

Évolution des stocks de matière organique et de nutriments dans une lagune tropicale (Brésil) au cours d'une période marquée par une mortalité de poissons

Jean-Pierre CARMOUZE (1), Carmen d'ÉLIA SAMPAIO (2)
et Patricia DOMINGOS (3)

RÉSUMÉ

Cette étude porte sur l'évolution des stocks des éléments biogéniques C, N et P (organiques et minéraux, particulaires et dissous) de la lagune de la Barra (État de Rio de Janeiro, Brésil). Elle a été réalisée de la mi-printemps 1990 à la mi-automne 1991, conjointement avec des études sur le métabolisme du carbone et sur les communautés planctoniques. La première phase de la période étudiée, qui correspond au début de la saison chaude, a été marquée par un appauvrissement du milieu en azote par rapport au phosphore (rapport molaire NOP/POP du seston = 5,7). La perte de N, probablement due au processus de dénitrification, a conduit à une floraison de *Synechocystis aquatilis* f. *salina*. Ces organismes, mieux adaptés à la pénurie de N, auraient réduit leur sécrétion en azote organique dissous et aussi favorisé le recyclage de l'azote dans le milieu pélagique au détriment du milieu benthique. Selon certains indices, ils auraient fixé de l'azote moléculaire dissous; mais ce processus, s'il a effectivement eu lieu, est resté limité. La pénurie en N s'est aggravée au cours de leur développement. Ils ont été conduits à produire des carbohydrates en excès et à les excréter (les teneurs des eaux en COD ont atteint $4000 \mu\text{moles.l}^{-1}$), puis, lors de leur phase finale de déclin, en prenant une couleur rouge-marron, ils auraient détruit leurs phycobilipigments pour en puiser leurs ultimes réserves d'azote intracellulaire. L'emprunt de cette voie secondaire aurait conduit à la production de toxines qui serait à l'origine d'une mortalité massive d'un poisson herbivore, *Brevoortia tyrannus*, en février. À l'exception d'une brève période de floraison de *Chlorophyceae* quelques jours après la mortalité, la grande quantité de NH_4^+ libérée par la décomposition des poissons a été mobilisée, dans un premier temps, par le phytoplancton, puis transférée trois ou quatre semaines plus tard vers les niveaux trophiques supérieurs, le zooplancton notamment. Cet apport supplémentaire de nutriments n'a pas eu pour effet de compenser le déficit de N. Le milieu est resté appauvri en N par rapport à P.

MOTS CLÉS : Lagune tropicale — Matière organique particulaire — Matière organique dissoute — Nutriments — Mortalité de poissons.

(1) Laboratoire d'hydrobiologie, université Montpellier-II, case 093, place E. Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France.

(2) Departamento de Química, Universidade Federal de São Carlos, Av. Washington Luiz, 13560 São Carlos, SP, Brésil.

(3) Laboratório de Botânica, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040 Rio de Janeiro, RJ, Brésil.

RESUMO

EVOLUÇÃO DOS POOLS DE MATÉRIA ORGÂNICA E DE NUTRIENTES NUMA LAGUNA TROPICAL (BRASIL)
DURANTE UM PERÍODO MARCADO POR UMA MORTANDADE DE PEIXES

Este estudo trata da evolução dos estoques dos elementos biogênicos, C, N e P (orgânicos e inorgânicos, particulados e dissolvidos) da laguna da Barra (Estado do Rio de Janeiro, Brasil). Foi realizada dos meados da primavera 1990 até os meados de outono 1991, conjuntamente com estudos sobre o metabolismo do carbono e sobre as comunidades planctônicas. A primeira fase do período estudado, que corresponde ao início da estação quente, foi marcado pelo apobrecimento do meio em nitrogênio em relação ao fósforo (razão molar NOP|POP do seston = 5,7). A perda de N, provavelmente devida ao processo de desnitrificação, provocou uma floração de Synechocystis aquatilis f. salina. Estes organismos com melhor adaptação à carência de N, teriam reduzido suas excreções de nitrogênio orgânico dissolvido, como também favorecido a reciclagem do N no meio pelágico ao detrimento do meio bentônico. Segundo certos índices, poderiam ter fixado N₂ dissolvido, mas si este processo realmente aconteceu, foi muito limitado. A falta de N aumento ao crescer das algas. Estas últimas começaram a produzir carboidratos em excesso (o carbono orgânico dissolvido atingiu 4000 μmoles.l⁻¹). Na sua fase de declínio, Synechocystis se tornou cor castanha, após ter provavelmente destruído seus ficobilipigmentos para aproveitar das últimas reservas de N intracelular. Através dessa via secundária, Synechocystis teria produzido toxinas, provocando uma mortandade maciça Brevoortia tyrannus, um peixe filtrador em fevereiro 1991. Exceplando uma breve floração de Chlorophyceae alguns dias depois da mortandade, a grande quantidade de NH₄⁺ oriunda da decomposição dos peixes foi monopolizada num primeiro tempo pelo fitoplâncton e 3-4 semanas mais tarde por níveis tróficos superiores, principalmente por o zooplâncton. Este aporte extra de nutrientes não eliminou o deficit de N. O meio permaneceu empobrecido em N em relação ao P.

PALAVRAS CHAVES : Laguna tropical — Matéria orgânica particulada — Matéria orgânica dissolvida — Nutrientes — Mortandade de peixes.

ABSTRACT

EVOLUTION OF THE POOLS OF ORGANIC MATTER AND NUTRIENTS IN A BRAZILIAN LAGOON
DURING A FISH KILL PERIOD

This study concerns the evolution of the pools of C, N and P (organic and inorganic, particulate and dissolved forms) in the lagoon of Barra (state of Rio de Janeiro, Brazil). It was carried out from mid-spring 1990 to mid-autumn 1991, simultaneously with other studies on carbon metabolism and on plankton communities. During the beginning of the hot season, nitrogen was depleted relatively to phosphorus (seston NOP|POP in moles = 5.7). The nitrogen depletion, probably due to denitrification, stimulated a bloom of Synechocystis aquatilis f. salina. These organisms showed a better adaptation to nitrogen limitation than the other phytoplanktonic classes. They may have reduced their excretion of dissolved organic nitrogen and facilitated recycling of nitrogen in the pelagic zone in detriment to the benthic zone. They might have fixed dissolved N₂ but this process, if it really occurred, was quantitatively limited. As phytoplankton increased, N limitation became stronger. Synechocystis began to produce an excess of carbohydrates (dissolved organic carbon reached up to 4000 μmoles.l⁻¹). During its decline phase, its colour changed into red-brown, probably after destruction of its phycobiliproteins representing its last nitrogen reserve. This metabolism deviation may be related with toxin production which, in February 1991, caused a mortality of the filter fish (Brevoortia tyrannus). A surplus of nitrogen, due to fish decomposition, favoured development mainly of zooplankton, but also of large phytoplankton species. This nitrogen excess was assimilated within 3-4 weeks, while that of orthophosphate was removed 2 months after the fishkill, thus demonstrating the quasi permanent deficit of nitrogen, relatively to phosphorus.

KEYWORDS: Tropical lagoon — Particulate organic matter — Dissolved organic matter — Nutrients — Fish kill.

INTRODUCTION

Le littoral est de l'État de Rio de Janeiro est marqué par la présence d'une douzaine de lagunes de tailles variables, comprises entre 4 et 200 km². La plupart d'entre elles sont affectées par le développement démographique et l'industrialisation de la région. Leur écologie au cours de ces dernières années s'en est trouvée profondément modifiée. L'impact anthropique s'est principalement manifesté par une chute de la productivité des eaux et l'apparition de plus en plus fréquente en été de crises dystrophiques (BARROSO *et al.*, 1996).

Diverses études ont été réalisées récemment (MACHADO et KNOPPERS, 1988; KNOPPERS et MOREIRA, 1990; KNOPPERS *et al.*, 1991; CARMOUZE *et al.*, 1991; CARMOUZE et VASCONCELOS, 1992; MOREIRA et CARMOUZE, 1991; DOMINGOS et CARMOUZE, 1993), mais aucune d'entre elles ne porte de manière spécifique sur les causes structurelles et fonctionnelles de ces crises et sur les conséquences qui s'ensuivent pour l'écosystème. Pour combler cette lacune, nous avons effectué une première étude de la lagune de la Barra (système lagunaire Maricá-Guarapina) de la mi-octobre 1990 à la mi-avril 1991. Elle a porté sur les suivis du métabolisme de ce milieu, de la répartition des éléments biogéniques C, N et P, et des communautés phytoplanctonique et zooplanctonique. Elle a été complétée par une étude plus spécifique sur la toxicité des Cyanophyceae. Une mortalité de poissons a effectivement eu lieu en février 1991, qui nous a permis d'aborder notre objectif initial. Les résultats sur le métabolisme sont présentés par CARMOUZE *et al.* (1994), ceux sur le phytoplancton par DOMINGOS *et al.* (1994) et MENEZES et DOMINGOS (1994), ceux sur le zooplancton par ARCIFA *et al.* (1994) et ceux sur la toxicité des Cyanophyceae par AZEVEDO et CARMOUZE (1994).

Dans l'article présent, sont présentés les résultats relatifs à la répartition et à l'évolution dans le milieu des éléments C, N et P, sous forme particulaire (sésion) et sous formes dissoutes (organiques et minérales). Les dynamiques de ces divers éléments sont en grande partie causes et conséquences des dynamiques mêmes des communautés planctoniques (abondance, composition et activité). Nous nous proposons d'analyser cette interaction pour mieux comprendre l'apparition des crises et leurs effets ultérieurs sur l'écosystème.

MILIEU ET MÉTHODES D'ÉTUDE

La lagune de la Barra (6,2 km²) appartient au système lagunaire de Maricá, lequel est constitué de

trois autres milieux, chacun d'eux bien individualisé topographiquement : Maricá (18,2 km²), Padre (3,1 km²) et Guarapina (8,6 km²). Deux principales rivières, Vigário et Ubatiba, débouchent dans la lagune de Maricá, tandis qu'une troisième, le Caranguêjo, pénètre dans la lagune de Guarapina. Cette dernière communique en permanence avec la mer par un canal de 1,4 km de long (fig. 1). L'influence de la marée n'est perçue que dans la lagune de Guarapina (un marnage < 0,03 m, d'après KJERFVE *et al.*, 1990). La salinité des eaux présente un gradient spatial bien marqué : elle est comprise en moyenne entre 15 et 30 ‰ dans la lagune de Guarapina, 3 et 12 ‰ dans celle de la Barra et 0 et 5 ‰ dans celle de Maricá. Les profondeurs sont comprises entre 0,5 et 2,0 m dans la lagune de la Barra, le temps de renouvellement des eaux y est de quarante-cinq jours en moyenne (KNOPPERS *et al.*, 1991). Le climat de la région est du type tropical humide à subhumide. La température moyenne annuelle est de 23 °C et les précipitations sont comprises entre 1100 et 1500 mm par an (BERNARDES, 1952).

