

## ***Influences des intrusions de masses d'air polaires sur le phytoplancton et le métabolisme d'une lagune tropicale***

Patricia DOMINGOS (1) et Jean-Pierre CARMOUZE (2)

### RÉSUMÉ

*La lagune de Saquarema, qui présente les caractéristiques d'un milieu fortement eutrophisé, est dominée par une communauté nanoplanctonique (35 % Cyanophycées et 45 % Prymnesiophycées), très peu diversifiée (2,5 bits . ind.<sup>-1</sup>). Les brusques changements météorologiques et hydrologiques, dus aux arrivées de fronts polaires, renforcent la haute instabilité hydroclimatique de ce milieu d'interface continental-marin et accroissent son pouvoir de sélection des espèces, de sorte que ce sont celles de petites tailles (10  $\mu\text{m}^3$ ), à métabolisme rapide et à temps de régénération court, qui s'adaptent le mieux à cette situation. D'un jour à l'autre, tant les biomasses que les activités biologiques peuvent chuter de moitié sous les effets d'intrusions polaires, tandis que un ou deux jours plus tard elles peuvent retrouver leurs valeurs antérieures. Par ailleurs, les fronts froids qui ralentissent moins l'activité hétérotrophe que celle autotrophique conduisent à des phases de métabolisme hétérotrophe du milieu.*

**MOTS CLÉS :** Lagune tropicale — Phytoplancton — Métabolisme d'écosystème — Variations nycthémerales.

### RESUMO

**INFLUÊNCIAS DAS INTRUSÕES DE MASSAS DE AR POLARES SOBRE O FITOPLÂNTON E O METABOLISMO DE UMA LAGUNA TROPICAL**

*A laguna de Saquarema, em avançado estágio de eutrofização, se caracteriza pela dominância de nanoplâncton (35 % Cianofíceas, 40 % Primnesiofíceas) com baixa diversidade (2,5 bits . ind.<sup>-1</sup>). As bruscas mudanças meteorológicas e hidrológicas, devido às chegadas de frentes frias, reforça a alta instabilidade hidroclimática desse meio de interface continental-marinho e acrescenta uma pressão seletiva às espécies, de modo que tem sido as de pequeno tamanho (10  $\mu\text{m}^3$ ), metabolismo rápido e curto tempo de regeneração, que se adaptam melhor a este tipo de situação. De um dia para outro, tanto as biomassas quanto as atividades biológicas, podem diminuir de 50 % (sob os efeitos das intrusões polares), enquanto que um ou dois dias mais tarde, podem voltar aos valores anteriores. Além disso, as frentes polares reduzem mais a atividade autotrófica do que a heterotrófica, resultando em fases de heterotrofia do meio.*

**PALAVRAS CLÁVES :** Laguna tropical — Fitoplâncton — Metabolismo de ecossistema — Variações níctemerais.

(1) Departamento de Geoquímica, Universidade Federal Fluminense, Morro do Valonguinho, 24021 — Niterói, RJ (Brasil).

(2) Departamento de Pesca da Universidade Federal Rural Pernambuco, rua Manoel de Meideiros, Dois Irmãos, 5271 — Recife, PE (Brasil).

## ABSTRACT

## INFLUENCES OF INTRUSIONS OF POLAR AIR MASSES ON THE PHYTOPLANKTON AND THE METABOLISM OF A TROPICAL LAGOON

*The lagoon of Saquarema, characterized by a strong eutrophication, is dominated by nanoplankton (35 % Cyanophyceas e 45 % Prymnesiophyceas) with a low diversity (2.5 bits .ind.<sup>-1</sup>). Sudden meteorological and hydrological changes, due to the arrival of polar fronts, augment the great hydroclimatic instability of this continental-marine interface and therefore increase selection effects upon organisms. Small size species (10  $\mu\text{m}^3$ ), with fast metabolism and short adaptation time to changes, are better adapted. From one day to the other, biological activity as well as phytoplankton biomass may decrease by 50 % due to polar intrusions, while one or two days later, they may return to former values. Besides, polar influences, which slow down autotrophic activities more than heterotrophic ones, cause phases of heterotrophic metabolism.*

KEYWORDS : Tropical lagoon — Phytoplankton — Metabolism of ecosystem — Nycthemeral variations.

## INTRODUCTION

Les études pluriannuelles de communautés phytoplanctoniques et de leurs activités biologiques, qui sont réalisées à une fréquence allant de la semaine au mois, contribuent à appréhender les processus qui contrôlent les grandes unités structurales et fonctionnelles d'un écosystème telles que l'évolution des réseaux trophiques, les cycles biogéochimiques, les bilans métaboliques (production/respiration) et les successions écologiques (LEWIS, 1978; SOMMER, 1989; HARRIS, 1986). Toutefois, il est démontré que des événements brefs et fréquents peuvent avoir une influence décisive sur le comportement du plancton à l'échelle annuelle, tant au niveau de sa composition (CÔTÉ et PLATT, 1983; PRÉZELIN, 1992), qu'à celui de son activité métabolique (STROSS *et al.*, 1973; PAERL et MACKENZIE, 1977; PRÉZELIN, 1992). Ce type d'étude se justifie particulièrement dans les milieux hautement dynamiques, tels que les milieux côtiers soumis à l'influence alternée des masses d'eaux continentales et marines, et exige souvent un suivi sur plusieurs jours car la réponse des organismes aux changements brusques peut présenter un temps de retard de plusieurs heures, voire de 24 à 48 heures (HARRIS, 1980; PRÉZELIN, 1992).

Les lagunes côtières brésiliennes, situées en dessous de la latitude 10° sud, sont touchées par de fréquentes arrivées de masses d'air polaires qui modifient profondément sur de courtes périodes (de 1 à 8 jours) les conditions météorologiques et hydrologiques locales. Les conséquences écologiques en sont mal connues. Pour combler ce manque d'information, nous avons accompagné durant 20 jours l'impact de ces arrivées de front froid sur la composition et l'activité du phytoplancton d'une lagune bien représentative de ces milieux, celle de Saquarema

(État de Rio de Janeiro). Quatre intrusions de masses d'air polaires ont été enregistrées au cours de ces 20 jours.

## MILIEU D'ÉTUDE ET MÉTHODOLOGIE

La lagune de Saquarema, qui appartient à l'État de Rio de Janeiro (Brésil), est située entre 22 et 23° sud et entre 42 et 43° ouest. D'une superficie totale de 23 km<sup>2</sup>, elle est composée de 3 compartiments, tous de faibles profondeurs (de 0,5 à 2,0 m). Le plus occidental d'entre eux, la lagune Urussanga, reçoit les principaux apports d'eaux douces (80 % viennent du rio Mato Grosso), tandis que le plus oriental, la lagune de Fora, communique avec la mer par un grau sableux. La communication n'est pas permanente, le grau tend à s'ensabler rapidement. La réouverture est assurée soit par les marées équinoxiales, soit au cours des fortes crues de la lagune ou encore par des travaux de dragage (fig. 1). Ce dernier compartiment est le plus touché par les rejets domestiques de la ville de Saquarema et ceux apportés par le rio Bacaxá en provenance de la ville du même nom.

