

## Matière organique particulaire et biomasse dans une lagune tropicale

Lionel LEMASSON\*, Jean PAGES\*\*,  
Philippe DUFOUR\*, Jean-Louis CRÉMOUX\*\*\*

### RÉSUMÉ

La biomasse phytoplanctonique a été évaluée dans une lagune tropicale à l'aide de 4 paramètres : ATP, C particulaire, P particulaire et Chlorophylle. L'utilisation de l'ATP se heurte, en zones carencées, à la définition d'un facteur de conversion en  $C_p$  ; en zone d'estuaire, le rapport retenu est de 350 mais il varie fortement selon la composition taxonomique du phytoplancton et la carence en éléments nutritifs, pouvant atteindre des valeurs supérieures à 20 000. L'essentiel de la biomasse est d'origine algale. Le  $P_p$  est un bon paramètre de biomasse en eau tropicale où il est rapidement reminéralisé ; mais étant étroitement lié aux carences du milieu il entraîne de fortes variations de  $C_p/P_p$  (jusqu'à 300 en zone déficiente en P). L'utilisation des régressions Chl a vs  $C_p$  permet d'estimer le  $C_p$  détritique de façon approximative, et par suite le tripton sur l'ensemble de la lagune. On peut ainsi estimer à 8 000 tonnes la biomasse phytoplanctonique (poids sec), la part du  $C_p$  vivant à 60 % en zone d'estuaire et à 77 % en zone extrême-occidentale. Une corrélation inverse existe entre  $C_p/N_p$  et le rendement par unité de surface de poisson pêché.

Aucun des quatre paramètres de biomasse n'étant parfait, il conviendra de déterminer les rapports de conversion en choisissant la part détritique d'après les diverses régressions, et de déterminer les rapports utiles par des incubations de populations naturelles in situ dans des sacs à dialyse.

MOTS-CLÉS : Biomasse — Phytoplancton — Eau saumâtre — Lagune — Matière en particules.

### ABSTRACT

#### PARTICULATE ORGANIC MATTER AND BIOMASS IN A TROPICAL LAGOON

The phytoplankton biomass was evaluated by four parameters : particulate carbon ( $C_p$ ), particulate phosphorus ( $P_p$ ), chlorophyll and ATP.

The main bulk of the biomass is algal. The conversion of ATP into carbon is difficult in depleted regions ; in the estuary part, the chosen conversion factor is 350 (w/w) but the taxonomic composition and the nutrient deficiencies cause wide variations of this value (up to 20,000).  $P_p$  estimates satisfactorily the biomass in tropical waters where it is rapidly recycled ; but nutrient deficiencies may lead to wide variations of the  $C_p/P_p$  ratio (up to 300 at/at).

The good correlation of chlorophyll vs  $C_p$  allows to estimate the detritical portion of  $C_p$  ; the living part varies from 60 % in the estuarine region to 77 % in the westernmost region. The total phytoplankton biomass may be estimated to 8.10<sup>6</sup> kg (dry weight).

The ratio  $C_p/N_p$  is negatively correlated with the fish catches per surface unit.

Converting the various biomass estimators into carbon supposes the determination of the detritical fraction from the various regressions. The conversion ratios could also be obtained by in situ cultures of natural population in dialysis bags.

KEY WORDS : Biomass — Brackish water — Lagoon — Phytoplankton — Particulate matter.

\* Adresse actuelle : Antenne O.R.S.T.O.M., Station I.N.R.A., avenue de Corzani, 74203 Thonon-les-Bains, France.

\*\* Océanographe O.R.S.T.O.M., C.R.O. de Dakar-Thiaroye, B.P. 2241, Dakar, Sénégal.

\*\*\* Océanographe O.R.S.T.O.M., Centre O.R.S.T.O.M., B.P. 5A, Nouméa, Cedex (Nouvelle-Calédonie).

## 1. INTRODUCTION

Dans les études portant sur le phytoplancton et la production primaire, il est indispensable de connaître la biomasse du phytoplancton et la part que celle-ci représente dans le seston par rapport à la biomasse des hétérotrophes et aux particules détritiques. D'autre part le macro-zooplancton et le macro-benthos se nourrissent de grandes quantités de seston, le broutage s'effectuant de façon uniforme tant sur les particules inertes que vivantes (POULET 1976). La valeur nutritive de ces particules varie en fonction de leur état (CHERVIN 1978). En outre il est évident que la production primaire dépend étroitement de l'état physiologique du phytoplancton et de la part respective des fractions vivante et morte. Pour évaluer celles-ci plusieurs méthodes sont utilisées : outre les comptages optiques, longs et fastidieux, on utilise des méthodes indirectes pour évaluer la biomasse au sens stricte du terme.

Nous avons considéré quatre paramètres de biomasse pris soit séparément soit en association : le carbone particulaire ( $C_p$ ), la chlorophylle *a* (Chl *a*), le phosphore particulaire ( $P_p$ ) et l'adénosine tri-phosphate (ATP), chacun des trois derniers paramètres pouvant à l'aide d'un facteur de conversion être converti en carbone, puisqu'il est d'usage de ramener au carbone les évaluations de biomasse :

(1) Le  $C_p$  contient également la partie détritique du seston qui peut représenter de 10 à plus de 50 % du  $C_p$  total (KREY 1956; KORRINGA & POSTMA 1957; RILEY 1959; PARSONS & STRICKLAND 1959; BEERS & STEWART 1969; SAUNDERS 1972). En outre le carbone vivant représente globalement la biomasse autotrophe et hétérotrophe.

(2) La Chl *a* est spécifique des organismes photosynthétiques mais ses formes dégradées peuvent représenter une fraction importante du total pouvant atteindre 100 % (GLOOSCHENKO *et al.* 1972). Elle peut subir en outre de grandes variations par rapport au carbone cellulaire (de 0,1 à 6 % du poids sec selon SPOEHR & MILNER 1949), qui dépendent de l'espèce, de la lumière, de l'âge de la cellule ou de l'état physiologique des cellules.

(3) L'ATP est le constituant de tous les organismes vivants et disparaît rapidement à la mort des cellules. Cependant la conversion de l'ATP en  $C_p$  peut poser quelques problèmes, et l'ATP ne permet pas de différencier les biomasses bactériennes et phytoplanctoniques (PERRY *et al.* 1979).

(4) Le  $P_p$  est plus rarement utilisé comme indicateur de biomasse. Dans les eaux tropicales où il est rapidement reminéralisé et où, par suite, les concentrations en P dans les détritiques sont très faibles ou nulles, il peut être intéressant de l'employer ; mais il possède les mêmes inconvénients que les paramètres précédents puisque les biomasses autotrophe et hétérotrophe ne peuvent être distinguées et que la concentration intracellulaire de  $P_p$  peut varier fortement en fonction des conditions du milieu.

Le but de cet article est d'évaluer la représentativité de chacun de ces paramètres dans une lagune tropicale saumâtre, et ensuite d'estimer la biomasse du seston, enfin de déterminer quel est le paramètre le plus représentatif de la biomasse et le moins soumis aux variations des facteurs externes.

Les résultats ont été obtenus lors d'une étude sur la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire) effectuée de 1976 à 1979 (fig. 1) ; une description de l'évolution et de la

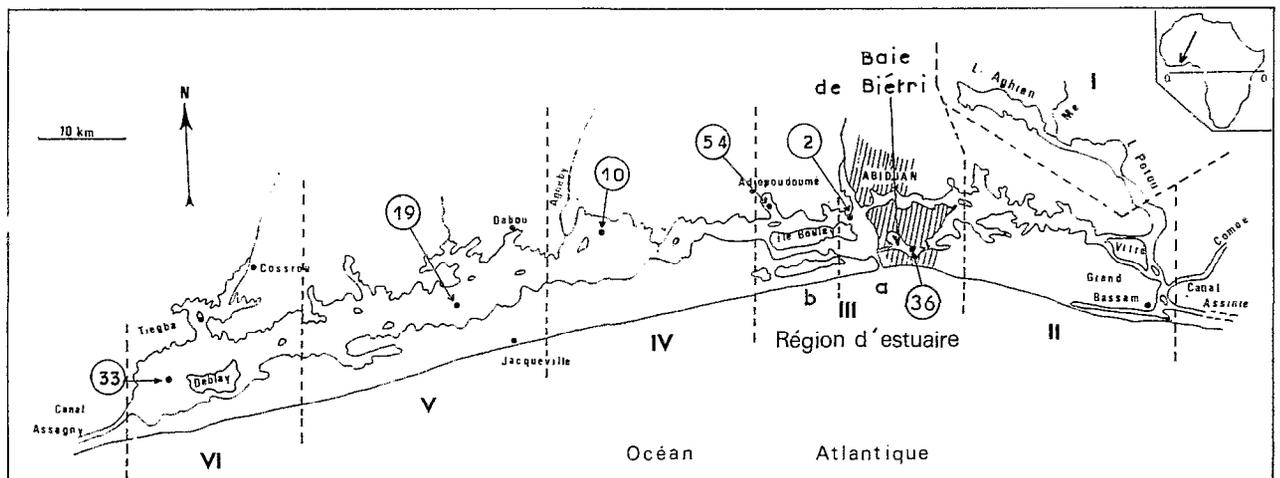


FIG. 1. — Situation de la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). La lagune a été coupée en 6 régions différenciées par leurs caractéristiques physiques, chimiques et biologiques. La région III (zone estuaire) a été scindée en III a (zone urbaine) et III b. (Pour plus de détails sur la description de la lagune et les saisons bioclimatiques se reporter à PAGÈS *et al.* 1979)

distribution des paramètres hydrologiques et phytoplanctoniques, faite par PAGÈS *et al.* (1979), a permis de définir six régions principales dans chacune desquelles une station de référence a été choisie.

## 2. DESCRIPTION DE LA RÉGION

La lagune Ebrié s'étend sur plus de 150 km avec une surface d'environ 550 km<sup>2</sup>. Parallèle à la côte elle est relativement étroite (largeur maximum de 5 km) et généralement peu profonde (profondeur moyenne de 4,8 m). La communication avec la mer se fait par l'embouchure du fleuve Comoé, étroite et souvent obstruée, et par le canal de Vridi au sud d'Abidjan. La ville d'Abidjan dont la population dépasse un million d'habitants, rejette l'essentiel de ses eaux usées dans la lagune.

La composition chimique de l'eau et la composition taxonomique des populations de zoo- et de phytoplancton sont très variables pour plusieurs raisons :

— alternance de deux saisons principales, sèche et humide ;

— influence de la mer, la marée se propageant, par le canal de Vridi, dans les parties est et ouest de la lagune ;

— apports d'eau douce par des cours d'eau côtiers parfois pollués, et par la crue annuelle du Comoé ;

— rejets industriels et domestiques dans la zone d'estuaire abidjanaise.

### Peuplements phytoplanctoniques (ILTIS, *commun. pers.*)

Dans la partie orientale de la lagune les Diatomées, représentées principalement par *Melosira granulata*, constituent la plus grande partie du peuplement (95 %) alors que dans la partie occidentale on trouve surtout des Cyanophycées, organismes de petite taille formant 90 % des peuplements et représentées par les genres *Synechocystis*, *Anabaenopsis*, *Oscillatoria* et *Pseudoanabaena*. Dans la partie centrale, sous influence marine plus marquée, on trouve tous les intermédiaires avec une dominante de Chlorophycées (*Planctonema lauterbornii* surtout) et de Pyrrophytes (*Cryptomonas sp.*) ; les Diatomées y sont principalement représentées par *Coscinodiscus sp.*

La description de l'environnement a été faite par TASTET (1974), VARLET (1978), MAURER (1978) et PAGÈS *et al.* (1979).

## 3. MÉTHODES

La mesure de l'ATP intracellulaire dans les organismes planctologiques a été mise au point et décrite par HOLM-HANSEN & BOOTH (1966) ; c'est cette méthode qui a été adaptée aux études en lagune.

