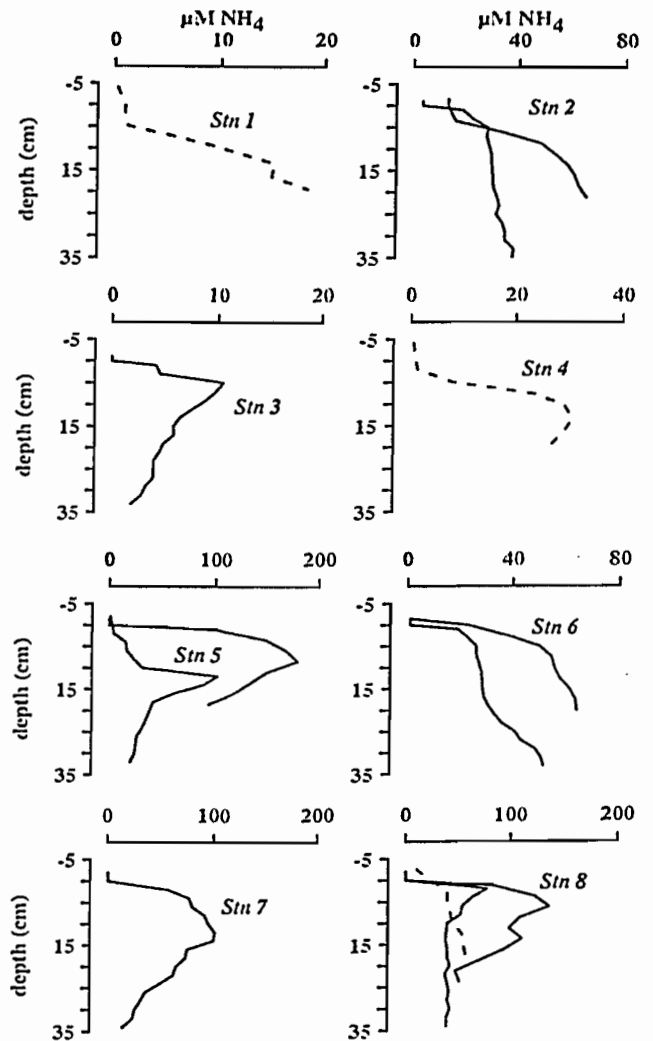


Fig. 5. Pore water profiles of NH_4 concentrations (μM). Dashed lines are 1987 data, solid lines are 1993 data

Table 1. Nutrient fluxes ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$) calculated using pore water concentration gradients and N:P atomic ratio of efflux. nd: not determined

Stn	Depth	NH_4	PO_4	N:P	Si
May 1987					
1	13	10.0	0.8	13.1	nd
8	36	188.6	6.0	31.6	nd
4	24	18.3	0.9	20.1	nd
April 1993					
3	21	4.2	0.6	25.1	14.8
2	21	78.8	3.0	25.9	2.7
8	36	600.7	8.9	67.6	53.4
6	27	133.4	10.3	13.0	34.1
5	25	nd	2.3	nd	57.8
7	31	273	7.7	35.4	79.2

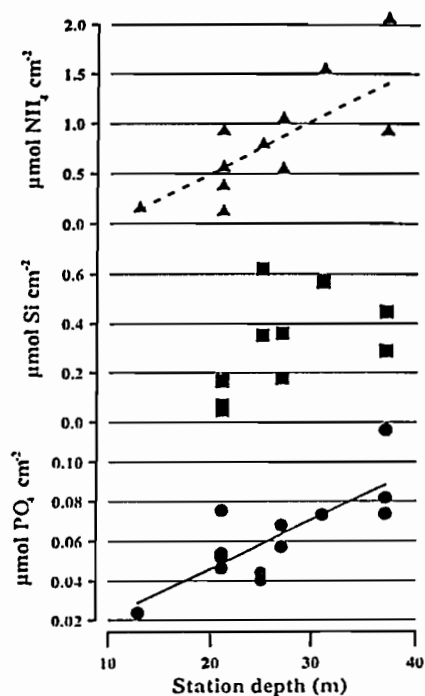


Fig. 6. Integrated nutrient concentrations (upper 20 cm) versus station depth; lines are linear fits

pH, alkalinity and calcium profiles

For all the stations we observed the following general trends: pH started to decrease immediately below the interface, i.e. 1 cm below the sediment surface (Fig. 7). The calcium profile, which was available only at Stn 8, exhibited a constant concentration close to 12.5 mM (Fig. 8). Alkalinity maxima were observed between 5 and 15 cm at Stns 3, 5, 6 and 8 (1987 data) and between 0 and 5 cm at Stns 2 and 8 (1993 data) (Fig. 8).

DISCUSSION

Comparison with other coral reef sediments

Tikehau PO_4 and NH_4 flux ranges (0.9 to $12.0 \mu\text{mol PO}_4 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ and 4.4 to $387.0 \mu\text{mol NH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) were very large and are comparable to the diffusional flux ranges reported for other coral reef areas (Table 2). In comparison, in eutrophic areas such Orbetello lagoon (Grosseto, Italy), diffusional nutrient fluxes are much higher, reaching values $>460 \mu\text{mol PO}_4 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ and $>6600 \mu\text{mol NH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Bonanni et al. 1992). Different studies have already shown that predicted diffusional flux rate cannot be compared with fluxes measured in benthic enclosures (Hines 1985, Johnstone et al. 1989). Dark (Johnstone et al. 1989) or light (Williams

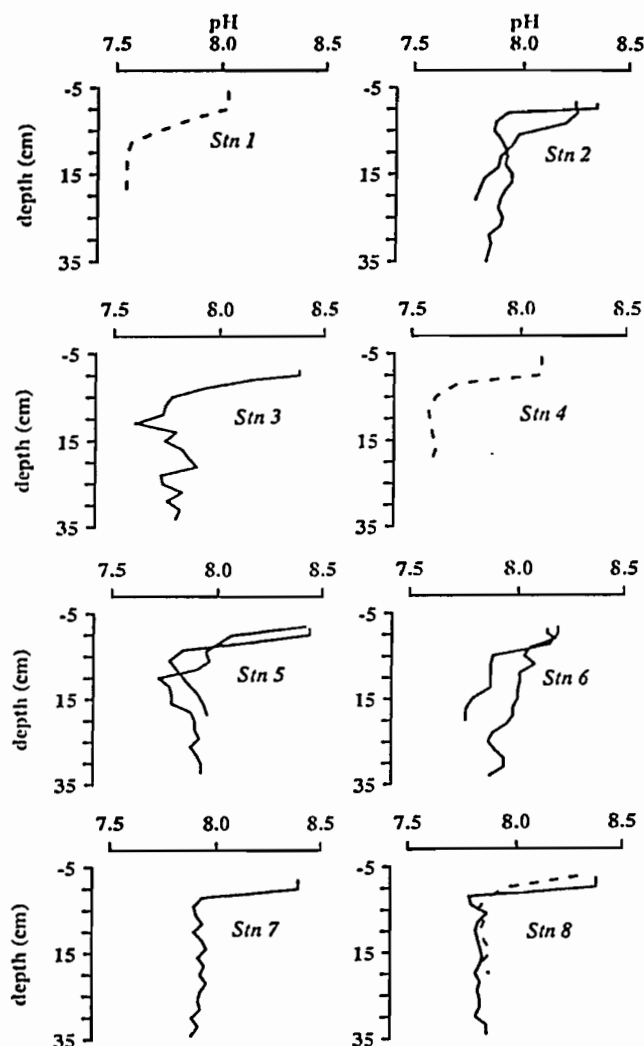


Fig. 7. Pore water profiles of pH. Dashed lines are 1987 data, solid lines are 1993 data

et al. 1985, Boucher & Clavier 1990, Fisher et al. 1990) enclosure incubations can modify an active uptake process occurring in the top layers of the sediment (Sundbäck & Graneli 1988).

Nutrient budget of the water column

In spite of the large range of the flux results, we will try to compare them with other lagoonal N and P fluxes. N and P deposition rates (in term of particulate organic nitrogen and total phosphorus) were measured at Stn 6 (close to Stn 4) between 1986 and 1987 (Charpy & Charpy-Roubaud 1991). The results were in the ranges: 904 to $8109 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($2575 \pm 2494 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) and 16 to $255 \mu\text{mol P m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ($104 \pm 81 \mu\text{mol P m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Therefore, average N ($163 \mu\text{mol N m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) and P ($4.5 \mu\text{mol P m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) fluxes from sedi-

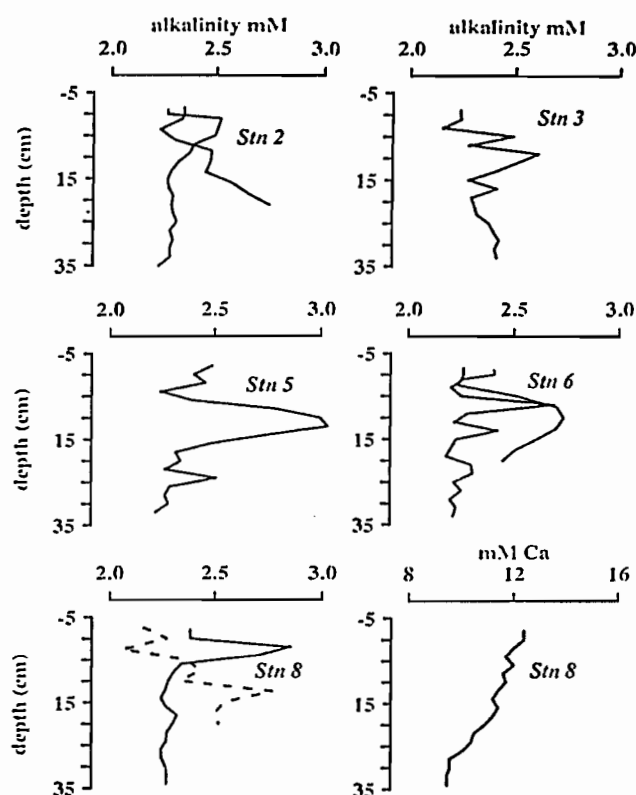


Fig. 8. Pore water profiles of alkalinity (mM; Stns 2, 3, 5, 6, 8) and Ca concentrations (mM; Stn 8). Dashed lines are 1987 data, solid lines are 1993 data. No data for Stns 1, 4 and 7

ment represented respectively 6 and 4% of the average N and P deposition rates.

The average atomic N:P ratio of the efflux at the SWI was 29:1, a value very close to the PON:POP (27:1) ratio in trapped material (Charpy & Charpy-Roubaud 1991). Therefore, there was no sink or loss for regenerated N or P in sediments. However, the deepest stations (7 and 8) presented high N:P ratios (32 and 68). This implied that there was a sink for regenerated N at these stations. Dollar et al. (1991) observed a similar feature in Tomales Bay (California).

Charpy & Charpy-Roubaud (1990) demonstrated that total primary production (benthos + plankton) is independent of station depth and depends only on the light energy reaching the surface. Therefore, we can compare the fluxes at the WSI, which represent potential nutrient fluxes available for lagoonal primary producers, with mineral N and P requirements for this production. Average P-PO₄ requirement for phytoplankton and phytobenthos is 603 $\mu\text{mol P m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (Charpy & Charpy-Roubaud 1989). N requirement may be estimated to 8849 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$ using an average uptake of carbon of 58,329 $\mu\text{mol C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ (Charpy-Roubaud et al. 1989) and a Redfield C:N ratio (6.6). Therefore, the flux of ammonium from the sediment

Table 2. Reported rates of diffusive nutrient fluxes from coral reef sediment

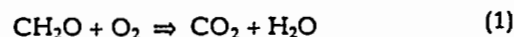
Site	Flux ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	Source
Bermuda (shallow water)		
PO ₄	0.5–7	Hines (1985)
NH ₄	115–312	
Puerto Rico (Mona Island)		
NH ₄	16.8–23	Corredor & Morrell (1985)
Great Barrier Reef		
NH ₄	44.4–61.2	Johnstone et al. (1989)
NH ₄	10–94	Capone et al. (1992)
St. Croix (Virgin Island)		
NH ₄	9.4	Fisher et al. (1990)
South Sulawesi		
NH ₄	104–306	Erfteimeijer & Middelburg (1993)
PO ₄	38–12.6	
Tikehau		
NH ₄	4.4–387.0	This study
PO ₄	0.9–12.0	
Si	2.3–68.3	

represents between 0.1 and 6.8% of the N requirement and the flux of phosphate between 0.1 and 1.7% of the P requirement. Part of the N and P requirements must then be supplied by zooplanktonic excretion; for the micro + mesozooplankton in Tikehau, Le Borgne et al. (1989) estimated this contribution to be respectively 32 and 18% of phytoplankton N and P requirements, i.e. respectively 18 and 10% of phytoplankton + phytobenthos N and P requirements. The remainder can be supplied by other excretions, mineralization in the water column and N fixation.

Mineralization of the organic matter

All of the pore water concentration profiles show, whatever the location of the station, a global pattern which gives useful information about the bacteria-mediated reactions which lead to the transformation of the sedimented or benthic organic material into mineral end-products. As a sufficient chemical data set was available only at Stn 8 (H₂S, SO₄ and Ca), the results obtained for this station will be investigated in detail. From these general trends we can infer the main geochemical processes which explain these observations.

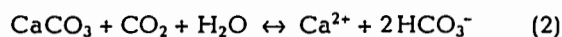
At the very top of the sedimentary column (a few mm below the interface) dissolved oxygen may diffuse from the water column and oxidize part of the organic matter (OM) according to the reaction



probably through an aerobic bacteria-mediated mechanism.

This reaction increases total dissolved CO_2 but does not affect alkalinity appreciably; therefore, the pH must decrease owing to the input of the dissolved CO_2 into the solution. But this pH variation would be moderated by the strong buffer effect of calcium carbonate dissolution.