L'étude a été commencée mi-octobre 1990, au début de la période de réchauffement de la lagune, et s'est terminée mi-avril 1991, à l'entrée de la période hivernale. Des mesures et des prélèvements hebdomadaires ont été réalisés en une station unique de la lagune de la Barra (fig. 1). À la suite de la mortalité de poissons du 9 et 12 février 1990, certaines des mesures ont été effectuées chaque jour, du 11 au 17 février, pour suivre de plus près l'évolution du milieu provoquée par cet événement. Les prélèvements relatifs aux variables analysées dans cet article, à savoir le carbone organique particulaire et dissous, COP et COD, l'azote particulaire et dissous, NOP et NOD, le phosphore organique particulaire et dissous, POP et POD, les nutriments azotés et phosphatés, NID et PID, la chlorophylle *a*, Chl *a*, la phéophytine, Phéo, et le carbone phytoplanctonique, C_{PH}, ont été effectués à l'aide d'un tube en plexiglas. Ce tube, de 8 cm de diamètre et de 1 m de longueur (cette dernière égale à la profondeur moyenne du milieu) et muni à l'une de ses extrémités d'une toile de maille de 200 µm, a permis d'obtenir des échantillons « intégrés » sur la profondeur et dépourvus de particules > 200 µm. Les nutriments ont été déterminés selon les méthodes spectrophotométriques préconisées par STRICKLAND et PARSONS (1972), à savoir celle de l'indophénol pour l'ion ammonium, celle du N-naphtyle-éthylène-diamine pour les ions nitrite et nitrate (ce dernier réduit en nitrite après passage dans une colonne Cu-Cd) et celle du complexe phosphomolybdique réduit pour l'ion orthophosphate. Les pigments chlorophylliens, chlorophylle *a* et phéophytine, ont été mesurés selon la méthode de LORENZEN (1967), après extraction au méthanol

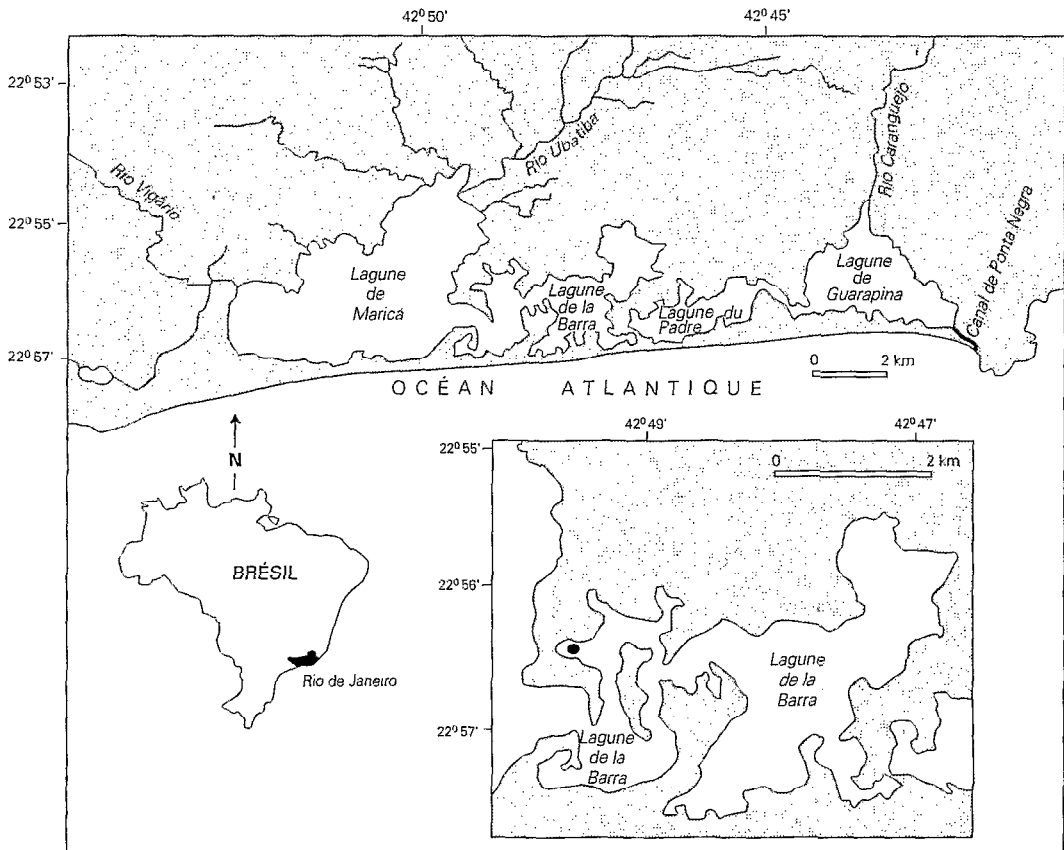


FIG. 1. — Le système lagunaire de Maricá-Guarapina. Localisation du lieu d'étude.
The lagoon system of Maricá-Guarapina. Localisation of the study site.

(HOLM-HANSEN et RIEMANN, 1978). Les teneurs de COP, NOP et POP ont été calculées par différence à partir des déterminations de carbone azote et phosphore organique contenus dans l'échantillon filtré à 200 μm , COT, NOT et POT, et de celles correspondantes de COD, NOD et POD contenues dans l'échantillon filtré à 0,45 μm , à l'aide de filtres Whatman GF/C. Les échantillons ont été oxydés dans des ampoules scellées en autoclave à 145 °C, durant quarante-cinq minutes, utilisant, comme oxydant, le bichromate de potassium pour le carbone organique (GOLTERMAN, 1969) et le persulfate de potassium pour l'azote et le phosphore organique (VALDERRAMA, 1981). La méthode au bichromate a sensiblement été améliorée par l'emploi d'un titrage bivolta-métrique du bichromate et par l'addition de sulfate mercurique sous forme dissoute et non sous la forme habituelle de poudre pour éliminer l'interférence de l'ion Cl⁻. Les déterminations de nutriments ont été

réalisées juste après les prélèvements. Les pigments, immédiatement recueillis sur filtres Whatman GF/C, puis conservés à l'obscurité à 4 °C, ont été mesurés entre douze et vingt-quatre heures après la filtration. Pour la détermination de C, N et P organiques particuliers et dissous, la digestion des échantillons a été effectuée juste après les prélèvements. Les mesures ont été réalisées trois à quatre jours après. Les comptages de phytoplancton, fixé dans du lugol, ont été réalisés selon la méthode de UTERMÖHL (1958). Les formes géométriques moyennes des organismes, nécessaires pour le calcul de leurs biovolumes, ont été obtenues à partir de données portant sur 25 individus, conformément à la méthode de EDLER (1979). Le carbone phytoplanctonique a été déduit du biovolume, en utilisant les facteurs de conversion recommandés par STRATHMAN (1967), SMETACEK (1975) et EDLER (1979). Les eaux interstitielles ont été prélevées à l'aide d'un collecteur constitué de

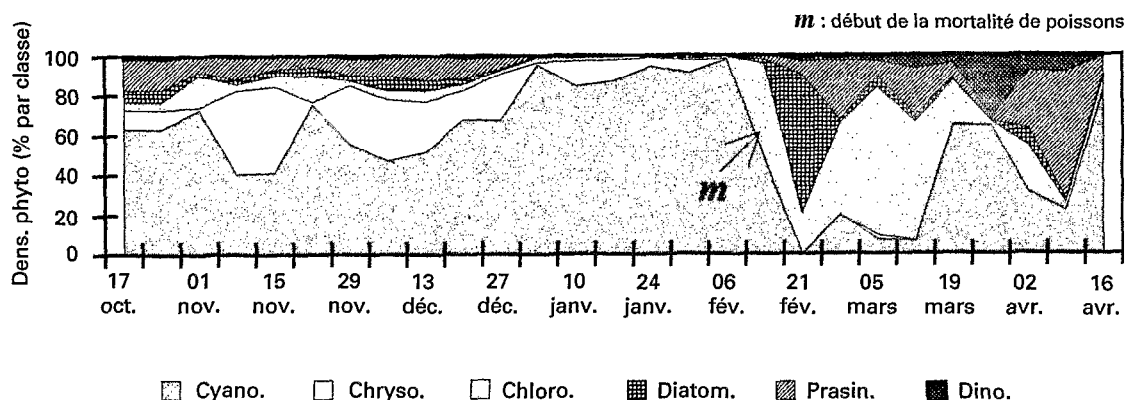


FIG. 2. — Évolution de la densité relative des principales classes de phytoplancton (Cyanophyceae, Chrysophyceae, Chlorophyceae, Bacillariophyceae, Prasinophyceae et Dinophyceae) au cours de la période d'étude.
Relative density of the main phytoplankton groups (Cyanophyceae, Chrysophyceae, Chlorophyceae, Bacillariophyceae, Prasinophyceae et Dinophyceae) during the study period.

chambres de céramique, ou bougies (CARMOUZE, 1995). L'eau interstitielle est recueillie soit par advection (pénétration de l'eau dans les éléments de céramique en cinq-six heures par simple pression de la colonne d'eau), soit par dialyse, en cinq-sept jours, selon le principe du peeper (HESSLEIN, 1976). Les teneurs des divers composants analysés sont exprimées en mmoles.m^{-2} pour éliminer les effets des variations du plan d'eau. Toutefois les profondeurs ont été égales à $1 \text{ m} \pm 0,1$, de sorte qu'en première approximation les résultats peuvent être exprimés en $\mu\text{moles.l}^{-1}$.

RÉSULTATS

La période d'étude a été marquée, de la fin décembre à la mi-février, par la prédominance presque absolue d'une population de Cyanophyceae, *Synechocystis aqualis* f. *salina* (DOMINGOS *et al.*, 1994). La fin de cette prédominance a coïncidé avec une mortalité de poissons qui a eu lieu entre le 9 et le 11 février 1991 (fig. 2). L'empreinte de ces événements s'est retrouvée dans la distribution des éléments biogéniques dans le milieu, de sorte que, pour établir une première caractérisation des stocks de matière organique particulaire (matériel $\leq 200 \mu\text{m}$) et dissoutes et des nutriments, nous avons considéré séparément, la période totale (P_1), la période de prédominance des Cyanophyceae (P_2) et l'ensemble des deux périodes situées avant et après cette phase de prédominance (P_3). Le tableau I regroupe les valeurs

moyennes de ces divers stocks aux trois périodes spécifiées.

Les teneurs des formes particulières (COP, NOP, POP, Chl *a*) sont en moyenne plus élevées en période de prédominance des Cyanophyceae, tandis que celles des formes dissoutes (NOD, POD et nutriments), à l'exception toutefois de COD, sont plus basses. Les valeurs élevées des écarts types sont le résultat d'évolutions et de fluctuations bien marquées à l'intérieur de chacune des périodes considérées.

L'ensemble du carbone sestonique et dissous dans la colonne d'eau, COT, oscille autour de $2000 \text{ mmoles.m}^{-2}$ avant la période de prédominance des Cyanophyceae, COP et COD étant présents en quantités sensiblement égales (fig. 3). Du début de la floraison des Cyanophyceae jusqu'à leur déclin, les valeurs de COT augmentent progressivement de 3000 à $5000 \text{ mmoles.m}^{-2}$. Cette augmentation est principalement due au COD qui passe de 900 à $4000 \text{ mmoles.m}^{-2}$. Le COP croît aussi de 1200 à $1900 \text{ mmoles.m}^{-2}$, valeur qu'il atteint au milieu de la période de la floraison, puis diminue jusqu'à $1500 \text{ mmoles.m}^{-2}$ à la fin de cette dernière période. Après la chute des Cyanophyceae, le COT oscille à nouveau autour de $2000 \text{ mmoles.m}^{-2}$, à la suite d'un brusque retour des teneurs de COD à leurs valeurs initiales et aussi d'une légère baisse du COP (fig. 3).