Le climat de la lagune est du type tropical (précipitations annuelles  $\approx$  1 200 mm), plus humide en été qu'en hiver. Les masses d'air tropicales chaudes d'origine océanique, de secteur NE, sont fréquemment substituées pour une durée variable (en moyenne, 1 à 3 jours en été, 5 à 8 jours en hiver) par des masses d'air polaires plus froides, de secteur SW. Ces masses, en provenance de l'Antarctique, présentent un front qui progresse le long de la côte atlantique. À la latitude de Rio le front est encore bien marqué. En général, il ne dégénère qu'au-delà du quinzième parallèle où il n'est plus qu'une dis-

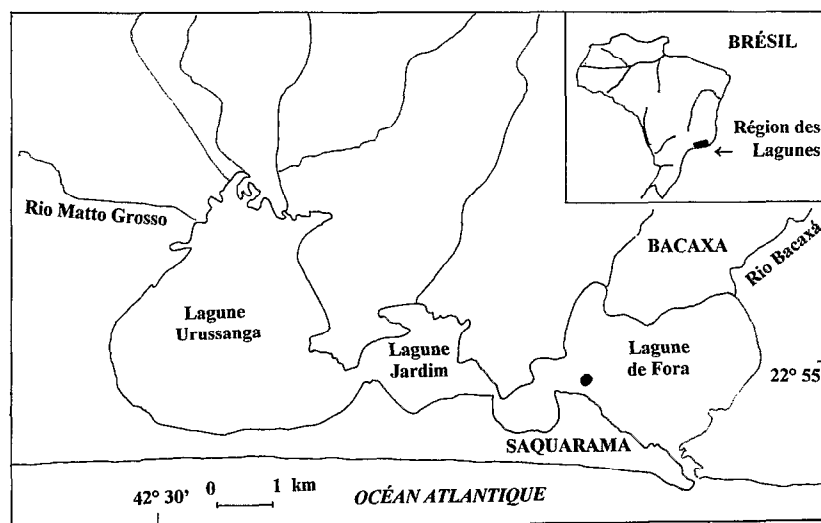


FIG. 1. — Localisation de la lagune de Saquarema et de son point d'étude.  
The lagoon of Saquarema. Location of the sampling site.

continuité diffuse (BERNARDES, 1952). Ces arrivées de fronts froids sont souvent synonymes de mauvais temps (baisse de la température de l'air de 5 à 10 °C, diminution de la durée d'ensoleillement, précipitations).

L'étude a été effectuée à la fin de la saison chaude, ou plus exactement au début de la période de refroidissement de la lagune, du 25 mars au 13 avril 1989. La température de l'eau est en moyenne de 28 °C, tandis qu'en plein été et hiver elle oscille respectivement autour 30 et 24 °C. Des prélèvements quotidiens ont été réalisés en une station unique de la lagune de Fora (fig. 1). Les données physico-chimiques (pH, alcalinité, salinité, oxygène dissous) et la température ont été relevées 6 fois par jour (à 6 h, 10 h 30, 12 h 30, 15 h 30, 18 h et 23 h 30). Les prélèvements pour la détermination des nutriments et des pigments chlorophylliens ont été effectués à 6 h et 15 h 30. Les filtrations ont été faites sur place. Les filtrats et filtres ont été congelés à -20 °C et leurs déterminations analytiques différées de 15 à 30 jours. Le phytoplancton a été récolté à 15 h 30 et conservé dans une solution de lugol et d'acide acétique glacial. Les nutriments ont été déterminés selon les méthodes classiques préconisées par STRICKLAND et PARSONS (1972). Le phytoplancton a été quantifié selon la technique de UTERMÖHL (1958) et le carbone cellulaire calculé selon les recommandations de EDLER (1979). L'indice de diversité utilisé est celui de Shannon. Les taux de production diurne et de respiration nocturne ont été évalués à partir

des variations nyctémérales du CO<sub>2</sub> total dans la colonne d'eau, corrigées des échanges gazeux de CO<sub>2</sub> à l'interface eau-atmosphère. Le CO<sub>2</sub> total a été évalué par des mesures de pH, alcalinité, salinité et température et l'emploi d'un modèle d'équilibre thermodynamique du système [CO<sub>2</sub>-H<sub>2</sub>O-Ions majeurs] (CARMOUZE, 1984). La première loi de Fick a été utilisée pour calculer les transferts gazeux,  $F = K \times \Delta[C]$ . Pour tenir compte des réactions chimiques qui ont lieu au cours des échanges gazeux,  $\Delta[C]$  a été pris égal à la différence entre la somme des concentrations des espèces carbonatées de l'eau adjacente à l'interface et celle des concentrations des mêmes espèces lorsque l'eau est saturée en CO<sub>2</sub> (STUMM et MORGAN, 1981); K, le coefficient de transfert, a été pris égal à  $0,0035 \times V^2$  (V étant la vitesse du vent exprimée en m . h<sup>-1</sup>).

## RÉSULTATS

### Les conditions hydroclimatiques

La période d'étude est marquée par l'arrivée de quatre masses d'air polaires, chacune d'elles se substituant durant 1 à 2 jours aux masses d'air tropicales : le 5<sup>e</sup> jour, de la fin du 8<sup>e</sup> au début du 10<sup>e</sup>, le 12<sup>e</sup> et de la fin du 15<sup>e</sup> au final du 16<sup>e</sup>. Le premier front froid altère peu les conditions météorologiques (la température maximale passe de 30 à 27 °C, la durée d'insolation se maintient égale à 10 h par