With the oxygen concentration in the overlying sea water being $187 \mu\text{M}$ (at 100% saturation with $S = 35 \text{ PSU}$ and $T = 301 \text{ K}$) and the whole set of reactions being Reaction (1) and



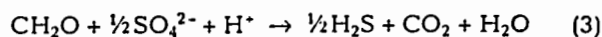
and supposing that the dissolved CO_2 released in Reaction (1) is completely neutralized by the calcium carbonate in Reaction (2), then the maximum increase of the dissolved Ca will be $187 \mu\text{M}$, which represents 1.5% of the total dissolved calcium. This variation is within the error range of the calcium analysis and cannot be detected on the calcium profile.

The consequence of the coupling of Reactions (1) and (2) is an increase in alkalinity which is equal to twice the variation of total dissolved Ca. We have shown that this is not detectable on the Ca profile; but, the set of reactions also shows that, if the dissolved CO_2 is completely consumed by Reaction (2), the increase in alkalinity will also be equal to twice the oxygen depletion. Therefore, within the top 1 cm of the sediment, the alkalinity value would shift from 2.382 to 2.756 mM. As the observed value (deduced from the polynomial fit of the experimental profile) is 2.720 mM, the deviation from the calculated value is 1.3%. Consequently, the hypothesis that Reactions (1) and (2) are the main geochemical processes at the top of the sediment is consistent with the measurements.

From 1 cm below the SWI and lower, the environment is completely anoxic, and soluble sulfide species (H_2S and HS^-) appear in the pore water as a consequence of the anaerobic reduction of sulfate by the excess of OM which has not been oxidized by the oxygen.

At Stn 8, the concentration of these species increased continuously with depth, but at Stn 5 the H_2S profile did not show a regular variation. This random evolution is mainly due to a nearly permanent bioturbation. For example, at Stn 2 the top of the sedimentary column was completely mixed and the composition of the pore water did not change within the top 3 cm below the SWI. The occurrence of burrows due to benthic activity provides many paths which allow oxygenated sea water to irrigate the sediment. In this very common case, the pore water has a highly variable composition which results from incomplete mixing between oxygenated and anoxic microenvironments.

The oxidation of OM by sulfate can be, in a first approximation, written as



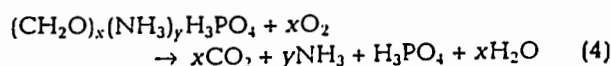
This simplification shows that the alkalinity increases (by H^+ consumption) to the same extent as the total dissolved CO_2 . However, we will later show that, when species other than organic C (CH_2O) are considered in the mineralization reaction (especially N linked to proteins and amino-acids), the alkalinity increases a little more than the total dissolved inorganic C (DIC). Therefore, the net effect of this reaction is to slightly increase pH. This pH variation is moderated yet again by the calcium carbonate buffer effect. With rising pH, a part of the DIC is converted into CO_3^{2-} ions which, in turn, leads to precipitation of calcium carbonate.

Obviously, the sulfate profile should show a decreasing pattern as H_2S is released into the pore water. This pattern has been observed in many eutrophic coastal marine environments (Berner 1964, Gaillard et al. 1989). In this study, at Stn 8, the maximum H_2S concentration reached $116 \mu\text{M}$. The highest observed concentration at Tikehau was $365 \mu\text{M}$ (Stn 5, 13 cm below the SWI; Fig. 2), a value which represents only 1% of the available sulfate pool. This variation being below the analytical precision, no variation was recorded on the sulfate profile.

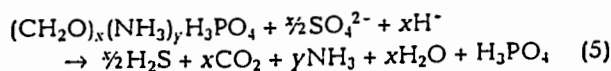
Geochemical processes and stoichiometry of the OM

A fundamental hypothesis of diagenetic models such as those used by Berner (1977) or Rabouille & Gaillard (1990) is the existence of a steady state within the pore water composition. A very active bioturbation is not compatible with this hypothesis; but, having identified the main geochemical processes, it is possible to quantify the amount of OM mineralized at Stn 8 through the observed concentration profiles and a simple stoichiometric model.

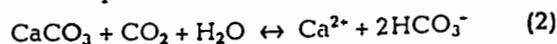
Reactions (1) and (3) can be rewritten more accurately by taking into account the contributions of N and P: in the oxygenated 1 cm top layer



and below the oxygenated top layer



For the whole profile



Within the oxygenated layer, for the total dissolved CO_2

$$\Delta \Sigma \text{CO}_2 = \Delta \text{O}_2 + \Delta \text{Ca} \quad (6)$$

and for the alkalinity

$$\Delta \text{Alk} = \frac{1-y}{x} \Delta \text{O}_2 + 2\Delta \text{Ca} \quad (7)$$

In Eq. (7), the borate contribution is assumed to be constant and the contribution of H_3SiO_4^- is neglected.

Below the oxygenated layer the variations of ΣCO_2 and alkalinity become

$$\Delta \Sigma \text{CO}_2 = 2\Delta \text{H}_2\text{S} + \Delta \text{Ca}$$

and
$$\Delta \text{Alk} = \frac{2(x+y-1)}{x} \Delta \text{H}_2\text{S} + 2\Delta \text{Ca}$$

In order to improve the calculation of ΔAlk , the profile of H_2S is fitted with a polynomial function. This makes it possible to obtain a good estimate of $\Delta \text{H}_2\text{S}$ for each depth increment Δz .

For the top centimeter, ΔO_2 is calculated by arbitrarily assuming an exponential decrease in the dissolved oxygen in order to get a negligible amount of O_2 at 1 cm depth. Because the variation of Ca concentration is too small to be recorded on the experimental profile, ΔCa is set to 0.

As ΣCO_2 is calculated with the experimental values of alkalinity and pH, this parameter is not independent from the alkalinity; therefore, the stoichiometric modeling will be applied only to generate a theoretical alkalinity profile which will be compared to the observed profile in order to test the validity of the assumptions.

The calculation starts with the initial experimental data which represent the sea water composition a few centimeters above the interface. The experimental alkalinity profile is presented in Fig. 9 for Stn 8 along with the calculated one. The agreement between observed and calculated values is fairly good when the C:N ratio γ is set to 9.6. If this ratio is set to the accepted value given by Redfield et al. (1963) for living marine phytoplankton, i.e. C:N = 6.6, then an important shift is observed between the experimental data

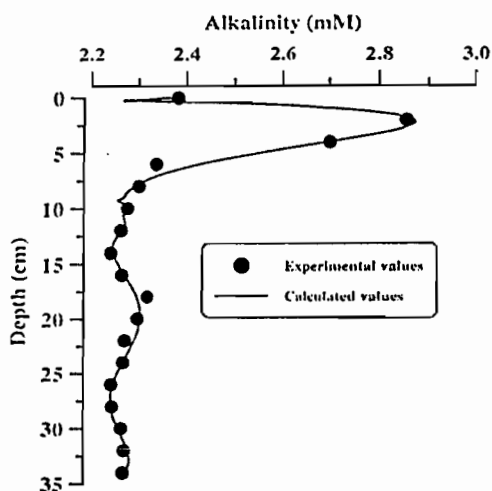


Fig. 9. Experimental and calculated alkalinity at Stn 8 in 1993

and the calculated profile especially in the range of 10 to 35 cm below the SWI. This result could be the consequence of 2 different processes: (1) The OM which reaches the sediment has a major component represented by the phytoplankton which has already undergone oxidation by dissolved oxygen within the water column during the sedimentation process. As organic-rich nitrogen compounds (proteins, amino-acids and amino-sugars) are more labile than carbohydrates, then the OM transformed within the sediment is depleted in N and its stoichiometric formula should be $(\text{CH}_2\text{O})_{106}(\text{NH}_3)_{11}(\text{H}_3\text{PO}_4)$ which corresponds to C:N = 9.6. (2) The OM oxidized within the sediment is a mixture containing phytoplankton and another type of OM with a lower C:N ratio, which could be a contribution of dead benthic material.

Quantitative estimation of the diagenetic reactions

We can estimate the amount of OM mineralized by the 2 main oxidation reactions from Eqs. (4) and (5).

In the upper centimeter, the stoichiometry of the reaction yields $\Delta \text{O}_2 = 1/x$. If $x = 106$ and $\text{O}_2 = 187 \mu\text{M}$, then $\text{OM} = 1.8 \mu\text{M}$. In the top centimeter of the sediment the porosity (ϕ) was 0.62. Assuming a density of 2.5 g cm^{-3} for coral sand and 1.025 g cm^{-3} for sea water, then we find that 2.5 mg of OM is oxidized per kg of total sediment (solid + pore water).

Below and down to 34 cm below the interface the stoichiometry of the reaction yields $\Delta \text{H}_2\text{S} = 2/x$. If $x = 106$ and $\text{H}_2\text{S} = 116 \mu\text{M}$, then $\text{OM} = 2.2 \mu\text{M}$. With an average ϕ of 0.57 (between 1 and 34 cm below the interface) the same calculation gives 2.7 mg of OM per kg of total sediment.

For the whole sediment the extent of the mineralization processes is restricted to 5.2 mg of organic material per kg of sediment (5.2 ppm). This value seems very low compared to the results obtained by Gaillard et al (1989) for marine sediment of the Mediterranean coast, where the organic carbon content of the mud is around 3%. Our result emphasizes the oligotrophic status of the global lagoonal ecosystem.

Chemical equilibrium between the aragonitic coral sand sediment and the pore water

To determine if the coupled reaction of dissolution/precipitation of the calcium carbonate occurs within equilibrium conditions, a saturation index (SI) was calculated with respect to the most probable carbonate phase, the aragonite, and alternatively for calcite.

SI is defined as

$$SI = \frac{[\text{Ca}][\text{CO}_3]}{K_s}$$

The expressions between brackets refer to total concentrations. $[Ca]$ and $[CO_3]$ represent the total dissolved calcium and carbonate respectively as well as free ions and complexed forms (e.g. $CaCO_3^0$, $CaSO_4^0$, $NaCO_3^-$ and other complexes containing carbonate and calcium species). The values of the stoichiometric constant of solubility K_s (Mucci 1983) are 6.34×10^{-7} and 4.23×10^{-7} for aragonite and calcite respectively, at $T = 301 K$ and $S = 35 PSU$.

$[Ca]$ is the analytical concentration of dissolved calcium but $[CO_3]$ must be calculated from the values of carbonate alkalinity and pH. The carbonate alkalinity is given by the expression $Alk_c = [HCO_3] + 2[CO_3]$ which is the total alkalinity minus the borate contribution. Correction for borate alkalinity is made using the relation given by Uppström (1974) for Pacific sea water: $B_i = Cl \times 0.02146$ where B_i is the total boron concentration in $mol\ kg^{-1}$ (M) and Cl is the chlorinity.

Then

$$[CO_3] = \frac{Alk_c}{2 + 10^{(pK_2 - pH)}}$$

where pK_2 is the second dissociation constant of H_2CO_3 calculated on the ionic medium scale (Almgren et al. 1975) while the pH values are measured on the same scale defined by Hansson (1973) at $T = 301 K$ and $S = 35 PSU$.

With an SI value very close to 1, an equilibrium between the pore water and the sediment can be inferred. With $SI \gg 1$, the solution is supersaturated with respect to a solid phase which can precipitate. The opposite situation, when $SI < 1$, reflects an undersaturation where the solid phase considered can dissolve.

Fig. 10 shows that the whole pore water profile is supersaturated with respect to both carbonates. The highest supersaturation occurs within the upper cen-

timeter ($SI = 5.5$ and 8.2 for aragonite and calcite respectively at the SWI). This confirms the hypothesis that the oxidation of OM by dissolved oxygen leads to the dissolution of coral sand, although this dissolution does not appear on the calcium profile. Below the upper centimeter, supersaturation decreases, but SI remains close to 2 for aragonite. Then, when oxidation of the OM is controlled by sulfate, the carbonate phase precipitates and inhibits any pH increase.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

The sediments of Tikehau lagoon are sources of N (4 to $601\ \mu mol\ NH_4\ m^{-2}\ d^{-1}$), P (0.6 to $10.3\ \mu mol\ PO_4\ m^{-2}\ d^{-1}$) and dissolved silica (3 to $79\ \mu mol\ SiO_2\ m^{-2}\ d^{-1}$) to the overlying water column. N and P effluxes from sediments represented 6 and 4% of N and P deposition rates respectively. As a general trend, there was no sink of regenerated N and P. N and P fluxes represent between 0.1 and 6.8% of the N requirement and between 0.1 and 6.8% of the P requirement of lagoonal primary production. A great part of the OM which reaches the sediment is oxidized in the water column. The OM oxidized within the sediment is a mixture of sedimented and benthic material. The amount of OM mineralized within the sediment is $2.5\ mg\ kg^{-1}$ in the upper centimeter and $5.2\ mg\ kg^{-1}$ in the lower centimeters. Sediment pore water is supersaturated with respect to aragonite and calcite. This fact has already been observed by many workers: Morse et al. (1985), Sayles (1985), Gaillard et al. (1989). The persistence of the supersaturation shows that the kinetics of the carbonate dissolution are faster than the reverse reaction. An hypothesis to explain this persistence is the presence of phosphates or organic compounds poisoning the surfaces of the crystals and inhibiting nucleation (Berner et al. 1978). One interesting aspect of this analysis of the data is that it shows that the dissolution-precipitation of a carbonate — which, obviously, here is aragonite — plays an important role in pore water composition even though this reaction cannot be detected on the calcium profile.

Acknowledgements. We thank J.-L. Cremoux, P. Ebner, N. Maihota for help in field analysis and diving and A. W. D. Larkum for critical review of the manuscript.