Les échantillons, comme tous les autres paramètres étudiés ici, sont tamisés sur une soie de 200 µm de vide de maille (pour éliminer les gros organismes zooplanctoniques et les grosses particules détritiques), puis filtrés sur filtre de fibre de verre Gelman (porosité voisine de 0,5 µm, diamètre de 47 mm) ; après filtration de 100 à 500 ml d'eau (le volume filtré est déterminé pour que le temps de filtration soit assez court et éviter le colmatage du filtre) sous une dépression de 100 à 150 torr. Le filtre est ensuite rapidement placé dans un tube à essai dans lequel on verse immédiatement du Tris bouillant (0,02 M ; pH = 7,75) ; le tube est aussitôt remis dans une bouilloire pendant au moins 5 minutes, puis l'extrait est transvasé dans un autre tube à essai, après essorage du filtre, et conservé au congélateur à -20° C. La mesure de l'ATP se fait ensuite en utilisant la réaction lumineuse de la luciférine-luciférase avec l'ATP ; l'émission lumineuse est mesurée au compteur à scintillation liquide (Inter-technique SL 30), un étalonnage étant effectué avec de l'ATP sous forme de sel sodique. Toutes les extractions ont été faites au moins en double, les sous-échantillons provenant toujours du même prélèvement.

Quelques filtrations différentielles ont été réalisées au moyen de filets en nylon de 45 mm de diamètre superposés à une distance de 80 mm les uns des autres ; des vides de maille de 200 µm, 100 µm, 50 µm et 35 µm étaient utilisés. Pour ces filtrations sur filets, les prélèvements étaient effectués de jour, à la pompe avec un tuyau de faible diamètre (diamètre : 10 mm), en surface ou sub-surface ; en dessous de 200 µm on échantillonne donc éventuellement le micro-zooplancton.

Le C<sub>p</sub> et le N<sub>p</sub> ont été recueillis sur filtre d'argent de 0,8 µm de porosité (Selas Flotronics) et conservés à -20° C. Les volumes filtrés dépendaient de la concentration en matières en suspension, solides ou colloïdales, du milieu et variaient de quelques ml à 100 ml. Les déterminations étaient faites ensuite à l'analyseur CHN (Hewlett Packard 185 B).

Le P<sub>p</sub> a été recueilli sur filtre de fibre de verre (Gelman) et dosé par la méthode de MENZEL & CORWIN (1965) par oxydation au persulfate. Le volume filtré variait de 0,1 l à 2 l.

La chlorophylle *a* a été dosée par fluorescence des extraits acétoniques (YENTSCH & MENZEL 1963) et n'est pas corrigée des pigments dégradés.

*Poids sec du seston* : le seston a été récolté sur filtre Millipore HAWP (porosité : 45  $\mu\text{m}$  ;  $\Phi = 47\text{ mm}$ ) préalablement séchés (60° C pendant 24 h) et pesés. Après filtration les filtres étaient conservés à - 20° C, puis séchés à 60 °C pendant 24 h et pesés. On aura le poids sec par différence.

*Matière organique* : après filtration sur filtres de fibre de verre (Gelman) grillés à 400° C et pré-pesés, les filtres étaient rincés par une solution diluée de HCl, séchés à 60° C, pesés, calcinés à 550° C pendant 6h et pesés.

#### Détermination du rapport de conversion $C_p$ vivant/ATP

Afin de déterminer le rapport  $C_p$  vivant / ATP de populations naturelles non carencées et exemptes de détritiques, des cultures ont été réalisées à partir d'échantillons prélevés à la station 36 (fig. 1) dans une baie eutrophe où P est abondant, en zone d'estuaire. Des sacs à dialyse lavés et stérilisés sont remplis d'eau de lagune filtrée sur 0,5  $\mu\text{m}$  puisensemencés par un petit volume d'eau de lagune tamisée sur 200  $\mu\text{m}$  ; le volume du sac était voisin de 1,5 l. La durée d'incubation *in situ* était de 2 à 4 jours et était suffisante pour permettre le développement des populations.

#### Précision des mesures et variabilité

La variabilité des mesures due aux erreurs et à la micro-distribution a été étudiée en détail par PAGÈS *et al.* (1980 b). Pour l'ATP le coefficient de variation élevé (30 %) dépend pour l'essentiel (23,4 %) de la détermination, le reste pouvant provenir de l'échantillonnage et de la micro-distribution. Pour  $C_p$  le coefficient de variation de 7,9 % est du même ordre de grandeur que celui de Chl *a* où le coefficient de variation reste inférieur à 10 %.

#### 4. RÉSULTATS

##### Homogénéité verticale

Dans la plupart des cas les données traitées ici ne portent que sur des observations de surface. La distribution verticale des paramètres chimiques a montré que la couche euphotique, dont souvent l'épaisseur est inférieure à 2 m, était homogène (PAGÈS *et al.* 1980 a ; LEMASSON, données non publiées). Les quelques profils verticaux réalisés confirment l'homogénéité de la couche d'eau (tabl. I), la variabilité due à la distribution verticale étant du même ordre de grandeur que celle due à la mesure elle-même.

TABLEAU I

Distribution verticale de quelques paramètres entre 0 mètre et Z mètres

Stations et dates	Zone	Z (m)	Paramètre	Moyenne	Obs.	C.V. (%)
St. 2 17/6-76	IIIa estuaire fond sableux	10	Seston	25,4	5	11,0
		10	$P_p$	0,454	7	13,2
St. 2 17/2/76	IIIa estuaire fond sableux	8	$P_p$	0,101	3	13,9
St. 54 16/6/76	IIIb baie fond vaseux	2,6	Seston	50,3	10	12,5
St. 10 10/2/76	IV fond vaseux	0	$P_p$	0,427	4	8,8
		2	$P_p$	0,445	5	15,5
St. 19 4/2/76	V chenal profond (15 m)					
		10	$P_p$	0,643	6	6,4
St. 33 8/2/76	VI fond vaseux	0	Chl <i>a</i>	59,6	6	12,6
		4	Chl <i>a</i>	53,5	6	15,9

Seston :  $\text{mg l}^{-1}$  ;  $P_p$  :  $\mu\text{atg l}^{-1}$  ; Chl *a* :  $\mu\text{g l}^{-1}$   
 Z : profondeur de la dernière mesure  
 C.V. : coefficient de variation, en %.

**ATP**

*Répartition par tailles*

Les filtrations différentielles (tabl. II) confirment les observations optiques (ILTIS, *com. pers.* ; MAURER 1978) de répartition par tailles des organismes. Dans la partie occidentale (VI) et dans la baie de Biétri

(III) plus de 95 % de l'ATP est contenu dans les organismes de moins de 35  $\mu\text{m}$ . Par contre dans la partie orientale soumise à l'influence prépondérante des eaux continentales (rivières Mé et Comoé), 50 % de l'ATP provient d'organismes de grande taille, supérieure à 50  $\mu\text{m}$ .

TABLEAU II

Répartition de l'ATP en pourcentage de l'ATP total ( $> 0,5 \mu\text{m}$ ) en fonction de la porosité du filtre. La somme des pourcentages peut être différente de 100 %, chaque valeur ne représentant que la moyenne des pourcentages observés

Zone géographique	Séries d'obs.	Z <sub>m</sub>	200 $\mu\text{m}$	De 100 à 200 $\mu\text{m}$	De 50 à 100 $\mu\text{m}$	De 35 à 50 $\mu\text{m}$	De 0,5 à 35 $\mu\text{m}$
Baie urbaine polluée (Biétri).....	8	0	0,2	0,2	1,2	4,1	95,3
Extrémité occidentale (st 33).....	2	0	0,5	1,5	2,2	0,3	95,6
	2	4	0,8	61,8*	1,2	0,2	72,6
Partie ouest.....	8	0	2,0	3,9	17,8	13,1	77,8
Partie est.....	6	0	5,7	10,4	31,4	25,2	65,0

\* : Cette valeur élevée est vraisemblablement due à la présence au voisinage du fond (voisin de 4 m) de microzooplancton.

*ATP et C<sub>p</sub>*

Les rapports pondéraux C<sub>p</sub> / ATP mesurés *in situ* sont dans l'ensemble assez élevés (tabl. III). On observe un accroissement du rapport vers l'est et vers l'ouest à partir de la zone d'estuaire (III) qui

correspond dans la partie orientale (I et II) soit à une augmentation de la charge détritique organique, soit à un changement de composition du seston (fig. 2).

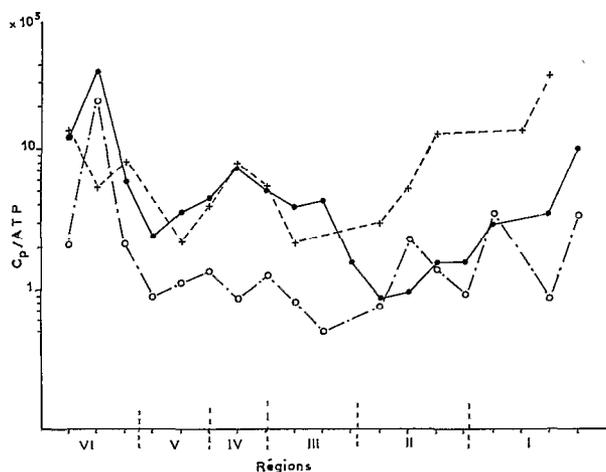


FIG. 2. — Distribution géographique de C<sub>p</sub>/ATP brut au cours de différentes saisons. C'est dans la zone du canal de Vridi faisant communiquer la lagune avec l'océan que les rapports sont les plus faibles. + mai 1976 : saison des pluies ; . déc. 1976 : saison sèche ; o mars - avril 1977 : fin de la saison sèche, époque des tornades

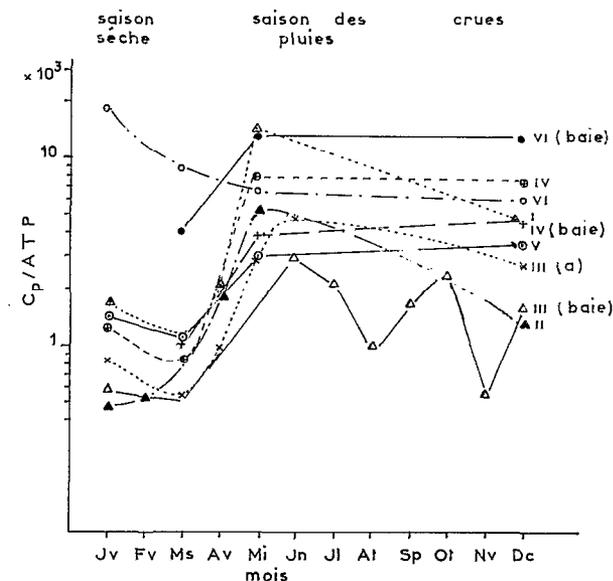


FIG. 3. — Variations saisonnières de C<sub>p</sub>/ATP dans chacune des 6 zones pour quelques stations. On remarque la très forte augmentation du rapport pendant la saison des tornades tropicales (qui débute la saison des pluies) entre mars et mai

Les variations saisonnières sont également importantes : on trouve les rapports les plus faibles en saison sèche (janvier à mars, fig. 3) avant la saison des tornades tropicales, correspondant à un  $C_p$  détritique moins élevé ; il y a ensuite un brusque accroissement du rapport lors de la saison des pluies (mai-juin). Les décalages entre les courbes peuvent correspondre à des différences de composition du seston.

La régression  $C_p$  total - ATP des valeurs *in situ* est linéaire avec un coefficient de corrélation de rang (Spearman) très hautement significatif :  $r_s = 0,60^{***}$  (95 d.l.) sans tenir compte des mesures de la zone VI dont la carence en P et le « luxury uptake » de C biaisent le rapport (LEMASSON *et al.* 1980). On obtient dans ce cas une ordonnée à l'origine de  $66 \mu\text{atg l}^{-1}$   $C_p$  correspondant au  $C_p$  détritique lorsque l'ATP est nul.