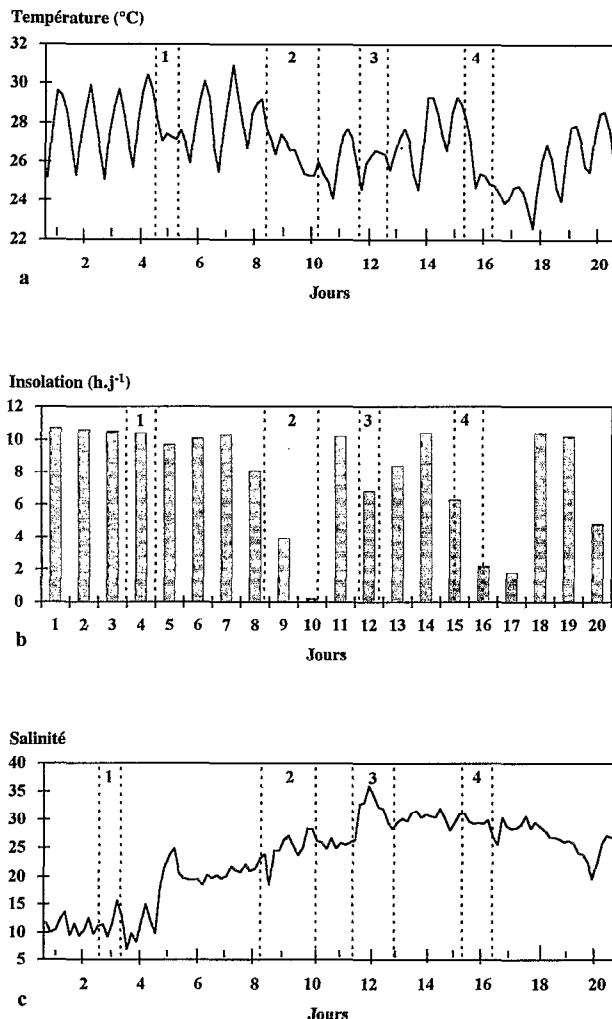


FIG. 2. — Évolution de la température des eaux (a), de la durée d'insolation journalière (b) et de la salinité (c). Les bandes verticales délimitent les périodes d'influence des fronts froids.  
Temperature evolution of water (a), of daily insolation duration (b) and of salinity (c).

jour), mais provoque une importante entrée d'eaux marines (la salinité passe de 11 à 25) (fig. 2 a, b et c). Cinq jours après, la 2<sup>e</sup> arrivée de masses polaires est suivie d'une plus grande chute de température (3 °C) et d'insolation (cette dernière devient nulle le 10<sup>e</sup> jour) mais d'une pénétration plus réduite d'eaux marines (la salinité n'augmente que de 20 ‰). Le front du 12<sup>e</sup> jour est accompagné d'une entrée massive d'eau de mer (salinité de 35). La dernière arrivée, qui fait suite à deux jours et demi de soleil, amène de fortes pluies (21 mm le 16<sup>e</sup> jour), provoque une brusque chute de température de 5,5 °C, mais

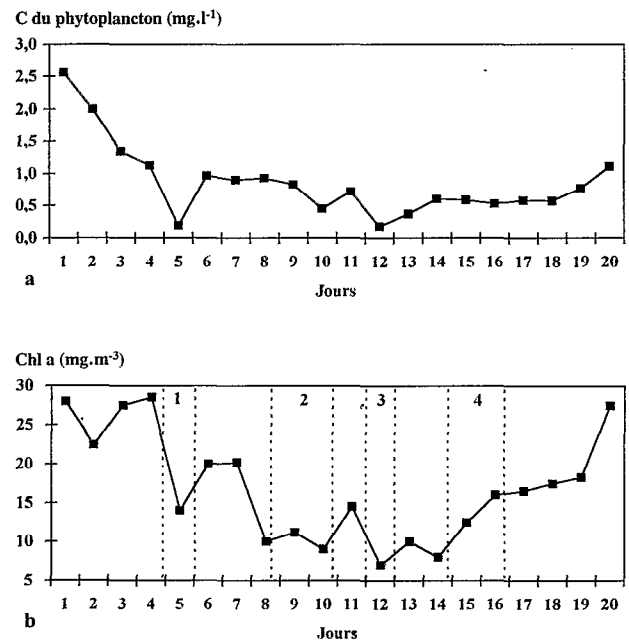


FIG. 3. — Évolution de la biomasse phytoplanctonique en termes de carbone cellulaire (a) et de chlorophylle a (b). Les bandes verticales délimitent les périodes d'influence des fronts froids.  
Evolution of phytoplanktonic biomass expressed in cellular carbon (a) and chlorophyll a (b). Vertical lines delimit entrances of cold atmospheric air.

n'entraîne pas d'entrée d'eau de mer. La température et l'insolation augmentent à nouveau à partir du 18<sup>e</sup> jour, tandis que les données météorologiques du dernier jour annoncent une nouvelle arrivée de masses polaires.

### La communauté phytoplanctonique

La biomasse phytoplanctonique est exprimée en unité de carbone cellulaire,  $C_c$ , et de chlorophylle a, Chl a. Malgré des oscillations bien marquées, il est perçu une baisse du début de l'étude jusqu'au 12<sup>e</sup> jour (Chl a et  $C_c$  passent respectivement de 25-30  $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$  à 10-12  $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$  et de 1,0-1,2 à 0,3-0,5  $\text{mg} \text{ C} \cdot \text{l}^{-1}$ ) puis une augmentation progressive en fin de période (fig. 3 a et b). Ces baisses coïncident en général avec les arrivées de fronts froids. Elles sont accentuées lors des plus importantes entrées d'eaux marines (5<sup>e</sup>, 16<sup>e</sup> jours). La composition taxonomique (fig. 4 a) se caractérise par la dominance de Cyanophyceae (jusqu'à 60 % du  $C_c$ ) représentés par *Oscillatoria* sp. *Synechocystis aquatilis* f. *salina* et *Synechococcus elongatus* au cours de la première période, et

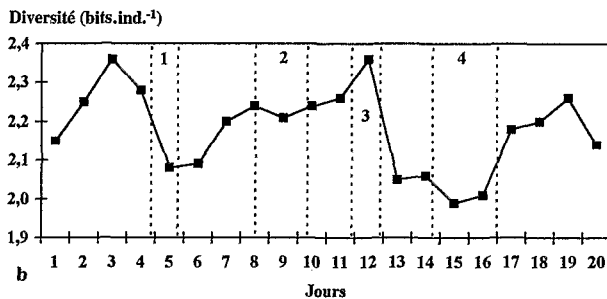
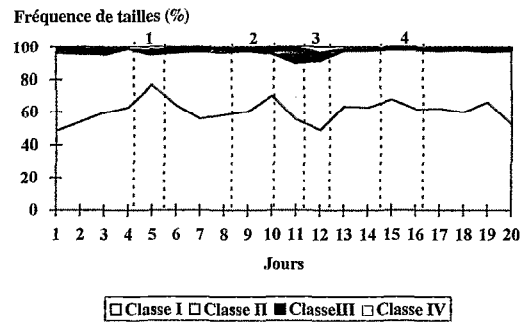
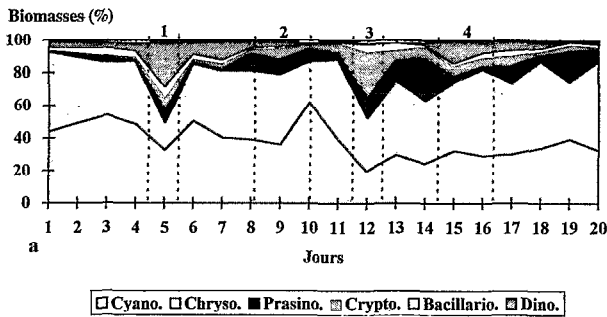