LITERATURE CITED

- Almgren T, Dyrssen D, Strandberg M (1975) Determination of pH on the moles per kg seawater scale (M_w). *Deep Sea Res* 22:635–646
- Atkinson MJ (1989) Are coral reefs nutrient-limited? In: Choat JH et al. (eds) *Proc 6th Int Coral Reef Symp* 1:157–166
- Berner RA (1964) An idealized model of dissolved sulfate dis-

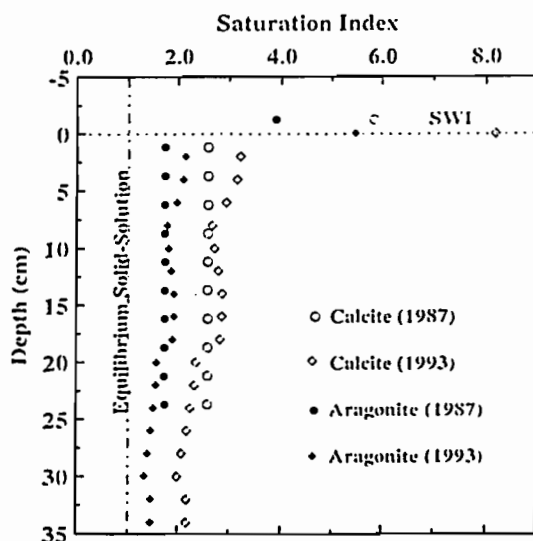


Fig. 10. Profiles of saturation index (SI) for Calcite and Aragonite at Stn 8

- tribution in recent sediments. *Geochim Cosmochim Acta* 28:1497–1503
- Berner RA (1977) Stoichiometric models for nutrient regeneration. *Limnol Oceanogr* 29:781–786
- Berner RA, Westrich JT, Graber R, Smith RJ, Martens CS (1978) Inhibition of aragonite precipitation from supersaturated seawater: a laboratory and field study. *Am J Sci* 278:816–837
- Bonanni P, Caprioli R, Ghiara E, Mignuzzi R, Orlandi C, Paganin G, Monti A (1992) Sediment and interstitial water chemistry of the Orbetello lagoon (Grosseto, Italy); nutrient diffusion across the water-sediment interface. *Hydrobiologia* 235/236:553–568
- Boucher G, Clavier J (1990) Contribution of benthic biomass to overall metabolism in New Caledonia lagoon sediments. *Mar Ecol Prog Ser* 64:271–280
- Capone DG, Dunham SE, Horrigan SG, Duguay LE (1992) Microbial nitrogen transformations in unconsolidated coral reef sediments. *Mar Ecol Prog Ser* 80:75–88
- Charpy L, Charpy-Roubaud CJ (1989) Phosphorus budget in an atoll lagoon. In: Choat JH et al. (eds) *Proc 6th int Coral Reef Symp* 2:547–550
- Charpy L, Charpy-Roubaud CJ (1990) A model of light-primary production relationship in an atoll lagoon (Tikehau, Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *J mar biol Ass UK* 70:357–369
- Charpy L, Charpy-Roubaud CJ (1991) Particulate organic matter fluxes in a Tuamotu atoll lagoon (French Polynesia). *Mar Ecol Prog Ser* 71:53–63
- Charpy-Roubaud CJ, Charpy L, Cremoux JL (1990) Nutrient budget of the lagoonal waters in an open central South Pacific atoll (Tikehau, Tuamotu, French Polynesia). *Mar Biol* 107:67–73
- Charpy-Roubaud CJ, Charpy L, Lemasson L (1989) Benthic and planktonic primary production of an open atoll lagoon (Tikehau, French Polynesia). In: Choat JH et al. (eds) *Proc 6th int Coral Reef Symp* 2:551–556
- Corredor JE, Morell J (1985) Inorganic nitrogen in coral reef sediments. *Mar Chem* 16:379–384
- Crossland CJ (1983) Dissolved nutrients in coral reef waters. In: Barnes DJ (ed) *Perspectives on coral reefs*. AIMS 200, Townsville, p 276
- Devol AH, Ahmed IT (1981) Are the high rates of sulphate reduction associated with anaerobic oxidation of methane? *Nature* 291:407–408
- Dollar SJ, Smith SV, Vink SM, Obrebski S, Hollibaugh JT (1991) Annual cycle of benthic nutrient fluxes in Tomales Bay, California, and contribution of the benthos to total ecosystem metabolism. *Mar Ecol Prog Ser* 79:115–125
- Erfteemeijer PLA, Middelburg JJ (1993) Sediment-nutrient interactions in tropical seagrass beds: a comparison between a terrigenous and a carbonate sedimentary environment in South Sulawesi (Indonesia). *Mar Ecol Prog Ser* 102:187–198
- Fisher TR, Morrissey KN, Smith LK, Williams SL, Baptist G, Ward LG, Twilley R, D'Elia CF, Zimba PF (1990) Final Science Report of NURP Hydrolab Mission 85-1. NOAA, Washington, DC
- Gaillard JF, Paunels H, Michard G (1989) Chemical diagenesis in coastal marine sediments. *Oceanol Acta* 12:175–187
- Hansson L (1973) A new set of pH-scales and standard buffers for sea water. *Deep Sea Res* 20:479–491
- Harmelin-Vivien M (1985) Atoll de Tikehau, Archipel des Tuamotu. *Proc 5th int Coral Reefs Congr* 1:211–268
- Hatcher BG (1990) Coral reef primary productivity: a hierarchy of pattern and process. *TREE (Trends Ecol Evol)* 5:149–155
- Hesslein RH (1976) An *in situ* sampler for close interval pore water studies. *Limnol Oceanogr* 21:912–924
- Hines ME (1985) Microbial biogeochemistry in shallow water sediments of Bermuda. *Proc 5th int Coral Reefs Congr* 3:427–432
- Intes A, Arnaudin H (1987) Esquisse sédimentologique du lagon de Tikehau. *Notes Doc ORSTOM Tahiti Ser Oceanogr* 35:71–100
- Johnstone R, Koop K, Larkum AWD (1989) Fluxes of inorganic nitrogen between sediments and water in a coral reef lagoon. *Proc Linn Soc NSW* 110(3):219–227
- Kinsey DW (1985) Metabolism, calcification, and carbon production. *Proc 5th int Coral Reefs Congr* 4:504–526
- Le Borgne RP, Blanchot J, Charpy L (1989) Zooplankton of the atoll of Tikehau (Tuamotu Archipelago) and its relationship to particulate matter. *Mar Biol* 102:341–353
- Lenhardt X (1991) Hydrodynamique des lagons d'atolls et d'îles hautes en Polynésie Française. Editions de l'ORSTOM, Etudes et Thèses, Paris
- Lewis JB (1977) Processes of organic production on coral reefs. *Biol Rev* 52:305–347
- Li YH, Gregory S (1974) Diffusion of ions in sea water and in deep-sea sediment. *Geochim Cosmochim Acta* 33:703–714
- Manheim FT (1970) The diffusion of ions in unconsolidated sediments. *Earth Planet Sci Lett* 33:1–10
- Morse JW, Zullig JJ, Bernstein LD, Millero FJ, Milne P, Mucci A, Choppin GR (1985) Chemistry of calcium carbonate-rich shallow water sediments in the Bahamas. *Am J Sci* 285:147–185
- Mucci A (1983) The solubility of calcite and aragonite in sea water at various salinities, temperatures and one atmosphere total pressure. *Am J Sci* 285:780–799
- Rabouille C, Gaillard JF (1990) The validity of steady-state flux calculations in early diagenesis: a computer simulation of deep-sea silica diagenesis. *Deep Sea Res* 37:625–646
- Redfield AC, Ketchum BH, Richards FA (1963) The influence of organisms on the composition of sea water. In: Hill MN (ed) *The sea, Vol II, Composition of sea-water. Comparative and descriptive oceanography*. John Wiley & Sons, New York, p 26–77
- Rutgers van der Loeff MM, Anderson LG, Hall POJ, Iverfeldt A, Josefson AB, Sundby B, Westerlund SFG (1984) The asphyxiation technique. An approach to distinguish between molecular diffusion and biologically mediated transport at the sediment-water interface. *Limnol Oceanogr* 29:675–686
- Sayles FL (1985) CaCO₃ solubility in marine sediments: evidence for equilibrium and nonequilibrium behavior. *Geochim Cosmochim Acta* 49:877–888
- Stumm W, Morgan JJ (1981) *Aquatic chemistry*. Wiley-Interscience, New York
- Sundbäck K, Granéli W (1988) Influence of microphytobenthos on the nutrient flux between sediment and water: a laboratory study. *Mar Ecol Prog Ser* 43:63–69
- Sweerts JPRA, Kelly CA, Rudd JWM, Hesslein R, Cappenberg TE (1991) Similarity of whole-sediment molecular diffusion coefficients in freshwater sediments of low and high porosity. *Limnol Oceanogr* 36:335–342
- Uppström L (1974) The boron/chlorinity ratio in deep-sea water from the Pacific Ocean. *Deep Sea Res* 21:161–163
- Williams SL, Gill IP, Yarish SM (1985) Nitrogen cycling in backreef sediments (St. Croix, U.S. Virgin Islands). *Proc 5th int Coral Reefs Congr* 3:389–394

This article was submitted to the editor

Manuscript first received: March 22, 1995
Revised version accepted: June 19, 1995

UN MODELE DE FONCTIONNEMENT DU LAGON DE TIKEHAU

Les lagons d'atolls peuvent être considérés comme des écosystèmes bien limités par le récif externe, la surface du lagon même et une surface imaginaire qui passerait sous le fond, dans les sédiments, à une trentaine de centimètres de profondeur.

Les échanges d'énergie, de gaz et de matière organique et minérale, particulaire ou dissoute s'effectuent à travers ces limites selon des processus physiques et biologiques.

Les échanges lagon-océan dépendent de la configuration de l'atoll (présence de passes et de chenaux de communication), des conditions de l'hydrodynamique (une grande partie des eaux océaniques pénètre dans le lagon sous l'action de la houle) et de la marée.

Le contenu de l'écosystème est fait d'eau de mer, de sable d'origine corallienne et de structures bioconstruites (pinacles coralliens). L'eau peut être libre ou contenue dans les interstices des sédiments ou du corail.

La photosynthèse, production primaire, permet aux végétaux de créer de la matière organique à partir des éléments minéraux dissous en utilisant l'énergie du soleil. Les organismes qui contribuent à cette production sont en suspension dans les eaux (phytoplancton), posés sur les sédiments et les substrats durs (phytobenthos) ou fixés à l'intérieur de tissus animaux (symbiotes).

Les producteurs primaires sont consommés par les herbivores, constitués essentiellement par le micro et le mesoplancton, par des organismes vivant à la surface des sédiments et par des filtreurs fixés sur les substrats durs. Ces organismes seront à leur tour la proie des carnivores dont la taille va de 1 mm pour un chaetognathe à 1m pour une carangue par exemple.

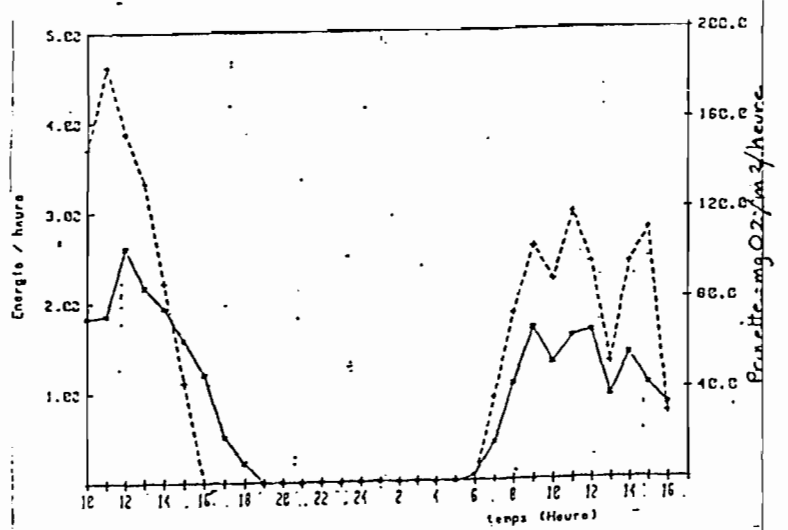
La compréhension du fonctionnement d'un tel écosystème, permet l'établissement d'un modèle, représentation simplifiée de la structure et des processus qui s'y déroulent. C'est à partir de l'étude suivie d'éléments biogéochimiques en une série de stations tenant compte de l'hétérogénéité du milieu et avec une fréquence permettant d'en appréhender les variations temporelles que peut être proposé un tel modèle.

Le programme ATOLL, mis en oeuvre par l'ORSTOM en Polynésie Française, à partir de 1982 s'est attaché à préciser les caractéristiques physiques et chimiques du lagon et des eaux avoisinantes et à quantifier les échanges entre l'océan et le lagon. En même temps, on a cherché à estimer la quantité de Matière Organique Particulaire (MOP), à chiffrer les productions phytoplanctonique et phytobenthique, à évaluer la production, l'excrétion et l'ingestion du zooplancton, à donner la valeur de la reminéralisation au sein des sédiments et celle des échanges entre des eaux intersticielles et les eaux lagonaires.

Les résultats des campagnes de mesures sont rassemblés dans le schéma de fonctionnement ci-dessous. (ou ci-contre).

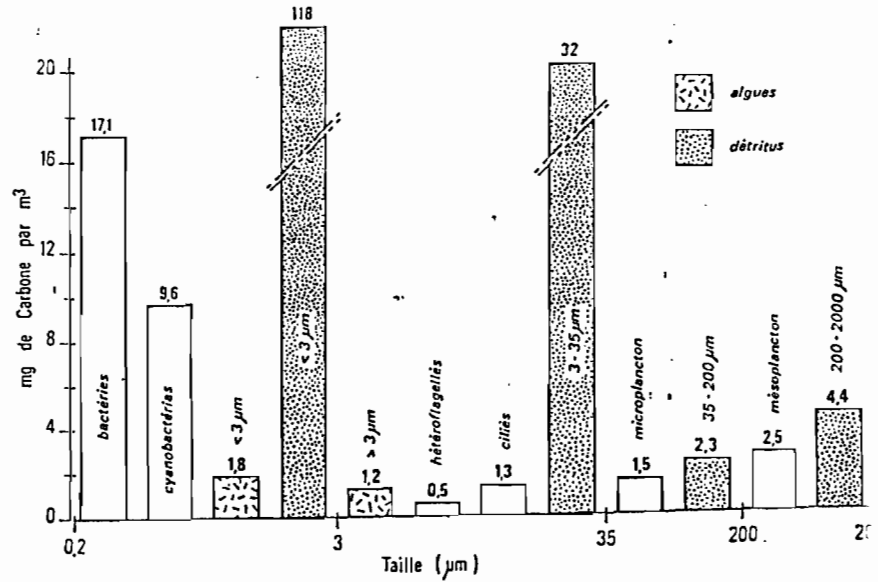
La salinité, suivie chaque semaine pendant deux ans sur une radiale de cinq stations, varie peu au cours de l'année (35-36‰). Le léger fléchissement de la courbe dans les premiers mois de l'année peut-être expliqué par la plus grande abondance des précipitations de décembre à mars.

