

**TRAVAUX
ET DOCUMENTS
DE L'O.R.S.T.O.M.**

**PIGMENTS PHOTOSYNTHÉTIQUES
ET PRODUCTION PRIMAIRE
DES FONDS MEUBLES NÉRITIQUES
D'UNE RÉGION TROPICALE
(NOSY-BÉ, Madagascar)**



Marie-Reine PLANTE-CUNY



ÉDITIONS DE L'OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE OUTRE-MER

RENSEIGNEMENTS, CONDITIONS DE VENTE

Pour tout renseignement, abonnement aux revues périodiques, achat d'ouvrages et de cartes, ou demande de catalogue, s'adresser au :

SERVICE DES PUBLICATIONS DE L'ORSTOM
70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY (France)

- Tout paiement sera effectué par chèque bancaire barré ou par C. C. P., au nom du Service des Publications ORSTOM-C. C. P.: 22.272-21 Y PARIS.
- Achat au comptant possible à la bibliothèque de l'ORSTOM, 24, rue Bayard, 75008 PARIS.

I - CAHIERS ORSTOM

BIOLOGIE	Océanographie
ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET PARASITOLOGIE	Pédologie
HYDROBIOLOGIE	Sciences Humaines
HYDROLOGIE	

séries trimestrielles Abonnement: *France* 120 F.
Etranger 156 F. 36,30 US dollars

GÉOLOGIE *série semestrielle* Abonnement: *France* 96 F.
Etranger 120 F. 28,00 US dollars

II - BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE

12 numéros par an
(15 fascicules) Abonnement: *France* 115 F.
Etranger 130 F. 30,25 US dollars

Dans la même collection, nous vous signalons :

DYNAMIQUE DES POPULATIONS DE CREVETTES PÉNEIDES EXPLOITÉES A MADAGASCAR

Jacques MARCILLE

n° 92. 15.5 x 24, 72 fig., 39 tabl. 32.00 F. TTC.

I.S.B.N. : 2-7099-0518-3.

Travaux et Documents n° 96 - p. 79

Figure 13 - Quantités d'énergie transmises aux environs de Midi
aux différentes stations

A : Baies

B : Tany Kely (grisé: baies)

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'O.R.S.T.O.M.
N° 96

**PIGMENTS PHOTOSYNTHÉTIQUES ET PRODUCTION PRIMAIRE
DES FONDS MEUBLES NÉRITIQUES
D'UNE RÉGION TROPICALE
(NOSY-BÉ, Madagascar)**

par
Marie-Reine PLANTE-CUNY

O.R.S.T.O.M. — PARIS — 1978

Cet ouvrage a fait l'objet d'une thèse soutenue le 21 janvier 1978 à l'Université d'Aix-Marseille II devant la commission d'examen composée de MM. P. BOUGIS, R. MARGALEF, H.J. MINAS, J.M. PÉRÈS, A. SOURNIA, M. TRAVERS, pour l'obtention du grade de Docteur ès-Sciences.

« La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, « d'une part, que les «copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste « et non destinées à une utilisation collective» et, d'autre part, que les analyses et les courtes « citations dans un but d'exemple et d'illustration, «toute représentation ou reproduction « intégrale, ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou de ses ayants droit ou « ayants cause, est illicite» (alinéa 1er de l'article 40).
« Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait « donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code Pénal».

SOMMAIRE

RESUME

ABSTRACT

AVANT-PROPOS

INTRODUCTION

PREMIERE PARTIE : ETUDE DU MILIEU

1. Choix des stations
2. Données sédimentologiques
3. Climatologie de la région
4. Conditions hydrologiques
5. Conditions hydrodynamiques, marées
6. Conditions d'éclairement
7. Conclusions sur le milieu

DEUXIEME PARTIE : PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS DES SEDIMENTS

1. Introduction
2. Paramètres mesurés, terminologie, abréviations
3. Méthodologie et expression des résultats
4. Résultats
5. Comparaisons avec d'autres milieux marins ou lacustres

TROISIEME PARTIE : PRODUCTION PRIMAIRE DU MICROPHYTOBENTHOS

1. Introduction
2. Paramètres mesurés, terminologie
3. Méthodologie
4. Résultats
5. Comparaisons avec d'autres milieux

QUATRIEME PARTIE : DISCUSSION

CONCLUSIONS GENERALES

ANNEXE

BIBLIOGRAPHIE

TABLE DES MATIERES

R É S U M É

Les populations d'algues microscopiques vivant à la surface et dans les premiers centimètres d'épaisseur des sédiments marins sont à l'origine, dans la zone euphotique, d'une production primaire en général méconnue.

En participant au programme de l'équipe pluridisciplinaire du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé (Madagascar), j'ai pu apprécier l'importance de ces populations de microphytes benthiques dans l'écosystème néritique de la région.

Pour ce faire, j'ai utilisé :

1°) l'évaluation quantitative des pigments chlorophylliens (chlorophylle α et phéopigments) présents dans divers types de sédiments (vases, sables vaseux, sables) jusqu'à la profondeur de 83 m.

2°) l'estimation de "l'assimilation photosynthétique" du carbone (jusqu'à 60 m de profondeur).

Le *milieu tropical* dans lequel s'est déroulée cette étude est décrit aux points de vue de :

- la sédimentologie (4 stations majeures sont situées sur des fonds sableux, 8 autres stations dans deux baies vaseuses, 23 stations complémentaires sur divers types de sédiments) ;

- la climatologie de la région ;

- les conditions hydrologiques ;

- les conditions hydrodynamiques ;

- les conditions d'éclairement (énergie incidente et énergie transmise).

Les pigments chlorophylliens ont été dosés par dilution dans l'acétone d'échantillons frais, et mesures spectrophotométriques avant et après acidification.

La production primaire a été estimée *in situ* par la méthode du ^{14}C adaptée au domaine benthique.

Des études de microrépartition sur 1 m^2 de sédiment en différentes stations ont montré que :

1°) à une profondeur de 5 m, l'hétérogénéité de répartition des concentrations pigmentaires est plus grande sur les sables agités que sur les sables vaseux de mode calme ;

2°) sur l'ensemble des stations sableuses situées entre 5 et 25 m, l'hétérogénéité de répartition des concentrations en chlorophylle a est plus grande sur les sables les plus profonds, les plus fins, agités épisodiquement aux grandes marées, que sur les sables peu profonds, plus grossiers, souvent remaniés par les vagues.

L'hétérogénéité de répartition des valeurs de la production primaire est plus accusée que celle des concentrations en chlorophylle a , mais la dispersion des valeurs diminue quand la profondeur des stations augmente.

Des conclusions de l'étude générale de la région, on peut extraire les plus saillantes :

1°) La quantité de chlorophylle a fonctionnelle par unité de surface, sur une épaisseur de sédiment de 0,5 cm environ, est en moyenne plus élevée sur les fonds sableux ($44\text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$) que sur les fonds vaseux ($28\text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$).

2°) La couche qui contient de la chlorophylle a fonctionnelle représente plus de 10 cm d'épaisseur dans les sables agités de hauts niveaux (5 m). L'épaisseur de cette couche décroît à mesure que la profondeur des stations augmente et, à profondeur égale, à mesure que l'hydrodynamisme diminue.

3°) Dans cette région tropicale, les maxima de concentration en chlorophylle a sur les sables se trouvent le plus souvent aux environs de 15 m de profondeur plutôt que dans les hauts niveaux.

4°) La production primaire est plus forte en moyenne sur les fonds sableux ($22\text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) que sur les fonds vaseux ($9\text{ mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$).

5°) La *production primaire* diminue régulièrement avec la profondeur croissante quels que soient les sédiments. A 60 m, une production brute est encore décelée par la méthode utilisée.

6°) L'ensemble des mesures de production primaire effectuées dans la région de Nosy-Bé conduit à la *moyenne pondérée* de $66 \text{ gC.m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ ($180 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$). Pour les sables de 5 m seuls, le bilan s'élèverait à $150 \text{ gC.m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ ($410 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$).

7°) Les *variations saisonnières* des concentrations en chlorophylle *a* aussi bien que de la production primaire sont inverses de celles du phytoplancton néritique de la région.

Elles suivent les lois de variation de l'éclairement sur le fond dans cette région (13°S), à savoir : maxima à la fin de l'hiver et au début de l'été austral (notamment novembre et décembre). Photosynthèse et teneurs en pigments chlorophylliens sont ensuite rapidement atténués par la turbidité des eaux due aux apports terrigènes des fleuves durant la saison des pluies.

Pendant cette saison (janvier à avril), l'éclairement sur le fond et donc la production primaire benthique atteignent leurs valeurs minimales. Au demeurant, les variations saisonnières de la biomasse végétale et de la production primaire sur ces fonds tropicaux sont de faible amplitude.

8°) On a pu déduire de diverses comparaisons que, dans cette *région néritique tropicale*, la production primaire globale des microphytes benthiques est sensiblement *équivalente* à celle du phytoplancton.

Ce résultat prend toute son importance si l'on rappelle que les microphytes benthiques sont au point de départ de nombreuses chaînes alimentaires.

ABSTRACT

Microalgal populations inhabiting the surface and the upper few centimeters of marine sediments in the photic zone are responsible for a primary production which is seldom taken into account in ecological works.

As a part of the research programme developed by the multidisciplinary team of O.R.S.T.O.M. Center at Nosy-Bé (Madagascar), the author could examine the role played by those microphytobenthic populations in the regional neritic ecosystem.

Data were obtained by :

1. Quantitative assessment of photosynthetic pigment (chlorophyll *a*) and pheopigments found in various types of sediments (muds, muddy sands and sands) down to 83 m deep.

2. Estimates of "photosynthetic uptake" of carbon down to 60 m deep.

Environmental conditions prevailing in the study area were considered from the following standpoints :

- sedimentology (4 main sampling sites were located on sandy bottoms, 8 in two muddy bays and 23 secondary ones on various sediment types) ;
- climatology ;
- hydrology and hydrodynamics ;
- light conditions (incident and transmitted light energy).

Chlorophyllian pigment contents were determined on acetone-dissolved fresh samples, using spectrophotometric measurements before and after acidification.

Primary production was estimated *in situ* by means of the ^{14}C technique adapted to the benthic environment.

Microrepartition studies were performed on 1 m^2 quadrats in various places. Results are as follows :

1. At a depth of 5 m, pigment content values are more heterogeneously spread on wave beaten sands than on sheltered muddy ones.

2. On sandy bottoms between 5 and 25 m as a whole, the distribution of chlorophyll *a* contents is more heterogeneous on the deeper and finer sands, which are only occasionally disturbed by spring tides, than on shallower and coarser sands often disturbed by wave action.

Primary production values are more heterogeneously distributed than those of chlorophyll *a* concentrations but the dispersion of values decreases with increasing depth.

Some of the major conclusions arising from the general study of this region are :

1. The average amount of functional chlorophyll *a* per surface unit in a 0,5 cm thick layer of sediments is higher on sandy bottoms ($44\text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$) than on muddy bottoms ($28\text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}$).

2. The layer containing functional chlorophyll *a* reaches more than 10 cm in thickness in the shallow wave swept sands (5 m). The thickness of this layer decreases as the stations depth increases and, at a given depth, as hydrodynamic actions decrease.

3. In this tropical area the maximum amount of chlorophyll *a* in sand is mostly observed around 15 m depth rather than in shallower conditions.

4. Primary production is higher, on an average, on sandy bottoms than on muddy ones.

5. Primary production decreases regularly with increasing depth on every type of sediments. The ^{14}C method was used to demonstrate a gross production down to 60 m.

6. The totality of primary production measurements performed

in the Nosy-Bé area gives a weighted mean of $66 \text{ gC.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ ($180 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{day}^{-1}$). The same calculations, applied only to sands at 5 m depth, would give a value of $150 \text{ gC.m}^{-2}.\text{yr}^{-1}$ ($410 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{day}^{-1}$).