FIG. 4. — Évolution de l'abondance relative des classes taxonomiques (a) et de la diversité des espèces phytoplanktoniques (b). Les bandes verticales délimitent les périodes d'influence des fronts froids.  
 Evolution of relative abundance of taxonomic classes (a) and phytoplanktonic diversity (b). Vertical lines delimit entrancies of cold atmospheric air.

par la dominance de Prymnesiophyceae, principalement *Pauloba cf. lutheri* qui se trouve être l'espèce la plus abondante durant toute la période d'étude (jusqu'à 53 % du C<sub>c</sub> total). Les espèces quantitativement secondaires appartiennent aux classes des Dinophyceae, Bacillariophyceae, Cryptophyceae, Euglenophyceae, Prasinophyceae et Chlorophyceae. D'une manière générale, seuls ces groupes et taxons secondaires présentent des fluctuations : après le deuxième front, il y a substitution plus ou moins complète de Dinophyceae et de Bacillariophyceae par Prasinophyceae et Cryptophyceae. Le 3<sup>e</sup> front marque une forte augmentation des Cryptophyceae qui sont remplacés par les Prasinophyceae et Dinophyceae. Les deux plus fortes intrusions marines provoquent un recul momentané des deux classes dominantes Cyanophyceae et Prymnesiophyceae.

La diversité spécifique varie peu (fig. 4 b). Elle est caractérisée par un maximum en début de période et

FIG. 5. — Évolution de la fréquence des tailles de la communauté phytoplanktonique : classe I (<10 μm<sup>3</sup>), classe II (10-20 μm<sup>3</sup>), classe III (20-50 μm<sup>3</sup>), classe IV (>50 μm<sup>3</sup>). Les bandes verticales délimitent les périodes d'influence des fronts froids.

Evolution of size frequency of the phytoplanktonic classes : class I (<10 μm<sup>3</sup>); class II (10-20 μm<sup>3</sup>); class III (20-50 μm<sup>3</sup>); class IV (>50 μm<sup>3</sup>). Vertical lines delimit entrancies of cold atmospheric air.

lors du 12<sup>e</sup> jour (2,4 bits.ind.<sup>-1</sup>) et un minimum au cours des 15<sup>e</sup> et 16<sup>e</sup> jours (2,0 bits.ind.<sup>-1</sup>). Les effets des entrées d'eau de mer sont variables : la première entrée (5<sup>e</sup> jour) coïncide avec une baisse de diversité, la seconde, avec une hausse (12<sup>e</sup> jour) immédiatement suivie d'une baisse (13<sup>e</sup> jour).

Les organismes de taille <10 μm<sup>3</sup> (classe I) sont dominants tout au long de la période d'étude. Ils présentent deux maxima, l'un le 5<sup>e</sup> jour (77 % du nombre total d'individus) et l'autre le 10<sup>e</sup> jour (70 %). Ceux de tailles comprises entre 20 et 50 μm<sup>3</sup> (classe III) atteignent un maximum de 9,7 % le 11<sup>e</sup> jour, tandis que ceux >50 μm<sup>3</sup> (classe IV) ne dépassent pas 3,5 %, cela le 12<sup>e</sup> jour (fig. 5).

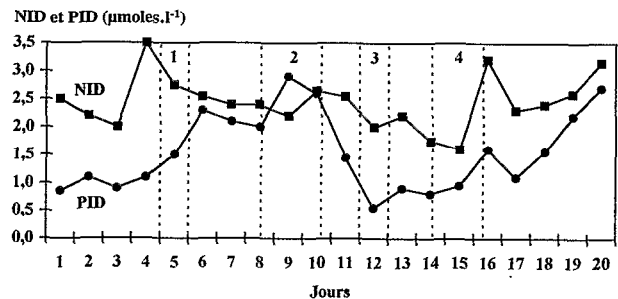


FIG. 6. — Évolution des teneurs des eaux en azote amoniacal et nitrates, NID, et en orthophosphates, PID. Les bandes verticales délimitent les périodes d'influence des fronts froids.  
 Evolution of ammonium and nitrate concentrations, NID, and orthophosphate concentrations, PID. Vertical lines delimit entrancies of cold atmospheric air.

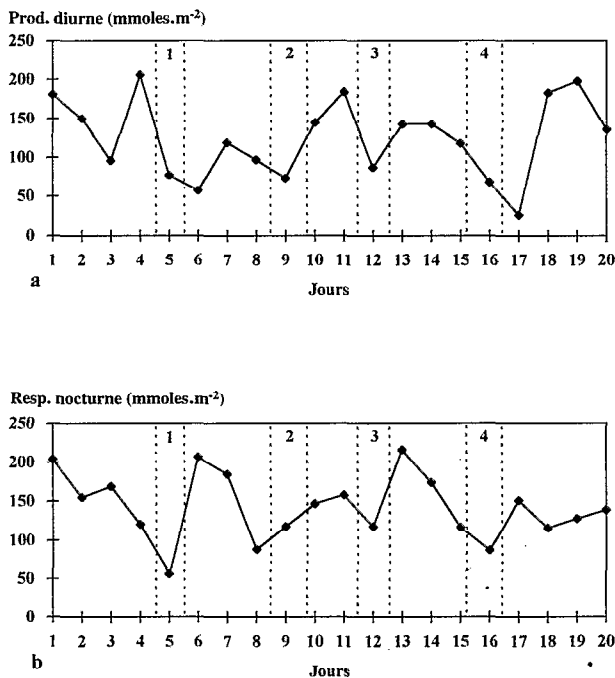


FIG. 7. — Évolution de la production diurne (a) et de la respiration nocturne (b) de carbone organique. Les bandes verticales délimitent les périodes d'influence des fronts froids.  
*Evolution of diurnal production rate (a) and night respiration (b) of organic carbon. Vertical lines delimit entrances of cold atmospheric air.*

## Nutriments

Les concentrations des nutriments ne présentent pas de changements particuliers en fonction des arrivées des fronts froids. Elles se maintiennent basses, entre 0,5 et 3  $\mu\text{M}$ , qu'il s'agisse des orthophosphates ou des composés azotés (nitrate + ammonium) (fig. 6).