La température des eaux, mesurée avec la même fréquence que la salinité, est assez fidèlement dépendante de l'énergie lumineuse incidente; on note cependant que la baisse thermique de l'hiver austral est plus tardive que celle de l'énergie lumineuse. Celle-ci diminue avec la profondeur pour n'être plus à 25 m (profondeur moyenne du lagon) que 10 % de la valeur de surface.



Evolution de la production du phytobenthos en fonction de l'énergie lumineuse incidente

— Energie lumineuse
 - - - Phytobenthos



Composition de la MOP en avril 1985

Une comparaison des concentrations en azote, carbone et phosphore des eaux du lagon avec celles des eaux océaniques superficielles (tableau 1) montre que les eaux lagunaires sont 2 à 3 fois plus riches en carbone, azote et phosphore particulaire (COP, NOP, POP) et ammoniacque (NH₄) que les eaux océaniques et présentent une richesse peu différente en azote nitrique et nitreux (NO₂ + NO₃), en azote organique dissous (NOD), en phosphate (PO₄) et en phosphore organique dissous (POD).

	NO ₂ + NO ₃	NH ₄	PO ₄	POD
Océan	1.0±0,6	11±3	5±1	9 ±3
Lagon	1.5±0,6	29±6	5±1	12±3
	NOD	COP	NOP	POP
Océan	16±8	104±10	12±2	1,4±0,3
Lagon	18±5	243±12	26±1	3,6±0,2

Tableau 1 : Moyenne des concentrations en azote et phosphore (mg par m³) du lagon et des eaux océaniques superficielles.

Les *échanges hydriques* qui s'exercent entre le lagon et l'océan se font au rythme de 700 m³/seconde, ce qui, compte-tenu du volume lagonaire, entraîne un temps de résidence moyen des eaux dans le lagon de 175 jours. La sortie d'eau par la passe est compensée par une entrée équivalente par les chenaux situés à l'est et au sud de l'atoll.

CYCLE DU CARBONE

Le carbone du lagon est représenté par la *matière organique particulaire* et le *benthos*.

Les détritiques -plancton mort, excréments de zooplancton, matière organique arrachée aux substrats coralliens- forment 90 % du carbone de la matière organique particulaire alors que la biomasse des bactéries est plus élevée que celle du phytoplancton et du zooplancton. Examens microscopiques et analyses chimiques permettent de déterminer la taille et la composition des particules (Fig.) Les particules organiques d'une taille inférieure à 3 µm constituent la majorité du carbone organique (76 %). C'est dans cette classe de taille (0,2 µm) - 3 µm) que l'on trouve 90 % du phytoplancton dont 76 % de cyanobactéries, les bactéries et 80 % des détritiques.

La biomasse du phytobenthos, estimée à partir des teneurs en chlorophylle des cinq premiers millimètres de sédiment est deux fois plus importante que celle du phytoplancton. La faune, les bactéries et les détritiques benthiques n'ont pas été quantifiés.

La mesure de l'assimilation de carbone minéral radioactif par le phytoplancton in situ et à différentes profondeurs permet d'évaluer la *production* de celui-ci. Cette production entre pour 64 % dans la production totale de carbone du lagon avec 440 mg de carbone par m² de lagon et par jour. Mais, malgré une telle production, la biomasse phytoplanctonique, mesurée à partir de la

chlorophylle - a , reste faible car elle est en grande partie ingérée par le zooplancton (314 mg C/m² de lagon et par jour).

Notons que le zooplancton (35 µm à 2000 µm) en regard produit 132mgC/m², soit un rendement de 42 % . La production des bactéries et du zooplancton de taille inférieure à 35 µm est inconnue.

La comparaison plancton-benthos montre que la production phytobenthique représente 57 % de la production phytoplanctonique, ce qui va à l'encontre de bon nombre de travaux sur le milieu corallien qui concluent à la prééminence de la production primaire benthique sur la phytoplanctonique. Mais ces travaux, notamment ceux qui ont été effectués sur la Grande Barrière d'Australie ont été réalisés dans des zones de faible profondeur alors que l'on sait que la production du phytobenthos est fortement dépendante de l'énergie lumineuse incidente , donc de la profondeur (Fig.)

Cela permet d'établir une relation entre production (µg O₂ par m² et par jour) et profondeur (m.)

$$\text{Prod} = 25,5 \cdot \text{profondeur} + 1005$$

et de construire alors une carte de la production phytobenthique journalière (Fig.)

En multipliant les productions horaires du tableau 2 par 10 (nombre d'heures d'éclairement) et en les intégrant jusqu'au fond, on peut également construire la carte de la production phytoplanctonique journalière.

Profondeur (m)	production mg C par m ² et par heure
0 - 2	3.92 ± 1.02
2 - 5	2.27 ± 0.67
5 - 10	2.68 ± 1.33
10 - 15	2.00 ± 0.72
15 - 20	1.17 ± 1.15
20 - 24	0.54

Tableau 2 - Production phytoplanctonique horaire en fonction de la profondeur.

La production benthique est supérieure à la planctonique dans les 10 premiers mètres, à la périphérie du lagon. Cette zone de faible profondeur ne représente cependant que 2 % de la surface.

LE CYCLE DE L'AZOTE

La majeure partie de l'azote du lagon se présente sous forme organique (65 %), 34 % sous forme d'azote dissous et 30 % sous forme d'azote particulaire. L'azote minéral est essentiellement de l'ammoniaque (95 %).

L'azote organique dissous (NOD) est alimenté par l'excrétion du zooplancton (0,5 mg N par m² et par jour), par d'autres excréments et par la dégradation bactérienne de la Matière Organique Particulaire non quantifiées. Les eaux lagonaires sont à peine plus riches en NOD que l'océan et exportent 0,3 mg N par m² et par jour vers les eaux extérieures.

La forme d'azote minéral la plus abondante du lagon est l'ammoniaque (NH₄), ce qui est surprenant car les eaux lagonaires sont saturées en oxygène. L'origine de NH₄ est attribuée à l'excrétion du zooplancton (12 mg N - NH₄ par m² et par jour) et à la diffusion à partir des sédiments estimée, à 237 mg N-NH₄ (mesure dans une chambre anoxique). Mais l'assimilation au contact eau-sédiment par les organismes aérobies n'utilisant pas l'énergie lumineuse pour la synthèse

organique (organismes non photoautotrophes) ne permettrait qu'à 17 mg NH₄ (valeur mesurée dans une chambre oxygénée) d'arriver dans la masse d'eau.

La somme de l'excrétion et de la diffusion représente 46 % de l'assimilation d'azote par le phytoplancton, le reliquat de 54 % pouvant être fourni par l'azote moléculaire dissous (N₂) assimilable par les cyanobactéries du phytoplancton ou par la reminéralisation au sein de la colonne d'eau.

La concentration en azote organique particulaire est pratiquement constante au cours de l'année, ce qui laisse supposer l'existence d'un équilibre entre sa production et son élimination. Celle-ci est la somme de la sédimentation, (37mg/m²/j), de l'ingestion par les organismes détritivores (poissons et filtreurs), de l'exportation hors du lagon (2mg/m²/j) et de l'excrétion (12mg/m²/j). La production est la somme de celles du phytoplancton (63mg/m²/j), des bactéries utilisant NOD comme substrat et de la quantité d'azote organique particulaire (NOP) détritique provenant du récif extérieur.

LE CYCLE DU PHOSPHORE

Le *phosphore organique* dissous (POD) représente 57 % du phosphore total du lagon. Il est alimenté par l'excrétion du zooplancton (0,7 mg/m²/j), par d'autres excréments non quantifiés et par la dégradation bactérienne de la matière organique particulaire. Il est éliminé par son exportation (0,5 mg/m²/j).

Le *phosphore minéral* (PO₄) forme 25 % du phosphore total. Il est assimilé par le phytoplancton (12mg/m²/j) et alimenté par l'excrétion du zooplancton (2,3mg/m²/j) et la diffusion à partir des sédiments (2mg/m²/j). Mais comme pour l'azote minéral, une bonne partie du phosphore diffusé par les sédiments est assimilée au fond (8 mg par m²/j sur 10 mg par m²/j mesurés à la chambre anoxique).

La somme de l'excrétion et de la diffusion représente 36 % de l'assimilation, le reste pouvant provenir de la reminéralisation dans la colonne d'eau (7,7 mg par m² et par j).

Les concentrations de phosphore minéral étant du même ordre dans le lagon et dans l'océan, il n'y a donc pas d'exportation nette en dehors de l'écosystème.

Le *phosphore organique particulaire*, 18 % du P total, est alimenté par la production phytoplanctonique (12mg/m²/j), les détritiques exogènes et la production des bactéries utilisant le phosphore organique dissous (POD). Il est éliminé de l'eau par l'exportation (0,3 mg/m²/j), par sa sédimentation (8mg/m²/j) et par son excrétion (2,3mg/m²/j).
6.1

En définitive, cette tentative de modélisation de Tikehau, encore incomplète en raison de la méconnaissance de quelques flux permet déjà de dégager plusieurs conclusions aidant à la compréhension du fonctionnement des atolls.

La taille des particules organiques est très petite. Ce fait n'avait jamais été mis en évidence dans les lagons d'atoll et peut avoir une importance considérable sur les peuplements de filtreurs qui doivent, pour s'alimenter, posséder des dispositifs permettant de retenir les particules de taille inférieure à 3 µm.

La matière organique est composée pour 90 % de détritiques. La production phytoplanctonique domine de façon écrasante celle du phytobenthos.

Le zooplancton consomme toute la production phytoplanctonique journalière, si bien qu'il n'y a pas ou peu d'exportation hors des limites de l'atoll.

L'azote et le phosphore se rencontrent essentiellement sous forme organique.

Une minéralisation de la matière organique a lieu dans les sédiments. Ses produits diffusent ensuite dans le lagon et couvrent 17 % des besoins en phosphore et 27 % des besoins en azote de la production du phytoplancton alors que l'excrétion par le zooplancton fournit respectivement 19 % de ces mêmes besoins en phosphore et en azote.

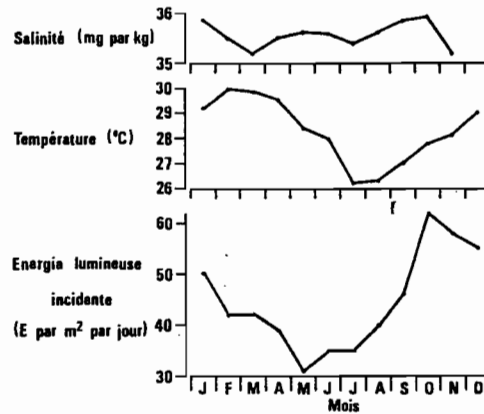
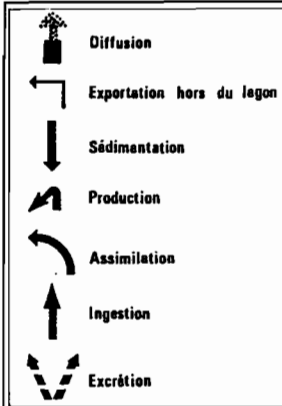
Le lagon est incontestablement exportateur de matière organique. Mais, pour expliquer ce phénomène, il faut qu'il y ait un apport d'azote et de phosphore qui provient de détritiques fournis par la couronne récifale de l'atoll, les bactéries présentes dans les sédiments et dans l'eau assurant la reminéralisation.

Mais une question primordiale reste posée. D'où proviennent en effet l'azote et le phosphore nécessaires à la construction récifale sachant qu'elle doit non seulement assurer sa pérennité, mais aussi fournir les détritiques dont la reminéralisation permet la production primaire du lagon ? On imagine difficilement que les eaux océaniques superficielles de la région qui sont parmi les plus pauvres du monde puissent assurer ces besoins. Il paraît donc nécessaire d'imaginer d'autres sources à ces matières. La théorie de l'Endo-Upwelling Géothermique (voir supra) pourrait y apporter une réponse.

Bibliographie

- BLANCHOT (J.), CHARPY (L.), LE BORGNE (R.) . - Seston composition in the atoll of Tikehau (Tuamotu archipelago) from 0,2 μ m to 2 mm., *Marine Biology* (à paraître).
- CHARPY (L.) , 1985. - Distribution and composition of particulate organic matter in the lagoon of Tikehau (Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Proceed. of the First Inter. Coral Reef Symp.* , 3 : 353-357.
- CHARPY (L.), LE MASSON (L.). - Phytoplankton size and productivity in a Tuamotu atoll lagoon (French Polynesia) - *Journal of Plankton Research*. (à paraître).
- CHARPY-ROUBAUD (C.J.). - Production primaire des fonds meubles du lagon de Tikehau (Atoll des Tuamotu, Polynésie Française). *Océanologica Acta*. (à paraître).
- LE BORGNE (R.P.) , BLANCHOT (J.), CHARPY (L.). - Zooplankton of the atoll of Tikehau (Tuamotu Archipelago) and its relations with particulate matter. *Marine Biology*. (à paraître)
- LENHARDT (X.) , 1987. - Etude bathymétrique du lagon. In : Contribution à l'étude de l'atoll de Tikehau : IV. ORSTOM Tahiti, *Notes et Doc. Océanogr.* , 35 : 53-70.