7. Seasonal fluctuations of chlorophyll *a* contents as well as of primary production are contrary to the neritic phytoplanktonic ones in this area. They follow the rules of bottom illumination fluctuation in this area (13°S), i.e. maximum occurs at the end of winter and beginning of summer (especially November and December). Afterwards photosynthesis and chlorophyllian pigment contents are rapidly decreasing, due to water turbidity which is related to terrigenous run off from rivers during the wet season. During this season (from January to April) bottom illumination and therefore benthic primary production reach minimum values.

In fact plant biomass as well as primary production exhibit seasonal fluctuations of low magnitude on these tropical bottoms.

8. Several comparisons allow us to estimate that the gross primary production of benthic microphytes is roughly equivalent to the phytoplanktonic one, in this tropical neritic area.

This result is to be borne in mind when one considers the fact that benthic microphytes are the starting point of many food chains.

AVANT-PROPOS

La publication de ce mémoire sur la production primaire d'un milieu marin tropical, dont l'importance était jusqu'alors méconnue, est pour moi l'occasion d'exprimer ma reconnaissance à tous ceux, maîtres et collègues, qui m'ont prodigué leur aide et leur soutien au cours de ces années de recherches.

Monsieur le Professeur PERES, membre de l'Institut, membre du Comité Technique d'Océanographie de l'O.R.S.T.O.M., m'honore de sa confiance depuis de nombreuses années. A mon retour de Madagascar, je pus, grâce à sa compréhension bienveillante, poursuivre mes recherches et terminer cette thèse à la Station Marine d'Endoume. Son soutien ne m'a jamais fait défaut et je lui en suis très reconnaissante.

Je suis heureuse que Monsieur le Professeur MARGALEF ait accepté de participer au jury de cette thèse. Durant les années où j'ai eu la chance de bénéficier de son parrainage à l'O.R.S.T.O.M., il voulut bien m'aider de ses précieux conseils dont certains déterminèrent l'orientation de mes recherches. Je le prie de croire en mes sentiments de gratitude respectueuse.

Monsieur le Professeur BOUGIS, en répondant très cordialement à mes premières demandes d'information concernant ses travaux sur les peuplements de diatomées des vases profondes de Banyuls, m'incita à persévérer dans la voie qui me mène aujourd'hui à ce mémoire.

Monsieur Alain SOURNIA, Maître-Assistant au Muséum National

d'Histoire Naturelle est, du fait de ses grandes compétences en matière de production primaire et de milieux tropicaux, mon Directeur scientifique à l'O.R.S.T.O.M.. Il a toujours été pour moi un conseiller éclairé me faisant profiter de toute son expérience pratique et de sa grande culture scientifique. Ses critiques, ses encouragements et l'amitié dont il m'honore m'ont permis de mener à bien ce travail.

Mes remerciements iront aussi à Monsieur Marc TRAVERS, Maître de Conférences, qui, durant plusieurs années suivit attentivement l'évolution de mes travaux. Sa spécialisation d'écologiste du phytoplancton lui permit de me prodiguer des critiques constructives.

Monsieur Hans Joachim MINAS, Maître de Recherches au C.N.R.S., membre du Comité Technique d'Océanographie de l'O.R.S.T.O.M., spécialiste de la production primaire marine a souvent, lors de nos discussions, démontré son intérêt pour le sujet de mes recherches.

Parmi les collègues, les collaborateurs, les amis qui, à des titres divers et aussi bien à Madagascar qu'en France, ont participé à mes recherches, je tiens à remercier plus particulièrement Monsieur Serge FRONTIER, océanographe de l'O.R.S.T.O.M., chef du Centre de Nosy-Bé au moment où débutèrent mes recherches sur la production primaire des fonds malgaches. C'est grâce à son appui constant que j'ai pu entreprendre et poursuivre mes travaux en mer, mes expérimentations sur le terrain et au laboratoire. Je lui exprime toute ma reconnaissance pour son soutien amical, ses enseignements, ses conseils, ses critiques notamment en matière de statistiques.

Je dois des remerciements tous particuliers à Monsieur Pierre LABOUTE, technicien plongeur de l'O.R.S.T.O.M., notre ami, qui avec l'aide de mon mari, m'a initiée à la plongée et avec une conscience professionnelle sans failles, a organisé méticuleusement toutes les plongées concernant ce travail. Ses qualités professionnelles et humaines ont assuré la réussite de nombreuses expériences.

J'associerai dans cet hommage les autres membres de l'équipe de chercheurs et techniciens du Centre de Nosy-Bé, physiciens, sédimentologues, nutritionnistes, biologistes, les équipages des navires océanographiques Ambariaka et Vauban, et en particulier le commandant FURIC. Je tiens à remercier tout particulièrement Messieurs Zakaria

ABDILLAH, Amidou MOANASA et Joseph RATSIMBAZAFY qui furent des collaborateurs souriants et efficaces aussi bien en mer qu'au laboratoire, malgré des conditions parfois éprouvantes.

A Marseille, Monsieur Henri MASSE¹ m'a accueillie très cordialement dans son équipe. Je le remercie sincèrement de m'avoir si souvent facilité la tâche. Je tiens à souligner l'aide amicale dont j'ai bénéficié de la part de Monsieur Jean-Pierre REYS en matière de traitements statistiques.

Je ne saurais oublier de remercier Mademoiselle Marie-Hélène VIVIER qui a accepté les tâches délicates de réalisation des tableaux et figures, Madame Marie ARDIZZONI qui a assuré la dactylographie du texte, et le personnel du Service Central de Documentation de l'O.R.S.T.O.M. de Bondy qui a matérialisé cet ouvrage.

Enfin, je veux souligner ici que la compréhension et le soutien de tous les instants de mon mari Raphaël PLANTE, aussi bien dans les phases pratiques, en plongée, au laboratoire, que dans les phases de calcul et de rédaction, furent les conditions *sine qua non* de l'achèvement de ce travail.

INTRODUCTION

- Microphytes et production primaire benthique
- Microphytobenthos
 - Définition
 - Ecologie
 - Composition taxinomique
 - Rappel sur l'importance des diatomées
- Premiers travaux sur les pigments et la production primaire dans les sédiments.
- Importance de la production primaire benthique dans l'économie des océans.
- Délimitation du sujet
- Cadre géographique

La production primaire est un sujet d'intérêt général dans les milieux terrestres ou aquatiques puisqu'elle est le point de départ de toute chaîne alimentaire.

L'importance de la production primaire benthique en général, et de celle du microphytobenthos en particulier, doit être soulignée puisque l'on s'accorde généralement à reconnaître l'intérêt capital des bordures continentales dans l'économie des océans pour la reproduction des espèces et l'équilibre écologique du milieu marin.

Les concentrations en pigments photosynthétiques et la production primaire que l'on peut mesurer à la surface des fonds meubles marins - sujet d'étude du présent mémoire - ne sont que les *indices de l'existence de microphytes benthiques vivant sur et dans les sédiments* depuis la zone intertidale jusqu'à des profondeurs variables selon les régions.

J'utiliserai souvent dans la suite du texte le terme de "*microphytobenthos*" pour désigner l'ensemble de ces microphytes benthiques de substrats meubles. Ce terme inclura aussi bien :

1° les espèces, mobiles ou non, vivant en mince pellicule à la surface des vases ;

2° les espèces sessiles, vivant étroitement attachées aux grains de sable, jusque dans l'épaisseur de ces sédiments souvent remaniés par l'hydrodynamisme ;

3° les espèces mobiles, se déplaçant activement sur et entre les grains de sable.

Le choix du terme assez pesant de "*microphytobenthos*" mérite justification.

On a longtemps utilisé en Europe l'appellation germanique "*Aufwuchs*", introduite semble-t-il par SELIGO (1905), qui désigna tout d'abord la communauté végétale benthique sessile tout entière puis, dans un sens plus restrictif, celle qui vit sur des substrats eux-mêmes vivants (WILLER, 1920), HENTSCHEL (1915) ayant introduit

entre-temps le terme de "*Bewuchs*" qu'on utilisa pour désigner les couvertures végétales des substrats inertes (LENZ, 1928; NAUMANN, 1931). Ces deux expressions sont actuellement remplacées par le mot "*periphyton*". Je n'ai pas retenu ce terme, souvent utilisé en limnologie, à cause de son ambiguïté. Le vocable fut créé par BEHNING (1924) pour désigner exclusivement le matériel végétal vivant sur des *substrats artificiels* dans l'eau. De nombreux auteurs continuent à désigner ainsi les communautés végétales colonisant des lames de verre ou tous autres substrats artificiels introduits dans le milieu naturel ou étudiés au laboratoire (SMYTH, 1955; COOKE, 1956; CASTENHOLZ, 1961; SLÁDECKOVÁ, 1962; GRZENDA et BREHMER, 1960; PHINNEY et MC INTYRE, 1965; KEVERN *et al.*, 1966; WEISS et WILKES, 1966). Mais le sens du terme "*periphyton*" fut peu à peu étendu jusqu'à désigner "l'assemblage des organismes croissant sur les surfaces libres des plantes aquatiques, bois, pierres, galets, cailloux" (YOUNG, 1945 puis DOUGLAS, 1958; DUMONT, 1969; ERTL, 1970), et par extension, aux microphytes des substrats meubles (ROUND, 1964; WETZEL 1964, 1965; WETZEL et WESTLAKE, 1969).

WETZEL (1964), après une longue discussion justificative définit le "*periphyton*" comme l'ensemble de "tous les producteurs primaires benthiques à l'exclusion des macrophytes". Ce terme m'a paru étymologiquement imprécis, sujet à confusion, et ne donnant aucune information sur le caractère microscopique quasi général des producteurs primaires en question.

Le mot "*microflore*" ayant été abusivement accaparé par les bactériologistes, l'expression assez satisfaisante de "*microflore benthique*" utilisée pour les algues par MARSHALL (1970) par exemple, n'a malheureusement pu être retenue.

On se trouve obligé de chercher une nouvelle appellation unique ou des périphrases complexes telles que : "communauté des diatomées périphtiques" (FELFÖLDY, 1961), "flore épipélique, flore épipsammique" (ROUND, 1965 a), "association d'algues épipéliques ou épipsammiques" (HICKMAN, 1969; HICKMAN et ROUND, 1970).

Certains auteurs ont tenu à faire figurer, dans la désignation de l'association algale, la nature du substrat meuble :

"*epipelon*" devient une association de microphytes sur les vases (HICKMAN, 1971) bien que le mot n'exprime pas la notion de "végétal" ;

"*phytopsammion*" est l'association microvégétale sur les sables (RIZNYK et PHINNEY, 1972 a).

Ces deux derniers termes ne renferment pas d'information sur la taille des végétaux. De plus, on se trouve dans l'embarras pour utiliser ces expressions quand il s'agit d'une population de "vase sableuse" ou de "sable vaseux".

Le vocable de "*microbenthos*", utilisé par GRØNTVED (1960) par opposition à "*phytoplankton*", ne contient pas d'information sur la nature végétale des organismes considérés.

J'ai donc décidé d'adopter le terme de "*microphytobenthos*" qui, en toute rigueur, ne devrait pas s'appliquer exclusivement aux peuplements des substrats meubles mais a pris peu à peu ce sens spécial, (LUCHINI (1972) parle de "*microphytobenthos épilithe*" pour désigner le peuplement des galets).

A ma connaissance, le mot fait son apparition dans des tra-

vaux soviétiques et roumains. On le trouve chez MANEA et SKOLKA (1961) et YABLONSKAYA (1964). BODEANU, après divers travaux sur les diatomées benthiques des substrats meubles de la Mer Noire (1960), adopte le terme de "microphytobenthos" qui permet d'inclure d'autres classes de microphytes que les diatomées (1964, 1968, 1971). Le mot "*phytomicrobenthos*" créé par KAJAK et RYBAK (1966) pour désigner les algues microscopiques contenant de la chlorophylle et vivant à la surface des sédiments de divers lacs polonais n'a pas été repris par d'autres auteurs comme c'est à présent le cas pour "*microphytobenthos*" (TAMAS, 1968, 1971, 1974 ; BOUCHER, 1975 ; COLIJN et KOEMAN, 1975 ; ROMAGOUX, 1976).