## Taux de production nette de jour et de respiration de nuit

La production nette varie de 30 à 205  $\text{mmoles de C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$  et présente une valeur moyenne de 133  $\text{mmoles de C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$  (fig. 7a). Elle chute à chaque entrée de fronts froids, mais elle remonte rapidement, souvent en moins de 24 h. Ainsi, au cours du 9<sup>e</sup> jour (arrivée du 2<sup>e</sup> front) la production est de 73  $\text{mmoles de C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ , tandis que le jour suivant, malgré des conditions météorologiques encore défavorables, elle passe à 145  $\text{mmoles de C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ . Le taux de respiration nocturne varie de

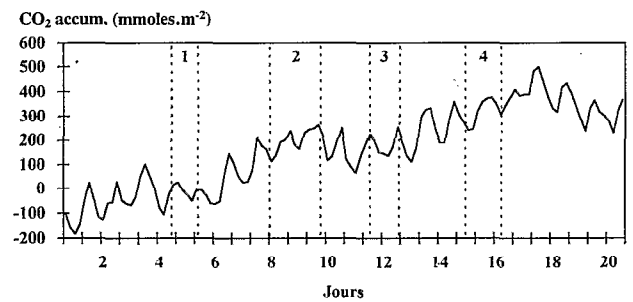


FIG. 8. — Courbe des valeurs accumulées des variations du  $\text{CO}_2$  total résultant de l'activité biologique. Les bandes verticales délimitent les périodes d'influence des fronts froids.  
*Cumulative curve of total  $\text{CO}_2$  variations, proceeding from biological activity. Vertical lines delimit entrances of cold atmospheric air.*

55 à 215  $\text{mmoles de C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$ ; sa moyenne est 145  $\text{mmoles de C.m}^{-2}.\text{j}^{-1}$  (fig. 7b). Il baisse également les jours d'arrivée des fronts froids. Sur l'ensemble de la période la respiration nocturne est supérieure à la production diurne. L'écosystème présente un métabolisme hétérotrophe. La courbe d'évolution des variations cumulées de  $\text{CO}_2$  total résultant de l'activité biologique (fig. 8) montre bien cette tendance.

Le rythme propre de la production nette au cours de la journée est variable mais suit une certaine tendance. La production nette commence généralement tôt et se termine vers 15-16 h (heure solaire). Un maximum est observé entre 10 h et 12 h 30. Les jours de beau temps, la production est maximale le matin (85 à 95 % de la production totale avant 12 h 30 les 1<sup>er</sup>, 2<sup>e</sup>, 3<sup>e</sup> et 11<sup>e</sup> jours), tandis que les jours de mauvais temps elle ne dépasse pas 75 % du total avant 12 h 30 (5<sup>e</sup>, 9<sup>e</sup>, 10<sup>e</sup>, 12<sup>e</sup> et 16<sup>e</sup> jours) mais peut se prolonger jusqu'à la fin de la journée (fig. 9a, 9b et 9c).

## DISCUSSION

Une chute de la biomasse phytoplanctonique est enregistrée lors des trois premières arrivées de fronts froids. Elle est à relier à l'entrée d'eaux de mer et/ou aux changements de conditions climatiques. Les eaux océaniques, moins riches en phytoplancton que les eaux proprement lagunaires, provoquent une diminution de la biomasse par effet de dilution lorsqu'elle se mélange à ces dernières : la plus forte diminution (50 et 80 %, respectivement en termes de  $\text{Chla}$  et de  $\text{C}_c$ ) coïncide avec le plus grand apport d'eaux marines (passage de la salinité de 11 à 21). La

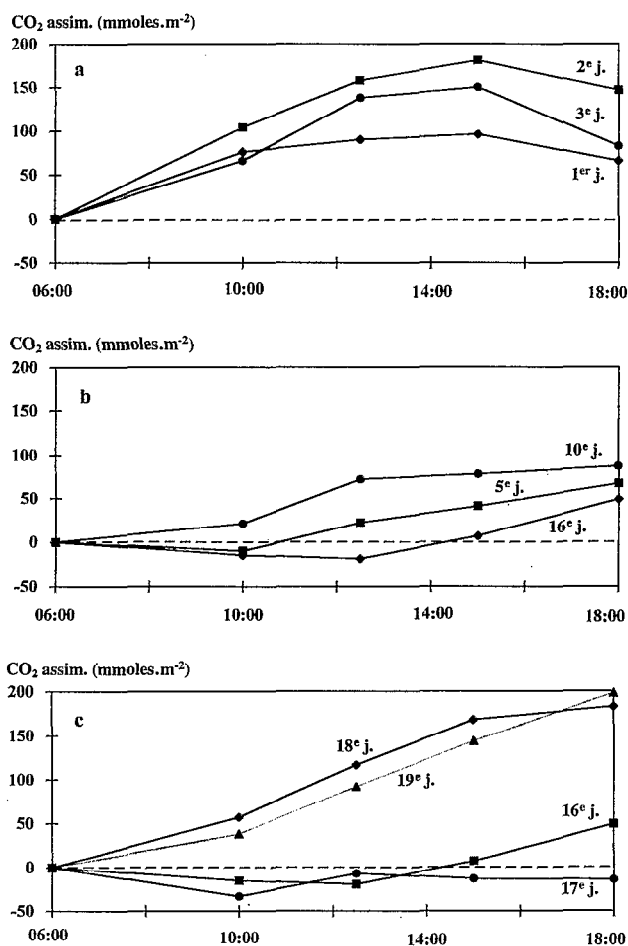


FIG. 9. — Courbes cumulatives de production/respiration nettes de carbone organique au cours de la journée : (a) jours ensoleillés, (b) jours nuageux et/ou pluvieux, (c) séquence de passage de jours nuageux et pluvieux à des jours ensoleillés.  
Cumulative curve of net production/mineralisation of organic carbon during the day : (a) sunny days; (b) cloudy and/or rainy days; (c) passage from cloudy and/or rainy day to sunny days.