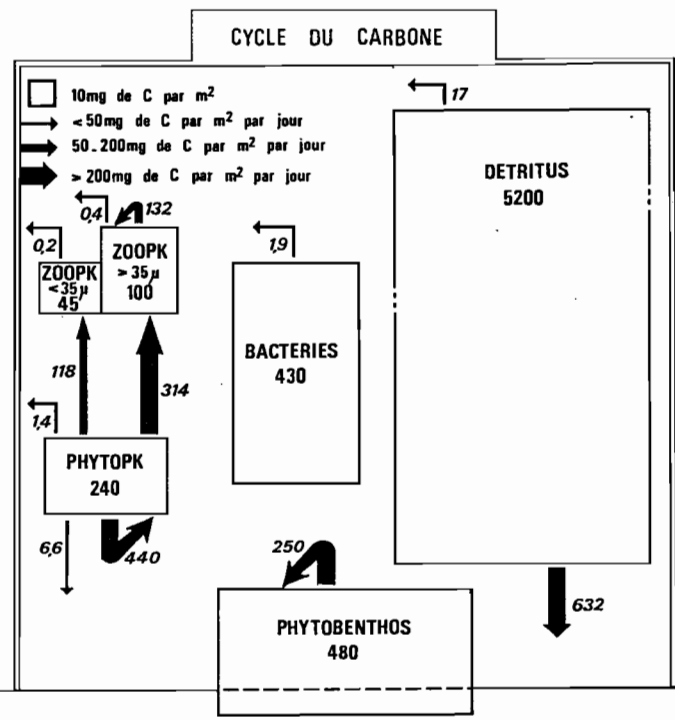
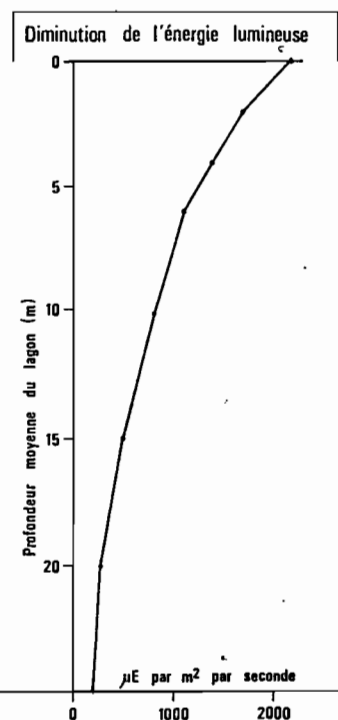
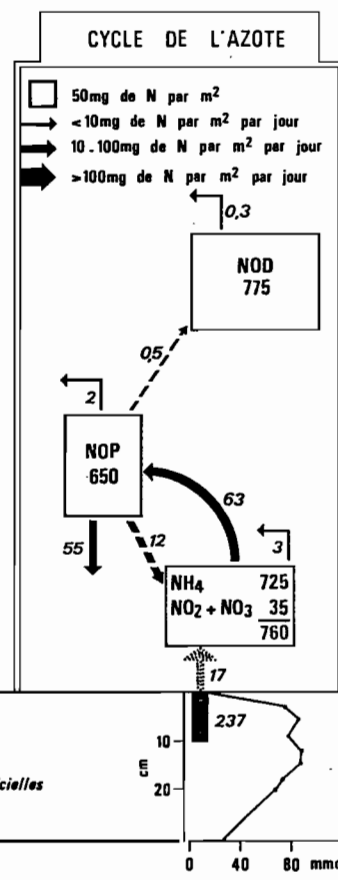
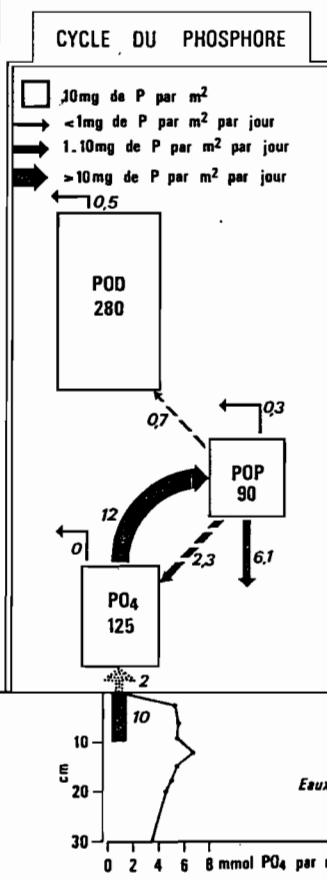
SCHEMA DE FONCTIONNEMENT DU LAGON DE TIKEHAU



- NH₄..... Ammoniaque
- NO₂..... Nitrite
- NO₃..... Nitrate
- NOD..... Azote organique dissous
- NOP..... Azeta organique particulaire
- PHYTOPK.. Phytoplancton
- PO₄..... Phosphate
- POD..... Phosphore organique dissous
- PDP..... Phosphore organique particulaire
- ZOOPK.... Zooplancton

SORTIE des eaux par la passe (700m³ par seconde)

ENTREE des eaux par les "Hoas"



1 **Atmospheric Dinitrogen fixation by lagoonal benthic communities as a Source of Nitrogen For**
2 **the primary benthic production of Tikehau Lagoon (Tuamotu Archipelago, French Polynesia).**
3

4 C. Charpy-Roubaud¹, L. Charpy¹ and A.W. Larkum²

5 ¹ORSTOM, Centre d'Océanologie de Marseille, traverse de la Batterie des Lions, F-13007
6 Marseille, France. e-mail : clcharpy@orstom.fr

7 ²School of Biological Sciences, University of Sydney, Sydney, NSW 2006, Australia.
8

9 **ABSTRACT**

10 On the sandy bottom of the lagoon at Tikehau there were numerous microbial mats of several
11 different types. The majority of these mats were dominated by cyanobacteria (photoautotrophic
12 oxygenic prokaryotic organisms) many of which are capable of using dinitrogen as a nitrogen
13 source. Because of their abundance, these cyanobacterial mats are an important contributor to
14 nitrogen fixation and thus for the primary production of the lagoon.

15 Rates of acetylene reduction by benthic lagoonal communities were measured in Tikehau
16 between 1991 and 1995: these included benthic sandy sediments, benthic sandy lagoonal mats and
17 benthic lagoonal limestone surfaces. Nitrogenase activity was observed on all these substrata. The
18 acetylene reduction /¹⁵N₂ fixation ratio was measured for the different communities and varied
19 between 1.8 and 4.8, depending on substratum. Nitrogen fixation was 1.7 to 7 times higher during
20 the daylight depending on community. N₂ fixation rates, in mg N m⁻².d⁻¹, ranged from 0.4 to 3.9
21 for the lagoonal sandy communities and 2.12 for the lagoonal limestone. Total lagoonal sandy N₂
22 fixation contributed 24.4% of the total nitrogen requirement for the benthic primary production of
23 soft bottom communities of the lagoon. The input of N₂ fixation to the planktonic communities of
24 the lagoon, which are highly productive, is unquantified but is likely to be large.

25 **Keywords: Atoll, N₂ fixation, microbial mats.**
26

27 **1 INTRODUCTION**

28 Ever since the earliest observations, the fertility of coral reefs, especially the supply of nitrogen and
29 phosphorus, has posed a problem for observers (Odum and Odum 1955, Wiebe *et al* 1975).
30 Typically coral reefs are found in tropical oceanic waters characterized by low nutrient
31 concentrations, low plankton biomass (oligotrophic waters) and low diversity and biomass in
32 contrast to the coral reefs which have some of the highest diversities and productivities of any
33 ecosystem known. A common type of coral formation is the coral atoll found in the Indo-Pacific
34 with a rim (some times extending up to 50 km in diameter) surrounding a deep lagoon. Most
35 studies of atolls have focused on the productivity and nutrient relations of shallow coral
36 assemblages on the rim (D'Elia and Wiebe 1990, Larkum *et al* 1988, Shashar *et al* 1994).
37 However, in terms of area and volume, the lagoon may often be the most significant component of
38 the system and the Polynesian atolls are very important for the economy of such island nations as
39 French Polynesia.

40 It has often been suggested that the productivity of the coral reef ecosystem depends on an
41 adequate supply of inorganic nitrogen to primary producers. Many studies were focused on this
42 aspect (D'Elia and Wiebe 1990, Larkum *et al* 1988; Shashar *et al* 1994, Capone *et al* 1992).
43 Nitrogen can be supplied by at least two processes : i) exogenous input (such as advection or
44 riverine input- see Furnas *et al* 1997) and ii) atmospheric dinitrogen fixation by nitrogen-fixing
45 organisms. The last process appears to make a major contribution (Mague and Holm-Hansen 1975,
46 Webb *et al.* 1975, Wiebe *et al.* 1975, Lewis 1977, Wilkinson *et al.* 1984, Larkum 1988, D'Elia
47 1988). Biological nitrogen fixation is a characteristic feature of many benthic photosynthetic
48 communities (Carpenter *et al.* 1978, Pearson *et al.* 1979, Potts and Whitton 1977, Skyring *et al.*
49 1988, Stal *et al.* 1984, Whitton and Potts 1982) of which cyanobacteria are the most common
50 (Hanson 1974, Mague and Holm-Hansen 1975, Wiebe *et al.* 1975, Fay 1992). Because of its
Charpy-Roubaud, Charpy, Larkum. Nitrogen fixation in atoll lagoon p.1

1
2

3 2.3 Nitrogen fixation measurements

4 2.3.1 Method

5 Nitrogen fixation was estimated using the acetylene reduction/ethylene production method
6 (Stewart *et al.* 1967, Hardy *et al.* 1986 Larkum *et al.* 1988). Short (4 h) and long (12h to 24h)-term
7 measurements were performed.

8 The irradiance of daylight incubations was measured using a LICOR quantum meter. Dark
9 N₂ fixation was measured both during the night and during the day by wrapping incubation bottles
10 in aluminum foil and black plastic.

11 2.3.2 Methodology applied to the communities

12 Sandy communities, collected together with substratum, were not disturbed. Incubations
13 were carried out in 500 ml glass jars with spring-loading perspex lids with a rubber injection port
14 (Larkum *et al.* 1988). Experiments were started by the removal of 50 ml air and the injection of 50
15 ml of C₂H₂ followed by swirling for several minutes. Most of the experiments were carried out in
16 bottles incubated in floating racks just below sea surface (0.30 cm) to assure a temperature similar
17 to that *in situ*. Wind and wave action caused gentle stirring. To estimate the influence of light,
18 incubations were made at different depths.

19 2.3.3 Ethylene analysis

20 Gas samples were taken from the incubation jars after swirling for several minutes. We used
21 4 ml evacuated glass sampling tubes. Ethylene production was assayed using a portable gas
22 chromatograph with a stainless steel column (Poropak T) and a sensitive thermal conductivity
23 detector for C₂H₄ detection. Fifty to 500 µl of gas was injected and the C₂H₄ peak was followed on
24 a strip-chart recorder. The system was calibrated each ten analysis with known dilutions of C₂H₄.

25 2.3.4 Determination of the C₂H₂ : N₂ ratio

26 Numerous authors have assumed a ratio between 3 and 4 (C₂H₂ reduced) : 1 (mole N₂ fixed) or 3 : 2
27 (Hardy *et al.* 1968, Joye & Pearl 1994) to calculate nitrogen fixation from C₂H₂ measurements.
28 When tested experimentally, this ratio can vary strongly (Postgate 1982, Capone 1983) depending
29 on populations, substratum and environmental conditions (Larkum *et al.* 1988). It is therefore
30 important to calibrate the acetylene reduction method, using ¹⁵N measurements as carried out for
31 each of the studied communities. This was done by incubating samples for 24 h in a culture
32 chamber with a light energy of 50 µE m⁻² h⁻¹ in presence of C₂H₂. After the C₂H₄ measurements,
33 gaseous N₂ was removed from sample flasks by flushing the slurry with 100% He (Seitzinger &
34 Garber 1987). Fifty ml of He were then removed and replaced by 50 ml of ¹⁵N₂. The benthic
35 cyanobacteria were then re-incubated for 24 h in the same conditions as before with 0.2 atm of 98%
36 atom % ¹⁵N₂. At the end of the incubation, gas samples were taken using 4 ml evacuated tubes and
37 incubated communities were immediately frozen. The incubation water and organisms were
38 digested by Kjeldahl procedures and the ammonia was steam-distilled into boric acid and titrated
39 with dilute HCl as described by Bergersen (1980). Micro-diffusion techniques were used for
40 recovery of the dissolved inorganic and organic nitrogen (Slawyk & Raimbault 1995). ¹⁵N
41 measurements were made on a Tracer mass (Europa Cientific) spectrometer in Marseille, France.

1 3.4 Total benthic fixation for the lagoon

2 3.4.1 Total percentage of recovery of each studied community.

3 We estimated the percentage for each sandy lagoonal community (Fig .4) from a survey of
4 58 randomly selected stations in the lagoon. We assumed that each 1 m⁻² of pinnacle is completely
5 covered by limestone. Estimated surfaces of each studied substrate appear in Table 3 column 5.

6 3.4.2 Total benthic N₂ fixation

7 N₂ fixation rates of different substrates appear in Table 4 column 3. Sand₂ is the community
8 with the highest fixation per m² among the lagoonal communities (soft bottom + limestone).

9 Multiplying the relative substratum abundance by the nitrogen fixation rate of each
10 substratum and by the average area of each type of lagoonal environment, one can estimate the total
11 activity of each environment. We used daily average acetylene reduction rate at 25m depth
12 (DARR₂₅ in Table 2), i.e. at lagoon average depth. Results for the entire lagoon and for each
13 substrate appear in Table 3 column 7. For the whole lagoon, the highest N₂ fixation is observed for
14 the lagoonal sandy communities with 432 Kg N d⁻¹ against 50.88 Kg N d⁻¹ for the limestone of
15 pinnacles.