Le stock d'azote organique sestonique et dissous, NOT, diminue progressivement de moitié, de la mi-octobre ($190 \text{ mmoles.m}^{-2}$) à la fin décembre (80 mmoles.m^{-2}), puis remonte légèrement lors de la floraison des Cyanophyceae. Il augmente plus rapi-

Tableau I

Valeurs moyennes et écarts-types des teneurs en carbone, azote et phosphore particulaire et dissous (respectivement, COP, NOP, POP, COD, NOD et POD), en carbone phytoplanctonique, C_{ph}, en chlorophylle a, Chl a, en azote minéral (NH₄⁺⁺ + NO₃⁻ + NO₂⁻), NID et en phosphate «réactif», PID.

P₁ = période totale, P₂ = période à prédominance de Cyanophyceae, P₃ = ensemble des deux périodes situées avant et après la prédominance de Cyanophyceae. Les résultats sont exprimés en mmoles.m⁻², à l'exception de la chlorophylle qui est donnée en mg.m⁻². La profondeur est égale à 1,04 ± 0,21 en P₁, à 0,92 ± 0,21 en P₂ et à 1,08 ± 0,22 m en P₃, (n = 27).

Average values and standard deviations of concentrations of particulate and dissolved carbon, nitrogen and phosphorus (respectively, COP, NOP, POP, COD, NOD et POD), of phytoplanktonic carbon, C_{ph}, of chlorophyll a, Chl a, of inorganic nitrogen (NH₄⁺⁺ + NO₃⁻ + NO₂⁻), NID and of "reactive" phosphate, PID.

P₁ = total study period, P₂ = Cyanophyceae predominance period, P₃ = both periods before and after Cyanophyceae bloom. Results are expressed in mmoles.m⁻², with the exception of Chl a which is given in mg.m⁻².

Périodes	COP	NOP	POP	COD	NOD	POD	C _{ph}	Chl a	NID	PO ₄ ³⁻
P ₁ (n = 27)	1 084 ± 381	45,5 ± 12	7,5 ± 1,8	1 553 ± 821	81,5 ± 30	3,6 ± 2,1	27 ± 116	99,0 ± 45,5	7,4* ± 16,5	1,8* ± 2,3
P ₂ (n = 6)	1 593 ± 161	53,5 ± 10,0	9,5 ± 8,3	2 582 ± 388	52 ± 6,5	2,2 ± 0,7	280 ± 107	129,5 ± 33,7	1,1 ± 0,8	0,3 ± 0,4
P ₃ (n = 21)	939 ± 290	43,5 ± 11,5	6,9 ± 1,4	1 259 ± 659	90,0 ± 28,5	4,4 ± 2,2	212 ± 114	90,5 ± 44,5	9,6 ± 18,5	2,2 ± 2,4

* Durant la période P₁ diminuée des trois dernières semaines de février, [NID] = 2,2 ± 3,0 mmoles.m⁻² et [PID] = 1,2 ± 1,9 mmoles.m⁻² (n = 24).

dement trois à quatre semaines après la mortalité de poissons, atteignant 160 mmoles.m⁻², puis il revient à sa valeur minimale en fin de période d'étude (fig. 4). Ces variations du NOT sont davantage dues à celles du NOD qu'à celles du NOP (fig. 4). NOD baisse de 125 moles.m⁻², le 15 novembre, à 35 moles.m⁻² le 27 décembre, puis il se maintient

autour de 50 moles.m⁻² au cours de la période de prédominance des Cyanophyceae. L'azote inorganique dissous, NID (principalement NH₄⁺), qui présente des concentrations la plupart du temps ≤ 2 mmoles.m⁻² avant la mortalité de poissons, atteint 75 mmoles.m⁻² juste après la mortalité, puis retombe à des valeurs basses trois semaines plus

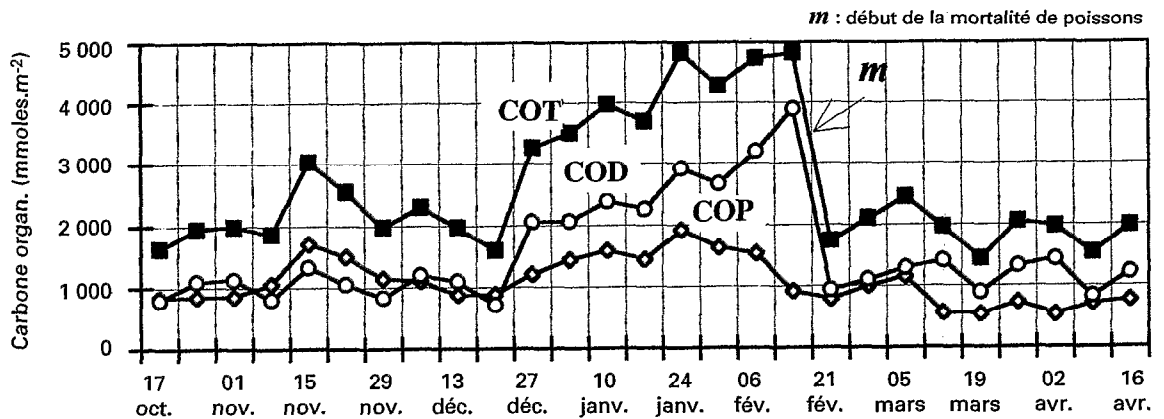


FIG. 3. — Évolution des teneurs des eaux en carbone organique total, COT, particulaire, COP, et dissous, COD, au cours de la période d'étude.

Concentration of total organic carbon, COT, particular organic carbon, COP, and dissolved organic carbon, COD, during the study period.

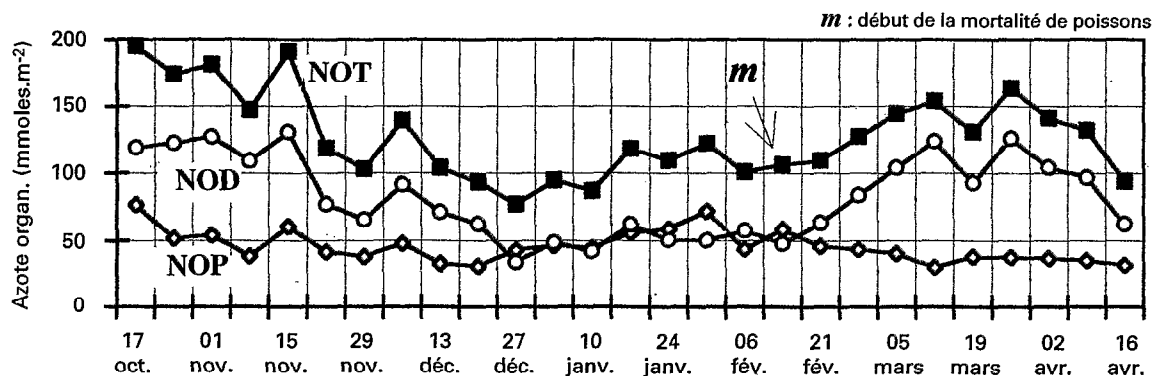


FIG. 4. — Évolution des teneurs des eaux en azote organique total, NOT, particulière, NOP, et dissous, NOD, au cours de la période d'étude.
Concentration of total organic nitrogen, NOT, particular organic nitrogen, NOP, and dissolved organic nitrogen, NOD, during the study period.

tard. NO_3^- a été $< 0,5 \text{ mmol.m}^{-2}$, sauf début avril, où, à la suite de fortes pluies, il a atteint 8 mmol.m^{-2} (fig. 5). La somme des diverses formes de N analysées, ou azote total, N_T , passe progressivement de 200 à 95 mmol.m^{-2} du début de la période d'étude au début de la phase de prédominance des Cyanophyceae, remonte à 175 mmol.m^{-2} peu après la mortalité de poissons, puis accuse une nouvelle baisse en fin de période (fig. 6).

Le stock de phosphore organique varie entre 8 et 14 mmol.m^{-2} , sans toutefois présenter une évolution bien définie au cours de la période étudiée. En revanche, ses composantes particulières et dissoutes varient de façon symétriquement opposées (fig. 7).

En début de période, POP et POD sont en moyenne égaux à 5 mmol.m^{-2} , puis passent respectivement à 7,5-8,0 et $2,5 \text{ mmol.m}^{-2}$ mi-mars. Le POP augmente progressivement au cours de la floraison de Cyanophyceae et atteint un maximum de 11 mmol.m^{-2} deux semaines avant le déclin total des Cyanophyceae. Après la chute de ces dernières, les valeurs de POP et POD reviennent à des valeurs qui oscillent autour de 6-7 mmol.m^{-2} . Le phosphore inorganique dissous, PID, principalement représenté par PO_4^{3-} , se maintient $\leq 1 \text{ mmol.m}^{-2}$ jusqu'à la mortalité de poissons (fig. 5). Il oscille ensuite entre 30 et 70 mmol.m^{-2} et ne revient à des valeurs basses que début avril. La somme des

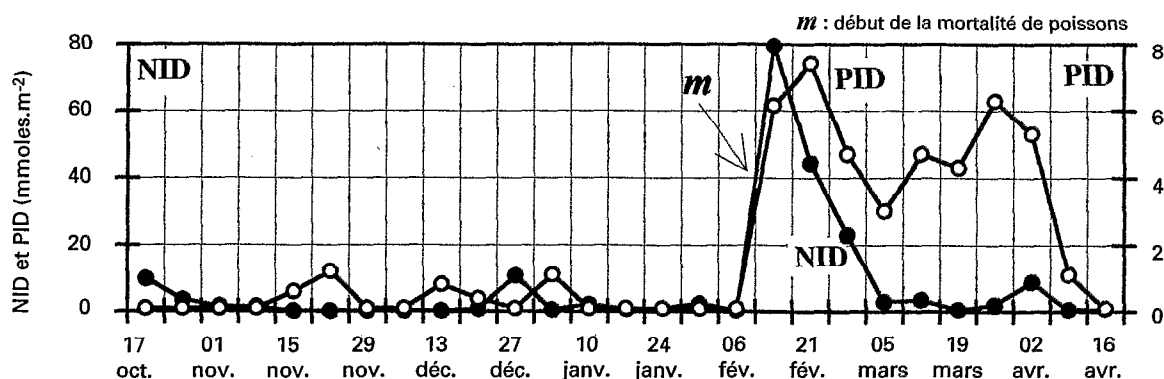


FIG. 5. — Évolution des teneurs des eaux en azote minéral dissous, NID, et en phosphore minéral dissous, PID, au cours de la période d'étude.
Concentration of dissolved inorganic nitrogen, NID, and phosphorus, PID, during the study period.