TABLEAU III

Rapports  $C_p$ /ATP mesurés *in situ* (médiane, 10° et 90° percentile). Le pourcentage de  $C_p$  vivant par rapport au  $C_p$  total est calculé en prenant  $C_p = \text{ATP} \times 350$

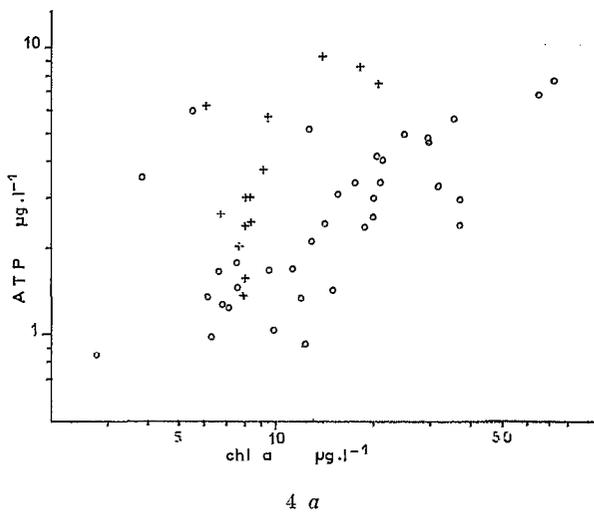
Région	Médiane annuelle 10° et 90° percentile (1)	Mars saison sèche (2)	Mai saison des pluies (déb.) (3)	Déc. Fin des crues saison sèche (déb.) (4)	% $C_p$ vivant (5)
VI.....	22 540 10955 2 707	13 665	8 047	9 120	3
V.....	4 404 2167 876	1 218	3 053	3 564	15
IV.....	7 392 3015 840	1 041	5 480	5 052	10
III.....	4 522 888 225	638	3 815	2 598	24
Baie de Biétri (IIIa).....	2 353 880 425	538	2 144	968	29
II.....	13 105 1381 200	859	5 229	1 260	22
I.....	10 080 2588 854	1 779	13 960	2 214	9

Dans les cultures sous dialyse la valeur moyenne de  $C_p$  / ATP obtenue est voisine de 350 (moyenne de 4 séries d'incubations comprenant chacune de 3 à 4 répliques) avec un écart-type de 32. Cette valeur ne peut strictement être appliquée que dans la zone d'estuaire, cependant elle sera utilisée sur l'ensemble de la lagune puisque c'est la seule valeur existant

en eau saumâtre tropicale, à notre connaissance. La part du  $C_p$  vivant a été évaluée avec ce résultat expérimental (tabl. III, col. 5).

#### ATP et Chl a

La Chl a et l'ATP sont étroitement liés sur l'ensemble de la lagune, la zone VI la plus occidentale



ayant été mise à part puisqu'une déficience en P se répercute à la fois sur l'ATP et sur la chlorophylle (fig. 4 a et 4 b) ; avec  $n = 91$  on a :  $r_s = 0,85^{***}$ . La courbe d'ajustement après transformation inverse s'écrit :

$$\text{Chl } a = 7,1 \cdot \text{ATP}^{1,032} \text{ (en poids)}$$

courbe qui est assimilable à une droite passant par l'origine. Cette expression indique que la part détritique de la chlorophylle est négligeable.

Dans la zone extrême-occidentale (VI) particulièrement pauvre en phosphore la concentration en ATP est faible et la distribution se fait en dessous de la droite de régression générale. Le rapport Chl *a* / ATP est voisin de 86 ( $n = 13$ ) soit nettement plus élevé que le rapport calculé pour l'ensemble de la lagune (fig. 4 b).

Dans des eaux à forte pollution organique (baie urbaine recevant des eaux domestiques usées et caractérisées par de fortes concentrations en P total), la concentration en ATP est beaucoup plus élevée que dans le reste de la lagune. La courbe d'ajustement de la régression a pour équation :

$$\text{Chl } a = 5,98 \cdot \text{ATP}^{0,427}$$

avec  $r_s = 0,816^{***}$  pour  $n = 15$

soit, pour une teneur de  $3 \mu\text{g l}^{-1}$  ATP, valeur communément observée en zone polluée, un rapport Chl *a* / ATP = 2,6.

#### ATP et $P_p$

Il existe une régression linéaire en log-log pour chacune des 6 séries de mesures effectuées (tabl. IV ;

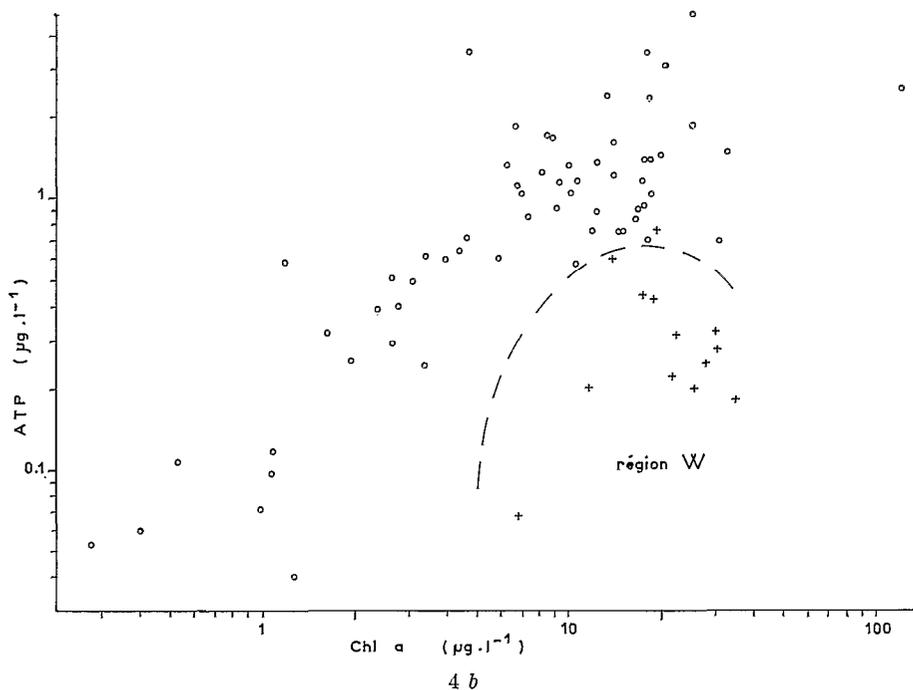


FIG. 4. — Distribution ATP - Chl *a* : (a) en zone estuaire urbaine (III a). Les croix (+) représentent les observations effectuées dans une baie au fond de laquelle se déverse un collecteur d'eaux usées domestiques ; (b) pour l'ensemble des observations de la lagune. Le groupe des stations de la partie extrême - occidentale (+) de la zone VI (st 33) a été exclu du calcul, cette zone étant particulièrement carencée en P

TABLEAU IV  
Paramètres de la corrélation  $P_p$ -ATP

	Corrélation linéaire*		Axe majeur réduit		Intervalle de validité ( $\mu\text{g.l}^{-1}$ ATP)
	r	n observ.	a	b	
Zone urbaine (IIIa) ; 9 et 30/3	0,84	30	0,55	-0,43	0,9 à 7,0
Zone polluée (IIIa) ; 13/4/77	0,97	14	0,20	0,40	1,2 à 24,0
Est (I+II) ; 14/12/76	0,76	8	0,59	0,19	0,2 à 1,5
Ouest (IIIb+IV+V+VI) ; 28/12/76	0,85	8	1,40	0,52	0,6 à 2,5
Lagune entière (saison sèche) 16/3/77 et 4/4/77	0,86	16	0,76	0,07	0,4 à 2,0
Lagune entière (saison des pluies 18/5/76	0,90	13	1,75	0,12	0,05 à 1,0
Stations diverses	0,51	30	0,80	-0,03	0,25 à 5,0
Ensemble des observations	0,71	119	0,59	-0,08	0,05 à 24,0

\* : pour les données en log-log.

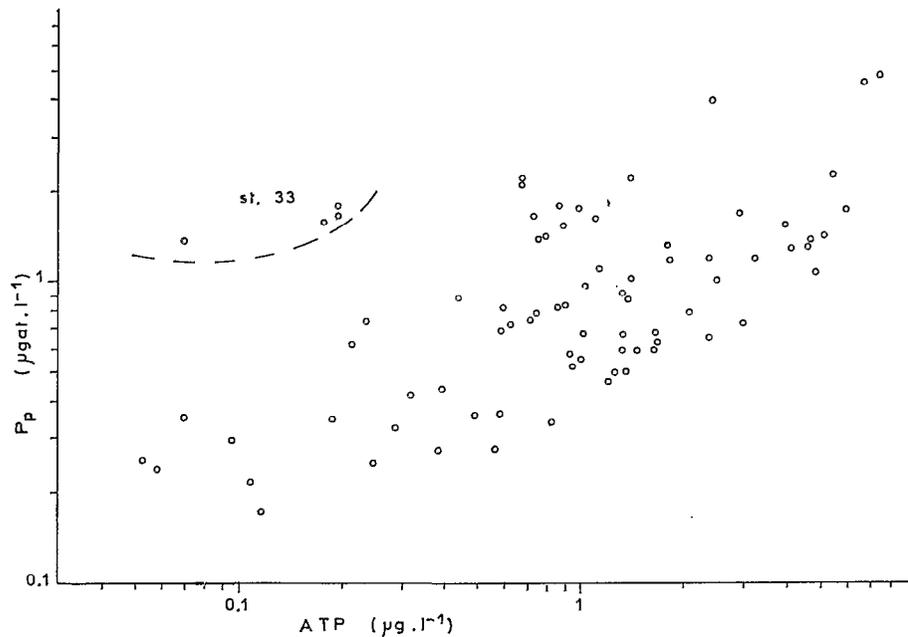


FIG. 5. — Distribution de  $P_p$  - ATP dans l'ensemble de la lagune (coordonnées log-log)

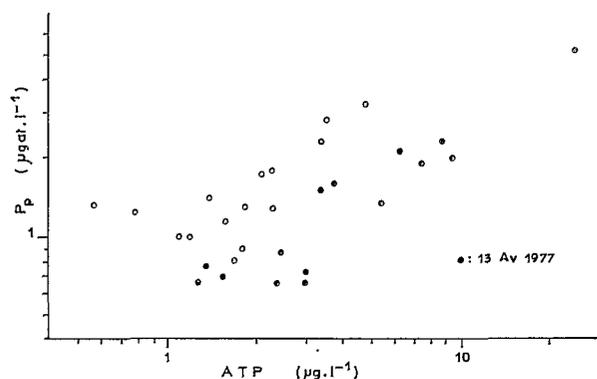


FIG. 6. — Distribution de  $P_p$  - ATP en zone d'estuaire urbaine (III a), (coordonnées log-log)

fig. 5 et 6) entre ATP et  $P_p$  (les stations extrême-occidentales de la zone VI étant mises à part). L'ATP et le  $P_p$  étant interdépendants nous avons pris l'axe majeur réduit comme étant la meilleure représentation de chacune des distributions; la pente de ces droites varie suivant la population considérée et s'accroît pour les faibles teneurs en ATP. On peut toutefois décrire la distribution générale par une courbe d'ajustement d'équation :

$$P_p = 0,83 \cdot \text{ATP}^{0,59}$$

avec un coefficient de corrélation :  $r_s = 0,71^{***}$  pour  $n = 119$  valable entre les limites 0,05 à

24  $\mu\text{g l}^{-1}$  ATP. En extrapolant au-dessous de 0,05  $\mu\text{g l}^{-1}$  ATP on peut estimer sans grand risque d'erreur que la courbe passe par l'origine et qu'il n'existe pratiquement plus de  $P_p$  détritique (fig. 5). Au-delà de 1  $\mu\text{g l}^{-1}$  ATP la courbe est pratiquement linéaire; pour la valeur moyenne de 1  $\mu\text{g l}^{-1}$  on a  $\text{ATP} / P_p = 1,37$ .