16 3.4.3 Contribution of soft bottom community nitrogen fixers to primary production:

17 To estimate the contribution of N₂ fixation to the benthic primary production, we assumed that:
18 1) N₂ fixation by soft bottom communities (Sand₀ to Sand₃) is a N supply to sandy
19 microphytobenthic (i.e. growing at sediment water interface) production (= "SWI" primary
20 production. 2) N₂ fixation by limestone substrata is an N supply to the production of the pinnacles.
21 We calculated requirements of sandy and pinnacle primary productions, using Redfield ratio
22 (6.6:1), "SWI" primary production (= 250 mg C.m⁻². d⁻¹, Charpy-Roubaud, 1988), excess
23 production of the pinnacle (= 100 mg N. m⁻².d⁻¹, Charpy and Charpy-Roubaud 1996). So
24 requirements for SWI primary production are 44.19 mg N.m⁻².d⁻¹ Much of this requirement must
25 come from remineralization of DOM/POM and from the new fixation . Using a classic value of 0.1
26 for F ratio (Eppley and Peterson, 1979), we can estimate new production in order of 4.41 mg N.m⁻²
27 .d⁻¹ . "SWI" N₂ fixation contributes 24.4 % of the new production. Limestone excess production
28 value is similar to new production (Hatcher, 1990). So, limestone new production is 17.7 mg N.m⁻²
29 .d⁻¹ and limestone N₂ fixation contributes 11.97 % of the new production.

31 4 DISCUSSION

32 Acetylene reduction rates were detected in all lagoonal benthic communities that were studied
33 whether or not the cyanobacteria present were heterocystous. This is in accord with current
34 knowledge which shows that many non-heterocystous cyanobacteria can fix atmospheric dinitrogen
35 (Paling *et al* 1989). Seasonal or site-to-site variation was generally not statistically discernible
36 against the high back ground variation and would need higher levels of replication to detect..

38 4.1 Influence of physical factors

39
40 The differences in ratio of light to dark N₂ fixation are of interest. High ratios suggest a light-
41 driven process and this is most likely due to cyanobacteria with *nif* genes, but other anoxygenic
42 photosynthetic bacteria cannot be excluded. The fixation in the dark which is significant in many
43 sites and is greater than that in the light in the case of beach rock is likely the result of N₂ fixation
44 by eubacteria other than cyanobacteria. *Lyndgbya* mats (equivalent to Sand₃) have previously been
Charpy-Roubaud, Charpy, Larkum. Nitrogen fixation in atoll lagoon p.5

1 nitrogen ($44 \text{ mgN.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$ or 176 Kg.d^{-1} for the whole lagoon). This input would be 40% of the
2 contribution of the soft-bottom input. However much more work needs to be done to identify the
3 source of the nitrogen fixation and to establish the reliability of the fixation rates.

4 However it is clear that benthic N_2 fixation is the most important process for supplying N to
5 the primary producers of the lagoon. We can compare with diffusional nutrient fluxes at the
6 sediment-water interface: this process provides only between 0.1 to 6.8 % of N requirements of the
7 primary production (Charpy-Roubaud *et al.* 1996)

9 5 CONCLUSION

10 All benthic studied exhibited appreciable nitrogen fixation rates. For the most part light which
11 induces photosynthetic production, increased N_2 fixation of lagoonal communities. Despite to the
12 large size of the water body in the lagoon which is comparatively deep, N supply by soft bottom
13 benthic N_2 fixation is significant and is the most important contributor to the primary production.
14 Its contribution can be augmented by the N_2 fixation of pinnacles. More work needs to be done to
15 test whether there is a significant input of fixed N_2 from phytoplankton communities in the lagoon.

17 ACKNOWLEDGMENTS

18 This work was carried out in French Polynesia in the framework of the ORSTOM CYEL program
19 and the PNRCO program (France). We thanks for their help, T. Le Campion (taxonomy), P.
20 Raimbault (mass-spectrometer analysis) and N. Mahiota for field diving. This work was supported
21 by a grant under the Australia-France Binational Science Agreement.

23 REFERENCES

- 24 Bebout BM, Fitzpatrick MW, Paerl HW, 1993, Identification of the sources of energy for nitrogen
25 fixation and physiological characterization of nitrogen-fixing members of a marine
26 microbial mat community. *App and Environ Microbiol* Vol?, 1495-1503
- 27 Bergersen FJ (1980) Measurements of nitrogen fixation by direct means. In: Bergersen FJ (ed)
28 Method for evaluating biological nitrogen fixation. Wiley-Interscience, Chichester, pp 5-110
- 29 Capone DG, 1983, Benthic nitrogen fixation. *In* : Carpenter EJ, Capone, DC (eds) Nitrogen in the
30 marine environment. Academic Press, New Ork, p 105-137
- 31 Capone DG, Dunham SE, Horrigan SG, Duguay LE (1992) Microbial nitrogen transformations in
32 unconsolidated coral reef sediments. *Mar Ecol Prog Ser* 80: 75-88
- 33 Carpenter EJ, Van Raalte CD, Valiela I (1978) Nitrogen fixation by algae in a Massachusetts salt
34 marsh. *Limnol Oceanogr* 23 : 318-327
- 35 Charpy L (1996) Phytoplankton biomass and production in two Tuamotu atoll lagoons (French
36 Polynesia). *Mar Ecol Prog Ser* 145:133-142
- 37 Charpy L, Charpy-Roubaud C (1996). Lagoonal water chemistry changes induced by pinnacles in
38 Tikehau atoll (French Polynesia). *Proc 8th Int Coral Reef Symposium, Panama, (1): 785-*
39 *790.*
- 40 Charpy L, Charpy-Roubaud CJ (1990) A model of the relationship between light and primary
41 production in an atoll Lagoon. *J mar biol Ass UK* 70 : 357-369
- 42 Charpy-Roubaud C, Charpy L, Sarazin G (1996) Diffusional nutrient fluxes at the sediment-water
43 interface and organic matter mineralization in an atoll lagoon (Tikehau, Tuamotu
44 Archipelago, French Polynesia). *Mar Ecol Prog Ser (132) : 181-190*
- 45 Charpy-Roubaud CJ (1988) Production primaire des fonds meubles du lagon de Tikehau (Atoll des
46 Tuamotu, Polynésie Française). *Oceanologica Acta* 11(3) : 241-248
- 47 Charpy-Roubaud CJ, Charpy L, Lemasson L (1989) Benthic and Planktonic primary production of
48 an open atoll lagoon (Tikehau, French Polynesia). *Proc 6th int Coral Reef Symp,*
49 *Townsville 2 : 551-556*

- 1 Potts M, Whitton (1977) Nitrogen fixation by blue-green algal communities in the intertidal zone of
- 2 the Lagoon of Aldaba Atoll. *Oecologia* 27 : 275-283
- 3 Seitzinger SP, Garber JH (1987) Nitrogen fixation and $^{15}\text{N}_2$ calibration of the acetylene reduction
- 4 assay in coastal marine sediments. *Mar Ecol Prog Ser* 37 : 65-73
- 5 Shashar N, Feldstein T, Cohen Y, Loya Y (1994) Nitrogen fixation (acetylene reduction) on a coral
- 6 reef. *Coral Reefs* 13 : 171-174
- 7 Skyring GW, Lynch RM, Smith GD (1988) Acetylene reduction and hydrogen metabolism by a
- 8 cyanobacterial/sulfate-reducing bacterial mat ecosystem. *Geomicrobiol J* 6 : 25-31
- 9 Slawyk G, Raimbault P (1995) Simple procedure for simultaneous recovery of dissolved inorganic
- 10 and organic nitrogen in ^{15}N -tracer experiments and improving the isotopic mass balance.
- 11 *Mar Ecol Progr Ser* 124 : 289-299
- 12 Stal LJ, Grossberger S, Krumbein (1984) Nitrogen fixation associated with the cyanobacterial mat
- 13 of a marine laminated microbial ecosystem. *Mar Biol* 82 : 217-224
- 14 Stewart WDP, Fitzgerald GP, Burris RH (1967) In situ studies on N_2 fixation using the acetylene
- 15 reduction technique. *Proc Natl Sci USA* 58 : 2017-2078
- 16 Webb KL, Paul WD, Wiebe W, Sottile W, Johannes RE (1975) Eneweteak (Eneiwetok) Atoll :
- 17 aspects of the nitrogen cycle on a coral reef. *Limnol Oceanogr* 20 : 198-210
- 18 Whitton BA, Potts M (1982) Marine littoral, p515-542. In NG. Garr and BA Whitton (ed) *The*
- 19 *Biology of Cyanobacteria*. Blackwell Scientific Publications Ltd, Oxford
- 20 Wiebe WJ, Johannes RE, Weeb, KL (1975) Nitrogen fixation in a coral reef community. *Science*
- 21 188 : 257-259
- 22 Wilkinson CR, Williams DM, Sammarco PW, Hogg RW, Trott LA (1984) Rates of nitrogen
- 23 fixation on coral reefs across the continental shelf on the central Great Barrier Reef. *Mar*
- 24 *Biol* 80 : 255-262

Table 1: Taxonomy of cyanobacterial communities of Tikehau atoll lagoon

Communities	Organisms
Sand 0	Diatoms, Dinoflagellate, no apparent cyanobacteria
Sand 1	<i>Spirulina</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Prorocentrum</i> + undetermined species
Sand 2	<i>Spirulina</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Dinoflagellate</i> + undetermined species
Sand 3	<i>Lyngbya</i> associations + some undetermined species
Limestone surfaces	<i>Calothrix</i> , <i>Oscillatoria</i> , <i>Pleurocapsa</i> + undetermined species

Table 2: Mean \pm 1 SE acetylene reduction rates (ARR) measured in lagoonal communities during daylight and during the night ($\text{nmol cm}^{-2} \text{h}^{-1}$). LS = pinnacle limestone surface; D/N = Daylight/Night; Q = ARR measured in surface / ARR measured at 25 m (average depth of the lagoon); DARR_{25m} = daily ARR at 25 m depth ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{day}^{-1}$).

Communities	Daylight	Night	D/N	Q	DARR _{25m}
Sand 0	0.33 \pm 0.03	0.03 \pm 0.01	11	1	43.2
Sand 1	0.52 \pm 0.23	0.32 \pm 0.06	1.6	1	100.8
Sand 2	1.30 \pm 0.97	0.74 \pm 0.14	1.7	1	244.8
Sand 3	0.99 \pm 0.36	0.16 \pm 0.02	6.2	0.49	67.6
LS	1.83 \pm 0.26	0.26 \pm 0.08	7	-	251

Table 3 : (1) = Acetylene reduction rate at 25 m depth (DARR_{25m}: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$); (2) = N₂:C₂H₄ ratio; (3) = N₂ fixation ($\text{mg N m}^{-2} \text{d}^{-1}$); (4) = % of recovery by lagoonal cyanobacterial communities; (5) = daily fixation per virtual square meter of lagoon ($\text{mg N m}^{-2} \text{d}^{-1}$); (6) = concerned surface (Km²); (7) = total N₂ fixation (Kg N d⁻¹).

Soft bottom communities	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
Sand 0	43.2	3.0*	0.4*	46.2	0.18	184.8	72
Sand 1	100.8	2.2	1.26	42.4	0.53	169.6	212
Sand 2	244.8	1.8	3.9	2.8	0.11	11.2	44
Sand 3	67.6	4.8	0.39	6.7	0.26	26.6	104
Total soft bottom					1.08	392.2	432
Limestone surfaces	251	3.3	2.12	6.0		24	50.88
Total Limestone							50.88
Total benthic lagoonal N₂ fixation							482.88

- Value calculated with N₂:C₂H₄ ratio = 3

Table 4: decreasing order of 1) Acetylene reduction rate importance (=ARRI) 2) of N₂ fixation, in $\text{mg N} \cdot \text{d}^{-1}$, per m² of community (= N₂fix.m⁻²I) 3) of N₂ fixation, in $\text{mg N} \cdot \text{d}^{-1}$, per « virtual » m² of lagoon (= ; N₂fix.m⁻²I_L, which is like as total substratum (s)N₂ fixation); EBS = exposed beach sand; EM = exposed mats; BR = beach rock. (A) = % of the best fixing community fixation rate; (B) = % of the total substrate fixation rate; (C) = % of the total lagoonal N₂ fixation rate

Community	Sand 0	Sand 1	Sand 2	Sand 3	Limestone.
ARRI	4	2	1	3	
N ₂ fix.m ⁻² I	3	2	1	4	1'
(A)	10.3%	32.3%	100%	10%	
N ₂ fix.m ⁻² I _L (or S)	3	1	4	2	
(B)	16%	49%	10%	25%	

Atmospheric Dinitrogen fixation by hard and sandy exposed benthic communities of Tikehau atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia).

C. Charpy-Roubaud¹ and A.W. Larkum²

¹ORSTOM, Centre d'Océanologie de Marseille, traverse de la Batterie des Lions, F-13007 Marseille, France. e-mail : clcharpy@orstom.fr

²School of Biological Sciences, University of Sydney, Sydney, NSW 2006, Australia.

ABSTRACT

On the reef around the lagoon at Tikehau there were numerous microbial mats of several different types all dominated by cyanobacteria. Many of these prokaryotic organisms are capable to fix dinitrogen. And, due to their abundance and their distribution, can play a lead in functioning of the atoll.

Rates of acetylene reduction by benthic reef and beach communities were measured in Tikehau between 1991 and 1995: these included emergent mats, beach sand, kopara mats and beach rock. Nitrogenase activity was observed on all these substrata. The acetylene reduction /¹⁵N₂ fixation ratio was measured for the different communities and is 1.6 on each substratum. Nitrogen fixation was 3 to 17 times higher during the daylight depending on mats community except for beach rock which showed a greater fixation during the night. N₂ fixation rates ranged from 1.44 mg N m⁻².d⁻¹ to 4.55 mg N m⁻².d⁻¹. Total exposed mats N₂ fixation contributed 17 % of the total (lagoonal + exposed communities) benthic nitrogen fixation. ,

Keywords: Atoll, N₂ fixation, microbial mats.