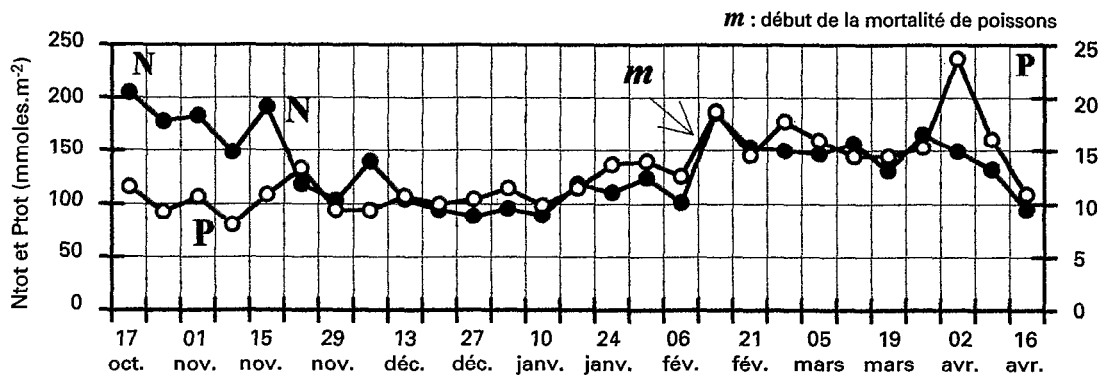


FIG. 6. — Évolution des teneurs des eaux en azote total, N_T , et en phosphore total, P_T , au cours de la période d'étude.
Concentration of total nitrogen, N_T , and phosphorus, P_T , during the study period.

diverses formes de P analysées, ou phosphore total, P_T , augmente progressivement de 10 à 15 $\mu\text{moles.m}^{-2}$, atteint un maximum de 24 $\mu\text{moles.m}^{-2}$ début avril, puis retrouve une valeur proche de celles observées en début de période (fig. 6).

Le carbone phytoplanctonique, C_{ph} , égal à 50 mmoles.m^{-2} à la mi-octobre, atteint 500 mmoles.m^{-2} fin janvier, puis chute à 100 mmoles.m^{-2} . Après un maximum éphémère de 600 mmoles.m^{-2} début mars, il revient à 150-200 mmoles.m^{-2} (fig. 8). Sa valeur moyenne, égale à 220 mmoles.m^{-2} , correspond à 22 % de la valeur moyenne du COP. La fraction du carbone phyto-

planctonique, C_{ph}/COP , varie entre 15 et 55 % (fig. 8). L'évolution de la chlorophylle *a*, $Chl\ a$, est semblable à celle du carbone phytoplanctonique (fig. 9). Comme ce dernier, elle présente des valeurs maximales fin novembre (110 mg.l^{-1}), fin janvier (160 mg.l^{-1}) et début mars (200 mg.l^{-1}). Toutefois, elle chute moins vite que le carbone phytoplanctonique au cours des deux semaines qui précèdent la mortalité de poissons, et croît plus rapidement une semaine après l'événement. En l'absence de données sur le C_{ph} , $Chl\ a$ est communément utilisée pour estimer la fraction du seston de nature phytoplanctonique (par exemple, LEMASSON *et al.*, 1981). Une

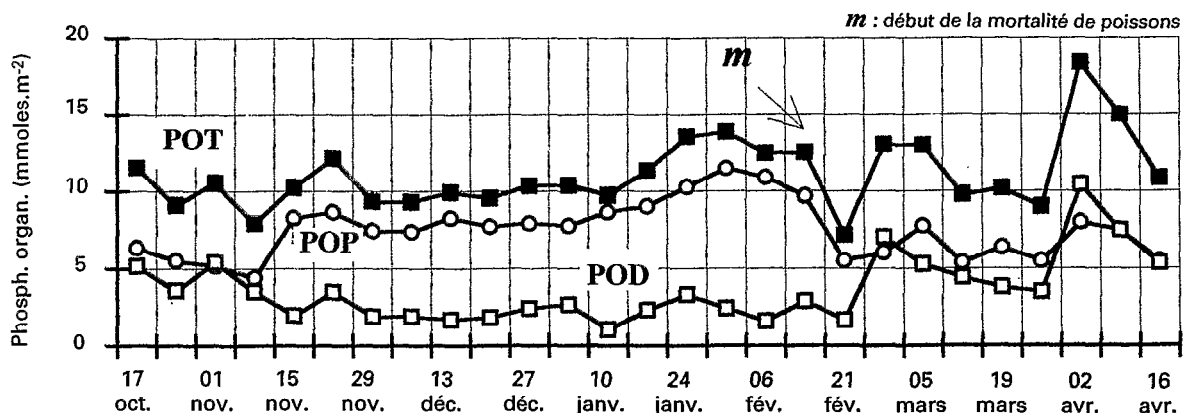


FIG. 7. — Évolution des teneurs des eaux en phosphore organique total, POT, particulière, POP, et dissous, POD, au cours de la période d'étude.
Concentration of total organic phosphorus, POT, particular organic phosphorus, POP, and dissolved organic phosphorus, POD, during the study period.

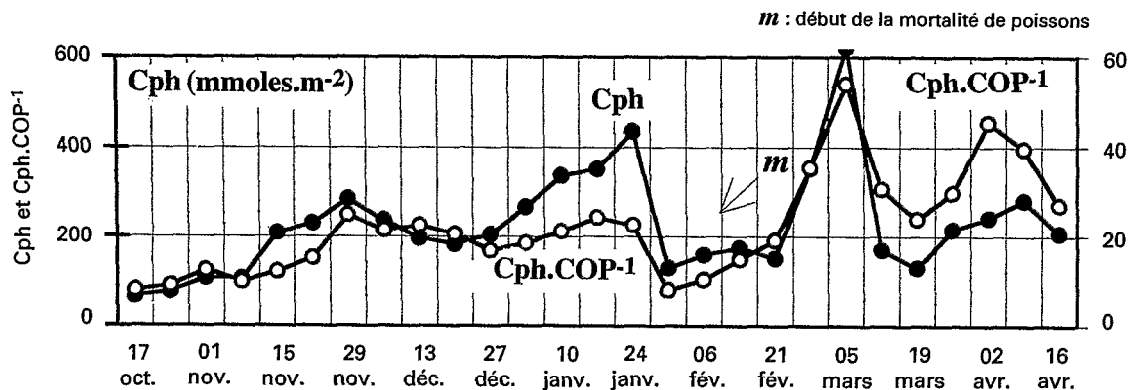


FIG. 8. — Évolution des teneurs des eaux en carbone phytoplanctonique, C_{phytO} , au cours de la période d'étude, et du rapport $C_{\text{phytO}}/\text{COP}$.

Concentration of the phytoplankton carbon, C_{phytO} , and the $C_{\text{phytO}}/\text{COP}$ quotient during the study period.

régression linéaire est établie entre COP et Chl a , et il est admis que, au point où la concentration en Chl a est égale à 0, COP représente la valeur moyenne du carbone non phytoplanctonique. Selon cette méthode de calcul, C_{ph} est égal à 24 % du COP. En reprenant le même calcul et en remplaçant les données de Chl a par celles de C_{ph} , le pourcentage devient égal à 27 %, soit une valeur légèrement supérieure à celle obtenue directement du rapport C_{ph}/COP .

Les teneurs de NID dans les eaux interstitielles (sous forme de NH_4^+) ont varié entre 25 $\mu\text{moles.l}^{-1}$ (époque de floraison des Cyanophyceae) et 75 $\mu\text{moles.l}^{-1}$ (au moment de la mortalité de poissons), tandis que celles de PID ont progressivement

augmenté de 2 à 6 $\mu\text{moles.l}^{-1}$ durant la période d'étude (fig. 10).

La lagune de la Barra peut être le siège de soudains et importants renouvellements d'eaux lors des crues fluviales ou encore lors d'intrusions marines de grandes amplitudes par le canal de Guarapina. La salinité de ses eaux peut tomber à 1-2 ‰ dans le premier cas et monter jusqu'à 15 ‰ dans le second. On peut s'attendre à ce que la distribution des éléments biogéniques s'en trouve modifiée, du moins momentanément. En fait, durant la période d'étude, de telles situations extrêmes ne sont pas apparues. La salinité des eaux est passée progressivement de 3 ‰ à 6 ‰. Toutefois, son retour brutal à 3 ‰, début avril, a été la conséquence des fortes

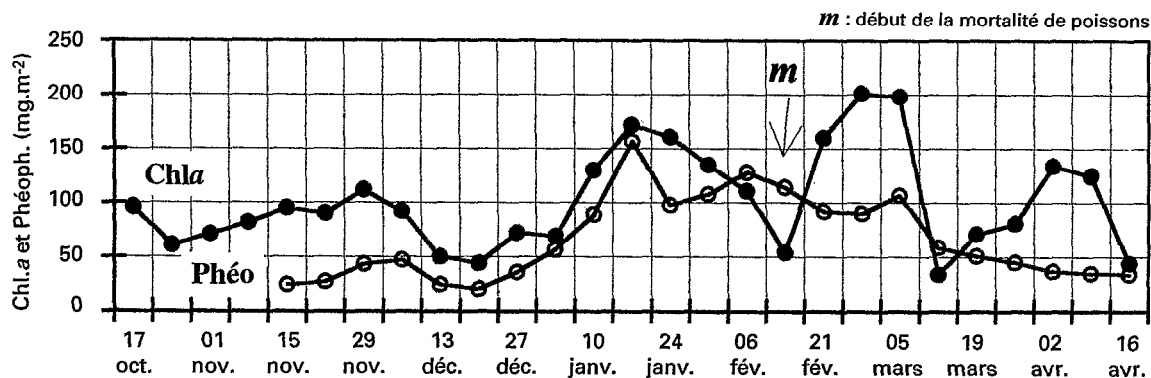


FIG. 9. — Évolution des teneurs des eaux en chlorophylle a , Chl a , et phéophytine, Phéo, au cours de la période d'étude.

Concentration of chlorophyll, Chl a , and pheophytin, Phéo, during the study period.

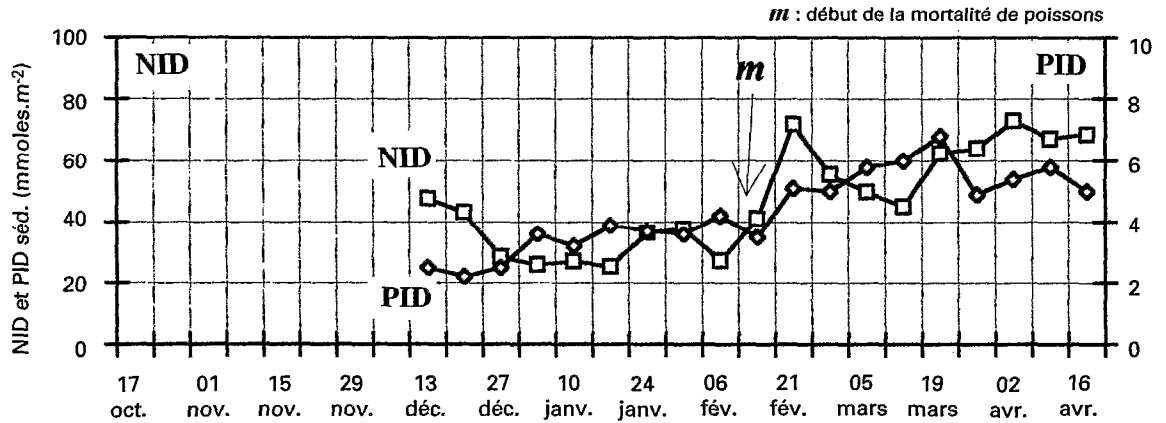


FIG. 10. — Évolution des stocks d'azote minéral dissous, NIDs, et de phosphore minéral dissous PIDs, dans la couche superficielle de sédiment (entre 0 et 20 cm), au cours de la période d'étude.
 Evolution of the pools of dissolved inorganic nitrogen, NIDs and phosphorus, PIDs in superficial sediment (0 to 20 cm) pore waters, during the study period.