### Matière organique particulaire (MOP), ou perte au feu à 550° C

#### MOP et seston (Ss)

La concentration de seston est relativement faible en surface et dépasse rarement 50  $\text{mg l}^{-1}$  (fig. 7). La matière organique, qui représente souvent plus de 60 % du seston dans la partie occidentale (68,2 % sur 5 mesures, région VI, 6/4/76), est plus faible dans la partie orientale, ce qui est en relation avec les apports des rivières Mé et Comoé dont la charge solide minérale est plus élevée que dans les eaux de lagune. TASTET (1974) a observé par contre dans la lagune des charges solides entre 10 et 400  $\text{mg l}^{-1}$  avec des variations mensuelles non significatives, la charge moyenne étant voisine de 90  $\text{mg l}^{-1}$  et dépassant 100  $\text{mg l}^{-1}$  aux embouchures des rivières. Elle est plus élevée en zone polluée (163  $\text{mg l}^{-1}$  en baie de Biétri, zone III). Ces chiffres sont peut-être un peu élevés; en effet une confirmation indirecte de nos données peut être faite à l'aide des mesures de pénétration lumineuse bien que peu

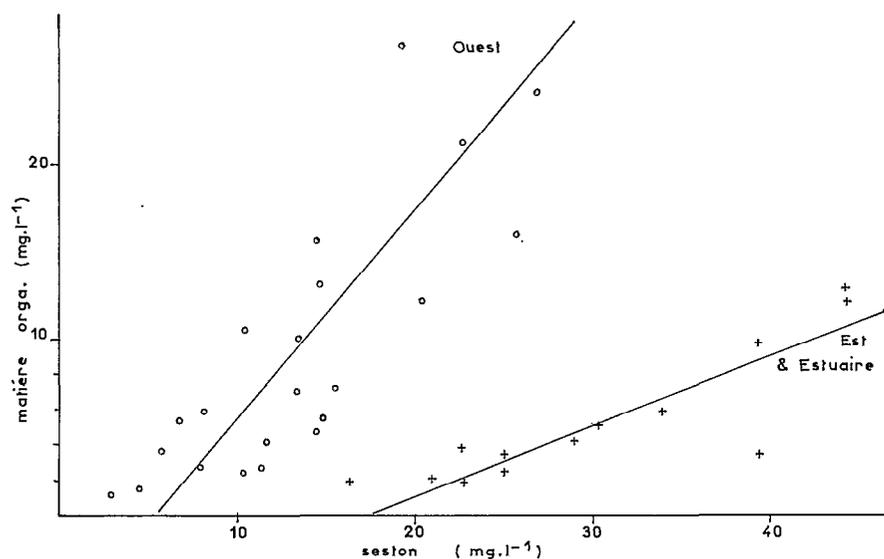
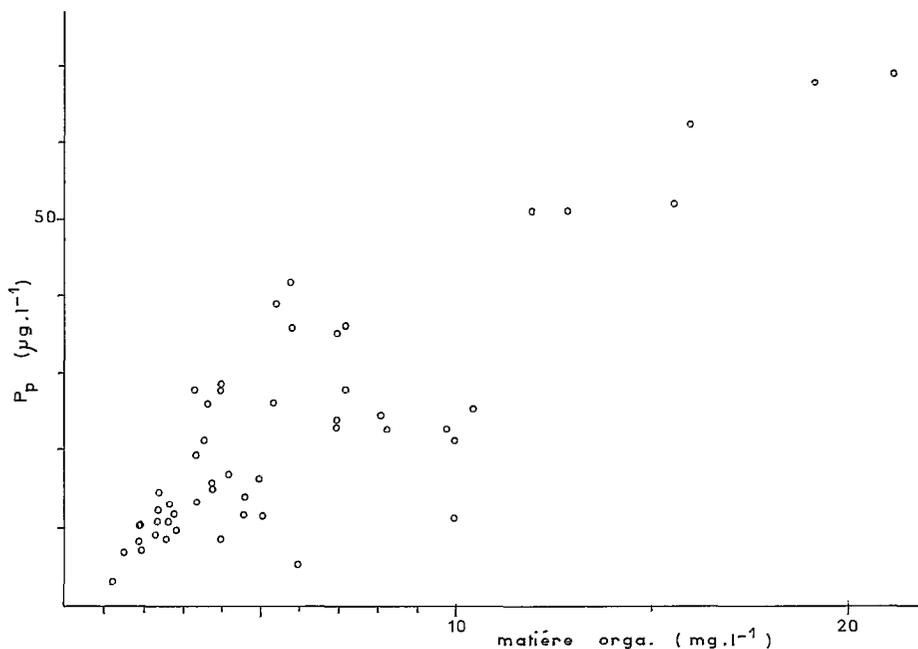


FIG. 7. — Distribution matière organique - seston et axes majeurs réduits des deux populations correspondant aux parties orientales et occidentales de la lagune. Ouest :  $\text{MOP} = 1,17 \text{ Ss} - 6,47$ ;  $r_s = 0,79^{***}$   $n = 22$ . Est :  $\text{MOP} = 0,39 \text{ Ss} - 7,16$ ;  $r_s = 0,78^{***}$   $n = 15$

FIG. 8. — Distribution  $P_p$  - Matière organique ;  $n = 53$ 

de mesures aient été faites en saison de crues (absence de crue en 1976), PAGES *et al.* 1980 a) : il existe une corrélation très hautement significative entre Ss ( $\text{mg l}^{-1}$ ) et la profondeur de disparition du disque de Secchi ( $Z_s$ ) :

$$\begin{aligned} \text{Ln } Z_s &= 0,56 \text{ Ln Ss} + 1,59 \\ r_s &= -0,87^{***} ; n = 13 \end{aligned}$$

relation qui est très voisine de celle obtenue par MANNHEIM *et al.* (1972).

#### MOP et $C_p$

Dans la partie occidentale, la plus riche en matière organique, la corrélation  $C_p$  - MOP est hautement significative ( $r_s = 0,68^{**}$  ;  $n = 26$ ) ; l'axe majeur réduit a pour équation :

$$C_p = 0,37 \cdot \text{MOP} - (0,002) \text{ (en poids ; } \text{mg l}^{-1}\text{)}$$

L'ordonnée à l'origine n'est pas significativement différente de zéro.

#### MOP et $P_p$

La régression  $P_p$  - MOP est très hautement significative pour l'ensemble de la lagune ( $r_s = 0,89^{***}$  ;  $n = 53$  ; fig. 8). L'équation de l'axe majeur réduit est :

$$P_p = 3,89 \cdot \text{MOP} - 0,09 \text{ (en poids)}$$

En mer (Golfe de Guinée) LEMASSON *et al.* (1977) avaient obtenu la relation suivante :

$$P_p = 0,0155 \cdot \text{Ss}$$

Dans la lagune, en considérant que  $\text{MOP} / \text{Ss} = 0,5$ , valeur généralement admise, on a :  $P_p = 0,008 \text{ Ss}$ . On a donc environ deux fois plus de  $P_p$  dans le seston marin, ce qui confirme une carence en P dans la lagune et/ou une composition élémentaire différente du seston vivant.

#### Chlorophylle a

##### Chl a et $C_p$

Les rapports  $C_p / \text{Chl a}$  varient peu au cours de l'année en zone d'estuaire (fig. 9 ; tabl. V et VI), de 2,70 à 3,96 ; les ordonnées à l'origine, significativement différentes l'une de l'autre, représentent le  $C_p$  inerte plus important en saison de crues ( $45 \mu\text{atg l}^{-1}$ ) qu'en saison sèche ( $31 \mu\text{atg l}^{-1}$ ), (fig. 10). En zone d'estuaire urbaine (IIIa), on a pour l'année une relation linéaire caractéristique d'eaux non déficientes en éléments nutritifs (DUFOUR *et al.* 1980) ; l'équation de l'axe majeur réduit est :

$$C_p = 3,009 \cdot \text{Chl a} + 40,81$$

$$(C_p \text{ en } \mu\text{atg l}^{-1} \text{ et Chl a en } \mu\text{g l}^{-1})$$

avec  $r_s = 0,91^{***}$  pour  $n = 119$

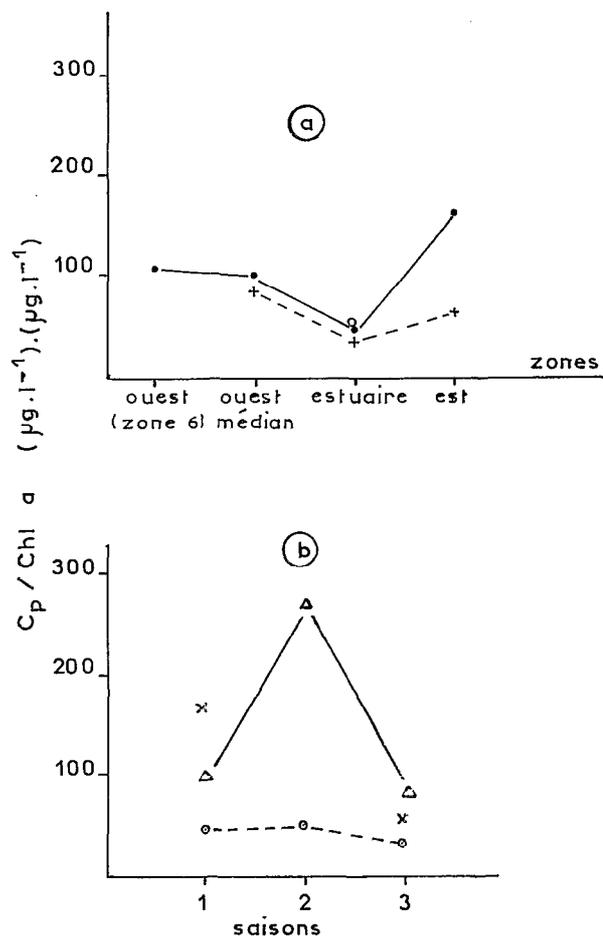


FIG. 9. — Variations saisonnières du rapport  $C_p/Chl a$  : (a) . : saison sèche ; ○ : saison des pluies ; + : saison des crues. (b) × : partie orientale de la lagune ; Δ : partie occidentale ; ○ : zone urbaine

TABLEAU V

Paramètres de la distribution annuelle de  $C_p/Chl a$  dans les zones ouest, est et d'estuaire

	Partie ouest	Zone d'estuaire	Partie est	Lagune entière
$r_s$ (Spearman).....	0,77***	0,86***	0,78***	0,69***
Axe majeur réduit $C_p = \dots\dots\dots$ $\mu atgl^{-1}$	9,87 Chl a +62,77	3,29 Chl a +42,87	7,04 Chl a +39,13	5,04 Chl a +33,56
Observations n = ..	34	154	19	207

TABLEAU VI

Distribution saisonnière  $C_p/\text{Chl } a$  ( $\mu\text{atg l}^{-1}/\mu\text{g l}^{-1}$ ) par région ; a : pente de l'axe principal ; b : ordonnée à l'origine en  $\mu\text{at l}^{-1}$

Saisons	Zone ouest		Zone urbaine estuaire IIIa	Zone est I+II
	Extrême ouest VI	Médiane IV+V		
Sèche 1	$r_s = 0.55^*$ a = 8,91 b = 95	$r_s = 72^{***}$ a = 8,33 b = 21	$r_s = 0.85^{***}$ a = 3,65 b = 31	$r_s = 0.78^{**}$ a = 13,58 b = 1
Pluies 2	—	—	$r_s = 0.93^{***}$ a = 3,96 b = 27	—
Crues 3	—	$r_s = 0.99^*$ a = 7,08 b = 180	$r_s = 0.95^{***}$ a = 2,70 b = 45	$r_s = 0.93^*$ a = 5,17 b = 51

La valeur de la pente est très voisine de celle que l'on obtient en prenant la zone d'estuaire dans sa totalité (3,29) et est caractéristique des eaux d'upwelling ; la partie inerte du seston est voisine de  $43 \mu\text{atg l}^{-1}$ .

Dans les autres parties de la lagune (fig. 9 et 11 ; tabl. VI) les données sont plus éparées. On peut

cependant observer que  $C_p / \text{Chl } a$  atteint les valeurs les plus fortes dans les parties ouest et est, c'est-à-dire où P et N sont limitants, seuls ou simultanément (9,87 et 7,04 respectivement pour toute l'année), avec des parties inertes de 63 et  $39 \mu\text{atg l}^{-1}$  représentant de 10 à 100 % du seston selon les stations.