1 INTRODUCTION

A common type of coral formation in tropical oceanic waters, characterized by low nutrient concentrations, is the coral atoll found in the Indo-Pacific with a rim surrounding a deep lagoon. Because they are resourceful (fishes, coprah, shells) Polynesian atolls are very important for the economy of French Polynesia. Most studies of atolls have focused on the productivity and nutrient relations of shallow coral assemblages on the rim (D'Elia and Wiebe 1990, Larkum *et al* 1988, Shashar *et al* 1994). However, in terms of area and volume, the lagoon is a very important component of the Polynesian atolls. Because the localization of the polynesian atoll (distance to any island), the low density of population and their geological formation (down islands), reef do not receive any terigenous or important anthropic supply.

It has often been suggested that the productivity of the coral reef ecosystem depends on an adequate supply of inorganic nitrogen to primary producers (D'Elia and Wiebe 1990, Larkum *et al* 1988; Shashar *et al* 1994, Capone *et al* 1992). Nitrogen fixation by cyanobacterial communities appears to contribute largely to this supply (Mague and Holm-Hansen 1975, Webb *et al.* 1975, Wiebe *et al.* 1975, Lewis 1977, Wilkinson *et al.* 1984, Larkum 1988, D'Elia 1988). In a previous work (Charpy-Roubaud *et al.*, submitted to MEPS) we observed that all benthic cyanobacterial communities of the lagoon of Tikehau atoll exhibited appreciable nitrogen fixation rates. N supply by soft bottom benthic N₂ fixation augmented by the N₂ fixation of pinnacles. This process. contributed for 24 % to the nitrogen primary production requirements).

Biological nitrogen fixation is a characteristic feature of many cyanobacterial reef communities (Carpenter *et al.* 1978, Pearson *et al.* 1979, Potts and Whitton 1977, Skyring *et al.* 1988, Stal *et al.* 1984, Whitton and Potts 1982 Hanson 1974, Mague and Holm-Hansen 1975, Wiebe *et al.* 1975, Fay 1992. In Tikehaureef, the exposed microbial mats are communities dominated by cyanobacteria. They are very extensive growing on sandy beaches, beach rock or

1 form algal crust, kopara (Defarge et al., 1994) ponds. The density and the texture of benthic
2 cyanobacterial mats can vary greatly: they can form raised mats with fine or large thickness with a
3 soft or hard crust. Kopara mats are shallow stagnant, freshwater isolated from the lagoon by land,
4 with a depth of up to 2 m and dominated by cyanobacteria. They constitute a unique ecosystem of
5 atolls. All these mats are permanent and are able to have an input on lagoonal waters when
6 "washing" occurs.

7 The aims of this work were i) to identify the major sites fixing nitrogen ii) to evaluate the
8 nitrogen supply by nitrogenase activity of exposed communities and its contribution to the total
9 benthic N₂ fixation. Because N₂ fixation rates are highly dependent on the nature of the substratum
10 (Larkum *et al.* 1988, O'Neil and Capone 1989, Shashar *et al.* 1994, Charpy-Roubaud et al.
11 submitted to MEPS) the present study examined the potential for N₂ fixing activity in each exposed
12 cited communities and took into account a number of factors such as location, season light salinity
13 and desiccation.

15 2 MATERIAL AND METHODS

16 2.1 Site areas

17 The present study was carried out at Tikehau, open atoll situated in the north-west of the
18 Tuamotu archipelago. Its reef rim is ca 78 km long (Intes 1984). And the 25 km² of islands are
19 intersected by reef-flat spillways (hoa) which link the lagoon and the ocean; one of these, at the
20 western end, forms a 200 m wide and 4 m deep passage. Generally, oceanic waters do not pass over
21 the reef. This feature and the high irradiance have as results that the exposed mats are desiccated
22 and the exposed sand always dried (except during storms).

23 To the South-East of the lagoon exposed mats run on vast areas and at the north of the reef
24 ring kopara mats are numerous. Sandy beaches occur all around the entire lagoon.

25 2.2 Community Classification of substrata

26 The studied substrata were composed of numerous species of bacteria and cyanobacteria. A
27 preliminary taxonomic study of cyanobacterial flora has led to the checklist of the principal species
28 (Table 1) in which there is a dominance of non-heterocystous species. Bacteria were not studied
29 taxonomically.

30 Cyanobacterial communities are found on the beach fringing the lagoon up to a thickness of
31 2 cm in the sediment. These communities are submerged only during exceptional increases of
32 lagoon water level. Beach rock occurs at the water edge in some parts of the lagoon, especially near
33 the reef flat spillways (hoa). Exposed mats cover large areas of the intertidal zone (motu). These
34 mats begin at the lagoon level but they are submerged only during storms. They have a permanent
35 surface more or less discrete, depending of the communities. They are formed by successive
36 growths of cyanobacteria and bacteria. We observed three types of exposed mats classified into
37 three groups (Table 1) according to the visual appearance and density of cyanobacterial
38 communities: In exposed Mats₁ the upper layer, always exposed to sun, a dense turf. It is
39 composed largely of *Scytonema spp*; underlying layers are sandy with *Schizothrix sp.* - an oxidized
40 iron layer was often observed. For much of the time, exposed Mats₂, have a discrete permanent pink
41 colored surface. They are soft and present three successive layers of *Schizothrix sp.* These species
42 were observed in underlying layers of crust exposed Mats₃, too; the first layer, hard and black, is
43 taxonomically undetermined but shows a dominance of coarse sand.

1 with 100% He (Seitzinger & Garber 1987). Fifty ml of He were then removed and replaced by 50
2 ml of $^{15}\text{N}_2$. The benthic cyanobacteria were then re-incubated for 24 h in the same conditions as
3 before with 0.2 atm of 98% atom % $^{15}\text{N}_2$. At the end of the incubation, gas samples were taken
4 using 4 ml evacuated tubes and incubated communities were immediately frozen. The incubation
5 water and organisms were digested by Kjeldahl procedures and the ammonia was steam-distilled
6 into boric acid and titrated with dilute HCl as described by Bergersen (1980). Micro-diffusion
7 techniques were used for recovery of the dissolved inorganic and organic nitrogen (Slawyk &
8 Raimbault 1995). ^{15}N measurements were made on a Tracer mass (Europa Cientific) spectrometer
9 in Marseille, France.

10 2.4 *Whole mat's and Benthic community biomass*

11 Twenty five stations were prospected at the reef The surface area of beach rock was estimated
12 by multiplying the the projected area of beach rock (0.7%) by 1.5 following Larkum *et al.* (1988),
13 the surface area of beach sand and crust mats were estimated by direct measurements on field and
14 extrapolation checking on a map of the atoll..
15

16 3 RESULTS

17 Nitrogenase activity was observed in all substrates studied and detected immediately at the
18 start of incubations, as observed on lagoonal communities (Charpy-Roubaud *et al.*, submitted to
19 MEPS) but contrary to the observations of Shashar *et al.* (1994).

20 3.1 *Influence of the light on the different exposed cyanobacterial communities*

21 The results of diel experiments showed that acetylene reduction rates (= ARR) of beach sand,
22 exposed mats and Kopara mats communities decreased at sunset: ARR, though weaker, continued
23 throughout the night to varying extents (Table 2). For these communities, ratio dayly/night ARR
24 vary between 3 to 17.2. In return, beach rocks appeared to fix 1.3 times more during the night.

25 3.2 *Acetylene reduction rates of exposed communities (beach sand, mats and beach rock) in* 26 *light and in dark*

27 The acetylene reduction rates measured on intertidal communities and exposed mats appear
28 in Table 2. The results of diel experiments showed that acetylene reduction rates (= ARR) of beach
29 sand, exposed mats and Kopara mats communities decreased at sunset: ARR, though weaker,
30 continued throughout the night to varying extents. The exposed mats had by far the highest rates
31 and these were the highest of any community studied. The highest ratio of light/dark fixation
32 observed on exposed mats had indication of a very high contribution of cyanobacterial fixation.
33 Thus the ratios for light/dark fixation were respectively 4 for exposed beach sand communities, 3
34 for Kopara mats and >17 for the exposed mats. In fact in exposed mats daylight acetylene
35 reduction rates varied very greatly (over a range of 94.5 fold; i.e from 0.23 to 21.73 $\text{nmol cm}^{-2} \text{h}^{-1}$).
36 Interestingly the exposed beach sand fixed fairly well. Beach rock also showed moderate rates of
37 fixation but surprisingly, it was during the night that these communities showed the highest activity,
38 1.3 time dayly activity. Kopara ponds, on the other hand, although having a high density of
39 cyanobacteria, had relatively low acetylene reduction rates.

1 approximately seventeen times higher than nighttime rates. So these dry communities (beach rocks
2 and exposed mats) demonstrate clear adaptations to these dry exposed physical conditions.

3 4.2 Comparison between N_2 fixation by exposed and by lagoonal substrates

4 In a previous work (Charpy-Roubaud *et al.*, submitted to MEPS) we observed that the lagoonal
5 sand fixation and the limestone surface fixation represent respectively 89.5 % and 10,5 % of the
6 total nitrogen fixation by lagoonal benthic communities. Atmospheric dinitrogen was a source
7 greater as diffusional nitrogen fluxes at the sediment water interface measured in the same site
8 (Charpy-Roubaud *et al.*, 1996a). In this work the authors have not considered atmospheric
9 dinitrogen fixation by the phytoplankton of the lagoon, reported previously small but significant
10 (Charpy-Roubaud *et al.*, 1996b). The emergent communities show a surprising amount of N_2
11 fixation (98.42 Kg N d⁻¹ in total) which represents 17% of the total benthic N_2 fixation. Just how
12 significant this pool is in contributing to the lagoon N budget is at present unknown, but it is likely
13 to be significant.. Nitrogen fixation by lagoonal sandy substrates appears higher than exposed
14 communities nitrogen fixation contrarily to observed by Larkum *et al.* (1988). But the two
15 ecosystems are very different. At One Tree Island the major primary production comes from coral
16 and epilithic algal communities whereas at Tikehau the major production. The emergent
17 communities show a surprising amount of N_2 fixation (98.42 Kg N d⁻¹ in total) which represents
18 17% of the total benthic N_2 fixation. Just how significant this pool is in contributing to the lagoon
19 N budget is at present unknown, but it is likely to be significant. Although the tidal range inside the
20 lagoon is normally less than 15 cm (Lenhardt 1991), the nitrogen fixed by this community could
21 contribute to the lagoon during occasional large elevations of the lagoon level or after sporadic
22 heavy rainstorms

23 4.3 Comparison with literature data

24 Results of various studies carried out by different authors on different zones of coral
25 ecosystems are shown in Table 5 .

26 The N_2 fixation rates we measured for Beach Rock (1.4 - 8 mg m⁻² day⁻¹) is in the range of
27 values given by Burris (1976) in Lizard Island, Great Barrier Reef (1.9 - 8.4 mg m⁻² day⁻¹) but was
28 higher than the values given by Larkum *et al.* (0.19 - 0.38 mg m⁻² day⁻¹).

29
30
31

32 4 CONCLUSION

33 All benthic exposed cyanobacterial communities studied exhibited appreciable nitrogen fixation
34 rates. For the most part light which induces photosynthetic production, increased N_2 fixation of
35 exposed mats communities Despite to their emergent localization, it is clear that benthic N_2 fixation
36 by exposed communities fixation can play a not important role in the functioning of the atoll. . This
37 input is increased by storms.

38 ACKNOWLEDGMENTS

39 This work was carried out in French Polynesia in the framework of the ORSTOM CYEL program
40 and the PNRCO program (France). We thanks for their help, L. Charpy (field help), T. Le Campion
41 (taxonomy), P. Raimbault (mass-spectrometer analysis) and N. Mahiota (field diving) This work
42 was supported by a grant under the Australia-France Binational Science Agreement.

43
44

- 1 Potts M, Whitton (1977) Nitrogen fixation by blue-green algal communities in the intertidal zone of
2 the Lagoon of Aldaba Atoll. *Oecologia* 27 : 275-283
- 3 Seitzinger SP, Garber JH (1987) Nitrogen fixation and $^{15}\text{N}_2$ calibration of the acetylene reduction
4 assay in coastal marine sediments. *Mar Ecol Prog Ser* 37 : 65-73
- 5 Shashar N, Feldstein T, Cohen Y, Loya Y (1994) Nitrogen fixation (acetylene reduction) on a coral
6 reef. *Coral Reefs* 13 : 171-174
- 7 Skyring GW, Lynch RM, Smith GD (1988) Acetylene reduction and hydrogen metabolism by a
8 cyanobacterial/sulfate-reducing bacterial mat ecosystem. *Geomicrobiol J* 6 : 25-31
- 9 Slawyk G, Raimbault P (1995) Simple procedure for simultaneous recovery of dissolved inorganic
10 and organic nitrogen in ^{15}N -tracer experiments and improving the isotopic mass balance.
11 *Mar Ecol Progr Ser* 124 : 289-299
- 12 Stal LJ, Grossberger S, Krumbein (1984) Nitrogen fixation associated with the cyanobacterial mat
13 of a marine laminated microbial ecosystem. *Mar Biol* 82 : 217-224
- 14 Stewart WDP, Fitzgerald GP, Burris RH (1967) In situ studies on N_2 fixation using the acetylene
15 reduction technique. *Proc Natl Sci USA* 58 : 2017-2078
- 16 Webb KL, Paul WD, Wiebe W, Sottile W, Johannes RE (1975) Eneweteak (Eneiwetok) Atoll :
17 aspects of the nitrogen cycle on a coral reef. *Limnol Oceanogr* 20 : 198-210
- 18 Whitton BA, Potts M (1982) Marine littoral, p515-542. In NG. Garr and BA Whitton (ed) *The*
19 *Biology of Cyanobacteria*. Blackwell Scientific Publications Ltd, Oxford
- 20 Wiebe WJ, Johannes RE, Weeb, KL (1975) Nitrogen fixation in a coral reef community. *Science*
21 188 : 257-259
- 22 Wilkinson CR, Williams DM, Sammarco PW, Hogg RW, Trott LA (1984) Rates of nitrogen
23 fixation on coral reefs across the continental shelf on the central Great Barrier Reef. *Mar*
24 *Biol* 80 : 255-262

Recent cyanobacterial stromatolites in the lagoon of Tikehau atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia):
preliminary observations.