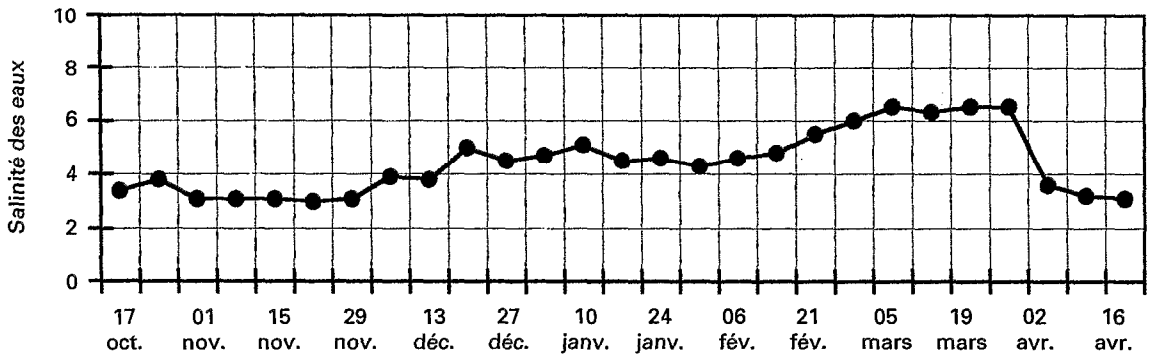


FIG. 11. — Évolution de la salinité des eaux au cours de la période d'étude.
 Water salinity during the study period.

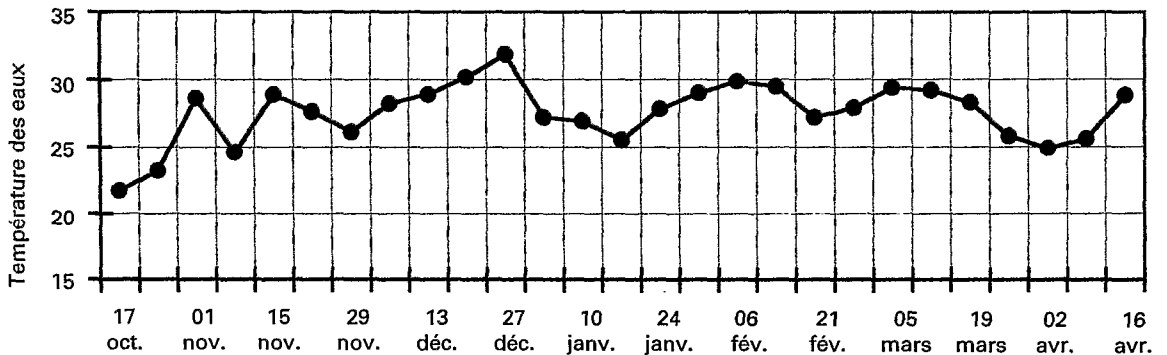


FIG. 12. — Évolution de la température des eaux au cours de la période d'étude.
 Water temperature during the study period.

pluies qui sont tombées dans la région fin mars (fig. 11). La température de l'eau, exprimée en moyenne journalière, a oscillé le plus fréquemment entre 25 et 30 °C, présentant un minimum de 23 °C en début d'étude et un maximum de 33 °C en fin d'année (fig. 12).

DISCUSSION

Indices d'eutrophisation

La définition de l'état trophique d'un milieu est ambiguë car, selon le paramètre choisi ou l'époque de l'année considérée, le milieu peut être classé dans un état ou un autre. De plus, une eau considérée eutrophe ne présente pas obligatoirement tous les caractères négatifs de l'eutrophisation, tandis qu'une eau oligotrophe peut montrer occasionnellement des signes de nuisance (RAST et HOLLAND, 1988). En raison de ces incertitudes, l'Organisation pour la coopération et le développement économique (OECD, 1982) propose une classification qui reconnaît un certain chevauchement entre les états trophiques. Cette classification permet d'évaluer, en fonction le plus fréquemment des valeurs de la Chlorophylle *a*, $Chl\ a$, ou encore de celles du phosphore total, P_T , la probabilité du milieu de se trouver dans un état trophique déterminé. Dans le cas de la lagune de la Barra, $Chl\ a$ et P_T donnent des conclusions très semblables. Lorsque leurs valeurs sont minimales (au début et à la fin de la période d'étude notamment), la probabilité du milieu de se trouver dans les états eutrophe et hypereutrophe est respectivement de 15 et 85 %. Quand ces valeurs sont maximales (à l'époque de la floraison de Cyanophyceae et deux-trois semaines après la mortalité de poissons), les probabilités d'eutrophie et d'hypertrophie deviennent égales respectivement à 5 et 95 %. En toute rigueur, pour utiliser la classification de l'OCDE, il faut considérer des valeurs moyennes annuelles de $Chl\ a$ et de P_T . Les résultats obtenus ultérieurement sur deux cycles annuels confirment ces résultats (CARMOUZE, *comm. pers.*).

Les rapports COP/COD et PID/ P_T (P_T désigne le phosphore total) sont également utilisés comme indicateurs de la condition trophique du milieu. COP/COD, exprimé en concentrations molaires, est bas en milieu oligotrophe (0,1 pour le milieu marin) et proche de 1 dans les milieux très fortement eutrophisés (SEKI, 1982). Il est en moyenne égal à 0,7 dans la lagune de la Barra, soulignant à nouveau son caractère fortement eutrophisé. PID/ P_T est de l'ordre de 0,1 dans les lacs oligotrophes et approche 1 dans les lacs eutrophes (HARRIS, 1986). C'est le recyclage très rapide des nutriments dans les milieux oligotrophes qui explique la faible valeur du rapport PID/ P_T , en

maintenant les concentrations en PID très basses. Cette caractéristique se retrouve également dans certains milieux tropicaux eutrophes et peu profonds, à métabolisme rapide. Dans la lagune de la Barra, le taux de renouvellement de la biomasse phytoplanctonique est 1,1 par jour (en moyenne, 227 mmoles de C phytoplanctonique par mètre carré et 194 mmoles de C organique produit par mètre carré et par jour, d'après CARMOUZE *et al.*, 1994). Ce taux est beaucoup plus élevé que ceux qui sont attribués aux milieux eutrophes : < 10 % par jour (HARRIS, 1986). En somme, il s'avère important de faire une distinction entre les milieux eutrophes à métabolisme rapide de ceux à métabolisme lent.

L'appauvrissement du milieu en azote en début de saison chaude

Il est admis que la composition de la matière particulaire marine, qui présente des rapports C/N/P remarquablement uniformes et en moyenne égaux à 106/16/1 (REDFIELD *et al.*, 1963), est représentative d'un phytoplancton dans un état nutritionnel équilibré et proche des conditions optimales de croissance (GOLDMAN *et al.*, 1979). Cette hypothèse est souvent appliquée pour les milieux continentaux (STUMM, 1983; HARRIS, 1986). Les écarts observés entre les rapports C/N/P du seston et ceux correspondants de REDFIELD *et al.* sont souvent utilisés comme indicateurs de l'état nutritionnel du phytoplancton et détecteurs d'une éventuelle carence du milieu en N ou P.

L'interprétation des données de la composition élémentaire du seston en termes de composition phytoplanctonique n'est acceptable que dans la mesure où la fraction détritique est négligeable et/ou de composition voisine de celle du phytoplancton. Dans la lagune de la Barra, qui est un milieu de faible profondeur ($\approx 1\text{ m}$), la fraction détritique est loin d'être négligeable : augmentée de la fraction vivante non phytoplanctonique du seston, elle est 4 fois plus importante que celle du phytoplancton (fig. 8). Mais il est admis que, lorsque le taux de renouvellement de la matière est élevé (cas de la lagune de la Barra, comme il vient d'être vu), la différence entre la composition du matériel vivant et celle du détritique est faible (HARRIS, 1986; HEALEY et HENDZEL, 1980; HECKY *et al.*, 1993). Ainsi, en première approximation, nous allons assimiler la composition du phytoplancton à celle du seston.

Les rapports COP/NOP/POP, relatifs aux trois périodes considérées, P_1 , P_2 et P_3 , sont successivement égaux à 143,5/6,0/1, 167/5,7/1 et 135,5/6,3/1 (tabl. I). Quelle que soit la période envisagée, les rapports moyens de N/C et N/P sont beaucoup plus bas que ceux de référence, ce qui, selon ce critère, met en

TABLEAU II

Valeurs des rapports N/C, N/P et P/C du seston relatives à la période totale de l'étude (P₁), à la période à prédominance de Cyanophyceae (P₂) et à l'ensemble des deux périodes situées avant et après la prédominance de Cyanophyceae (P₃).

Les rapports sont calculés à partir de concentrations molaires

N/C, N/P and P/C sestonic quotients of the total study period (P₁), of the Cyanophyceae bloom period (P₂) and of both period before and after bloom phase (P₃). Quotients are calculated from molar concentrations

Valeurs	Période P ₁			Période P ₂			Période P ₃		
	N/C	N/P	P/C	N/C	N/P	P/C	N/C	N/P	P/C
Valeurs issues des données	0,042	6,066	0,007	0,033	5,63	0,006	0,046	6,30	0,007
Valeurs fournies par le modèle	0,117	14,4	0,008	0,117	14	0,008	0,117	14,5	0,008

évidence une carence du milieu en azote, principalement lors de la période de dominance des Cyanophyceae. D'après les taux de C/P, le milieu serait également carencé en P (notamment lors de la dominance des Cyanophyceae), mais en degré bien moindre, de sorte que le facteur limitant serait l'azote.

Vollenweider et Harris (*in* HARRIS, 1986) montrent, à l'issue d'une ample étude de compilation sur divers systèmes continentaux, que ces rapports sont fonction de l'état trophique du milieu; ils ont établi, à partir de régressions exponentielles, les corrélations suivantes: $[COP] = 88 \times [POP]^{0,882}$ et $[NOP] = 12,1 \times [POP]^{0,882}$ avec $[COP] = 7,27 \times [NOP]$ (ici, les concentrations sont exprimées en unité de masse). Dans le cas de la lagune de la Barra, selon ces relations et compte tenu des teneurs en POP rencontrées au cours de ces différentes périodes, les rapports attendus de C/N/P devraient être égaux à 123/14,4/1 pour P₁, 119,5/14/1 pour P₂ et 124/14,5/1 pour P₃. La comparaison des valeurs des rapports N/C, N/P et P/C provenant des données et celles données par ce modèle (tabl. II) montre que les rapports N/C et N/P du matériel sestonique

sont toujours bien inférieurs à ceux correspondants de cette nouvelle référence, quelle que soit la période considérée, témoignant de la carence du seston en N. Au contraire, les valeurs mesurées du rapport P/C, qui sont très proches de celles calculées par le modèle, ne montrent pas de pénurie de P par rapport à C.

Il est possible d'évaluer de façon plus analytique l'état nutritionnel du phytoplancton, en comparant les concentrations intracellulaires en N et P avec les concentrations minimales des mêmes éléments, qui correspondent aux seuils au-dessous desquels il n'y a plus de croissance. Ces concentrations minimales, appelées quotas de subsistance, Q_N pour N et Q_P pour P, sont fonction de l'espèce considérée (DROOP, 1973, 1974, 1975; SHUTER, 1978, DUFOUR *et al.*, 1981). SHUTER (1978) propose pour des populations monospécifiques en culture les valeurs de Q_N et Q_P qui sont regroupées dans le tableau III.