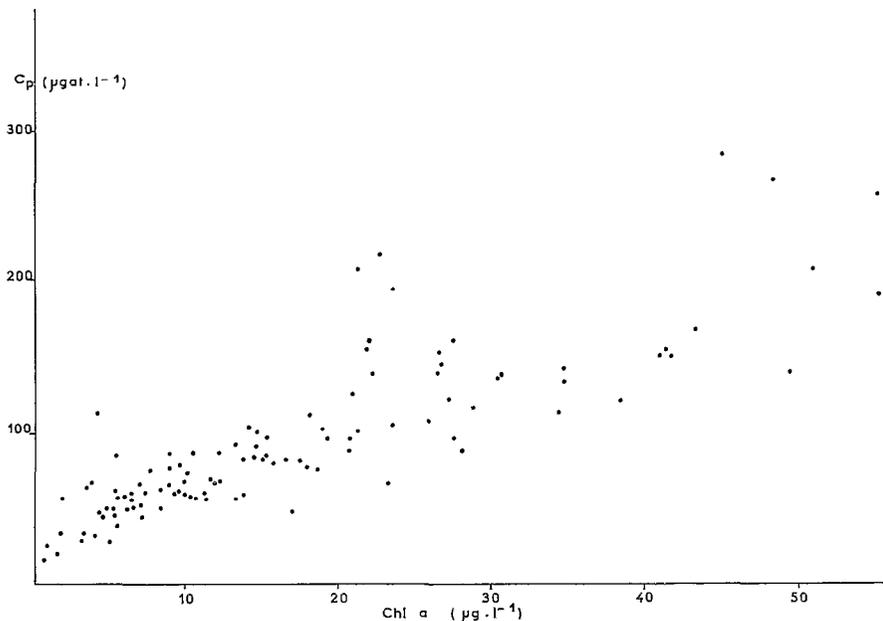


FIG. 10. — Distribution annuelle  $C_p - \text{Chl } a$  en zone d'estuaire

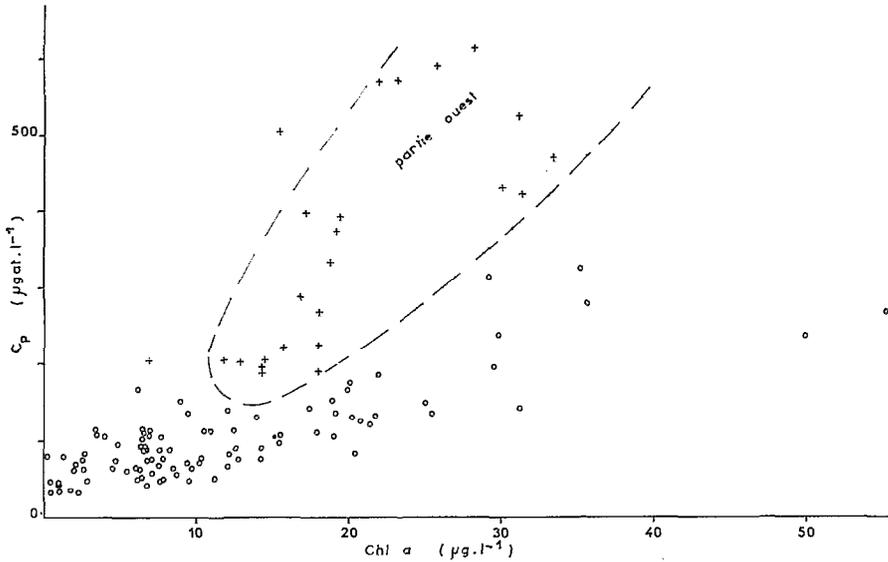


FIG. 11. — Distribution annuelle  $C_p$  —  $Chl\ a$  sur l'ensemble de la lagune : + : partie extrême-occidentale, caractérisée par un « luxury uptake » de carbone

*Chl a et  $P_p$*

Il existe une corrélation très hautement significative entre ces deux paramètres, pour l'ensemble de la lagune ; l'équation de la courbe d'ajustement est :

$$P_p = 0,238 \cdot (Chl\ a)^{0,586}$$

avec  $r_s = 0,81^{***}$  pour  $n = 276$

On retrouve le même type de relation exponentielle qu'en mer dans les eaux d'upwelling riches en chlorophylle (LEMASSON 1975), mais avec un exposant plus fort (fig. 12). Les variations saisonnières sont

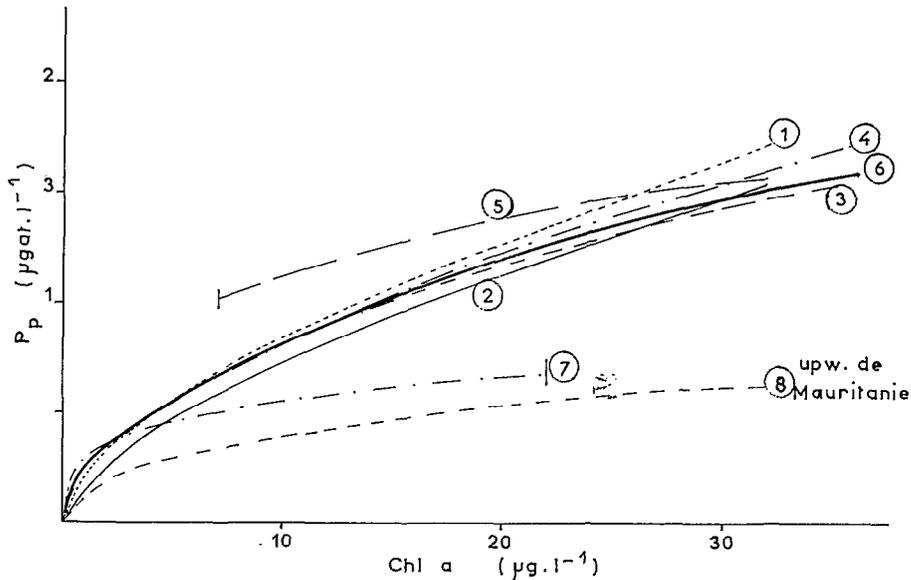


FIG. 12. — Droites d'ajustement des distributions  $P_p$  —  $Chl\ a$  dans leur domaine respectif de définition : 1 : zone d'estuaire (III), de janvier à avril ; 2 : zone d'estuaire (III), de mai à août ; 3 : zone d'estuaire (III), de septembre à décembre ; 4 : zones IV+V ; 5 : zone VI ; 6 : ensemble de la lagune ; 7 : partie orientale de la lagune ; 8 : upwelling de Mauritanie

TABLEAU VII

Paramètres de la régression  $P_p$ —Chl  $a$  par région et de la courbe d'ajustement  $P_p = a \cdot (\text{Chl } a)^b$ 

Zone ouest		Zone estuaire III			Zone est I+II
Extrême VI	Médiane IV+V				
$r_s = 0.531^*$	$r_s = 0.764^{***}$	$r_s = 0.813^{***}$		$a = 0.318$	$r_s = 0.704^{**}$
$a = 0.569$	$a = 0.267$			$b = 0.574$	$a = 0.297$
$b = 0.295$	$b = 0.488$	Jv-Fv-Ms-Av	Mi-Jn-Jl-At	Sp-Oc-Nv-De	$b = 0.276$
		$r_s = 0.79^{***}$	$r_s = 0.917^{***}$	$r_s = 0.809^{***}$	
		$a = 0.206$	$a = 0.173$	$a = 0.277$	
		$b = 0.608$	$b = 0.626$	$b = 0.485$	

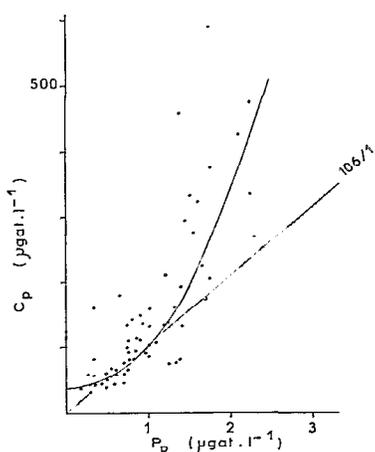


FIG. 13. — Régression  $C_p$  —  $P_p$ . Au delà d'une teneur en  $P_p$  de  $1,5 \mu\text{atg l}^{-1}$  la courbe s'écarte de l'axe théorique  $C/P = 106/1$ , correspondant à une assimilation superflue de carbone

peu sensibles dans la zone d'estuaire, mais on constate que dans la zone orientale la corrélation est moins bonne (tabl. VII), ce qui reflète peut-être la présence de quantités plus importantes de tripton à certaines époques de l'année ou une composition différente du seston. Aux concentrations de Chl  $a$  inférieures à  $1,5 \mu\text{g l}^{-1}$  la régression est linéaire comme cela avait été également montré dans les eaux pauvres ou moyennement riches de la divergence équatoriale (LEMASSON 1975).

#### Relations entre $C_p$ , $N_p$ et $P_p$

Pour l'ensemble des données il existe une corrélation très hautement significative entre  $C_p$  et  $P_p$ ,

l'équation de la courbe d'ajustement étant (fig. 13) :

$$C_p = 35 \cdot e^{1,10P_p}$$

avec  $r_s = 0,87^{***}$  et  $n = 58$

Si l'on considère le  $P_p$  détritique comme négligeable, le  $C_p$  détritique sera dans ce cas de  $35 \mu\text{atg l}^{-1}$ . Pour les fortes concentrations en  $P_p$  correspondant à des biomasses importantes de phytoplancton, le relèvement de la courbe vers les fortes valeurs de  $C$  correspond à un « luxury uptake » de  $C$  (LEMASSON *et al.* 1980).

Les rapports  $C_p/P_p$  sont sur l'ensemble de l'année les plus faibles dans la zone d'estuaire urbaine (IIIa) où ils sont voisins de 100, et atteignent les valeurs les plus fortes dans les régions où la salinité est la plus faible (300 dans les zones VI et I, et

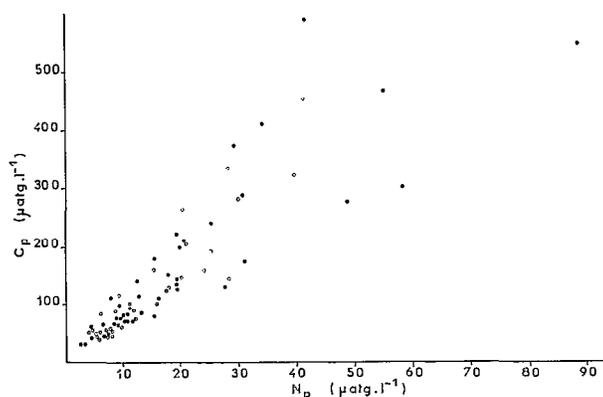


FIG. 14. — Distribution  $C_p$  —  $N_p$  pour l'ensemble de la lagune et sur toute l'année

jusqu'à 500 en saison des pluies dans les zones I et II) (fig. 15).

En considérant l'ensemble des données sur toute la lagune (fig. 14), on a une corrélation très hautement significative entre  $C_p$  et  $N_p$  avec la relation suivante :

$$C_p = 7,87 \cdot N_p - 5,46$$

avec  $r_s = 0,94^{***}$  pour  $n = 72$

Le rapport  $C_p/N_p$  supérieur à 10 dans les parties est et ouest, décroît vers la zone III où il est voisin de 8,2, jusqu'à un minimum de 7,2 dans la lagune de Biétri (fig. 15), ce qui, comparé aux eaux marines est nettement plus élevé : 7,2 à 9,5 dans la partie orientale du Golfe de Guinée (LEMASSON *et al.* 1977).

C'est en saison des pluies que les rapports  $C_p/N_p$  sont les plus faibles sauf pour la zone d'estuaire où au contraire ils croissent lors de cette saison. En saison des crues  $C_p/N_p$  croît fortement et reflète l'apport de détritiques de végétaux supérieurs dont le C/N peut dépasser 20. Les médianes annuelles sont données dans le tableau VIII.

Les incubations dans les sacs à dialyse ont donné des rapports de 6,1 à 6,5 alors que, simultanément, les  $C_p/N_p$  du milieu extérieur étaient de 7,5 à 7,9.

## 5. DISCUSSION

### Nature du seston

Nous avons vu que la relation entre ATP et Chl *a* indiquait que la majorité de la Chl *a* détritique était négligeable. La même relation indique aussi que la plus grande partie de l'ATP correspond à des organismes chlorophylliens, les biomasses bactériennes et zooplanctoniques étant faibles.

En effet, pour le zooplancton de taille inférieure à 200  $\mu\text{m}$ , les examens optiques ont montré qu'il représente moins de 1 % du  $C_p$  total (moins de 0,4 % dans la zone I en lagune Aghien, REPELIN 1980). Les bactéries ont souvent une biomasse relativement faible, de 1 à 5 % (PAERL *et al.* 1976) et rarement supérieure à 10 %, bien que la production hétérotrophe puisse ne pas être négligeable (SOROKIN 1971 ; SMITH *et al.* 1978 ; PAGÈS *et*

TABLEAU VIII

Bilan du seston en lagune. Les valeurs données sont les médianes. S : surface, en  $\text{km}^2$

Zone	I	II	III	IV	V	VI
S $\text{km}^2$ .....	43	87	40	107	198	91
$C_p$ ( $\mu\text{gatl}^{-1}$ ).....	152.3	63.7	83.0	89.0	128.0	491.3
C/N/P.....	317/31/1	152/17/1	94/13/1	162/20/1	164/23/1	298/31/1
$C_p$ tonnes.....	275.1	299.3	318.7	342.8	1824.8	1609.5
$C_p/N_p$ (atomes)....	10.2	9.0	7.1	7.9	7.0	9.5
$N_p$ $\mu\text{gatl}^{-1}$ .....	14.9	7.1	11.7	11.2	18.2	51.5
$P_p$ $\mu\text{gatl}^{-1}$ .....	0.48	0.42	0.88	0.55	0.78	1.65
Chl $\mu\text{gl}^{-1}$ .....	5.8	5.4	6.9	5.8	14.5	33.3

LEMASSON 1980). On considérera donc que tout le  $C_p$  vivant appartient au phytoplancton.