La précision qu'apporte ce terme sur la dimension des organismes responsables de la photosynthèse mesurée sur les fonds meubles me paraît importante car la différence est grande entre une communauté de microphytes et un peuplement de phanérogames ou d'algues pluricellulaires du phytobenthos.

Les microphytes colonisant les substrats meubles sont parfois perceptibles à l'oeil nu grâce aux "voiles" qu'ils constituent ou à la coloration brune qu'ils donnent aux sédiments. Mais très souvent, ces associations algales passent totalement inaperçues, par exemple dans les sables brassés par les vagues, dans les niveaux superficiels. Jusqu'à une époque récente, on a ignoré l'existence, dans ces sables qualifiés de "blancs" ou de "propres", d'une végétation pourtant très riche mais dont les individus sont de taille réduite et si fermement collés aux grains que les méthodes ordinaires de tri ne parviennent pas à les détacher (ROUND, 1965 b).

Bien que les recherches soient encore incomplètes en ce domaine, on pense que la limite de l'extension bathymétrique des microphytes benthiques coïncide avec l'extrême limite de la pénétration qualitative et quantitative des radiations lumineuses. Des espèces très tolérantes aux faibles éclaircissements sont trouvées à grande profondeur (300 à 380 m dans le Golfe de Marseille : PLANTE-CUNY, 1969) et des microphytes sous forme de spores de résistance, de cellules de repos (ANDERSON, 1975, 1976), ou en état de vie hétérotrophe ont été observés dans des sédiments jusqu'à 6000 m (MALONE *et al.*, 1973) et même 7400 m de profondeur (WOOD, 1956). Des diatomées et des flagellés verts récoltés à 4300 m de profondeur (KIMBALL *et al.*, 1963), des diatomées et des "cellules vert-olive" récoltées à 6150 m dans une vase (MALONE *et al.*, 1973) se montrent capables de photosynthèse lorsqu'ils sont placés en culture dans un milieu adéquat.

Malgré l'ubiquité des microphytes benthiques et leurs étonnantes facultés d'adaptation, on a cru longtemps - et certains auteurs encore récemment (GANF, 1974) - que la présence d'organismes végétaux sur les fonds meubles était due à un dépôt de phytoplancton.

Or, les systématiciens savaient depuis fort longtemps, notamment par l'étude des diatomées, que les communautés phytoplanctoniques et microphytobenthiques possédaient assez peu d'espèces en commun bien que ces espèces appartiennent à des groupes identiques tels que cyanophycées, diatomées, phytoflagellés divers. Pour ma part, dans diverses stations du golfe de Marseille (15 m et plus), je n'ai trouvé que 12 % d'espèces de diatomées communes au benthos et au phytoplancton de la région.

Les organismes constituant le microphytobenthos des substrats meubles appartiennent à de multiples groupes taxinomiques dont les principaux sont :

PROCARYOTES

Bactérioschizophytes	Bactéries photosynthétiques (Thiobactéries essentiellement)
Cyanoschizophytes	classe des Cyanophycées

EUCARYOTES

Pyrrophytocyphytes	classe des Cryptophycées classe des Dinophycées classe des Euglénophycées (ces trois classes renferment des organismes flagellés)
Chrysophycophytes	classe des Chrysophycées classe des Xanthophycées classe des Bacillariophycées

(selon la classification de FELDMANN (1963, 1968) ici légèrement modifiée).

Le groupe taxinomique qui a reçu le plus d'attention est incontestablement celui des Bacillariophycées ou Diatomées. On peut trouver trois raisons à ce fait : la prépondérance numérique de ce groupe dans les populations microphytiques - en nombre d'espèces et

d'individus -, l'extraordinaire résistance des frustules siliceux de ces algues qui en assure une conservation très longue et en a facilité l'étude microscopique, et enfin, des considérations d'ordre esthétique.

Rappelons que l'étude taxinomique puis écologique des populations de *diatomées de substrats meubles* a connu de nombreux développements dans les diverses parties du monde. Il est impossible ici d'en faire une revue bibliographique complète. Les principaux *travaux écologiques* sont ceux d'ALEEM (1950), HUSTEDT et ALEEM (1951), HENDEY (1964), qui concernent les côtes anglaises, HUSTEDT (1939, 1957), SIMONSEN (1959, 1960, 1962) pour les côtes de la mer Baltique, PATRICK et REIMER (1966), HUSTEDT (1955), RIZNYK et PHINNEY (1972 a), RIZNYK (1973) sur les côtes des Etats-Unis et ROUND (1964) qui, au terme de nombreuses recherches en Grande-Bretagne et aux Etats-Unis publie en 1971 une synthèse sur l'écologie des diatomées benthiques marines. En mer Noire, d'importants travaux ont été réalisés par PROSHKINA-LAVRENKO (1963) et BODEANU (1961, 1964, 1968, 1971). Les diatomées benthiques dans le Golfe de Marseille ont été étudiées par COLOCOLOFF C. (1972, 1975) et moi-même (PLANTE-CUNY, 1969).

Mais venons-en à l'Océan Indien. Les microphytes benthiques y sont peu étudiés d'un point de vue écologique. On peut citer certains articles ou monographies de CHOLNOKY (1955, 1963, 1968) et de GIFFEN (1963, 1967, 1970 a et b, 1971, 1973, 1975) qui concernent les côtes d'Afrique du Sud.

Les côtes malgaches en général et la région de Nosy-Bé en particulier n'ont, jusqu'alors, pas fait l'objet d'études sur ce sujet. PETIT (1903) dans son "Catalogue de diatomées provenant de Madagascar" (Fort-Dauphin et Nossi-Bé) cite une centaine d'espèces obtenues par sondage au suif en 1878 dans la vase et le sable vasard du port de Hellville (Nosy-Bé). On connaît aussi de courtes listes d'espèces de diatomées benthiques faisant partie de la collection TEMPERE et PERAGALLO (1907) trouvées dans les sédiments des "ports de Tamatave et de Nossi-Bé". J'ai publié deux brèves études des populations de diatomées benthiques de la région de Nosy-Bé : l'une concerne la baie d'Ambaro dans le cadre d'un article plus général sur le benthos de cette baie (PLANTE et PLANTE-CUNY, 1971) et l'autre se rapporte à quatre stations sableuses au voisinage de l'îlot de Tany Kely (PLANTE-CUNY, 1974 a).

L'orientation du présent travail est dérivée de mon intérêt initial pour ces peuplements microphytiques discrets à l'oeil mais si importants en qualité et quantité.

L'existence de microphytes vivant dans les substrats meubles marins ou lacustres est connue depuis plus de cent ans puisque l'étude des diatomées a commencé dès la fin du XVIIIème siècle par la description d'espèces aussi bien benthiques que planctoniques (AGARDH, 1830-

32 ; KÜTZING, 1833).

Paradoxalement, il a fallu attendre 1955 pour que les pigments chlorophylliens extraits de sables marins soient considérés non plus comme des éléments fossiles mais comme des constituants biochimiques de végétaux vivants, responsables d'une production primaire (ODUM et ODUM, 1955 ; FIGUERAS, 1955, 1956). Les premières mesures d'échanges gazeux, indices de la production primaire attribuée aux microphytes des fonds meubles datent de 1939 (BERVALD *vide* WINBERG, 1960). Une longue éclipse suivit jusqu'aux travaux d'ODUM (1952, 1953, 1954) sur l'eau et le fond de divers cours d'eau et ce n'est qu'en 1957 que GRØNTVED (1960, 1962) effectua les premières mesures par la méthode du ^{14}C dans les substrats meubles de quelques fjords danois. Il s'agit donc d'une orientation de recherche récente.

Comment peut-on expliquer le décalage d'un demi-siècle environ, entre les recherches sur la production primaire des microphytes planctoniques et celles relatives aux microphytes benthiques ?

La raison majeure me semble être la faible extension en surface du domaine benthique situé dans la couche euphotique, frange de 1 à 10 km de large (BUNT, 1975) qui représente 9 à 10 % tout au plus de la surface totale des océans selon diverses estimations (RYTHER, 1969, 7,5 % si on considère la frange 0 à 180 m de profondeur).

Cependant, l'ensemble des recherches sur la production primaire a montré que "the littoral regions of most aquatic ecosystems represent some of the most productive communities of the world" (WETZEL, 1964) et, comme le soulignait RYTHER (1963), il est évident que des estimations de la production primaire des régions côtières ou néritiques qui ne tiendraient pas compte de la flore benthique ne pourraient être que tout à fait irréalistes.

BUNT et LEE (1972) se font également les défenseurs des minorités méconnues :

"L'ampleur totale de la production primaire benthique n'est pas connue. Elle est généralement considérée comme ordinairement petite en regard de la production planctonique totale, bien que ce fait patent ne puisse être invoqué comme excuse pour la négliger". Les auteurs soulignent que la pêche mondiale est alimentée à partir de noyaux de production relativement petits, par exemple les régions d'upwelling. "La nécessité de recherches dans ce domaine

- productivité des plantes benthiques aussi bien macroscopiques que microscopiques - est grande aussi bien sous les tropiques qu'ailleurs, spécialement du fait que des surfaces importantes du benthos tropical sont bien éclairées".

La production primaire des *fonds meubles* a été, jusqu'à une époque récente, étudiée exclusivement sur des sédiments très peu profonds et en majorité dans la zone intertidale ou en bordure des lacs.

L'importance de son rôle dans la productivité générale des océans était donc difficile à estimer. La comparaison des résultats de quelques travaux prenant en compte des sédiments un peu plus profonds - STEELE et BAIRD en Ecosse (1968), COLOCOLOFF M. dans le Golfe de Marseille (1972), BUNT *et al.* au large de la Floride (1972) - montre que cette production primaire décroît des tropiques vers les hautes latitudes.

Les résultats du présent travail sur la région de Nosy-Bé permettent d'estimer à $66 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ la production moyenne pondérée sur les fonds de 0 à 60 m, les valeurs individuelles atteignant jusqu'à $150 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ pour des fonds de sables seuls.

On verra que selon les travaux effectués dans d'autres régions, la contribution du microphytobenthos à la productivité des zones côtières peut être considérée comme un peu inférieure à celle du phyto-plancton si l'on admet pour celle-ci, avec RYTHER (1969), la valeur moyenne annuelle mondiale de 100 gC.m^{-2} .

Dans une synthèse récente sur la productivité primaire marine générale, BUNT (1975) prend en compte la production primaire benthique des rivages marins, attitude assez neuve qui mérite d'être soulignée. Cette production benthique englobe la contribution des macrophytes et celle des microphytes y compris les récifs coralliens. Le taux de production des macrophytes est nettement supérieur à celui du microphytobenthos mais les aires concernées par ces dernières associations sont beaucoup plus étendues.

L'auteur évalue "l'extension de l'environnement benthique susceptible de fournir une production primaire". Il donne les marges probables de $0,45$ à $4,5.10^6 \text{ km}^2$ produisant $0,65$ à $6,5.10^9$ tonnes de carbone par an. L'estimation la plus faible représente 2 à 3 % de la

production totale de l'océan (20 à 23.10^9 tonnes de carbone par an suivant les sources).

Etudier la production primaire benthique totale de la région de Nosy-Bé en tenant compte des macrophytes et des récifs de coraux eût été une entreprise périlleuse. Mes travaux antérieurs sur les diatomées benthiques me portaient à m'intéresser aux *substrats meubles*, peuplés d'espèces végétales extrêmement variées, dont l'équipement pigmentaire et les adaptations physiologiques parfois insoupçonnées permettaient une ubiquité remarquable.