Les valeurs de NOP/COP relatives aux périodes P₁, P₂ et P₃ sont égales respectivement à 0,0422, 0,0337 et 0,0462. Elles tombent dans l'intervalle des concentrations intracellulaires en azote considérées

TABLEAU III

Gamme des valeurs de concentrations intracellulaires minimales (quotas de subsistance) du phytoplancton en azote, Q_N, et en phosphore, Q_P, établie par SHUTER (1978)

Minimum values of phytoplankton intracellular concentrations (subsistence quotas) in nitrogen, Q_N, and in phosphorus, Q_P, from SHUTER (1978)

	Minimum	Maximum	Moyenne	Écart type	Nombre d'espèce
Q _P × 10 ⁻³	0,2	7,6	1,8	1,6	18
Q _N × 10 ⁻²	1,0	8,6	4,4	2,2	23

comme minimales. Ainsi, selon ces données, il ne peut y avoir accroissement supplémentaire de la biomasse phytoplanctonique sans apport supplémentaire d'azote. Dans ces conditions, la tendance de l'écosystème est de favoriser les espèces à plus faible quotas de subsistance, à savoir les organismes de petite taille et, parmi ceux-ci, les procaryotes qui ont des Q_N deux à trois fois plus faibles que celui des eucaryotes (SHUTER, 1978). C'est bien ce qui est vérifié. Sur l'ensemble de la période, la communauté est principalement représentée par des espèces de petite taille $< 5 \mu\text{m}$ (DOMINGOS *et al.*, 1994). L'augmentation de COP que l'on observe à l'entrée de la période P_2 s'explique, non seulement par une légère augmentation de NOP, mais surtout par l'évolution d'une population phytoplanctonique mixte à une population monospécifique de *Synechocystis*, de Q_N plus faible (fig. 2). Les valeurs de POP/COP relatives aux périodes P_1 , P_2 et P_3 sont égales respectivement à 0,0069, 0,0061 et 0,0074. Ces valeurs se situent à la limite supérieure de l'intervalle des quotas de subsistance définis par Shuter, de sorte que P, notamment comparé à N, ne peut être considéré comme un facteur limitant de la biomasse phytoplanctonique.

Sachant qu'au cours de la décomposition d'un matériel organique, la libération de P est en moyenne plus rapide que celle de N et que cette dernière est plus rapide que celle de C, on peut s'attendre à ce que le matériel vivant possède un rapport C/N et surtout un rapport C/P moins élevés que ceux que nous avons considérés. Conclure que N ou P est un facteur limitant par rapport à C est donc sujet à critiques. En revanche, le rapport N/P du matériel vivant est plus bas, ou au plus égal à celui du seston, ce qui signifie que, si une carence en N par rapport à P est notée sur du matériel sestonique, cette carence serait accentuée si l'on pouvait considérer le matériel vivant.

Adaptation des Cyanophyceae à la pénurie d'azote

Le NOD présente des concentrations minimales à l'époque de prédominance de *Synechocystis aquatilis* f. *salina* (fig. 3). Cette concomitance apparaît être le résultat d'une adaptation au manque d'azote. Cette espèce maintiendrait une activité métabolique élevée tout en conservant une grande partie de ses protéines, en réduisant notamment son excrétion de NOD (SMETACEK et POLLEHNE, 1986). Cette hypothèse se vérifierait également en mars, où l'on observe à nouveau une diminution momentanée de la teneur en NOD qui coïncide avec une augmentation de courte durée de Cyanophyceae.

Au contraire du NOD, le COD présente des concentrations maximales lors de la floraison des *Synechocystis* (fig. 4). Le manque d'azote a eu pour

effet de freiner, voire de stopper la croissance des algues, sans pour autant réduire leur activité photosynthétique (CARMOUZE *et al.*, 1994). Ces dernières ont dû augmenter leur taux d'excrétion en COD. En milieu de culture appauvri en azote, *Synechocystis* s'est effectivement mis à excréter des carbohydrates en excès (NASCIMENTO, *comm. pers.*).

Au cours de cette période de floraison, le milieu s'enrichit progressivement d'environ 35mmoles.m^{-2} en NOP. La présence de Cyanophyceae laisse penser que cet enrichissement vient d'une assimilation de N_2 dissous. L'importante augmentation de COD lors de cette période de dominance des Cyanophyceae a certainement conduit à l'apparition de micro-environnements réducteurs (agrégats de matière organique-Cyanophyceae-bactéries) qui représentent des sites favorables à ce processus. Toutefois, la présence de *Synechocystis* ne constitue pas une preuve suffisante car, parmi ces dernières, peu de souches sont capables de fixer N_2 (EL HAG, 1986).

Théoriquement, le processus de fixation d'azote entraîne une modification des rapports de production et de consommation biologique, respectivement de O_2 et CO_2 durant le jour $(\Delta\text{O}_2/\Delta\text{CO}_2)_j$ et de CO_2 et O_2 pendant la nuit $(\Delta\text{CO}_2/\Delta\text{O}_2)_n$: $(\Delta\text{O}_2/\Delta\text{CO}_2)_j$ augmente, tandis que $(\Delta\text{CO}_2/\Delta\text{O}_2)_n$ diminue (CARMOUZE *et al.*, 1994). Il a été effectivement observé, lors de la floraison des Cyanophyceae, des valeurs de $(\Delta\text{O}_2/\Delta\text{CO}_2)_j$ supérieures à la moyenne (1,35 contre 1,03) et des valeurs de $(\Delta\text{CO}_2/\Delta\text{O}_2)_n$ inférieures à la moyenne (0,62 contre 0,82) (CARMOUZE *et al.*, 1994). Toutefois, il est hasardeux de tirer des conclusions sur la fixation effective de N_2 à partir uniquement des variations de ces rapports car d'autres processus, tels que la photo-oxydation de substances organiques et minérales dans la couche d'eau de surface, peuvent avoir le même effet (LAANE *et al.*, 1985). De plus, rappelons que de nombreux travaux montrent que les taux de fixation d'azote moléculaire sont généralement faibles en milieu estuarien et côtier (NIXON *et al.*, 1980; HOWARTH *et al.*, 1988; LEVINE et SCHINDLER, 1992).

L'enrichissement du milieu pélagique en NOP au cours de la floraison des Cyanophyceae peut également venir d'une modification du régime de régénération des nutriments. Les teneurs moyennes des eaux interstitielles de la couche de 0 à 20 cm du sédiment superficiel en NID (ou plus précisément en NH_4^+), qui ont baissé au début de la prédominance des Cyanophyceae et se sont maintenues basses jusqu'au moment de la mortalité de poissons, indiquent que la contribution du sédiment superficiel au recyclage de N a diminué durant cette période, ou encore que la régénération de NH_4^+ s'est accélérée au sein de la colonne d'eau. Une plus grande quantité d'azote serait ainsi retenue dans le milieu pélagique.

Origine du déficit d'azote dans le milieu

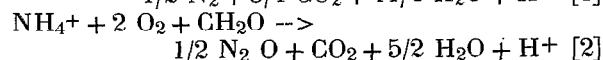
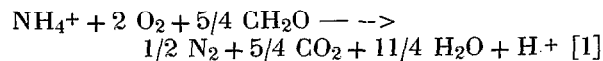
La carence de N par rapport à P peut venir d'apports allochtones déjà appauvris en N (ou enrichis en P), qui présentent un rapport N/P bas, et/ou de processus *in situ* responsables d'une élimination partielle d'azote. Sachant qu'au cours du temps, un élément donné peut passer d'une forme à une autre, c'est-à-dire d'un stock à un autre, il est nécessaire pour mieux évaluer un gain ou une perte en N ou P dans le milieu d'utiliser les données qui représentent la somme des diverses formes particulières et dissoutes de N et P, du moins la somme de celles déterminées analytiquement ($N_T = NOP + NOD + NID$ et $P_T = POP + POD + PID$).

Nous ne disposons pas de données directes sur les apports allochtones (eaux de rivières, eaux riveraines de ruissellement et précipitation) en N et P. D'après la littérature, en milieux tropicaux, les valeurs de N_T/P_T sont comprises entre 40 et 50 pour les eaux de ruissellement des zones forestières et cultivées (BRUIJZEEL, 1991; UTTORMARK *et al.*, 1974) et entre 8 à 10 pour les eaux de ruissellement en zone urbaine (UTTORMARK *et al.*, 1974; LOEHR, 1974). Des valeurs intermédiaires de l'ordre de 15 sont données pour les eaux tropicales (BRUIJZEEL, 1991). En fonction de ces données et compte tenu de l'occupation des sols d'un bassin versant de 390 km² (≈ 30 % de forêts, 70 % de terres cultivées et la présence de la ville de Maricá de 25 000 hab.), on peut raisonnablement estimer que le rapport N_T/P_T des apports à la lagune est compris entre 15 et 30. Cette gamme de valeur comparée à celle déterminée dans le milieu (en moyenne 12) met en évidence une perte d'azote *in situ*.

La perte de N_T a principalement eu lieu au début de la période d'étude, de la mi-octobre à la fin novembre (fig. 6). Le rapport N_T/P_T est passé en l'espace d'un mois d'une valeur de 20 (probablement proche de celle du rapport N_T/P_T des apports allochtones) à 10. La dénitrification est le processus auquel on pense en premier pour expliquer cette perte. Elle est fréquente en milieux eutrophisés (DOWNING et McCauley, 1992) et plus spécialement dans les systèmes côtiers (SEITZINGER, 1988; LEVINE et SCHINDLER, 1992); elle se développe principalement dans des eaux pauvres en oxygène et riches en matière organique, mais toutefois suffisamment oxygénées pour permettre l'oxydation de l'ammonium en nitrate (SEITZINGER, 1988). Dans la lagune de la Barra, ces conditions sont rencontrées dans la couche colloïdale située à l'interface eau-sédiment. La dénitrification est précédée de la production de nitrate par oxydation bactérienne de l'ammonium: $NH_4^+ + 2 O_2 \rightarrow NO_3^- + H_2O + H^+$.

Elle conduit à la production de N_2 et/ou N_2O .

Le bilan chimique, selon le gaz produit, est le suivant :



Dans les deux cas, la dénitrification, qui produit des protons, provoque une diminution de l'alcalinité des eaux. Effectivement, il a souvent été observé une baisse de l'alcalinité des eaux prélevées à l'interface eau-sédiment par la technique de la bougie poreuse (CARMOUZE, *comm. pers.*). Cette baisse n'est pas pour autant concluante, car elle peut être également imputable à l'oxydation du sulfure produit par la sulfato-réduction dans la couche superficielle du sédiment. Par ailleurs, toujours en se référant aux équations [1] et [2], $(\Delta O_2/\Delta CO_2)_j$ diminue en présence de dénitrification, tandis que $(\Delta CO_2/\Delta O_2)_n$ augmente (CARMOUZE *et al.*, 1994). Il est effectivement observé, de la mi-octobre à la fin novembre, des valeurs de $(\Delta O_2/\Delta CO_2)_j$ inférieures à la moyenne de l'ensemble de la période (0,75 contre 1,05) et des valeurs de $(\Delta CO_2/\Delta O_2)_n$ supérieures à la moyenne (1,20 contre 0,84). La dénitrification paraît bien être responsable de ces différences.