Dans l'ensemble de la lagune, près de 90 % de la biomasse algale a une taille inférieure à 50  $\mu\text{m}$ , valeur voisine de celles données par DURBIN *et al.* (1975) pour diverses zones océaniques (80 % à 99 %) ; ce phytoplancton de petite taille est en outre consi-

déré comme étant le plus productif (ANDERSON 1965 ; TEIXEIRA 1967).

### Fraction détritique et $C_p$ vivant

Pour avoir le  $C_p$  vivant le plus simple est d'avoir le facteur de conversion d'ATP en  $C_p$  ; la valeur

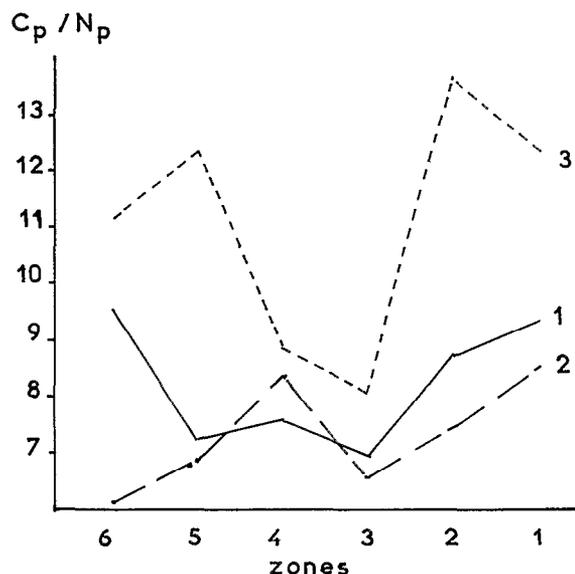
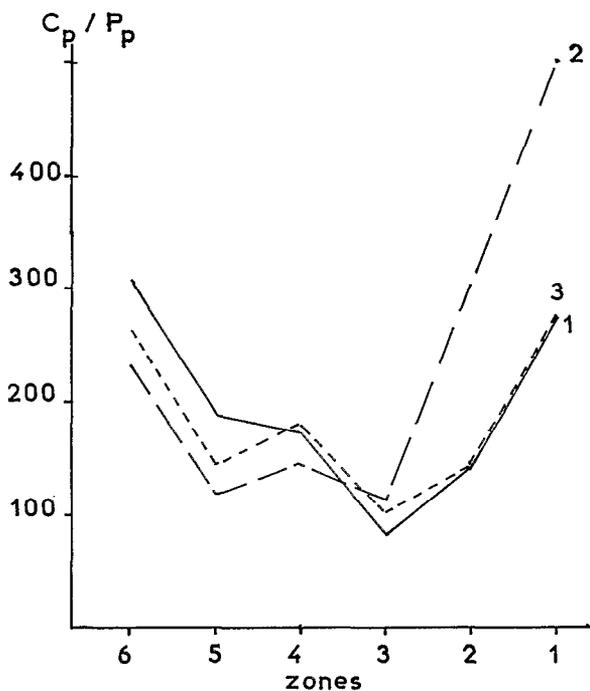


FIG. 15. — Variations des rapports des médianes de  $C_p/N_p$  et de  $C_p/P_p$  du seston. 1 : saison sèche ; 2 : saison des pluies ; 3 : saison des crues

du rapport  $C_p/ATP$  utilisée habituellement est de 250 pour l'eau de mer (HOLM-HANSEN 1970) et de 276 pour les eaux douces (PEARL & WILLIAMS 1976), l'ATP représentant en moyenne 0,4 % du C cellulaire. Dans la lagune Ebrié les valeurs de ce rapport

peuvent être très élevées (de 350 à plus de 13 000, pouvant atteindre 20 000 dans la zone VI pourtant la plus productive (PAGÈS *et al.* 1980 a). La valeur usuelle est donc largement dépassée, ce qui amène à envisager plusieurs hypothèses pour expliquer ces fortes valeurs :

Le rapport  $C_p/ATP$  classique est trop faible pour les organismes d'eau saumâtre tropicale. En effet il n'y a aucune raison pour que le rapport de 250, ou de 276, qui est de plus un rapport moyen, soit applicable en zone tropicale.

L'extraction de l'ATP est incomplète et il y a sous-estimation de la quantité d'ATP ; les causes d'erreur sont nombreuses : présence de nombreuses particules en suspension, température d'extraction insuffisante, biomasse recueillie sur le filtre trop importante, erreurs au niveau du comptage (KNUDSEN & KATZ 1954 ; KARL & LAROCK 1975 ; SUTCLIFFE *et al.* 1976 ; WILDISH 1976 ; AZAM & HODSON 1977 ; KARL *et al.* 1978 ; PERRY *et al.* 1979 ; RIEMAN 1979).

Il y a une lyse des cellules sur le filtre entraînant une déperdition de l'ATP car les cellules subissent un « stress » dû à la filtration et il est possible qu'il y ait un réarrangement des nucléotides triphosphates, entraînant également une diminution de l'ATP (JONES & SIMON 1977 ; RIEMAN 1979).

Certaines zones de la lagune sont pauvres en éléments nutritifs et en particulier déficientes en P ce qui entraîne un déséquilibre des cellules en P par rapport à C. D'autre part dans les eaux pauvres en P on observe fréquemment un « luxury uptake » de C (LEHMAN 1976 ; LEMASSON *et al.* 1980 a) qui provoque un accroissement du rapport  $C_p/ATP$ .

La proportion de matières détritiques inférieures à 200  $\mu\text{m}$  est très importante. La part du tripton est loin d'être négligeable en lagune où les faibles profondeurs favorisent la remise en suspension des sédiments. En outre les fortes précipitations tropicales accroissent rapidement le débit des rivières dont les eaux se chargent fortement de matières en suspension. Il est probable que les cinq causes interviennent simultanément.

Il faut cependant rappeler que ce nombre de 250 est une moyenne, obtenue sur un grand nombre d'espèces en culture. Il a pu être vérifié à plusieurs reprises pour des algues marines dans des systèmes en équilibre nutritionnel (BERLAND *et al.* 1972) ou dans des eaux douces (PAERL & WILLIAMS 1976) ; d'autres travaux ont montré des variations extrêmement larges de ce rapport suivant l'état physiologique des cellules, la carence du milieu en éléments nutritifs ou la composition taxonomique (HAMILTON & HOLM-HANSEN 1967 ; BREZONIK & PATTERSON 1972 ; BREZONIK *et al.* 1975 ; CAVARI 1976 ; PERRY

1976 ; WILDISH 1976 ; SAKSHAUG & HOLM-HANSEN 1977 ; BERLAND *et al.* 1978 ; MAYZAUD & TAGUSHI 1979).

On peut donc s'attendre à ce que l'on ait un rapport  $C_p/ATP$  variable dans les eaux saumâtres de la lagune Ebrié où les salinités varient de 0 à 35 ‰, où l'on observe des déficiences en P ou N (DUFOUR *et al.* 1980), ou des surabondances en P (baies urbaines eutrophes), et par conséquent où les populations ont une composition taxonomique et chimique différente selon la zone considérée. Quelques soient les causes de ces variations, il semble évident que l'ATP ne puisse indiquer directement la quantité de carbone vivant. Trois possibilités existent pour l'évaluer :

#### Utilisation d'un rapport expérimental $C_p/ATP$

Avec les cultures sur membranes de dialyse nous

avons obtenu un rapport  $C_p/ATP$  de 350. Plusieurs travaux effectués sur des cultures avec membranes filtrantes ou avec membranes de dialyse (BASKETT & LULVES 1974 ; PRAKASH *et al.* 1974 ; MEYER-REIL 1976 ; OWENS *et al.* 1977 ; EIDE & JENSEN 1979) ont montré qu'un bon équilibre s'établissait entre les milieux extérieurs et intérieurs. On peut admettre que la population, se développant *in situ* dans une eau riche en phosphore comme celle de la baie de Biétri est en phase exponentielle et ne contient pratiquement pas de détritus.

Si nous admettons que ce rapport peut être étendu à toute la lagune, nous pouvons calculer, pour chaque station, une concentration probable de  $C_p$  vivant à partir des concentrations d'ATP, et à partir de là, une proportion de  $C_p$  vivant par rapport au  $C_p$  total (tabl. IX).

Les chiffres obtenus sont plausibles pour les

TABLEAU IX

Médianes et percentiles (10<sup>e</sup> et 90<sup>e</sup>) annuels du pourcentage de  $C_p$  vivant et des rapports  $C_p/ATP$ , en évaluant le  $C_p$  du tripton à partir des régressions  $C_p/ATP$  et Chl *a*, ligne (1) ; le pourcentage de  $C_p$  vivant, ligne (2), est calculé à partir des rapports  $C_p/P_p$  des incubations *in situ*

	Zone ouest		Zone estuaire		Zone est
	Extrémité VI	Médiane IV+V	Urbaine III	Baie de Biétri	I+II
% $C_p$ viv (1).....	84 77 34	86 66 20	84 59 37	80 64 52	79 59 4
$C_p$ viv/ATP.....	25170 13900 1318	4244 1051 200	621 336 130	1712 447 228	8943 1541 36
% $C_p$ viv (2).....	22	41	71		21 (I) ; 44 (II)

zones III et IV, c'est-à-dire où P n'est pas limitant. Ils deviennent cependant exagérément faibles dans les parties extrêmes (I et VI) où le  $C_p$  vivant ne représenterait que 2,0 à 12,9 % du  $C_p$  total selon la saison. Il semble donc que la valeur 350 ne puisse être utilisée sur toute la lagune.

#### Détermination du $C_p$ détritique à partir des régressions

Nous avons vu que les relations entre ATP et Chl *a* d'une part, et ATP et  $P_p$  d'autre part, indiquent que Chl *a* et  $P_p$  n'ont pratiquement pas de partie détritique. Nous pouvons donc utiliser les relations entre  $C_p$  d'une part, et ATP,  $P_p$  et Chl *a* d'autre part

pour déterminer, d'après les ordonnées à l'origine, la quantité de carbone détritique.

La régression  $C_p$ -Chl *a* nous donne pour chaque région une valeur du  $C_p$  détritique (tabl. V et VI) ; à partir de ces valeurs l'estimation du pourcentage de  $C_p$  vivant est possible (tabl. IX). Les chiffres obtenus sont vraisemblables. Il faut cependant remarquer que nous faisons implicitement, dans ce calcul, l'hypothèse que la concentration de tripton reste constante, alors qu'il semble que ce soit plutôt la proportion de C détritique par rapport au C total qui reste constante (BANSE 1977).

Les valeurs de  $C_p$  détritique données par les

autres régressions sont voisines ;  $C_p$  - ATP indique  $60 \mu\text{atg l}^{-1}$  C, mais notre technique de mesure sous-estime l'ATP du fait de la forte charge en particules des eaux étudiées (KARL & LAROCK 1975 ; KARL *et al* 1978) ; le  $C_p$  détritique est donc surestimé. La régression  $C_p$ - $P_p$  donne  $35 \mu\text{atg l}^{-1}$  ; enfin la régression  $C_p$ -Chl *a*, pour toute la lagune, donne  $34 \mu\text{atg l}^{-1}$ . Faute d'une meilleure estimation nous admettons que la moyenne de ces valeurs représente une évaluation plausible, donnant  $C_p$  détritique =  $45 \mu\text{atg l}^{-1}$  C.

Avec ces valeurs le rapport  $C_p$ /ATP est alors de 336 en zone d'estuaire, ce qui est très voisin de la valeur 350 trouvée expérimentalement.