Après un stage d'initiation méthodologique au "Marine Laboratory" d'Aberdeen et à la station de terrain de Loch Ewe, sous la direction du Dr. J.H. STEELE, mon rôle devint, au sein de l'équipe pluridisciplinaire du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé, d'estimer l'importance de la biomasse microphytobenthique et de la production primaire des fonds meubles. A l'échelle de la région, il s'agissait d'évaluer l'extension possible des biotopes concernés selon la nature granulométrique et la profondeur. C'est dans ce cadre que fut entreprise la présente étude des variations spatiales et temporelles à diverses échelles de ces deux paramètres.

L'île de Nosy-Bé est située sur le plateau continental, au Nord-Ouest de Madagascar, sur la rive orientale du canal de Mozambique ($13^{\circ}20'S$, $48^{\circ}20'E$). Le plateau continental est particulièrement vaste en cette région et la côte malgache y est constituée par une succession de baies largement ouvertes vers le large et dans lesquelles se déversent des fleuves importants.

Cette île ayant été dotée d'un Centre Océanographique durant une vingtaine d'années, les multiples aspects de l'environnement physique, chimique, sédimentologique et des peuplements biologiques marins ont été étudiés par diverses équipes de chercheurs. J'aurai l'occasion de citer au cours du texte de nombreux travaux qui ont notamment servi de base à l'étude du milieu.

Notons que l'étude de la *production primaire phytoplanctonique* de la région avait fait l'objet de diverses campagnes dont les résultats ont été publiés par ANGOT (1964 a et b, 1967, 1968) et SOURNIA (1973 a). La zone néritique (baie d'Ambaroro, baie d'Ampasin-

dava) avait reçu une attention particulière de la part de SOURNIA (1965, 1968, 1972). Ces travaux seront évoqués plus en détail lors des comparaisons entre les milieux benthiques et planctoniques.

Avant toute chose, il convient maintenant d'examiner dans quel contexte écologique se situent les stations benthiques choisies pour la réalisation de cette étude.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DU MILIEU

1. CHOIX DES STATIONS

La production primaire et la biomasse chlorophyllienne évaluées dans cette étude sont celles de peuplements microphytiques de *sédiments* choisis pour leurs similitudes ou leurs différences et ce, essentiellement au point de vue de leur *situation plus ou moins profonde* dans le milieu marin et de leurs *caractéristiques granulométriques*.

En effet, pour ce qui est de la production primaire, la profondeur d'immersion des organismes joue un rôle déterminant dans la transmission de la lumière en quantité et en qualité.

Quant à la densité des peuplements de microphytes, appréciée ici par les teneurs en pigments chlorophylliens, on sait, et le sujet sera développé plus loin, que la taille moyenne des grains de sable, l'importance relative de la fraction fine, la nature chimique des sédiments, ont une importance capitale dans la structure qualitative et quantitative des populations. Un grain de sable est un "micro-rocher" pour nombre d'espèces bactériennes, algales et animales. Des photographies publiées par GRØNTVED (1960), WOOD et OPPENHEIMER (1962; au microscope en fluorescence), BURKHOLDER *et al.* (1965), MEADOWS et ANDERSON (1966), MUNRO et BROCK (1968), FENCHEL (1968), HICKMAN et ROUND (1970), montrent la richesse et la complexité du peuplement de bactéries, cyanophycées et diatomées des anfractuosités d'un grain

de sable.

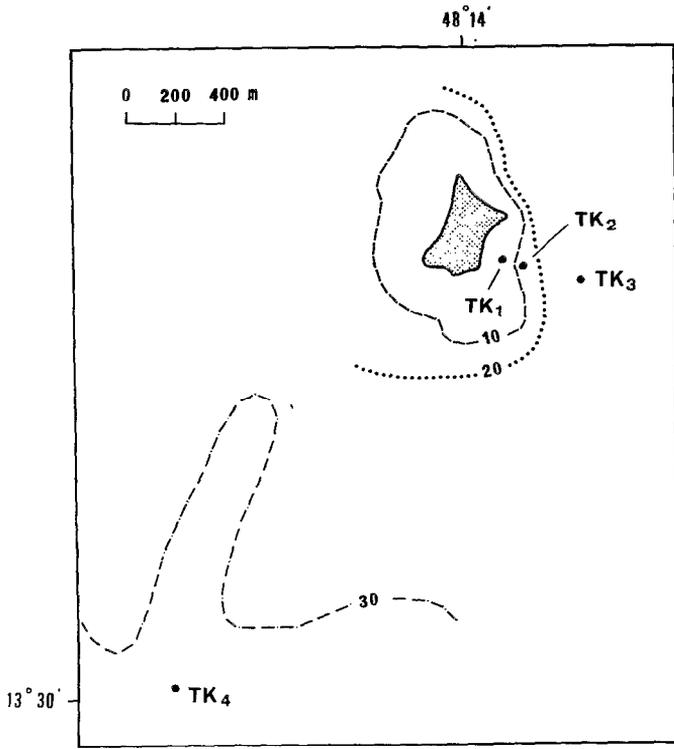
Mon étude a été effectuée entre mars 1969 et août 1970 dans trois, puis quatre stations sableuses situées aux environs de l'îlot Tany Kely (radiale TK. Fig. 1 et 2a) visitées approximativement toutes les trois semaines, quatre stations vaseuses situées à l'entrée S-W de la baie d'Ambaro (radiale BA. Fig. 1 et 2b) étudiées tous les deux mois en alternance avec quatre stations vaseuses situées sur la rive W de la baie d'Ampasindava (radiale AM. Fig. 1 et 2c). Pour ces douze stations majeures, les profondeurs vont de 3 à 60 m.

Des stations non régulières (Fig. 1) ont été effectuées en milieu sableux (Pointe Lokobé : LO ; Canyon du Banc de l'Entrée : BC1 et BC2 ; environs de l'île de Nosy Iranja : NI1 à NI5) ou vaseux (baie d'Ambanoro : NO ; baie d'Ambavatoby dite "baie des Russes" : BR1 et BR2), qui ont permis d'apporter certaines informations supplémentaires.

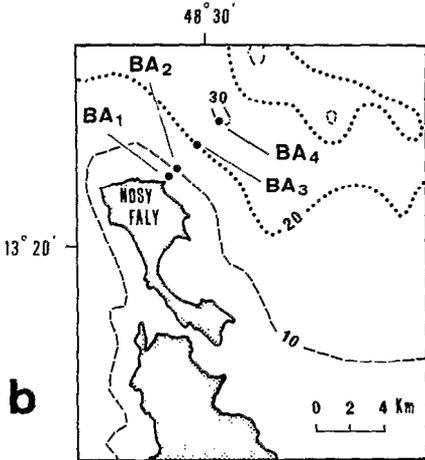
Les stations annexes (Fig.1) sont situées au-delà de l'isobathe de 100 m ; elles ont seulement fait l'objet d'un carottage concernant l'étude des pigments.

Pour les stations majeures et certaines stations complémentaires, j'ai effectué à chaque sortie des mesures de production primaire (^{14}C) *in situ* et des prélèvements pour l'étude des pigments et des microphytes. Les résultats de l'étude des microphytes, trop fragmentaires, n'entreront qu'en complément dans ce mémoire.

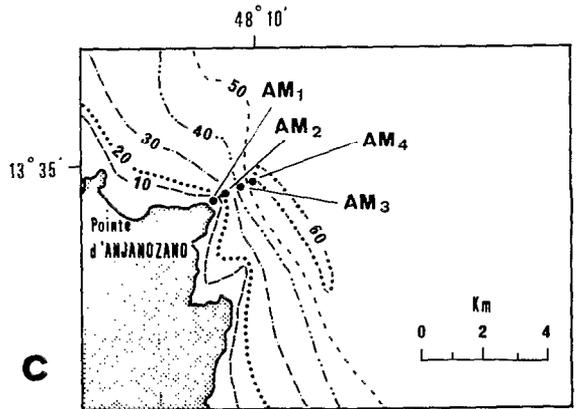
La liste des stations, leur sigle, les coordonnées géographiques, les profondeurs, les dates d'étude et la liste des manipulations effectuées sont indiqués dans les tableaux I, II et III. La figure 1 permet de localiser l'ensemble des stations et la figure 2 précise la position des quatre stations sur les trois radiales, TK, BA et AM. Les quatre stations de base sont celles de la radiale TK de Tany Kely. Cet îlot fut choisi à cause de sa situation essentiellement marine (aucun apport d'eau douce) et de l'absence quasi certaine de pollutions humaines malgré une relative proximité de l'île de Nosy-Bé. Cette situation privilégiée me permit d'installer à proximité, pendant un an, trois bouées fixes (TK1, 5 m ; TK2, 15 m ; TK3, 25 m) destinées à permettre la reproduction des manipulations à intervalle de temps régulier, exactement au même point au cours des saisons.



a



b



c

Figures 2 : Radiales

a : 4 stations, Tany Kely

b : 4 stations, baie d'Ambaro

c : 4 stations, baie d'Ampasindava

Stations	TK 1	TK 2	TK 3	TK 4
Coordonnées Ψ géographiques G	13°29'00" S 48°14'00" E			13°29'30" S' 48°13'30" E
Profondeurs	- 5 m 5,50 ± 0,20	- 15 m 14,89 ± 0,22	- 25 m 24,52 ± 0,44	- 37 m 36,92 ± 1,01
8-04-69	Chl. P	Chl. P		
2-05-69	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
20-05-69	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
11-06-69	Chl. # P #	Chl. # P #	Chl. # P #	
25-06-69	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
5-08-69	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
26-08-69	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
23-09-69	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
16-10-69	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
28-10-69	Chl. #	Chl. #	Chl. #	
11-11-69	P			
12-11-69	P			
13-11-69	P			
14-11-69	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
9-12-69	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
23-12-69	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
15-01-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
3-02-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
20-02-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
28-02-70			Chl. #	
11-03-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
3-04-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
21-04-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
6-05-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
1-06-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
2-06-70	Chl. P		Chl. P	
3-06-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
4-06-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
5-06-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
6-06-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	
1-07-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
28-07-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
12-08-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P

Tableau I : Stations de la radiale de Tany Kely : Chl. mesure de la concentration en pigments chlorophylliens ; P. mesure de la production primaire ; # : quadrillage.

Stations	Radiale de la baie d'AMBARO				Radiale d'AMPASINDAVA			
	BA 1	BA 2	BA 3	BA 4	AM 1	AM 2	AM 3	AM 4
Coordonnées Ψ géographiques G	13°18'00" S 48°29'00" E	13°17'45" S 48°29'10" E	13°17'15" S 48°29'45" E	13°16'40" S 48°30'30" E	13°36'30" S 48°08'45" E	13°36'20" S 48°09'00" E	13°36'10" S 48°09'30" E	13°36'00" S 48°09'45" E
Profondeurs	- 5 m 4,80 ± 1,23	- 10 m 10,60 ± 1,02	- 20 m 20,00 ± 1,38	- 30 m 28,40 ± 2,08	- 5 m 5,75 ± 2,97	- 23 m 22,75 ± 2,78	- 40 m 40,75 ± 2,29	- 58 m 57,00 ± 2,52
23-07-69	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P				
13-12-69	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P				
6-01-70					Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
6-02-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P				
12-03-70					Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
24-04-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P				
5-05-70					Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P
29-06-70	Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P				
11-08-70					Chl. P	Chl. P	Chl. P	Chl. P

Tableau II : Stations des radiales "Ambaro" et "Ampasindava"

	Stations	Coordonnées géographiques Ψ G	Profondeurs	Date des sorties	Etudes réalisées
Baie d'AMBARORO	LO	13°25'00" S 48°19'00" E	- 8 m	21-03-69	Chl. P
	NO	13°24'00" S 48°18'25" E	- 5 m	19-04-69	Chl. P
			- 9 m	17-02-70	Chl. # P
			- 15 m	9-07-69	Chl. P
			9-07-69	Chl. P	
Canyon du Banc de l'entrée	BC 1	13°24'20" S 48°03'00" E	- 35 m	29-04-70	Chl.
	BC 2	13°23'10" S 48°03'49" E	- 83 m	29-04-70	Chl.
Environs de l'île NOSY-IRANJA	NI 1	13°35'40" S 47°49'10" E	- 14 m	27-06-69	Chl.
	NI 2	13°38'30" S 47°47'00" E	- 65 m	18-11-69	Chl.
	NI 3	13°41'30" S 47°40'40" E	- 20 m	18-11-69	Chl.
	NI 4	13°41'30" S 47°49'30" E	- 37 m	18-11-69	Chl.
	NI 5	13°42'50" S 47°51'30" E	- 27 m	18-11-69	Chl.
Baie d'AMBAVATOBY	BR 1	13°33'00" S 47°59'20" E	- 15 m	19-11-69	Chl.
	BR 2	13°32'30" S 48°00'30" E	- 27 m	19-11-69	Chl.