Un examen plus détaillé de l'évolution du rapport N_T/P_T , au cours de la période étudiée, montre que sa baisse vient principalement d'une diminution de N_T (plus précisément de NOD et, à un degré moindre, de NOP). POD diminue également mais POP augmente, de sorte que P_T reste constant (fig. 7). Le rapport N_T/P_T se maintient à des valeurs basses le restant de la période, ce qui implique une perte moins importante mais continue d'azote si l'on admet que le rapport N_T/P_T des apports reste > 15.

La quantité de NOD qui a diminué progressivement d'octobre à janvier de 125 mmol.m⁻² environ ne se retrouve pas dans les stocks de matière organique sestonique et de nutriments (fig. 4 et 5). Il est également peu probable qu'elle soit passée dans le compartiment benthique, car ce transfert impliquerait un accroissement du taux de floculation de matière organique dissoute qui viendrait de mélanges d'eaux de salinités bien distinctes (SHOLKOWITZ, 1976), ce qui n'a pas été le cas. La perte de N_T ne semble atteindre que NOD. En fait, cette perte peut venir également d'une perte de NOP. Dans ce cas, cette dernière serait compensée par un gain équivalent de N provenant de NOD. Cette redistribution résulterait d'une diminution du taux d'excrétion phytoplanctonique de NOD, en réponse à une forte demande de la communauté planctonique en N. Il est intéressant de noter que le phosphore a présenté une évolution semblable. En effet, bien que P_T se soit maintenu constant, il y a probablement eu un transfert de POD à POP lorsque la biomasse

algale a augmenté. Le taux d'excrétion phytoplanctonique en POD a dû également diminuer.

La pénurie en azote et la mortalité de poissons

La carence du milieu en azote est très probablement à l'origine de la mortalité de poissons. Elle a dû avoir un effet sélectif important sur l'évolution de la composition planctonique, conduisant à la prédominance de *Synechocystis* fin décembre. Dans un premier temps, cette espèce a favorisé un recyclage plus ample de N dans le milieu pélagique et en a tiré profit par un gain de N. Un mois plus tard, elle a présenté des signes de déclin (excrétion élevée de COD, accroissement de sa teneur en phéophytine par rapport à celle de chlorophylle), victime probablement de sa croissance. Certains signes nous font penser qu'elle a modifié son comportement métabolique à cette époque. La couleur marron rougeâtre prise quelques jours avant la mortalité de poissons (DOMINGOS *et al.*, 1994) pourrait être la conséquence directe d'une dégradation des phycobilipigments qui aurait été provoquée par une forte carence en azote (le rapport NOP/POP est égal à 5-6 à cette époque là). Il est en effet bien établi que les Cyanophyceae, lors de stress nutritionnels, peuvent dégrader leurs phycobiliprotéines pour en récupérer l'azote qui leur manque (CARR, 1988). Selon AZEVEDO et CARMOUZE (1994), l'emprunt de ces voies métaboliques secondaires aurait conduit à la production de toxines qui auraient été fatales à un poisson filtreur, *Brevoortia tyrannus* (Clupeidae). Cette hypothèse est étayée par les résultats sur le métabolisme de l'écosystème (CARMOUZE *et al.*, 1994) et par ceux sur la communauté phytoplanctonique (DOMINGOS *et al.*, 1994).

Conséquences de la mortalité de poissons

La décomposition des poissons a provoqué une brutale augmentation des nutriments. Les teneurs de NID et PID (ou plus précisément NH_4^+ et PO_4^{3-}), qui ne dépassaient pas $1-2 \mu\text{moles.l}^{-1}$, au cours de la semaine qui a précédé la mortalité, ont atteint des concentrations respectivement égales à 75 et $6,5 \mu\text{moles.l}^{-1}$ quatre jours après le début de la mortalité. Si l'on admet que les $75 \mu\text{moles.l}^{-1}$ proviennent de la décomposition des poissons et que l'azote N représente 2,8 % du poids frais chez un Clupéidé, un calcul simple donne une mortalité de 350 kg de poissons par hectare. Une partie de la minéralisation a eu lieu au niveau du sédiment comme le montre la brusque augmentation des teneurs de NID dans les eaux interstitielles (fig. 10). Le rapport NID/PID qui est devenu égal à 11,5 correspond à une valeur un peu plus élevée que prévu,

sachant que le rapport N/P du poisson est de l'ordre de 8,5 (NEEL *et al.*, 1973). Cette différence peut être due à une absorption partielle de PO_4^{3-} sur le matériel organo-argileux présent dans le milieu.

L'évolution comparée des quantités de nutriments, NID et PID, au cours des semaines suivantes, tend à confirmer le besoin élevé du milieu en azote (fig. 5). Le stock de NID est retombé en moins de trois semaines à son niveau de la période précédant la mortalité, tandis que le stock de PID s'est maintenu élevé jusqu'à la mi-avril. Toutefois, cet azote supplémentaire n'est pas passé dans le seston car la biomasse phytoplanctonique, à l'exception d'un pic éphémère de Chlorophyceae fin mars, n'a pas augmenté. Il s'est retrouvé en grande partie dans la biomasse zooplanctonique, qui a rapidement augmenté deux semaines après la mortalité de poissons (ARCIFA *et al.*, 1994), et dans NOD qui a doublé un mois après la mortalité. L'accroissement de NOD pourrait venir principalement de l'excrétion zooplanctonique.

À la suite de la mortalité, le sédiment a plus largement contribué au recyclage des nutriments, comme le montre l'augmentation des concentrations de NH_4^+ dans les eaux interstitielles. La légère baisse des concentrations de NID_{sed} , enregistrée début mars, pourrait s'expliquer par le redémarrage de la croissance phytoplanctonique (fig. 9). Les teneurs de PID_{sed} semblent moins directement liées à l'activité du milieu pélagique (fig. 9). Elles ont augmenté progressivement de la mi-décembre à la mi-mars sans présenter, comme dans le cas de l'azote, des valeurs élevées après la mort des poissons. Cette différence s'expliquerait en partie par le fait que les détritiques en décomposition sur le sédiment représentaient un matériel déjà évolué plus appauvri en P qu'en N : NID/PID dans le sédiment est de l'ordre de 10, tandis que le N/P sestonique est en moyenne de 6. Une bonne part du PO_4^{3-} libéré a pu également se retrouver adsorbée au matériel argilo-colloïdal présent dans le milieu.

CONCLUSION

La lagune de la Barra se classe parmi les milieux fortement eutrophisés selon les critères retenus par l'OCDE. Mais elle possède certains attributs des milieux oligotrophes-mésotrophes : des teneurs en PID très basses par rapport au P_T , un taux de renouvellement du carbone phytoplanctonique élevé. Cette contradiction vient probablement du fait que les relations empiriques qui définissent le statut trophique d'un milieu ont été établies par opposition entre milieux eutrophisés à métabolisme lent et

milieux oligotrophes à métabolisme obligatoirement rapide. Or, la lagune de la Barra fait partie des systèmes eutrophisés à métabolisme rapide. Il s'avère donc important de revoir les critères associés au métabolisme et de distinguer les milieux eutrophes à métabolisme rapide de ceux à métabolisme lent.

L'appauvrissement du milieu en azote par rapport au phosphore en début de saison chaude a été probablement le résultat d'une dénitrification qui expliquerait également à cette époque les valeurs basses des rapports de production et consommation biologiques, respectivement de O_2 et CO_2 durant le jour ($\Delta O_2/\Delta CO_2$)_j et de CO_2 et O_2 pendant la nuit ($\Delta CO_2/\Delta O_2$)_n). La perte en N s'est principalement manifestée par une chute de NOD. Elle a pu provenir d'une perte initiale de NOP qui aurait été partiellement compensée par un gain issu de NOD. Cette redistribution de N dans le milieu se serait réalisée grâce notamment à une réduction des taux d'excrétion du phytoplancton en NOD, en réponse à une forte demande de la communauté en N. Au bout de cette phase initiale, qui va jusqu'à la fin décembre, le phytoplancton s'est retrouvé très fortement carencé en N par rapport à P (N/P phytoplanctonique ≤ 5). Ces conditions sélectives ont privilégié le développement d'une espèce de Cyanophyceae, *Synechocystis aquatilis* f. *salina*.

Une augmentation de NOP a coïncidé avec la floraison de cette espèce. Il est possible qu'elle ait acquis l'azote supplémentaire par le processus de fixation de N_2 dissous [des effets secondaires prévisibles, tels que l'augmentation de ($\Delta O_2/\Delta CO_2$)_j et la diminution de ($\Delta CO_2/\Delta O_2$)_n ont été observés]. Cet enrichissement en NOP peut également résulter d'un recyclage plus efficace de N dans le milieu pélagique et d'une moindre participation des sédiments à ce recyclage, comme le montre la baisse de NID dans l'eau interstitielle. Grâce à ces diverses adaptations du milieu (dominance des Cyanophyceae et modification du cycle de N), la carence de N par rapport à P a été ressentie au niveau de l'activité métabolique. Au cours des deux étés suivants, toujours sous la dominance de *Synechocystis*, mais en condition d'équilibre nutritionnel, l'activité n'a pas été supérieure (CARMOUZE, *comm. pers.*).

La limitation en N se serait manifestée dans un premier temps par une réduction du taux d'excrétion de NOD, puis par une forte excrétion de COD. La couleur rouge-marron prise par les Cyanophycées une semaine avant pourrait leur venir d'une dégradation de phycobilipigments qui libérerait l'ultime réserve intracellulaire d'azote (CARR, 1988). L'em-

prunt de cette voie secondaire aurait conduit à la production de toxines fatales à *Brevoortia tyrannus*, une espèce de poisson filtreur (AZEVEDO et CARMOUZE, 1994). Cette hypothèse qui soutient que la carence en azote est à l'origine de la mortalité de poissons a été vérifiée au cours des deux étés suivants : en l'absence de limitation en N, les floraisons de *Synechocystis aquatilis* f. *salina* se sont également développées, sans pour autant provoquer des mortalités de poissons (CARMOUZE et DOMINGOS, *comm. pers.*).

Les apports de nutriments venant de la décomposition de poissons ont immédiatement provoqué une série de changements dans la composition de la communauté phytoplanctonique. Aux Chlorophyceae, qui se sont développées en premier, ont succédé des organismes de plus grande taille : Prasinophyceae, Bacillariophyceae, et Dinophyceae qui ont dominé à tour de rôle dans cet ordre (DOMINGOS *et al.*, 1994). Ces changements ont favorisé le développement de rotifères puis de copépodes qui, avant la mortalité, se trouvaient en très faible abondance. La biomasse phytoplanctonique, à l'exception de la courte période qui a connu l'explosion de Chlorophyceae quelques jours après la mortalité, s'est maintenue relativement basse en raison, en grande partie, du broutage exercé par le zooplancton (ARCIFA *et al.*, 1994). Le stock de NID en provenance de la décomposition des poissons se serait trouvé transféré en moins de trois-quatre semaines vers les niveaux trophiques supérieurs. La chute du stock de PID n'a eu lieu qu'un mois plus tard, conséquence d'une moins grande demande des organismes en P qu'en N. L'apport de nutriment par les poissons n'a pas eu pour effet de compenser le déficit de N par rapport à P au niveau du seston, comme en attestent les valeurs des rapports NOP/POP qui sont restées relativement basse en fin de période d'étude. Cette situation a pu être engendrée par une nouvelle phase de dénitrification notable.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Bias Farias qui a assuré une grande partie du travail de prélèvement, Sandra M. F. O. Azevedo pour ses suggestions sur la physiologie des algues et pour la bibliographie qu'elle nous a fournie, le département de Géochimie de l'université fédérale Fluminense qui a servi d'infrastructure de base pour la réalisation de ce travail et l'Orstom (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération) qui a financé les travaux de terrain. Nous remercions également Jacques Lemoalle pour la révision du texte.