#### Utilisation du rapport expérimental $C_p/P_p$

On peut évaluer d'une autre façon le  $C_p$  vivant, en partant des rapports  $C_p/P_p$  mesurés à partir des incubations *in situ* dans les sacs à dialyse. On a dans ce cas un  $C_p/P_p$  moyen de 67/1 correspondant à la seule matière vivante ; en adoptant cette valeur pour l'ensemble de la lagune et avec les données du tableau VIII, on obtient un pourcentage de  $C_p$  vivant qui est, pour la zone urbaine, voisin (71 %) de celui estimé par la méthode précédente (59 %) ; mais l'écart entre les évaluations faites avec les deux méthodes (tabl. IX) se creuse lorsque l'on s'éloigne de la zone d'estuaire, ce qui était prévisible puisque l'on étend à l'ensemble de la lagune les résultats de la zone la mieux équilibrée en éléments nutritifs :

(a) dans le premier cas, où on estime que la part détritique est donnée par l'ordonnée à l'origine des régressions, on sous-estime le  $C_p$  détritique, donc on surestime le  $C_p$  vivant ;

(b) dans le second cas, en prenant un rapport  $C_p/P_p$  trop faible à mesure que l'on s'éloigne de la zone d'estuaire, on sous-estime le  $C_p$  vivant.

La vraie valeur se trouve donc entre les deux valeurs estimées, la fourchette étant d'autant plus large que l'on s'éloigne de la zone IIIa.

La corrélation entre  $C_p$  et  $N_p$  ne permet pas de définir une valeur de  $C_p$  détritique, l'ordonnée à l'origine étant très faible ; une part du  $N_p$  est donc détritique. D'après les différentes régressions, une concentration de  $45 \mu\text{atg l}^{-1}$  de  $C_p$  détritique correspond à des concentrations de  $5,9 \mu\text{atg l}^{-1}$   $N_p$ , de  $0,23 \mu\text{atg l}^{-1}$   $P_p$ , de  $1,39 \mu\text{atg l}^{-1}$  Chl *a* et  $1,46 \text{ mg l}^{-1}$  MOP. La matière organique détritique aurait un rapport atomique  $C_p/N_p/P_p$  de 196/26/1, en ne considérant pas l'effet possible des saisons. Cette estimation est assez grossière puisque le rapport  $C_p/P_p$  est ici inférieur à celui observé dans les régions I et VI.

#### Relations entre les éléments nutritifs et les paramètres biologiques

Dans la lagune Ebrié tous les rapports  $C_p$ /ATP,  $C_p$ /Chl *a*, Chl *a*/ATP,  $C_p/N_p$ ,  $C_p/P_p$  augmentent fortement de la zone d'estuaire (III) vers les extrémités (zones I et VI).

Les rapports  $C_p$ /ATP élevés que l'on trouve dans la littérature ont été observés le plus souvent sur des cultures et dans des milieux fortement carencés en éléments nutritifs en particulier en P (CAVARI 1976 ; PERRY 1976) ; effectivement dans la lagune la déficience en P croît d'autant plus que l'on s'écarte de la zone d'estuaire (DUFOUR *et al.* 1980).

La Chl *a* étant très sensible aux carences en N et/ou P du milieu, le rapport Chl *a* / ATP ne sera pas très utile ; sa gamme de variations est très étendue et va de valeurs inférieures à 1 dans le Pacifique central (PERRY 1976) et dans les eaux côtières (HOLM-HANSEN 1969) à plus de 25 pour des eaux soit carencées en N (lac Tahoe, HOLM-HANSEN & PAERL 1972 ; PAERL *et al.* 1976) soit en P. L'utilisation de ce rapport ne peut donc se faire que pour caractériser une carence éventuelle sans qu'il soit possible de déterminer l'élément déficient.

Le rapport  $C_p$ /Chl *a* croît dans les eaux carencées en éléments nutritifs (THOMAS & DODSON 1972 ; EPPLEY & RENGER 1974) mais PERRY (1976) relève que ses variations ne permettent pas d'identifier l'élément limitant, et l'utilisation de ce rapport n'est guère utile en dehors d'un diagnostic général.

Le rapport  $ATP/P_p = 0,32$  observé dans l'Atlantique tropical (HERBLAND & PAGES 1975) est voisin de celui obtenu ( $ATP/P_p = 0,46$ ) dans la lagune pour la même gamme de valeurs d'ATP ( $0,280 \mu\text{g l}^{-1}$ ) ; ce rapport est beaucoup plus élevé (voisin de 4 pour  $10 \mu\text{g l}^{-1}$  ATP) dans les eaux lagunaires riches en P.

L'accroissement de  $C_p/N_p$  vers les extrémités de la lagune peut indiquer un déséquilibre nutritionnel du phytoplancton, une sénescence des populations et/ou une partie détritique croissante vers les extrémités, confirmant les résultats du tableau IX. Il existe une corrélation de rang inverse entre  $C_p/N_p$  (en prenant les médianes par région) et la quantité de poisson pêché par unité de surface (moyenne des pêches de 1976 et 1977, DURAND *et al.* 1978) hautement significative :  $r_s = 0,94^{**}$  pour  $n = 6$  (fig. 16). Ce résultat surprenant peut s'expliquer ainsi : à un C/N faible correspond une proportion importante de matière vivante par rapport à la quantité de détritus, d'où une quantité de zooplancton plus grande que dans les zones où un  $C_p/N_p$  élevé reflète un pourcentage important de détritus et peut être également des populations phytoplanctoniques en mauvais état physiologique et moins nutritives, et donc un zooplancton moins abondant. Les poissons

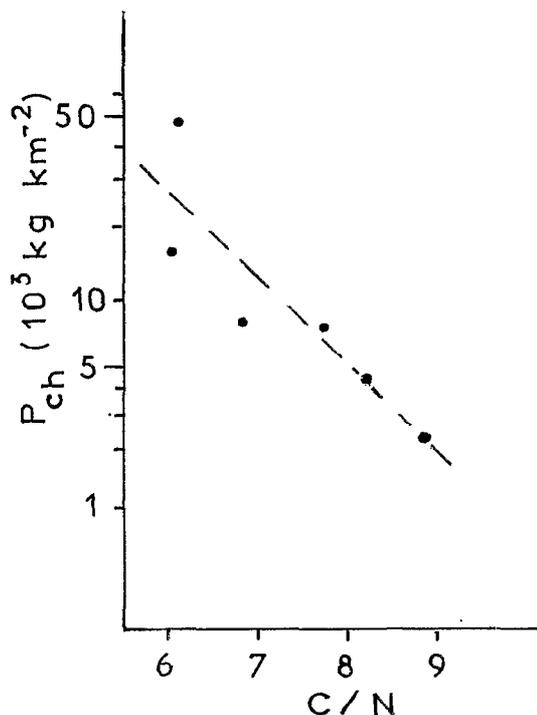


FIG. 16. — Droite de régression de la distribution :  $P_{ch}$  —  $C_p/N_p$ ,  $P_{ch}$  étant le poids de poisson pêché par  $km^2$  de lagune.  $\ln P_{ch} = -0,84 (C_p/N_p) + 8,29$   $C_p/N_p$  est le rapport des médianes annuelles ;  $r_s = 0,94^{**}$ .

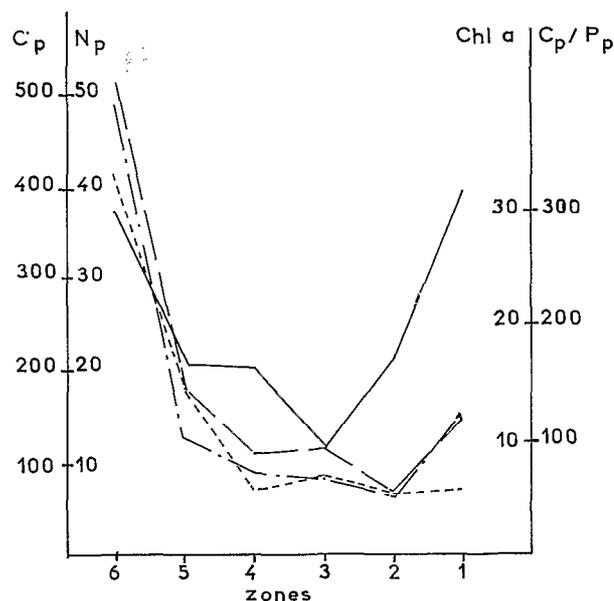


FIG. 17. — Distribution géographique de  $C_p$  et  $N_p$  ( $\mu atg l^{-1}$ ),  $Chl a$  ( $\mu g l^{-1}$ ) et  $C_p/P_p$ . Médiane des observations annuelles et rapport des médianes annuelles.

— :  $C_p/P_p$   
 - - - :  $C_p$   
 - · - · :  $N_p$   
 ····· :  $Chl a$

phytophages et zoophages (*Ethmaloses*) constituant près de 70 % des poissons pêchés (DURAND *et al.* 1978) seront donc en plus grande abondance dans les eaux riches en matière vivante non carencée. Ce résultat demande cependant à être confirmé bien que la rareté des données simultanées de pêche et de  $C_p/N_p$  rende l'entreprise malaisée.

### Bilan du seston

Le maximum de concentration de  $C_p$  ( $500 \mu atg l^{-1}$ ) est relevé dans les extrémités orientales et occidentales (fig. 17), bien que celles-ci soient fortement carencées en éléments nutritifs. La distribution de  $C_p$  par rapport à  $P_p$  et  $Chl a$  (fig. 11 et 13) indique une absorption superflue de C (« luxury uptake »), telle que celle relevée par LEHMAN (1976) et LEMASSON *et al* (1980) dans des conditions similaires de forte carence en P. En tenant compte des valeurs de  $C_p$  mesurées aux différentes stations, nous pouvons évaluer la quantité totale de  $C_p$  dans l'ensemble de la lagune. En considérant que  $C_p$  représente 40 % du poids sec, nous pouvons à partir des données du tableau 8 et en prenant pour la lagune une profon-

deur moyenne de 4,8 m évaluer la quantité totale de matière organique à  $8 \cdot 10^6$  kg (poids sec).

Le taux de renouvellement de ce seston est aussi important que sa quantité totale. La production primaire, mesurée par le  $^{14}C$ , serait de  $0,650$  à  $0,700 \cdot 10^6$  kg C/jour (PAGÈS & LEMASSON 1980). Le temps de renouvellement du C total serait ainsi de 3 à 4 jours suivant la saison (*ibid.*) en ne considérant que la production photosynthétique.

### 6. CONCLUSION

Il est habituel de donner les estimations de biomasse en carbone. Lorsque l'on est dans un milieu équilibré en éléments nutritifs, n'importe lequel des facteurs étudiés pourra être utilisé pour estimer cette biomasse. Mais les rapports entre  $C_p$  d'une part et ATP,  $P_p$ ,  $Chl a$  d'autre part sont étroitement dépendants des carences en éléments nutritifs. Nous ne pouvons donc pas définir un rapport de conversion valable sur toute la lagune permettant de passer au  $C_p$  vivant. Il existe alors trois possibilités pour parvenir à déterminer ce paramètre :

— Les régressions entre  $C_p$  et les différents paramètres nous donnent une estimation de la part

de  $C_p$  détritique. Il est cependant probable que la quantité absolue de  $C_p$  détritique n'est pas constante pour toutes les régions et dépendent de la biomasse, et que la part de carbone vivant soit surestimée. On a ainsi une valeur haute du  $C_p$  vivant.

— Au contraire on sous-estime le  $C_p$  vivant en utilisant pour toute la lagune le rapport:  $C_p/ATP = 350$ , obtenu dans une région non carencée, et l'on a ainsi une valeur basse du  $C_p$  vivant.

— La meilleure solution est de déterminer expérimentalement, par des cultures *in situ* en dialyse de populations naturelles, et pour chaque région bien caractéristique, les rapports  $C_p/ATP$ .