Tableau III : Stations complémentaires

On sait que pour tous points non balisés, il est pratiquement impossible de "reproduire" exactement une station, et des différences granulométriques par exemple, non dues aux variations saisonnières, peuvent apparaître. Pour le microphytobenthos, dont l'étude doit s'effectuer à une échelle fine, le point exact nous a paru un élément fondamental.

Malheureusement, dans les stations vaseuses par exemple (Fig. 2b et c), situées dans des zones de pêcheries, et éloignées du Centre Océanographique, lui-même situé dans la baie d'Ambaroro (NO), il était quasiment impossible de conserver une balise. Ces stations vaseuses avaient été choisies pour leurs relations avec les sujets d'étude d'autres équipes de recherches : hydrologie, plancton, pêcheries de crevettes ; leur éloignement relatif du laboratoire fut un obstacle à une étude approfondie.

Les stations complémentaires ont permis d'apporter des informations nouvelles concernant les pigments et les microphytes (BC₂ dans le canyon du Banc de l'Entrée à 83 m, constitue le prélèvement le plus profond réalisé en plongée autonome au cours de ce travail*). Ne sont pas mentionnées dans les tableaux mais seulement reportées sur la figure 1, dix stations effectuées le long du plateau continental entre 240 et 1000 m qui seront évoquées épisodiquement à propos des pigments.

2. DONNÉES SÉDIMENTOLOGIQUES

Les caractéristiques granulométriques des sédiments sont particulièrement importantes, on le comprend, pour des microphytes dépendant étroitement, pour leur fixation ou leurs mouvements, des dimensions des grains, de leur poids (HARPER et HARPER, 1967 ; HARPER, 1969), de la plus ou moins grande fluidité des vases quand les cellules forment un "tapis" sur le fond (GOULEAU, 1975).

* Plongée effectuée par P. LABOUTE et R. PLANTE.

Les travaux de J. DANIEL, J. DUPONT et C. JOUANNIC - géologues au Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé - sur les sédiments de la marge continentale du Nord-Ouest de Madagascar nous donnent toutes informations (granulométrie, teneur en calcaire, aires couvertes par les différents types de sédiments) sur les zones étudiées ici (DANIEL *et al.*, 1971 ; DANIEL, 1972 ; JOUANNIC, 1972 ; DANIEL *et al.*, 1972 ; DANIEL *et al.*, 1973 - cartes bathymétriques et sédimentologiques au 1/300 000^e). Les données topographiques seront exposées et exploitées dans la quatrième partie de ce travail.

Les échantillons sédimentaires que j'ai moi-même prélevés lors des sorties ont été analysés également*. Ces prélèvements effectués à la main et séchés à chaque sortie en vue de l'analyse granulométrique ont permis de préciser les caractères sédimentologiques et de juger de leur évolution éventuelle au cours des saisons.

2.1. STATIONS DE TANY KELY

Le tableau IV donne, pour les stations de Tany Kely, les moyennes annuelles des caractères granulométriques que je définis ainsi à partir de la totalité de l'échantillon :

- *fraction fine* : pourcentage pondéral des particules de diamètre inférieur à 50 μm .
subdivisée en :
limon, particules de diamètre compris entre 2 et 50 μm .
argile, particules de diamètre inférieur à 2 μm .
- *médiane (Md)* : diamètre en μm des particules à 50 % du poids de l'échantillon.
- *fraction grossière* : (dans certains tableaux seulement)
pourcentage pondéral des particules de diamètre supérieur à 200 μm .

* Analyses réalisées au laboratoire de Géologie sous-marine du Centre de Nosy-Bé, parfois complétées pour les fractions fines au laboratoire de Pédologie du Centre O.R.S.T.O.M. de Tananarive dont je remercie ici les personnels.

	TK 1	TK 2	TK 3	TK 4
Nombre d'échantillons	28	27	27	12
Profondeur moyenne (m)	5,50	15	25	37
Fraction fine (%) limon : ϕ 50 à 2 μm argile : ϕ < 2 μm	0	0,38 \pm 0,32	7,63 \pm 1,25 3 % 4,5 %	21,57 \pm 2,87 9 % 12,5 %
Médiane (μm)	349 \pm 5	242 \pm 6	216 \pm 8,6	139 \pm 20,67
Fraction très grossière ϕ > 1000 μm (%)	0,13 \pm 0,20	1,72 \pm 0,20	3,45 \pm 0,38	4,74 \pm 0,87
Degré de classement D	+ 0,2 extrêmement bien classé	+ 0,4 très bien classé	+ 0,6 bien classé	+ 1,2 peu classé
Degré de symétrie SK	0 symétrie	+ 0,05 symétrie	+ 0,005 symétrie	0 symétrie

Tableau IV : Caractères granulométriques des sédiments des 4 stations de Tany Kely.
Sables (fraction fine < 30 %) contenant 40 à 70 % de CO_3Ca .

- *fraction très grossière* : pourcentage pondéral des particules de diamètre supérieur à 1000 μm .
- *degré de classement* : $D\varphi = (75 \% \varphi - 25 \% \varphi) / 2$
- *degré de symétrie* : $Sk\varphi = [(25 \% \varphi + 75 \% \varphi) / 2] - Md\varphi$

Ces deux derniers indices sont calculés d'après BUCHANAN (1971. Manuel IBP n° 16, p. 43).

La figure 3 représente les courbes cumulatives moyennes des sédiments des quatre stations et les intervalles de confiance ($\pm t_{0,05} s/\sqrt{n}$) autour des valeurs des quatre médianes.

L'examen des intervalles de confiance (tableau IV) montre, avec la profondeur croissante, une variabilité plus grande de tous les paramètres et en particulier de ceux qui caractérisent la quatrième station. Dans ce cas, la variabilité peut être due :

- 1°) au nombre moins grand des échantillons considérés ;
- 2°) à l'absence de balise fixe, trop difficile à surveiller, en cette dernière station ;
- 3°) aux variations saisonnières de la granulométrie, plus importantes à cette profondeur de 37 m semble-t-il, que dans les autres niveaux (influence relativement plus importante des grandes marées à ces profondeurs).

En effet, la comparaison des *variations saisonnières* des paramètres granulométriques dans les trois stations balisées (élimination de la variabilité due à l'imprécision du point) fait apparaître que :

1°) à la première station (TK1) ces paramètres sont très stables tout au long de l'année (coefficient de variation de la médiane 3,9 % alors qu'il est de 6,2 % en TK2, 10,1 % en TK3 et 23,6 % en TK4). Le sable est "extrêmement bien classé" c'est pourquoi on note l'absence de fraction très grossière (0,13 %) aussi bien que de fraction fine (0 %) alors que la médiane est élevée (350 μm) et quasi constante toute l'année. Cette stabilité des caractères granulométriques est entretenue par un hydrodynamisme important et quotidien dû principalement aux courants de marée et à la houle à cette faible profondeur.

2°) aux stations TK2 et TK3 les médianes, dont les valeurs interfèrent plusieurs fois dans l'année, atteignent des maxima en juillet-août et des minima durant la saison des pluies de décembre à avril. A 15 m (TK2) la fraction fine est presque inexistante toute l'année mais à 25 m (TK3) et 37 m (TK4) on note une corrélation négative entre la médiane et la fraction fine ($r = -0,68$ en TK3 et $-0,78$ en TK4 ; $p \ll 0,01$). A 25 m, la fraction fine qui varie entre 5 et 12 % entre

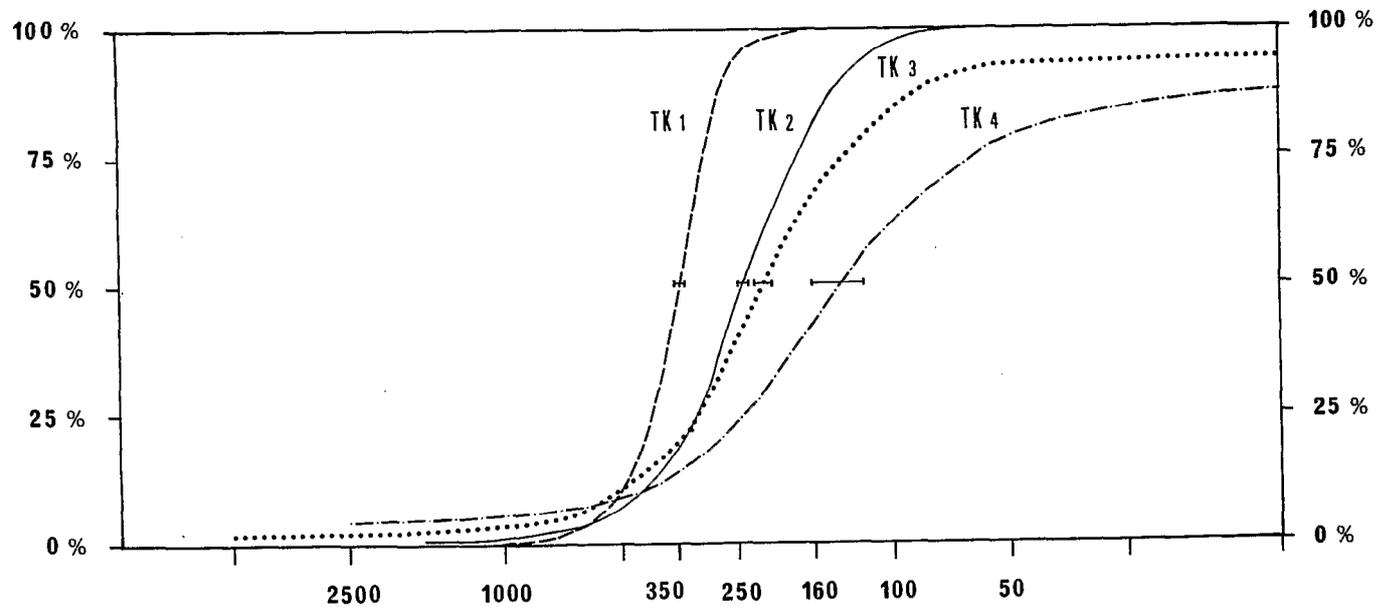


Figure 3 : Courbes cumulatives moyennes des distributions de la taille des particules en μm dans les quatre sédiments étudiés à Tany Kely.
 (Médianes : intervalles de confiance $\pm t 0,05 s / \sqrt{n}$)

novembre et juin, passe à 0 % en juillet et août : la saison des pluies amène en mer les matériaux terrigènes des grands fleuves. L'îlot de Tany Kely, situé à l'ouverture de la baie d'Ampasindava, subit l'influence d'une sédimentation lointaine des particules en provenance du fleuve Sambirano et des rivières de l'île de Nosy-Bé.

On peut conclure, dans les quatre stations considérées, à une variabilité saisonnière croissante des paramètres granulométriques avec la profondeur croissante, alors que l'hydrodynamisme décroît. Sur l'ensemble de l'année, dans ces quatre sables calcaires (fraction fine < 30 % ; 40 à 70 % de Ca CO₃) le sédiment s'affine avec la profondeur croissante : la médiane diminue, les pourcentages de fraction fine et notamment d'argiles augmentent. La fraction de particules de diamètre supérieur à 1000 µm augmente légèrement avec la profondeur par apport d'éléments figurés organogènes, foraminifères de grande taille en TK3, coquilles de mollusques morts (figure 3).