baisse de température et d'insolation, voire les précipitations, résultant de la substitution de masses d'air tropicales chaudes par des masses polaires froides, provoque une diminution de la production du phytoplancton. Ainsi, la chute de biomasse du 10<sup>e</sup> jour peut s'expliquer davantage par l'effet de stress sur la communauté que par celui de dilution car, à cette occasion, la salinité n'augmente que de 20 ‰, tandis que la température diminue de 3 °C et l'insolation est nulle. Quoi qu'il en soit, les effets sont de courte durée. La communauté phytoplanctonique se reconstitue en moins de 1 à 2 jours après le retour de conditions favorables. Ainsi, Chla et C<sub>c</sub>, après avoir

chuté respectivement de 28,5 à 14  $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$  et de 1,15 à 0,20  $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$  le 5<sup>e</sup> jour, remontent à 20  $\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$  et 0,95  $\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$  le 6<sup>e</sup> jour. Il est d'ailleurs peu probable que cette remontée soit exclusivement due à une augmentation du taux de croissance de la communauté. Elle pourrait provenir également du mélange des eaux du point d'étude avec celles plus riches en phytoplancton en provenance de la région ouest (DOMINGOS, 1991). La baisse des salinités qui passent de 25 à 19 montre bien qu'il y a arrivée d'eaux moins salées de cette région. Au cours des derniers jours de la période d'étude, la biomasse, bien que marquée par de fortes fluctuations d'un jour à l'autre, augmente progressivement. Cette augmentation peut résulter de l'arrivée d'eaux de la région occidentale de plus forte densité phytoplanctonique (la salinité passe de 28 à 24). Toutefois, dans ce cas, il semble qu'elle soit davantage d'ordre biologique car il est observé une hausse des températures et des durées d'insolation et, de plus, on peut entrevoir une augmentation des entrées de nutriments (ces derniers seraient apportés par les fortes pluies du 16<sup>e</sup> jour et leurs eaux d'écoulement en provenance d'une zone urbanisée).

Les principaux taxons sont représentés par des espèces de petite taille : par ordre d'importance, *Pavlova* cf. *lutheri* (Prymnesiophyceae), *Oscillatoria* sp., *Synechocystis aquatilis* f. *salina*, *Synechococcus elongatus* (Cyanophyceae). La dominance de *Pavlova* cf. *lutheri* n'est pas un résultat surprenant car d'abondantes communautés de flagellés de petite taille sont souvent rencontrées en milieu côtier (HULBERT, 1963; MARGALEF, 1969; BARNES, 1980; COMIN, 1984). Les communautés phytoplanctoniques des lagunes adjacentes à celle de Saquarema présentent également des communautés semblables (Knoppers, comm. pers.; les auteurs, résultats non publiés).

La distribution des espèces par taille est caractérisée par la prédominance de la fraction  $< 10 \mu\text{m}^3$  durant toute la période d'étude. L'ample dominance du nanoplancton a déjà été signalée dans ce milieu (DOMINGOS, 1991). Diverses raisons peuvent être évoquées pour expliquer le succès du nanoplancton dans ce milieu. L'instabilité hydrique pourrait être l'un des principaux facteurs sélectifs (MARGALEF, 1969). Dans le cas de la lagune de Saquarema, qui est très peu marquée par l'influence de la marée, l'instabilité hydrique serait davantage la conséquence d'un temps de résidence des eaux relativement court, à peine 12 jours en moyenne (KNOPPERS *et al.*, 1990), et surtout du renouvellement brusque et presque complet des eaux en certaines occasions (fortes pluies, entrées d'eaux de mer associées aux arrivées de fronts polaires, réouverture du grau par l'homme après son obstruction par un bouchon sableux...).

Une autre explication possible de la dominance du nanoplancton pourrait venir des caractéristiques du métabolisme de la lagune de Saquarema. Celui-ci se réalise principalement en condition aérobie selon un cycle rapide et court, aidé en cela par la faible profondeur du milieu (<2 m), un régime des vents assurant une continue homogénéisation des eaux et des températures élevées. De telles conditions métaboliques exercent probablement une sélection en faveur des organismes à métabolisme rapide et par conséquent de petite taille. On peut également rappeler que dans les milieux à faibles concentrations de nutriments disponibles à l'état libre dans l'eau, comme c'est le cas à Saquarema (<3  $\mu\text{M}$ , tant en ce qui concerne les orthophosphates que les ions nitrate et ammonium), les petits organismes se trouvent avantagés grâce à leur rapport surface/volume élevé qui rend l'absorption des substances dissoutes plus efficace (LEWIS, 1978). TURPIN (1988) a enrichi cette idée. Il montre que dans un milieu qui permet aux organismes de disposer en continu de nutriments, grâce à un régime permanent de régénération interne et/ou d'apports externes, les espèces de petite taille sont avantagées par rapport à celles de plus grande taille, tandis que ces dernières s'adaptent mieux à un milieu dans lequel les nutriments sont fournis de façon irrégulière, selon un régime caractérisé par des périodes d'apport plus longues, entrecoupées par des périodes de pénuries également plus longues. Certaines études montrent que les organismes de petite taille prédominent en milieu oligotrophe tandis que ceux de grande taille sont rencontrés en milieu eutrophe (PARSONS et TAKAHASHI, 1973; WATSON et KALFF, 1981). HARRIS (1986) va jusqu'à avancer que la taille des espèces augmente au fur et à mesure que s'accroît le degré d'eutrophisation d'un milieu. Cette tendance ne se vérifie pas dans le cas de Saquarema. Cette lagune est pourtant considérée comme fortement eutrophisée (MOREIRA, 1989; MOREIRA et CARMOUZE, 1991; VASCONCELOS, 1991; CARMOUZE et VASCONCELOS, 1992). Si l'on reprend les hypothèses de TURPIN (1988), qui sont basées sur des considérations physiologiques, ce n'est pas tant l'état trophique du milieu qu'il faut considérer mais davantage son régime de régénération et d'apport des nutriments. Ainsi, la relation taille des organismes-degré d'eutrophisation serait prise en défaut dans les milieux oligotrophes qui offrent un régime discontinu de nutriments aux organismes ainsi que dans ceux eutrophes qui présentent un régime continu de nutriments.

Comme il est observé en d'autres milieux lagunaires (SUBBA-RAO, 1981; ILTIS, 1984; COMIN, 1984), les valeurs de diversité sont relativement basses. Elles sont comprises entre 2,0 et 2,35 bits . ind.<sup>-1</sup>. Ces valeurs basses prouvent le caractère très sélectif de

ce type d'environnement d'interface d'eaux douces et marines. TOLOMIO (1976) considère que c'est principalement l'amplitude de la variation journalière de la salinité qui impose cette faible diversité, mais comme on vient de le voir, cette hypothèse ne peut s'appliquer au cas de la lagune de Saquarema qui est peu influencée par la marée. Toutefois les brusques variations de salinité occasionnelles pourraient avoir le même impact sélectif.

Au cours de la période d'étude, l'effet immédiat des arrivées de fronts polaires se traduit de diverses façons. La baisse de la diversité qui suit la première intrusion résulte de l'élimination des espèces appartenant aux classes de taille supérieure. Cette sélection ne joue pas immédiatement lors de la 3<sup>e</sup> entrée d'eau de mer (12<sup>e</sup> jour) car cette dernière, de salinité 35, se trouve encore très peu mélangée aux eaux lagunaires. Durant cette intrusion marine, les pourcentages de Cryptophyceae *Rhodomonas minutus* et *Cryptomonas acuta* passent de 5,8 à 25,9 %. À un degré moindre, cela est également vrai pour les Prasinophyceae (*Pyramimonas* sp.) et Bacillariophyceae (*Nitzschia* sp.). Mais le jour suivant la diversité diminue, ce qui montre que ces espèces s'adaptent mal. Ce ne sont pourtant pas des taxons exclusivement marins car ils sont rencontrés en grande abondance dans des eaux de la région ouest de moindre salinité (DOMINGOS, 1991).