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.  
le 28 octobre 1980.*

### BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (G. C.), 1965. — Fractionation of phytoplankton communities off the Washington and Oregon coasts. *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 477-480.
- AZAM (F.) et HODSON (R. E.), 1977. — Dissolved ATP in the sea and its utilisation by marine bacteria. *Nature*, vol. 267 : 696-698.
- BANSE (K.), 1977. — Determining the C-to-Chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Mar. Biol.*, 41 : 199-212.
- BASKETT (R. C.) et LULVES (W. J.), 1974. — A method of measuring bacterial growth in aquatic environments using dialysis cultures. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 31 : 372-374.
- BEERS (J. R.) et STEWART (G. L.), 1969. — The vertical distribution of microzooplankton and some ecological observations. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 33 (1) : 30-44.
- BERLAND (B.), BONIN (D.), LABORDE (P.), MAESTRINI (S.), 1972. — Variations de facteurs estimatifs de la biomasse et en particulier de l'ATP chez plusieurs algues marines planctoniques. *Mar. Biol.*, 13-4 : 338-345.
- BERLAND (B.), BONIN (D.), MAESTRINI (S.), 1978. — Facteurs limitant la production primaire des eaux oligotrophes d'une aire côtière méditerranéenne (Calanque d'En-Vau, Marseille). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 63 (4) : 501-531.
- BREZONIK (P. L.) et PATTERSON (J. W.), 1972. — Activated sludge. ATP : effects of environmental stress. *J. sanit. Engrg. Div., Amer. Soc. Civil Engrs.*, 97 : 813-824.
- BREZONIK (P. L.), BROWNE (F.), FOX (J.), 1975. — Application of ATP to plankton biomass and bioassay studies. *Water Res.* 9 (2) : 155-162.
- CAVARI (B.), 1976. — ATP in Lake Kinneret : Indicator of microbial biomass or of phosphorus deficiency. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (2) : 231-236.
- CHERVIN (M. B.), 1978. — Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coastal copepods. *Mar. Biol.* 49 : 265-275.
- DUFOUR (P.), LEMASSON (L.), CRÉMOUX (J.-C.), 1980. — Contrôle nutritif de la biomasse du seston dans une lagune tropicale de Côte d'Ivoire. II. — Variations géographiques saisonnières (sous presse).
- DURAND (S.), AMON-KOTHIAS (J.), ECOUTIN (J.), GERLOTTO (F.), HIE DARE (J.), LAE (R.), 1978. — Statistiques de pêche en Lagune Ébrié (Côte d'Ivoire) (1976-1977). *Doc. Scient. C.R.O., Abidjan*, 1X, 2 : 67-114.
- DURBIN (E.), KRAWIEC (R.), SMAYDA (T.), 1975. — Personal studies on the relative importance of different size fractions of phytoplankton in Narragansett Bay. *Mar. Biol.*, 32 (3) : 271-287.
- EIDE (I.) et JENSEN (A.), 1979. — Application of *in situ* cage cultures of phytoplankton for monitoring heavy metal pollution in two norwegian fjords. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 37 : 271-286.
- EPPLEY (R. W.) et RINGER (E. H.), 1974. — Nitrogen assimilation of an oceanic diatom in nitrogen-limited continuous culture. *J. Phycol.*, 10 (1) : 15-23.
- GLOOSCHENKO (W. A.), MOORE (J. E.), VOLLENWEIDER (R. A.), 1972. — The seasonal cycle of phaeopigments in Lake Ontario with particular emphasis on the role of zooplankton grazing. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 597-605.
- HAMILTON (R.) et HOLM-HANSEN (O.), 1967. — ATP content of marine bacteria. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 319-324.
- HERBLAND (A.) et PAGES (J.), 1975. — ATP dans le dôme de Guinée. Distribution verticale et signification écologique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, XIII, 2 : 163-169.
- HOLM-HANSEN (O.), BOOTH (C.), 1966. — The measurement of ATP in the ocean and its ecological significance. *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 510-519.
- HOLM-HANSEN (O.), 1969. — Determination of microbial biomass in ocean profiles. *Limnol. Oceanogr.*, 14 (5) : 740-747.
- Rev. Hydrobiol. trop.* 14 (3) : 191-212 (1981).

- HOLM-HANSEN (O.), 1970. — ATP levels in algal cells as influenced by environmental conditions. *Plant & Cell Physiol.*, 11 : 689-700.
- HOLM-HANSEN (O.) et PEARL (H.), 1972. — The applicability of ATP determination for estimation of microbial biomass and metabolic activity. Proc. IBP/UNESCO Symp. « Detritus and its role in aquatic ecosystem » Pallanza. 1972. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 29 suppl. : 149-168.
- JONES (J. G.) et SIMON (B. M.), 1977. — Increased sensitivity in the measurement of ATP in freshwater samples with a comment on the adverse effect of membrane filtration. *Freshw. Biology*, 7 : 253-260.
- KARL (D.) et LAROCK (P.), 1975. — ATP measurements in soil and marine sediments. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 32 (5) : 599-607.
- KARL (D. M.), HAUGNESS (J. A.), CAMPBELL (L.), HOLM-HANSEN (O.), 1978. — Adenosine nucleotide extraction from multicellular organisms and beach sand : ATP recovery, energy charge and determination of C/ATP ratios. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 34 : 163-181.
- KNUDSEN (J. G.) et KATZ (D. L.), 1954. — Fluid dynamics and heat transfer. *University of Michigan Press*, Mich. 243 pp.
- KORRINGA (P.) et POSTMA (H.), 1957. — Investigations in the fertility of the Gulf of Naples and adjacent salt water lakes, with special reference to shellfish cultivation. *Publ. staz. zool. Napoli.*, 29 : 229-284.
- KREY (J.), 1956. — Die Trophie küstennaher Meeresgebiete. *Kieler Meeresforsch.*, 12 : 46-71.
- LEHMAN (J.), 1976. — Photosynthetic capacity and luxury uptake of C during Phosphate limitation in *Pediastrum duplex* (chlorophyceae). *J. Phycol.* 12 : 190-193.
- LEMASSON (L.), 1975. — Matière en suspension et P en particules dans l'Afl. tropical S le long de 4 W en nov. 1971. *Mar. Chemistry*, 3 : 321-335.
- LEMASSON (L.), CREMOUX (J.-L.), MONTEL (Y.), 1977. — Analyse des rapports C/N/P du seston dans la partie orientale de l'Atlantique équatorial. *Mar Chemistry*, 5 : 171-181.
- LEMASSON (L.), PAGÈS (J.), CREMOUX (J.-L.), 1980 a. — Inorganic phosphate uptake in a brackish tropical lagoon. *Est. Mar. Coast. Sc.* (sous presse).
- MANNHEIM (F. T.), HATHAWAY (J. C.), UCHUPI (E.), 1972. — Suspended matter in surface waters of the northern Gulf of Mexico. *Limnol. Oceanogr.* 17, 1 : 17-27.
- MAURER (D.), 1978. — Phytoplankton et pollution. La lagune Ébrié (Abidjan). Le secteur de Cortiou (Marseille). *Thèse doctorat 3<sup>e</sup> cycle*. Univ. Aix-Marseille, 121 pp.
- MAYZAUD (P.) et TAGUCHI (S.), 1979. — Spectral and biochemical characteristics of the particulate matter in Bedford Basin. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 (2) : 211-218.
- MENZEL (D.) et CORWIN (J.), 1965. — The measurement of total phosphorus in sea-water based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. *Limnol. Oceanogr.*, 10, 2 : 280-282.
- MEYER-REIL (L. A.), 1976. — A improved method for the semi-continuous culture of bacterial populations on Nuclepore membrane filters. *Kieler Meeresforsch.* 31 (1) : 1-6.
- OWENS (O. H.), DRESLER (P.), CRAWFORD (C. C.), TYLER (M. A.) et SELIGER (H.), 1977. — Phytoplankton cages for the measurement *in situ* of the growth rates of mixed natural populations. *Chesapeake Science* 18 (4) : 325-323.
- PAERL (H.), TILZER (M.), GOLDMAN (Ch.), 1976. — Chlorophyll a versus ATP as algal biomass indicators in lakes. *J. Phycol.*, 12 (2) : 242-246.
- PAERL (H.) et WILLIAMS (N.), 1976. — The relation between ATP and microbial biomass in diverse aquatic ecosystems. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 61 (5) : 659-664.
- PAGÈS (J.), LEMASSON (L.), DUFOUR (P.), 1979. — Éléments nutritifs et production primaire dans les lagunes de Côte d'Ivoire. Cycle annuel. *Arch. Scient. CRO. Abidjan*, 5 (1) : 1-60.
- PAGÈS (J.) et LEMASSON (L.), 1981. — Production et utilisation du Carbone organique dissous dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.* 14 (2) : 83-101.
- PAGÈS (J.), LEMASSON (L.), DUFOUR (P.), 1981a. — Primary production measurement in a brackish tropical lagoon. Effect of light, as studied at some station by the <sup>14</sup>C methos. *Rev. Hydrobiol. trop.* 14 (1) : 3-15.
- PAGÈS (J.), LEMASSON (L.), DUFOUR (P.), 1981b. — Variabilité des évaluations du seston dans la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.* 14 (1) : 17-30.
- PARSONS (T. R.) et STRICKLAND (J. D.), 1959. — Proximate analysis of marine standing crop. *Nature, Lond.*, 184 : 2038-2039.
- PARSONS (T. R.), TAKAHASHI (M.), HARGRAVE (B.), 1977. — Biological Oceanographic Processes. Pergamon Press, 2<sup>nd</sup> ed., 332 pp.
- PERRY (M.), 1976. — Phosphate utilization by an oceanic diatom in P-limited chemostat culture and in the oligotrophic waters of the central North Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (1) : 88-107.
- PERRY (W. B.), BOSWELL (J. T.), STANFORD (J. A.), 1979. — Critical problems with extraction of ATP for bioluminescence assay of plankton biomass. *Hydrobiologia*, 65 (2) : 155-163.
- POULET (S.), 1976. — Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and non living particles. *Mar. Biol.*, 34 (2) : 117-125.
- PRAKASH (A.), SKOGLUND (L.), RYSTAD (B.), JENSEN (A.), 1973. — Growth and cell-size distribution of marine planktonic algae in batch and dialysis cultures. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 30 : 143-155.

- REPELIN (R.), en prép. — Le mésoplancton des lagunes ivoiriennes. Étude de l'abondance et cycle saisonnier.
- RIEMANN (B. O.), 1979. — The occurrence and ecological importance of dissolved ATP in fresh water. *Fresh. Biol.*, 9 : 481-490.
- RILEY (G. A.), 1959. — Note on particulate matter in Long Island Sound. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, 17 : 83-86.
- SAKSHAUG (E.), HOLM-HANSEN (O.), 1977. — Chemical composition of *Skeletonema costatum* and Pavlova lutheri as a function of nitrate phosphate and iron-limited growth. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.*, 29 : 1-34.
- SAUNDERS (G. W.), 1972. — The transformation of artificial detritus in lake water. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 29 suppl. : 261-288.
- SMITH (W. O. JR), BARBER (R. T.), HUNTSMAN (S. A.), 1977. — Primary production off the coast of north-west Africa : excretion of dissolved organic matter and its heterotrophic uptake. *Deep Sea Res.*, 24 (1) : 35-47.
- SOROKIN (Y. I.), 1971. — On the role of bacteria in the productivity of tropical oceanic waters. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 56 : 1-48.
- SPOEHR (H. A.) et MILNER (H. W.), 1949. — The chemical composition of chlorella ; effect of environmental conditions. *Plant. Physiol.* 24 : 120-149.
- SUTCLIFFE (W.), ORR (E.), HOLM-HANSEN (O.), 1976. — Difficulties with ATP measurements in inshore waters. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (2) : 145-149.
- TASTET (J.-P.), 1974. — L'environnement physique du système lagunaire Ébrié. *Univ. Abidjan., Sc. de la terre., Sér. Doc. T1* : 28 pp., T2 : fig.
- TEIXEIRA (C.), TUNDISI (J.), SANTORO (J.), 1967. — Plankton studies in a mangrove environment. IV. Size fractionation of the phytoplankton. *Bolm Inst. Oceanogr. S. Paulo*, 16 : 39-42.
- THOMAS (W. H.) et DODSON (A. N.), 1972. — On nitrogen deficiency in tropical Pacific phytoplankton. 2) Photosynthetic and cellular characteristics of a chemostat-grown diatom. *Limnol. oceanogr.*, 17 : 515-523.
- VARLET (P.), 1978. — Le régime de la lagune Ébrié. *Trav. Doc. O.R.S.T.O.M.*, 83 : 162 pp., 110 fig.
- WILDISH (D.), 1976. — Determination of ATP in estuarine water and sediments by firefly bioluminescence assay. *Rap. Techn. 649.* — Ministère de l'environ. Station Biol. St. Andrews N.B.
- YENTSCH (C. S.) et MENZEL (D.), 1963. — A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin fluorescence. *Deep Sea Res.*, 10 : 221-231.