2.2. AUTRES STATIONS

Dans les autres stations, l'étude moins poussée (prélèvements moins fréquents, manque de précision sur le point) ne permet pas d'indiquer de variations saisonnières.

Le tableau V rassemble les informations essentielles concernant les sédiments des radiales en baie d'Ambaro et en baie d'Ampasindava.

Les géologues du Centre de Nosy-Bé distinguent généralement des "sables" (fraction fine inférieure à 30 %), des "vases sableuses" (fraction fine entre 30 et 70 %), des "vases" (fraction fine supérieure à 70 %) (DANIEL, 1972). A l'intérieur des "sables" je distinguerai des "sables vaseux" si la fraction fine est supérieure à 15 % et la médiane assez élevée.

1°) Les vases de la baie d'Ambaro sont moins calcaires que celles d'Ampasindava et que les sables de Tany Kely.

2°) Les stations d'Ambaro sont nettement plus vaseuses que celles d'Ampasindava. Les apports du fleuve Ifasy ont donc une grande influence dans la baie d'Ambaro, beaucoup moins profonde que l'autre en moyenne.

Stations	Profondeurs moyennes (m)	n	Fraction < 50 μ m [%]	Médiane (μ m)	Fraction > 1000 μ m [%]	Granulométrie (Terminologie DANIEL 1972) *	Teneur en calcaire
BA 1	4,80 \pm 1,20	5	6,54 \pm 8,50 limon 5% argile 1%	375 \pm 222	13,60 \pm 13,40	sable	sédiments contenant environ 30% de carbonates
BA 2	10,60 \pm 1,00	5	55,24 \pm 20,55 limon 30% argile 20%	54 \pm 40	18,20 \pm 11,65	vase sableuse	
BA 3	20,00 \pm 1,38	5	86,30 \pm 6,99 limon 56% argile 30%	< 10 μ m	0	vase	
BA 4	28,40 \pm 2,08	5	82,66 \pm 15,50 limon 52% argile 30%	< 10 μ m	0	vase	
AM 1	5,75 \pm 2,97	4	3,65 \pm 5,80 limon 2,5% argile 1%	287,5 \pm 140	7,87 \pm 11,98	sable	40 à 70% de carbonates
AM 2	22,75 \pm 2,78	4	46,52 \pm 3,10 limon 27% argile 17%	62,00 \pm 9,70	2,87 \pm 0,80	vase sableuse	
AM 3	40,75 \pm 2,29	4	55,85 \pm 15,30 limon 27% argile 26%	45,00 \pm 94,50	6,00 \pm 9,95	vase sableuse	
AM 4	57,00 \pm 2,52	4	54,22 \pm 4,02 limon 30% argile 22%	25,00 \pm 23,20	0,87 \pm 1,30	vase sableuse	

* sable : F.F. < 30% - vase sableuse : 30% < F.F. < 70% - vase : F.F. > 70%

Tableau V : Caractères granulométriques des sédiments des 8 stations situées dans les baies.
(La catégorie "sable" comprend les sables vaseux).

STATIONS	PROFONDEURS (m)	FRACTION FINE (%)	MEDIANE (μ m)	FRACTION > 200 μ m (%)	FRACTION > 1000 μ m (%)	GRANULOMETRIE	TENEUR EN CALCAIRE	
LOKOBÉ (LO)	8	0	480	92	23	sable	> 70 %	
AMBANORO (NO)	5	17,3	300	61	10	sable vaseux	40 à 70 %	
NOSY - IRANJA	NI 2	65	11,7	125	32,6	0	sable sous courants de fond	> 70 %
	NI 3	20	0	330	73	15	sable corallien	> 70 %
	NI 4	37	45	55	11	1	vase sableuse à Caulerpes et Foraminifères	> 70 %
	NI 5	27	90	< 10	10	0	vase devant rivière	40 à 70 %
BAIE DES RUSSES	BR 1	15	67,2	25	1,5	0	vase molle à huîtres	> 70 %
	BR 2	27	18,8	190	49,2	1,5	sable vaseux à <u>Heteropseammia</u>	> 70 %
	BC 1	35	22	82	7	0,6	sable fin	> 70 %
	BC 2	83	24	80	7	0	sable fin	> 70 %

Tableau VI : Caractères granulométriques des sédiments des stations complémentaires

3°) Les sédiments situés aux environs de 5 m de profondeur (BA1, AM1) sont désignés comme "sables" (fraction fine inférieure à 30 %) ; ils sont pourtant fort différents du "sable" de Tany Kely à 5 m (TK1) à cause de la présence d'une fraction fine non négligeable dans les premiers (6,5 et 3,6 %) et d'une fraction très grossière importante (13,6 et 7,9 %). Les courbes cumulatives sont étalées ; le classement est moins bon à cause sans doute de la proximité de la "Grande Terre" et de ses alluvions et débris divers.

L'étendue des intervalles de confiance (médianes par exemple) indique une grande variabilité qui traduit la difficulté en ces baies proches de la côte, d'échantillonner plusieurs fois le même sédiment (changements dans le temps et l'espace).

Pour les stations complémentaires, le facteur "granulométrie" interviendra dans l'examen d'éventuelles corrélations entre "pigments photosynthétiques" et "taille des grains" ou "importance du colmatage par la fraction fine". Aussi a-t-on indiqué dans le tableau VI quelques caractères de ces sédiments, souvent assez différents des douze sédiments de base de cette étude.

3. CLIMATOLOGIE DE LA RÉGION

Le climat de la région de Nosy-Bé, déjà étudié par différents auteurs (SOURNIA, 1968 ; PITON et MAGNIER, 1971, 1972 ; FRONTIER, 1974 ; LE RESTE, 1977) ne sera pas ici décrit en détail. On rappellera seulement les caractères fondamentaux dont la connaissance est indispensable pour esquisser un cadre des variations biologiques.

Il y a alternance simple de deux saisons bien définies : une saison "fraîche et sèche", de début mai à fin octobre (température moyenne de l'air en juillet : 24°C ; 0,35 m de pluie en 1969) et une saison "chaude et pluvieuse", de début novembre à fin avril (température moyenne de l'air en janvier : 27°C ; 1,94 m de pluie en 1969-70).

Au regard des facteurs pouvant conditionner la production primaire, cette succession est importante pour deux raisons principales :

1°) Le climat "tropical humide" engendre des *variations importantes de la nébulosité* d'une saison à l'autre, donc de l'ensoleillement de la région et, en ce qui nous occupe, de la quantité d'énergie atteignant journallement la surface de l'eau.

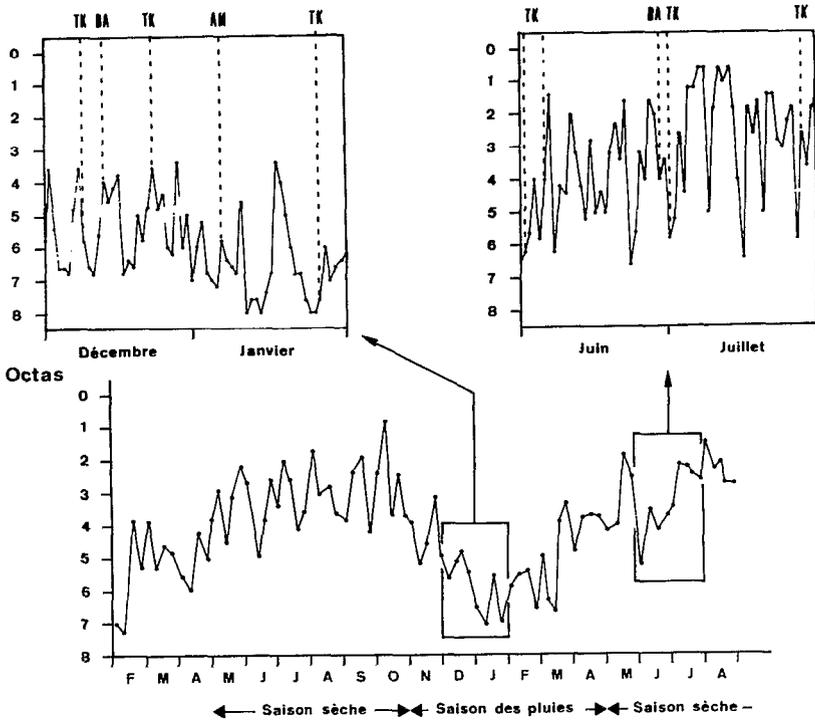
La figure 4a montre en 1969 et 1970 un schéma simplifié des variations saisonnières de la nébulosité observée à la Station météorologique de Fascène (île de Nosy-Bé). La nébulosité était évaluée en *octas* de 0 (ciel dégagé) à 8 (ciel couvert) à 3 h, 6 h, 9 h, 12 h, 15 h et 18 h. Je n'ai reporté sur le graphique que la valeur moyenne des cinq mesures de jour de 6 h à 18 h. La saison sèche (mai à octobre) offre le plus grand nombre de jours "clairs" mais le ciel (voir juin-juillet) n'est pas toujours bien dégagé. Inversement durant la saison des pluies, le ciel n'est pas uniformément nuageux ; le graphique plus détaillé pour deux mois d'été et deux mois d'hiver montre que la nébulosité est, d'un jour à l'autre, très fluctuante sous ces climats.

Les observations faites à Fascène donnent les tendances pour la période considérée, mais ne peuvent pas rendre compte des fluctuations géographiques locales de cette nébulosité. En particulier, en saison sèche, le ciel en mer est de façon générale plus dégagé que sur les terres où se forment des nuages par condensation. C'est ainsi que l'on notera dans l'étude détaillée de l'éclairement des stations étudiées (6.), certaines discordances entre les éclaircissements mesurés en mer et les observations faites à la station météorologique.

2°) Les *pluies* sont responsables de très importants apports d'eau douce. Sur la figure 4b, on trouvera les relevés pluviométriques mensuels, pour la période étudiée, d'après deux publications de PITON, MAGNIER et CITEAU (MAGNIER et PITON, 1972 ; PITON *et al.*, 1973).

La fin de l'été austral en 1969 (février) fut beaucoup plus humide que l'été 1969-1970, saison qui concerne directement notre étude. De même l'hiver austral 1970 fut plus sec que l'hiver 1969 (mai-juin par exemple).

Les pluies d'été engendrent en janvier-février les crues des fleuves. Pour la région considérée les cours d'eau importants sont :



a : NEBULOSITE

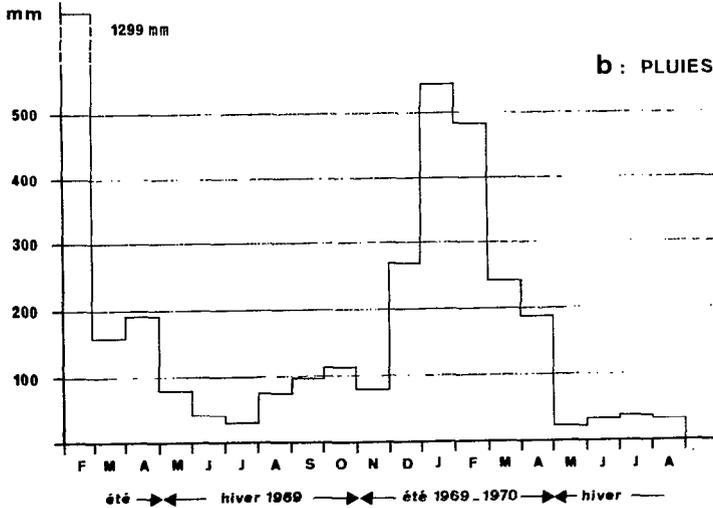


Figure 4 : Climatologie

- a) Nébulosité en 1969 et 1970
- b) Pluviométrie : relevés mensuels au Centre ORSTOM de Nosy Bé (d'après MAGNIER et PITON 1972 et PITON et al. 1973).

- le fleuve Sambirano (baie d'Ampasindava, Tany Kely) ;
- les rivières Ifasy et Ambazoana (baie d'Ambaro).