Charpy-Roubaud C (1), Le Campion T(2), Golubic S (3), Sarazin G(4)

- (1) ORSTOM, COM, Traverse de la Batterie des Lions, F-13007, Marseille, France
- (2) COM, UMR 6540, Traverse de la Batterie des Lions, F-13007, Marseille, France
- (3) Boston University, Dept. of Biology, 5 Cummington Street, Boston, MA 02215, USA
- (4) Universite Paris VII, Laboratoire de géochimie, F-75005 Paris, France

Prokaryotic microorganisms have dominated marine environments during early geologic history (Schopf & Klein 1992), leaving laminated stromatolitic structures as the most common fossil evidence of ancient microbial activities. Stromatolites are interpreted as biosedimentary structures formed at the sediment- water interface through interactions between microorganisms and sediments, involving trapping and binding of sediment particles and/or mineral precipitation (Awramik & Margulis cited in Walter 1976). Deposition of minerals in stromatolitic structures (Lowenstam 1986) promotes their preservation in fossil record (Pentecost 1991). The importance of microbial sediment trapping vs. mineral precipitation is still a subject of controversy. Rhythmic precipitates were found to form stromatolitic structures particularly prevalent in the Archaean and early Proterozoic marine deposits (Grotzinger & Read 1983). The study of fossil stromatolites is generally constrained by diagenetic alterations and paucity of preserved microbial remains. The nature of the organo-sedimentary interactions and of the genesis of stromatolitic structures rely, therefore, on studies of their putative modern counterparts.

Filamentous and coccoid cyanobacteria are the principal primary producers of microbial communities involved in stromatolite formation (van Gemerden 1993). Prior to evolution of eukaryotic algae and plants, cyanobacteria have dominated primary productivity of the oceans. Today, their dominance remains unchallenged under extreme environmental conditions, so that most modern stromatolites and microbial mats develop in intertidal and shallow marine settings characterized by fluctuating water supply and salinity. Under normal marine conditions, cyanobacteria form short-lived pioneer communities leading to stabilization of loose sediments (Yallop et al. 1994, Golubic & Browne 1996). They become replaced by eukaryote-dominated marine benthic communities and tend to recur only under conditions of environmental stress (Golubic 1994).

Soft, dome and biscuit-shaped, internally finely laminated stromatolitic structures, which incorporate substantial quantities of fine grain (micritic) carbonate, were discovered in the lagoon of the Tikehau atoll (Tuamotu Archipelago, French Polynesia) at depths of 15-23 m (Charpy-Roubaud et al. 1993) (Fig.1). These modern stromatolites cover large

Table 3 : Budget for nitrogen fixation in Tikehau Lagoon.

(1) = Acetylene reduction rate at 25 m depth ($DARR_{25m}$: $\mu\text{mol m}^{-2} \text{d}^{-1}$); (2) = $\text{N}_2:\text{C}_2\text{H}_4$ ratio; (3) = N_2 fixation ($\text{mg N m}^{-2} \text{d}^{-1}$); (4) = total projected surface (Km^2); (5) = total N_2 fixation (Kg N d^{-1}).

Exposed communities	1	2	3	4	5
sand	153.6	1.6	1.44	0.9	0.22
mats	458.4	1.6	8.00	10	80
Beach rock	488	1.6	4.55	4	18.2
Total exposed mats					98.42

Table 4:: Summary of nitrogen fixation by the communities of Tikehau Reef presented in decreasing order. 1) Acetylene reduction rate important communities (=ARRI); 2) N_2 fixation, in mg N.d^{-1} , per m^{-2} of community (= $\text{N}_2\text{fix.m}^{-2}\text{I}$); 3) N_2 fixation, in mg N .d^{-1} , per m^{-2} of substratum (= $\text{N}_2\text{fix.m}^{-2}\text{I}_L$, i.e. total substratum (s) N_2 fixation).

PLS = Pinnacle limestone surface; EBS = exposed beach sand; EM = exposed mats; BR = beach rock.

(A) = % of the highest rate of N_2 fixation; (B) = % of the total substrate fixation rate; (C) = % of the total lagoonal N_2 fixation rate.

Community	EBS	EM	BR
ARRI	3	2	1
$\text{N}_2\text{fix.m}^{-2}\text{I}$ (A)	3 18%	1 100%	2 57%
$\text{N}_2\text{fix.m}^{-2}\text{I}_L$ (or S) (B)	0.2%	82%	17.8%

Table 5: Respective N_2 fixation rates of lagoonal and exposed communities and their contributions to this total benthic process.

<i>N2 Fixation</i>					
Total lagoonal fixation	: 482.88	Total exposed mats	: 98.42	Total benthic N_2 fixation	: 581.3
<i>Contribution to total benthic N2 Fixation</i>					
Sandy communities	: 73 %	Limestone	: 10 %	Exposed communities	: 17 %

Table 6. Comparison of nitrogen fixation by communities of Tikehau reef with reported rates of nitrogen fixation in coral reef areas (GBR = Great Barrier Reef. LSB = Lagoonal soft bottom, EC = exposed communities (beach sand and exposed mats). BR = beach rock).

Place	Methods	$\text{mg m}^{-2} \text{day}^{-1}$	Source
OTI (beach rocks)	C_2H_2 red; $^{15}\text{N}_2$	0.19-0.38 (c)	Larkum <i>et al.</i> (1988)
Lizard Island (beach rocks)	C_2H_2 red; $^{15}\text{N}_2$	1.9-8.4	Burris (1976)
Tikehau (beach rocks)	C_2H_2 red; $^{15}\text{N}_2$	1.4 - 8	This study
Tikehau (ES)	C_2H_2 red; $^{15}\text{N}_2$	1.44	This study
Tikehau (EM)	C_2H_2 red; $^{15}\text{N}_2$	8	This study

areas throughout the lagoon floor, especially densely populating are around patch reefs. These stromatolitic structures are built by filamentous, sheathed, nonheterocystous cyanobacteria recognized as two new species of *Phormidium* (Fig. 2).

Both form gelatinous domes up to 15 cm in diameter. Laminated interior of these stromatolites contains mostly empty sheaths covered by fine grains of carbonate. Live cyanobacterial trichomes are concentrated on the surface of the structures. The sheaths of both cyanobacteria are thin and firm containing one trichome per sheath. Their stromatolitic structures often co- occur. They are similar in shape, consistency and size and differ macroscopically only in color. Microscopically, the size difference between the two organisms is significant and conspicuous.

The larger cyanobacterium, *Phormidium* sp.1 forms brown stromatolitic structures. Cells are on the average longer than wide $5.0 - 6.9 \mu\text{m}$ (Mean \pm standard deviation /n/: $5.74 \pm 0.47 \mu\text{m}$, N=100) wide, and $5.2-11.8 \mu\text{m}$ ($8.54 \pm 1.64 \mu\text{m}$, N=100) μm long. The much smaller *Phormidium* sp.2 forms mauve gelatinous domes. Cells are narrow, mostly around one micrometer ($0.99 \pm 0.16 \mu\text{m}$, N=100) wide and much longer than wide, $2.8 - 7.2 \mu\text{m}$ ($4.95 \pm 1.06 \mu\text{m}$, N=100) long.

Most specimens were soft when collected, a few older ones showed hardening by calcification. Percentage of CaCO_3 in soft specimens varied between 71 % and 84 % of dry weight. The amount of carbonate particles entrapped in the course of the growth of the structure could not been established. However, the carbonate precipitation continues inside the structures in absence of metabolically active cyanobacterial cells, leading to lithification of stromatolites, which promotes their preservation following burial in the sediment. The relationship between total carbon (including carbonate) to organic carbon in soft stromatolites varied from 12:3 to 12:1, and was comparable with the values obtained for the surrounding sediments. In contrast, the concentration of nitrogen and phosphorus in the structures were higher then in the surrounding sediments by a factor of 10 and 2 respectively.

Built and dominated by cyanobacteria, these stromatolitic structures create a special benthic microenvironment which harbors and maintains diverse microorganisms. Accordingly, measurements of activities in the structures and organic products are not necessarily attributable to cyanobacteria alone (Charpy-Roubaud et al. 1990, 1996). Dinitrogen fixation was measured by acetylene reduction for entire stromatolitic structures. It occurs both at night and during the day, with daylight rates showing significantly higher values up to 406 Mol N d^{-1} . The sites of nitrogen fixation could not be localized, but the timing correlates with photosynthetic activity. Pigments were extracted from the stromatolitic structures and analyzed using HPLC. The principal components are chlorophyll a, (with lesser quantities of chlorophylls b and c) and b-carotene. The ratio of chlorophylls to total carotenoids varies between 1.3 and 8.4. The samples contain significant concentration of xanthophylls specific to cyanobacteria: oscillaxanthin and myxoxanthophyll. Chlorophylls

b and c, together with xanthophylls peridinin, fucoxanthin and diadinoxanthin are derived from algal cells that settled on, or were entrapped into the structure.

Discussion

Massive occurrences of cyanobacteria in marine environments is usually associated with eutrophication. This general observation has been supported by observation of increased growth of cyanobacteria in Pacific coral reefs under human influence (Charpy-Roubaud, unpublished). However, this assessment needs to be evaluated in relative terms. Discovery of stromatolite-forming cyanobacteria in the lagoon of the Tikehau atoll which is in pristine condition reflects the relatively higher nutrient availability in the lagoon as compared with that in the reef environment surrounding the island. Our study provides a baseline information for evaluation of other, environmentally more threatened islands and atolls in the region. The correlation of dinitrogen fixation in stromatolitic structures with photosynthetic activity indicates that these non-heterocystous cyanobacteria contribute to the nutrient budget (cf. Gallon & Stal 1992). An increased nutrient flux may result in an increase in growth and density of stromatolite forming cyanobacteria, or in an expansion and invasion of these life forms into the reef environments.

In a core drilled through the a coral reef in Tahiti, French Polynesia, Camoin and Montaggioni (1994) identified an early Holocene horizon containing frequent micritic stromatolitic structures attributable to cyanobacteria, and characterized by weakly laminated micritic carbonate textures. They have concluded that the increased stromatolite presence was concurrent with a higher sedimentary and nutrient flux during a period of increased island erosion. Although no organismal remains were found preserved in these fossils, the size, internal laminated fabric and mineral components are closely comparable with those of the *Phormidium* stromatolites described here.

In conclusion, these independent discoveries indicate that marine benthic cyanobacteria may play a more prominent role in coral reef genesis than previously assumed, and that temporal changes in the degree of participation of stromatolite-building cyanobacteria in reef construction may have environmental implications. This work was carried out in the frame work of the PNRCO.

REFERENCES CITED

- Camoin GF & Montaggioni LF (1994) High energy coralgal- stromatolite frameworks from Holocene reefs (Tahiti, French Polynesia). *Sedimentology* 41: 655-676
- Charpy-Roubaud CJ, Charpy L & Cremoux JL (1990) Nutrient budget of the lagoonal waters in an open central South Pacific atoll (Tikehau, Tuamotu, French Polynesia). *Mar Biol* 107: 67-73
- Charpy-Roubaud C, Le Campion T, Montaggioni LF (1993) Les stromatolithes de Tikehau III. *Journées de la Recherche en Polynésie Française*

- Charpy-Roubaud C, Charpy L, Sarazin G (1996) Diffusional nutrient fluxes at the sediment-water interface and organic matter mineralization in an atoll lagoon (Tikehau, Tuamotu Archipelago, French Polynesia). *Mar Ecol Progr Ser* 132: 181-190
- Gallon JR & Stal LJ (1992) N₂ fixation in non-heterocystous cyanobacteria: an overview. In Carpenter EJ, Capone DG, Rueter JG (ed) *Marine Pelagic cyanobacteria: Trichodesmium and other Diazotrophs*
- Golubic S (1994) The continuing importance of cyanobacteria. In: Bengtson (Ed) *Early Life on Earth*, Nobel Symposium 84, pp 334- 340 Columbia University Press, New York
- Golubic S, & Browne, KM (1996) *Schizothrix gebeleinii* sp. nov. builds subtidal stromatolites, Lee Stocking Island, Bahamas. *Algological Studies*, 83: 273-290
- Grotzinger JP & Read JF (1983) Evidence for primary aragonite precipitation, Lower Proterozoic (1.9 Ga) Rocknest dolomite, Wopmay orogeny, northwest Canada. *Geology* 11: 710-713
- Lowenstam HA (1986) Mineralization processes in monerans and protoctists. In: Leadbeater, BSC & Riding, R (Eds) *The Mechanisms of Biomineralization in Animals and Plants*, pp 1-17 Tokai University Press, Tokyo
- Schopf JW & Klein C (Eds) (1992) *The Proterozoic Biosphere*. Cambridge University Press 1348 pp
- Pentecost A, 1991 Calcification processes in algae and Cyanobacteria. In: Riding, R (ed) *Calcareous Algae and Stromatolites*, p 3-20. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg
- Van Gernerden H (1993) Microbial mats: A joint venture. *Marine Geology* 113: 3-25
- Walter MR (Ed) (1976) *Stromatolites, Developments in Sedimentology*, 20. Elsevier Scientific Publishing Co, Amsterdam-Oxford-New York
- Yallop ML, De Winder B, Paterson DM & Stal LJ (1994) Comparative structure, primary production and biogenic stabilization of cohesive and non-cohesive marine sediments inhabited by microphytobenthos. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 39: 565- 582