Le métabolisme du milieu durant ces 20 jours est légèrement hétérotrophe (P et R respectivement égaux à 133 et 145  $\text{mmoles de C. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ ) (fig. 8), alors qu'au cours de l'été de la même année, d'après CARMOUZE *et al.* (1991), il est franchement autotrophe (P et R respectivement égaux à 175 et 135  $\text{mmoles de C. m}^{-2} \cdot \text{j}^{-1}$ ). Se basant sur des données couvrant un cycle annuel, ces auteurs émettent l'hypothèse que, sous l'effet de facteurs météorologiques défavorables, l'activité autotrophique diminuerait plus que l'activité hétérotrophique tandis que, sous l'effet de facteurs favorables, l'activité autotrophique serait plus stimulée. Cette hypothèse se vérifie au cours de ces 20 jours. Lors des entrées de fronts froids, les chutes de production sont plus amples que celles de respiration. Toutefois, le poids des facteurs hydroclimatiques n'est pas toujours déterminant. Ainsi, si le bilan du premier jour de la deuxième entrée de masses polaires correspond à une respiration nette, celui du jour suivant, même sans amélioration des conditions météorologiques, peut se traduire par une production nette (exemple des 9<sup>e</sup> et 10<sup>e</sup> jours).

Le taux d'assimilation (fig. 10), exprimé en mg de carbone par heure et par mg de Chla, est souvent utilisé pour rendre compte de l'efficacité photosynthétique du phytoplancton. Dans cette région de la lagune, où la production phytobenthique est du



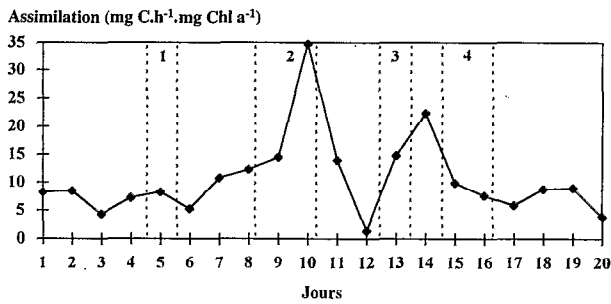


FIG. 10. — Évolution du taux d'assimilation de carbone. Les bandes verticales délimitent les périodes d'influence des fronts froids.

*Evolution of assimilation rate of carbon. Vertical lines delimit entrancies of cold atmospheric air.*

même ordre de grandeur que la production pélagique (PEREIRA, 1991), l'efficacité photosynthétique ainsi calculée peut être surestimée à certains moments d'au moins 100 %. Cela n'empêche pas que nos résultats sont proches de ceux rapportés par SUBBA-RAO (1981) pour d'autres milieux côtiers, en condition *in vitro*. Il reste toutefois intéressant de noter que la valeur de ce rapport ne chute pas lors des arrivées de fronts froids, au contraire, dans certains cas, elle augmente (exemple du 10<sup>e</sup> jour). Quand le front froid est accompagné d'une entrée d'eaux océaniques, on peut penser que le peuplement introduit est plus efficace que le précédent. Mais quand le renouvellement des eaux est faible ou nul, l'augmentation d'efficacité pourrait s'expliquer à partir du fait que fréquemment deux populations coexistent (l'une jeune, l'autre sénescente) selon HARRIS (1986) et FOGG et THAKE (1987). Il y aurait, sous l'effet de conditions stressantes, une élimination accrue d'organismes sénescents en mauvais état physiologique. À cela, s'ajoute le fait que les organismes jeunes présentent une meilleure capacité d'adaptation aux faibles luminosités des jours de ciel couvert (SAKSHAUG et ANDERSEN, 1986). Dans la mesure où cette interprétation est correcte, les périodes marquées par les fronts froids se caractériseraient par un indice de renouvellement plus élevé de la communauté phytoplanctonique.

La variation de la production nette durant la journée présente certaines tendances : lors des jours de plus grande luminosité, la production nette commence tôt, se maintient élevée jusqu'à 12-13 h mais s'arrête, en général, 1 à 2 heures avant la tombée de la nuit (fig. 9a); lors des jours nuageux et pluvieux, la production démarre lentement mais se poursuit jusqu'à la fin de la journée (fig. 9b). Ces tendances se retrouvent en d'autres époques de l'année (VASCONCELLOS, 1991; PEREIRA, 1991). Des résultats semblables, issus d'une étude sur trois lacs australiens de faible profondeur et fortement eutrophisés, sont également rapportés par HAMMER *et al.* (1973). Il semble que les producteurs primaires n'arrêtent leur activité photosynthétique qu'après avoir reconstitué leur réserve en énergie chimique. Ce processus est évidemment plus lent les jours de mauvais temps que les jours de beau temps. Pour certains auteurs, les facteurs météorologiques ne seraient pas les seuls à contrôler l'activité autotrophe. Cette dernière serait significativement modulée par le rythme biologique propre des organismes (STROSS *et al.*, 1973; FOGG et THAKE, 1987; PRÉZELIN, 1992).

En somme, les caractéristiques morphométriques et hydroclimatiques de la lagune de Saquarema favorisent un recyclage rapide de la matière organique et en même temps imposent une instabilité physique très élevée. Un nombre réduit d'espèces parvient à s'adapter pleinement à ce type de milieu aux sévères contraintes sélectives. Il s'agit d'organismes de petite taille (2 à 4  $\mu\text{m}$ ), à métabolisme rapide et capable de supporter des salinités allant de 3 à 35. Leur succès doit venir en grande partie de leur rapide temps de récupération face aux variations hydroclimatiques. La forte remontée du taux de production diurne au cours du 18<sup>e</sup> jour en est une bonne illustration (fig. 9c). DUARTE (1990) suggère que les petites espèces prédominent dans les milieux à fortes fluctuations en raison de leur taux de croissance élevé et que, au contraire, celles de plus grande taille et à taux de croissance plus lent n'ont pas le temps de s'adapter aux changements. On peut penser qu'il en est de même dans la lagune de Fora. Le temps de division des principales espèces représentées est de 1 à 2 par jour (Azevedo, comm. pers.; SAKSHAUG et HOLM-HANSEN, 1977).