Plus tôt dans la saison, on note l'augmentation du débit des petites rivières de Nosy-Bé (impact sur les stations LO et NO). Ces crues, suivant de très près le début de la saison des pluies (PITON et MAGNIER, 1971, 1972), provoquent des courants d'eau douce (4 à 6 cm.s⁻¹) porteurs d'éléments terrigènes qui peuvent avoir au moins trois types d'influence sur les populations microphytiques :

- modifications granulométriques des sédiments, augmentation de la fraction fine ;

- apports de sels minéraux (anions azotés en particulier) de décembre à avril, et diminution des teneurs en oxygène dissous par accroissement des processus d'oxydation, surtout au niveau du fond (PITON et MAGNIER, 1972) ;

- augmentation de la turbidité de l'eau à l'embouchure des rivières donc diminution de l'éclairement sous l'eau.

A l'inverse, la période d'étiage en septembre et octobre, correspond à une "clarification" de l'eau, une sursaturation en oxygène, un appauvrissement en sels nutritifs et une stabilisation de la granulométrie.

4. CONDITIONS HYDROLOGIQUES

Les éléments indispensables à la compréhension du système hydroclimatique tropical de la région ont été étudiés et décrits par l'équipe d'océanographes physiciens du Centre O.R.S.T.O.M. de Nosy-Bé : citons notamment pour les baies d'Ambaro et d'Ampasindava, PITON *et al.*, 1969 a et b ; MAGNIER *et al.*, 1970 ; PITON et MAGNIER, 1970 ; MAGNIER et PITON, 1971, et les articles de synthèse sur ces régions, PITON et MAGNIER, 1971 ; MAGNIER et PITON, 1972 ; PITON *et al.*, 1973.

Pour compléter ces informations, dans certains cas, des

prélèvements d'eau de mer effectués à l'aide de bouteilles d'hydrologie de type Van Dorn manipulées en plongée au niveau du fond, ont été analysés au laboratoire de chimie du Centre. Les petites fluctuations dues à la marée sont rendues négligeables par l'abondance des mesures (PITON et MAGNIER, 1971).

L'ensemble des résultats m'a permis de réaliser les courbes des variations saisonnières des températures et des salinités de l'eau aux profondeurs étudiées (Fig. 5) et les diagrammes TS pour trois stations de Tany Kely : à 5 m, 15 m et 23 m (Fig. 6).

Les variations saisonnières en 1969 et 1970 de la température et de la salinité des eaux montrent une concordance entre la succession des deux saisons climatiques et celle des deux saisons hydrologiques avec un retard de quelques semaines de l'augmentation de la température de l'eau par rapport à celle de l'air et de l'abaissement de la salinité par rapport au début des pluies.

4.1. TEMPÉRATURE DES EAUX

Les résultats essentiels sont :

+ *en saison sèche* (mai à octobre = hiver)

- températures en baisse jusqu'en août : de 29°C en mai à 26°C en août pour les stations de 5 m, de 28°C à 26°C pour les stations de 23-25 m ;
- hausse des températures à partir d'octobre ;
- en août 1970, climat plus sec correspondant à des températures de l'eau plus basses qu'en 1969 (25°C) ;
- peu de différence de température entre les diverses profondeurs (homogénéisation en août).

+ *en saison humide* (novembre à avril = été)

- températures en hausse jusqu'à 30°C (janvier-avril) ;
- grandes variations durant ces 6 mois ;
- différences de températures entre les diverses profondeurs beaucoup plus marquées et plus stables à l'échelle de la saison ;
- oscillation des températures aux stations de 5 m entre 28,5°C et 30°C, et aux stations de 23-25 m entre 27°C et

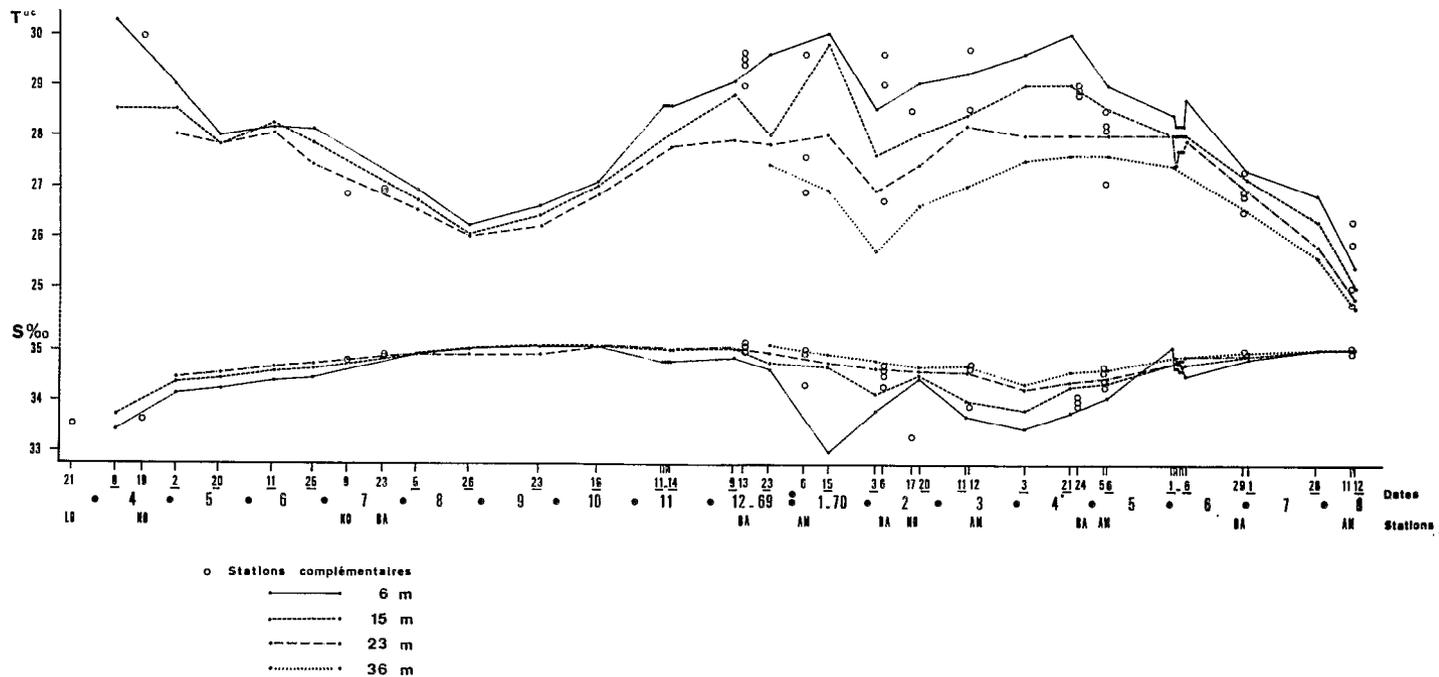


Figure 5 : Variations saisonnières de la température et de la salinité au niveau du fond (Les dates soulignées sont celles des stations TK).

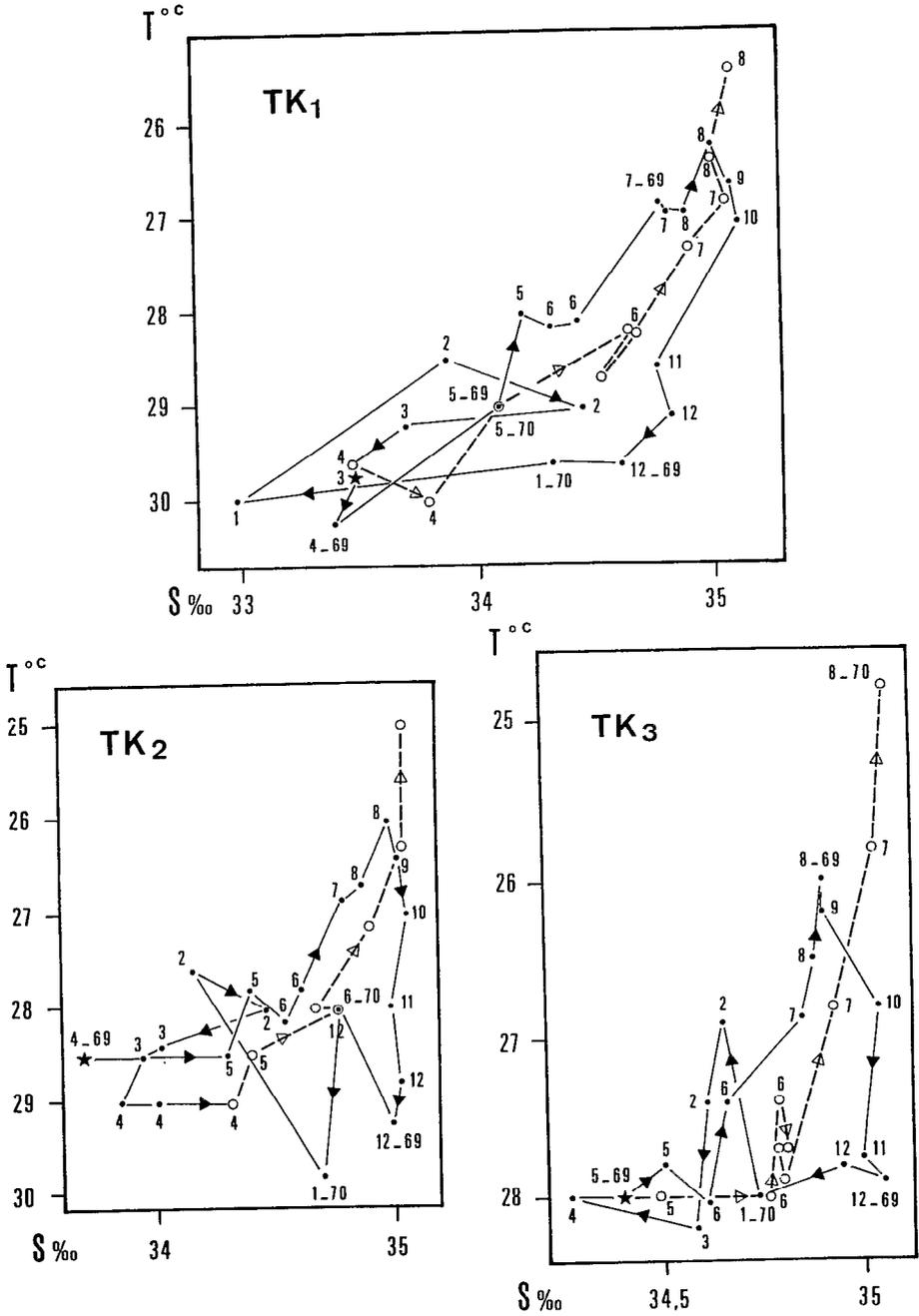


Figure 6 : Diagrammes TS des trois premières stations de Tany Kely (5 m, 15 m, 23 m)

— : 4. 1969 à 4. 1970

○ — : 4. 1970 à 8. 1970

28°C (stratification).

Sur la figure 5 on a reporté les valeurs des températures isolées observées aux stations où les variations saisonnières n'ont pas été suivies.

4.2. SALINITÉ

Les variations de la salinité des eaux, évidemment très liées aux apports d'eau douce, suivent le schéma classique suivant :

+ en saison sèche

- augmentation des taux jusqu'à 35,2 ‰, et homogénéisation : 35 ‰ devient la salinité quasi uniforme aux diverses profondeurs de juillet à octobre.

+ en saison humide

- dessalure importante dans les plus faibles profondeurs (de 35 ‰ en décembre à 33 ‰ en janvier à 5 m) ;
- différences notables d'une profondeur à l'autre en général (stratification) ;
- dessalure plus faible (de 35 à 34,4 ‰) aux stations les plus profondes (38 m début avril).