RÉFÉRENCES

- ARCIFA (M. S.), CASTILHO (M. S. M.), CARMOUZE (J.-P.), 1994 — Composition et évolution du zooplancton dans une lagune tropicale (Brésil) au cours d'une période marquée par une mortalité de poissons. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 251-263.
- AZEVEDO (S. M. F. O.), CARMOUZE (J.-P.), 1994 — Une mortalité de poissons dans une lagune tropicale (Brésil) durant une période de dominance de Cyanophyceae. Coincidence ou conséquence? *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 265-272.
- BARROSO-VANACÔR (L.), PERRIN (P.), CARMOUZE (J.-P.), 1994 — Le système lagunaire de Maricá-Guarapina (Brésil) et ses modifications écologiques récentes d'origine anthropique. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 189-197.
- BERNARDES (C. M. C.), 1952 — Tipos de clima do Estado do Rio de Janeiro. *Revta bras. Geogr.*, 14 : 57-80.
- BRUIJNZEEL (L. A.), 1991 — Nutrient input-output : budgets and tropical forest ecosystems : A review. *J. Trop. Ecol.*, 7 : 1-27.
- CARMOUZE (J.-P.), 1995 — *Metabolismo dos ecossistemas aquáticos*. São Paulo, édit. E. Blücher, 266 p.
- CARMOUZE (J.-P.), VASCONCELOS (P.), 1992 — The eutrophication of the lagoon of Saquarema, Brazil. *Science of the Total Environment*, Sup. : 851-859.
- CARMOUZE (J.-P.), KNOPPERS (B.), VASCONCELOS (P.), 1991 — Metabolism of a subtropical Brazilian lagoon. *Biogeochemistry*, 14 : 129-148.
- CARMOUZE (J.-P.), FARIAS (B. M.), DOMINGOS (P.), 1994 — Évolution du métabolisme d'une lagune tropicale (Brésil) au cours d'une période marquée par une mortalité de poissons. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 199-215.
- CARR (N. G.), 1988 — «Nitrogen reserves and dynamic reservoirs in cyanobacteria». In Rogers (L.J.), Gallon (J. R.), éd. : *Biochemistry of the algae and cyanobacteria*, Oxford, Clarendon Press : 13-21.
- DOMINGOS (P.), CARMOUZE (J.-P.), 1993 — Influences des intrusions de masses d'air polaires sur le phytoplancton et le métabolisme d'une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 26 (4) : 257-268.
- DOMINGOS (P.), HUSZAR (V. L. M.), CARMOUZE (J.-P.), 1994 — Composition et biomasse du phytoplancton d'une lagune tropicale (Brésil) au cours d'une période marquée par une mortalité de poissons. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 235-250.
- DOWNING (J. A.), McCAULEY (E.), 1992 — The nitrogen: phosphorus relationship in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 37 (5) : 936-945.
- DROOP (M. R.), 1973 — Some thoughts on nutrient limitations in algae. *J. Phycol.*, 9 : 264-272.
- DROOP (M. R.), 1974 — The nutrient status of algal cells in continuous culture. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 54 : 825-855.
- DROOP (M. R.), 1975 — The nutrient status of algal cells in batch culture. *J. mar. biol. Ass. U. K.*, 55 : 541-555.
- DUFOUR (P.), LEMASSON (L.), CREMOUX (J. L.), 1981 — Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de Côte d'Ivoire. II-Variations géographiques et saisonnières. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 51 : 269-284.
- EDLER (L.), éd., 1979 — *Recommendation for marine biological studies in the Baltic sea. Phytoplankton and Chlorophyll*. Baltic Marine Biologists WG 9, BMB Publ., 38 p.
- EL HAG (A. G. D.), 1986 — Physiological studies on a coccoid marine blue-green alga (Cyanobacterium). *Br. Phycol. J.*, 21 : 315-319.
- GOLDMAN (J.), MCCARTY (J.), PEAVEY (D. G.), 1979 — Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. *Nature*, 279 : 210-214.
- GOLTERMAN (H.), 1969 — *Methods for chemical analysis of fresh water*. Oxford, Blackwell Scientific Publication, IBP Handbook, 8, 172 p.
- HARRIS (G. P.), 1986 — *Phytoplankton Ecology : structure, function and fluctuation*. London, Chapman and Hall, 384 p.
- HEALEY (F. P.), HENDZEL (L. L.), 1980 — Physiological indicators of nutrient deficiency in lake phytoplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 442-453.
- HECKY (R. E.), CAMPBELL (P.), HENDZEL (L. L.), 1993 — The stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in particulate matter of lakes and oceans. *Limnol. Oceanogr.*, 38 (4) 709-724.
- HESSLEIN (R. M.), 1976 — An *in situ* sampler for internal pore waters studies. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 912-914.
- HOLM-HANSEN (O.), RIEMANN (B.), 1978 — Chlorophyll a determination : improvements in methodology. *Oikos*, 30 : 438-447.

- HOWARTH (R. W.), MARINO (M.), COLE (J. J.), LANE (J.), 1988 — Nitrogen fixation in freshwater, estuarine and marine ecosystems. I Rates and importance. *Limnol. Oceanogr.*, 33 : 688-701.
- KJERFVE (B.), KNOPPERS (B.), MOEIRA (P. F.), TURC (B.), 1990 — Hydrological regime in Lagoa de Guarapina, a shallow Brazilian coastal lagoon. *Acta Limnol. Brasil.*, 3 : 931-949.
- KNOPPERS (B. A.), MOREIRA (P. F.), 1990 — Material em suspensão e sucessão fitoplanctônica na lagoa de Guarapina — RJ. *Acta Limnol. Brasil.*, 3 : 291-317.
- KNOPPERS (B. A.), KJERFVE (B.), CARMOUZE (J.-P.), 1991 — Trophic state and turn-over time in six choked coastal lagoons in Brazil. *Biogeochemistry*, 14 : 149-166.
- LAANE (R. W. M. P.), GIESKES (W. W. C.), KRAAY (G. W.), EVERSDIJK (A.), 1985 — Oxygen consumption from natural waters by photo-oxidizing processes. *Neth. J. of Sea Res.*, 19 (2) : 125-128.
- LEMASSON (L.), PAGÈS (J.), DUFOUR (P.), CRÉMOUX (J. F.), 1981 — Matière organique particulaire et biomasse dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (3) : 191-212.
- LEVINE (S. N.), SCHINDLER (D. W.), 1992 — Modification of N : P ratio in lakes by in situ processes. *Limnol. Oceanogr.*, 37 (5) : 917-935.
- LOERH (R. C.), 1974 — Characteristic and comparative magnitude of non-point sources. *J. Water Pollut. Control Fed.*, 46 : 1849-1872.
- LORENZEN (C. F.), 1967 — Determination of chlorophyll and pheopigments : spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 16 : 990-992.
- MACHADO (E. C.), KNOPPERS (B.), 1988 — Sediment consumption in an organic rich sub-tropical lagoon, Brazil. *Science of the Total Environment*, 75 : 341-349.
- MENEZES (M.), DOMINGOS (P.), 1994 — La flore planctonique d'une lagune tropicale (Brésil). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 273-297.
- MOREIRA (A. L.), CARMOUZE (J.-P.), 1991 — La lagune de Saquarema (Brésil) : hydroclimat, seston et éléments biogéniques au cours d'un cycle annuel. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 24 (1) : 13-23.
- NEEL (J. K.), PETERSON (S. A.), SMITH (W. L.) 1973 — *Weed harvest and lake nutrient dynamics*. Washington, D.C., U.S. EPA Rep. EPA-660/3-73-001.
- NIXON (S. W.), KELLY (J. R.), FURNAS (B. N.), OVIATT (C. A.), HALE (S. S.) 1980 — «Phosphorus regeneration in the metabolism of coastal marine bottom communities». In Temore (K. R.), Cead (B. C.), éd. : *Marine benthic dynamics*, university South Carolina : 219-242.
- OECD (Organization for Economic Cooperation and Development), 1982 — *Eutrophication of waters. Monitoring, Assessment and Control*. Paris, Technical report. Environment Directorate, 154 p
- RAST (W.), HOLLAND (M.), 1988 — Eutrophication of lakes and reservoirs : a framework for making management decisions. *Ambio*, 17 (1) : 2-12.
- RAVEN (J. A.), JOHNSTON (A. M.), 1991 — Mechanism of inorganic carbon acquisition in marine phytoplankton and their implication for the use of other resources. *Limnol. Oceanogr.*, 36 (8) : 1701-1714.
- REDFIELD (A. C.), KETCHUM (B. H.), RICHARDS (F. A.), 1963 — «The influence of organisms on the composition of sea water». In Hill (M. N.), éd. : *The sea*, New York, Wiley-Interscience : 26-77.
- SEITZINGER (S. P.), 1988 — Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems : Ecological and geochemical significance. *Limnol. Oceanogr.*, 33 : 702-724.
- SEKI (H.), 1982 — *Organic Materials in Aquatic Ecosystems*. Boca Raton, CRC Press.
- SHOLKOWITZ (E. R.), 1976 — Flocculation of dissolved organic and inorganic matter during the mixing of river water and sea water. *Geochim. cosmochim. Acta.*, 40 : 831-845.
- SHUTER (B. J.), 1978 — Size dependence of phosphorus and nitrogen subsistence quotas in unicellular microorganisms. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 1248-1255.
- SMETACEK (V.), 1975 — *Die Sukzession des Phytoplankton in der Westlichen Kieler Bucht*. Kiel, univ. Kiel, 152 p.
- SMETACEK (V.), POLLEHNE (F.), 1986 — Nutrient cycling in pelagic systems : a reappraisal of the conceptual framework. *Ophelia*, 26 : 401-428.
- STRATHMANN (R. R.), 1967 — Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 411-418.
- STRICKLAND (J. D. H.), PARSONS (T. R.), 1972 — *A practical handbook of sea water analysis*. Ottawa, Fish. Res. Board., 310 p. (2^e edition).
- STUMM (W.), 1983 — Lakes as «test tubes» to study processes in oceanic and estuarine systems. *J. Great Lakes Res.*, 9 : 341.
- UTERMÖHL (M.), 1958 — Zur Vervollkumung der quantitativen Phytoplankton Methodik. *Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol.*, 9 : 1-38.
- UTTORMARK (P. D.), CHAPIN (J. D.), GREEN (K. M.), 1974 — *Estimating nutrient loadings of lakes from non-point sources*. Washington, D.C., U.S. EPA Rep. EPA-655073-74-020.
- VALDERRAMA (J. C.), 1981 — The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorous in natural waters. *Mar. Chem.*, 10 : 109-122.