*Manuscrit accepté par le Comité de rédaction le 5 décembre 1994.*

## RÉFÉRENCES

- BARNES (R.S.K.), 1980. — *Coastal lagoons: the natural history of a neglected habitat*. Cambridge University Press, 106 p.
- BERNARDES (L.M.C.), 1952. — Tipos de clima do Estado do Rio de Janeiro. *Revta Bras. Geog.*, 14 : 57-80.
- CARMOUZE (J.-P.), 1984. — Généralisation d'une méthode de détermination du carbone minéral total dissous dans les eaux par pH-métrie. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 175-189.
- CARMOUZE (J.-P.), KNOPPERS (B.), VASCONCELOS (P.), 1991. — Metabolism of a subtropical brasilian lagoon. *Biogeochemistry*, 14 : 129-148.
- CARMOUZE (J.-P.), VASCONCELOS (P.), 1992. — The eutrophication of the lagoon of Saquarema, Brazil. *Sci. Total Environ. Supp.* : 851-859.
- COMIN (F.A.), 1984. — Características físicas y químicas y fitoplancton de las lagunas costeras, Encañizada, Tancada y Buda (Delta del Ebro). *Oecolog. aqual.*, 7 : 79-162.
- CÔTÉ (B.), PLATT (T.), 1983. — Day-to-day variations in the spring-summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 28 : 320-344.
- DOMINGOS (P.), 1991. — *Estrutura da Comunidade Fitoplânctônica e Produção Primária na Laguna de Saquarema, Rio de Janeiro*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal Fluminense, Niterói, 156 p.
- DUARTE (C.M.), 1990. — Time lags in algal growth : generality, causes, and consequences. *Journ. Plank. Res.*, 12 (4) : 873-883.
- EDLER (L.), éd., 1979. — *Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll*. Baltic Marine Biologists, WG9, BMB. Publ. 38 p.
- FOGG (G.E.), THAKE (B.), 1987. — *Algal Cultures and Phytoplankton Ecology*. Wisconsin, The University of Wisconsin Press, 269 p., 3rd ed.
- HAMMER (V.T.), WALKER (K.F.), WILLIAMS (W.D.), 1973. — Derivation of daily phytoplankton production estimates from short-term experiments in some shallow eutrophic australian saline lakes. *Aust. J. mar. freshwater reas.*, 224 : 259-266.
- HARRIS (G.P.), 1980. — Temporal and spatial scales in phytoplankton ecology. Mechanisms, methods, models and management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37 : 877-900.
- HARRIS (G.P.), 1986. — *Phytoplankton Ecology: structure, function and fluctation*. London, Chapman and Hall, 384 p.
- HULBURT (E.M.), 1963. — The diversity of phytoplanktonic populations in oceanic, coastal and estuarine regions. *J. Mar. Res.*, 21 (2) : 81-93.
- ILTIS (A.), 1984. — Biomasses phytoplanktoniques de la lagune Ébrié (Côte d'Ivoire). *Hydrobiologia*, 118 : 153-175.
- KNOPPERS (B.), KJERFVE (B.), CARMOUZE (J.-P.), 1990. — Trophic-state and hydrodynamic turn-over in six choked coastal lagoons in Brazil. *Biogeochemistry*, 14 (2) : 149-166.
- LEWIS (Jr. W.), 1978. — Dynamics and succession of the phytoplankton in a tropical lake : Lake Lanao, Phillipin. *J. Ecol.*, 66 : 849-880.
- MARGALEF (R.), 1969. — «Comunidades planctónicas en lagunas litorales». In : *Mem. Simp. Inter. Lagunas Costeras*, Nov. 28-30, 1967, México, D.F. : 545-562.
- MOREIRA (A.L.), 1989. — *Estados Tróficos da Lagoa de Saquarema Num Ciclo Anual*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal Fluminense, Niterói, 91 p.
- 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.
- PAERL (H.W.), MACKENZIE (L.A.), 1977. — A comparative study of the diurnal carbon fixation patterns of nanoplankton and net plankton. *Limnol. Oceanogr.*, 22 (4) : 732-738.
- PARSONS (T.R.), TAKAHASHI (M.), 1973. — Environmental control of phytoplankton cell size. *Limnol. Oceanogr.*, 18 (4) : 511-516.
- PEREIRA (E.R.C.), 1991. — *Estudo Experimental da Influência do Sedimento sobre as Atividades Metabólicas na Laguna de Saquarema, RJ*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal Fluminense, Niterói, 81 p.
- PRÉZELIN (B.B.), 1992. — Diel periodicity in phytoplankton productivity. *Hydrobiologia*, 238 : 1-35.
- SAKSHAUG (E.), ANDERSEN (K.), 1986. — Effect of light regime upon growth rate and chemical composition of a clone of *Skeletonema costatum* from the hronnd-heimosfjord, Norway. *J. Plank. Res.*, 8 (4) : 619-637.
- SAKSHAUG (E.), HOLM-HANSEN (O.), 1977. — Chemical composition of *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve and *Pavlova (Monochrysis) lutheri* (Droop) Green as a function of nitrate, phosphate, and iron-limited growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 29 : 1-34.

- SOMMER (U.), éd., 1989. — *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*. New York, Springer-Verlag, 369 p.
- STRICKLAND (J.D.H.), PARSONS (T.R.), 1972. — A practical Handbook of sea water analysis. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, n° 167, 2nd ed.
- STROSS (R.G.), CHILSOLM (S.W.), DOWNING (T.A.), 1973. — Causes of daily rythms in photosynthetic rates of phytoplankton. *Biol. Bull.*, 145 : 200-209.
- STUMM (W.), MORGAN (J.), 1981. — *Aquatic Chemistry. An introduction emphazing chemical equilibria in natural waters*. New York, John Wiley & Sons, Wiley-Interscience Publication, 779 p.
- SUBBA-RAO (D.U.), 1981. — Some aspects of the spatial and temporal variations of phytoplankton in coastal lagoons. *Unesco Technical Papers in Marine Sciences*, 33 : 173-189.
- TOLOMIO (C.), 1976. — Variazione stagionali e stazionali del fitoplancton nella Laguna di Marano (Udine). *Pubbl. Staz. Zool. Napoli*, 40 : 133-237.
- TURPIN (D.H.), 1988. — «Physiological mechanism in phytoplankton resource competition». In SANDGREEN (C.D.), éd. : *Growth and Reproduction Strategies of Fresh Water Phytoplankton*, Cambridge Univ. Press, 442 p.
- UTERMÖHL (H.), 1958. — Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitt. int. Verein. Theor. angew., Limnol.*, 9 : 1-38.
- VASCONCELOS (P.), 1991. — *Um ciclo Anual de Atividade Biológica (Produção e Respiração) da Laguna de Saquarema, RJ*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal Fluminense, Niterói, 68 p.
- WATSON (S.), KALFF (J.), 1981. — Relationships between nanoplankton and lake trophic status. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38 : 960-969.