En conclusion, les stations situées à 5 m de profondeur sont soumises à des variations beaucoup plus importantes de température et de salinité que les stations plus profondes. En effet :

1°) En ce qui concerne les *variations saisonnières*, il ressort de la comparaison des diagrammes TS à 5 m, 15 m et 23 m (Fig. 6), que les températures peuvent passer à 5 m, de 25°C en saison sèche à plus de 30°C en saison humide alors qu'à 15 m, l'écart est de 25°C à 29,8°C et à 23 m de 24,8°C à 28,2°C seulement. Les salinités vont de 33 à 35,2 ‰ à 5 m ; 33,7 à 35,2 ‰ à 15 m et de 34,3 à 35,2 ‰ à 23 m.

2°) Les stations de hauts niveaux sont plus exposées aux *variations de brève amplitude* dans le temps et l'espace : pluies locales, apports des rivières et surtout alternance des marées. Les variations du niveau de l'eau jouent à l'évidence un rôle plus impor-

tant à l'échelle des stations de faible profondeur (5 m) dans les trois sites principaux ; en saison chaude, on a pu enregistrer des températures de 31°C à basse mer si une station se trouve par le jeu des marées ramenée de 5 m à 3 m à midi par exemple (BA1 décembre). PITON et MAGNIER (1971), pour la baie d'Ambaro, soulignent que "le gradient vertical de salinité en saison humide peut être de quelques unités par mètre surtout par fonds inférieurs à 15 m. Le gradient de salinité diminue lorsqu'on s'éloigne de la côte (gradient horizontal en surface, gradient au niveau du fond, gradient vertical)".

4.3. OXYGÈNE DISSOUS ET SELS NUTRITIFS

Ces paramètres n'ont pas été directement mesurés dans mes stations mais leur évolution, décrite dans divers travaux (PITON et MAGNIER, 1972 ; MAGNIER et PITON, 1972) pour l'ensemble de la région de Nosy-Bé, suit un rythme saisonnier tout aussi caractérisé que celui de la température et de la salinité.

4.3.1. Teneurs en oxygène dissous.

Les valeurs les plus fortes (supérieures à 4 ml.l⁻¹, quelquefois supérieures à 5 ml à 5 m) sont trouvées en saison sèche (hiver) lorsqu'il y a sursaturation jusqu'au fond. En saison des pluies (été) on observe un minimum de février à avril (parfois inférieur à 2 ml). Indépendamment de la saison, les stations de hauts niveaux brassées par les vagues sont les plus oxygénées. En toutes saisons et à toutes les stations, les valeurs sont plus faibles au voisinage du fond qu'en surface.

SOURNIA (1968) se plaçant au point de vue biologique, évaluait l'oxygène dissous de la région de Nosy-Bé en termes de pourcentages de saturation. D'après l'auteur "ces teneurs relatives ne montrent pas de variations saisonnières mais seulement une notable instabilité estivale". Les pourcentages "sont tout au long de l'année voisins de la saturation".

4.3.2. Sels nutritifs (seuls sont envisagés les anions azotés).

L'évolution des concentrations en anions azotés (à l'exclusion de l'azote ammoniacal sur lequel je ne possède pas d'informations) est inverse de celle de l'oxygène : valeurs très faibles ($< 0,2 \mu\text{atg.l}^{-1}$) de juin à décembre ; accroissement très rapide dès janvier, à la suite des pluies et de la décomposition de la matière organique provenant des couches superficielles, jusqu'à des valeurs très fortes surtout au niveau du fond ("poches riches en sels minéraux" : jusqu'à $11,4 \mu\text{atg.l}^{-1}$ en baie d'Ampasindava. MAGNIER et PITON, 1972).

5. CONDITIONS HYDRODYNAMIQUES, MARÉES

5.1. FLUCTUATIONS TEMPORELLES DE LA CIRCULATION DES EAUX ET DES COURANTS

La circulation des eaux suivant les saisons a été bien analysée dans la baie d'Ambaro (PITON et MAGNIER, 1971) et la baie d'Ampasindava (MAGNIER et PITON, 1972). Les quatre stations (BA) situées à l'ouest de la baie d'Ambaro et les quatre stations (AM) à l'ouverture ouest de la baie d'Ampasindava, subissent principalement la *circulation de type "estuaire" en saison humide* : "l'eau douce arrivant dans l'estuaire dilue une couche supérieure d'eau de mer d'une épaisseur constante (cette couche) s'écoule vers le large en entraînant de l'eau sous-jacente qui est remplacée par un *courant inférieur venant du large*" (PITON et MAGNIER, 1971). Ce courant de fond, dirigé du large vers la côte, est affecté par l'oscillation biquotidienne des courants de marée et par les vents qui agissent sur l'eau de surface ; le courant résultant est assez faible ($0,5$ à $4,5 \text{ cm.s}^{-1}$ suivant la force des vents en surface). Un régime de vents faibles et de pluies importantes (saison humide) favorise, par ralentissement des courants, l'accumulation des sels nutritifs dans les eaux de fond ("poches").

La saison sèche est marquée par l'homogénéisation des couches d'eau et la répartition uniforme des sels nutritifs accumulés au fond durant le "régime estuaire".

Les stations de Tany Kely semblent un peu à l'écart de ce régime d'autant plus que la circulation en baie d'Ampasindava, la plus proche de TK, se fait suivant la ligne du talweg qui s'éloigne de Tany Kely vers l'ouest et concerne bien davantage les quatre stations de la pointe d'Anjanozano (AM). Il est probable que pour les stations TK de 15 à 38 m, les conditions hydrodynamiques sont plus calmes - aux périodes de grandes marées près - que celles des radiales AM et BA. (Ceci n'est qu'une appréciation fondée sur des observations en plongée et non sur des mesures).

5.2. MARÉES

Le phénomène des marées joue, dans les stations les plus proches de la côte, donc ici les moins profondes, un rôle très important. Son implication dans les *effets hydrodynamiques* (turbulence de l'eau, sédimentologie, transport des éléments nécessaires à la photosynthèse - CO₂, sels nutritifs -, composition qualitative des peuplements microphytiques adaptés à ces conditions hydrodynamiques) et dans *l'éclairement* (épaisseur de la couche d'eau, décalage par rapport à la succession des nuits et des jours, inhibition par excès de lumière), en font un facteur capital mais si complexe que son rôle est difficile à quantifier et à intégrer dans les corrélations avec les autres paramètres.

A Nosy-Bé, les marées sont de type semi-diurne avec inégalité des ondes quotidiennes. Le niveau moyen de la mer (par rapport au 0 des cartes) est de 2,22 m.

Au cours des années 1969 et 1970 (Fig. 7), les plus grandes marées ont eu lieu durant les trois périodes suivantes :

- 1 - mars, avril, début mai 1969 : amplitude moyenne de la marée, aux vives-eaux de cinq cycles successifs de 14 à 15 jours : 3,85 m.
 - 2 - fin août, septembre, octobre 1969 : amplitude moyenne : 3,82 m.
 - 3 - février, mars, avril 1970 : amplitude moyenne : 3,88 m.
- Les grandes marées d'équinoxe de mars 1970 ont une amplitude

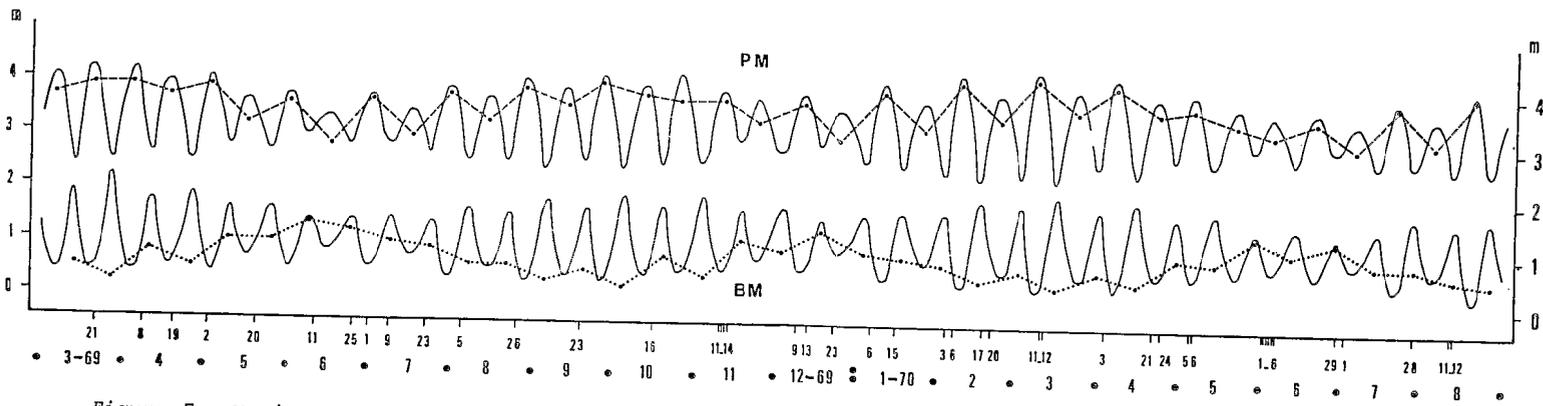


Figure 7 : Marées

Tirété : amplitude de la marée aux vives-eaux
 Pointillé : amplitude de la marée aux mortes-eaux

supérieure (jusqu'à 4,2 m) à celles de 1969 (Fig. 7 ligne tiretée).

En mortes-eaux des périodes de grandes marées, l'amplitude (ligne pointillée) se réduit à 0,2 ou 0,3 m. Pendant les faibles marées (juin, juillet, août et novembre, décembre, janvier), les amplitudes sont de 3 m environ en vives-eaux et de 1 m environ en mortes-eaux.

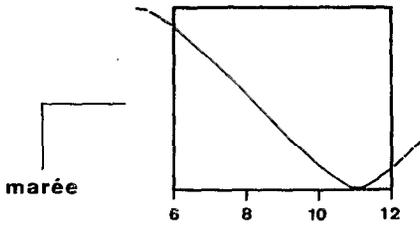
Les mesures de production primaire ("incubations") ayant été faites *in situ* durant les matinées, entre 6 h et midi vrai, il est important de savoir à quel moment de l'oscillation de la marée se situe cette période d'incubation.

Le tableau VII groupe les 44 matinées d'étude de la production primaire en six catégories différentes suivant l'état de la marée au lever du jour :

- 1 - Dans les deux premiers cas, la mer est basse en fin de matinée. Il se trouve donc que 24 sorties sur 44 ont eu lieu au cours de marées descendantes en vives-eaux ou assimilées. Le mois de janvier d'une part et les mois de juillet-août-septembre d'autre part ne sont pas représentés. Dans ces 24 cas, l'épaisseur d'eau était minimale aux environs de midi.
- 2 - Quatre sorties en mortes-eaux ont lieu alors que la mer est pleine au milieu de la matinée (juillet-août et janvier).
- 3 - La marée montante le matin concerne seulement cinq sorties en mortes-eaux (juin-juillet-août). Dans ces 5 cas seulement, l'épaisseur d'eau est maximale à midi.
- 4 - La basse mer au milieu de la matinée intéresse 11 sorties; mars, mai, octobre, novembre et décembre ne sont pas représentés dans cette catégorie.

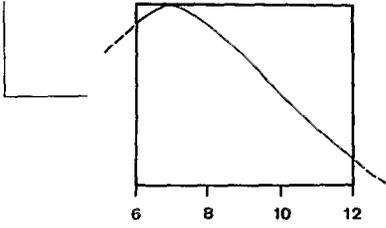
L'évolution de l'épaisseur d'eau, en parallèle ou en opposition avec l'éclairement du jour m'a paru, jusqu'à présent assez difficile à quantifier pour servir à l'étude de corrélations avec la production primaire. Pourtant l'importance de ce phénomène sur l'éclairement du fond est incontestable. Dans les stations situées à 5 m (isobathes de la carte marine) la profondeur effective pouvait varier suivant l'état de la mer entre 3 et 7 m .

En ce qui concerne le seul facteur "lumière", j'ai tenté d'atténuer les imprécisions sur la profondeur réelle en effectuant des mesures d'éclairement *in situ*.

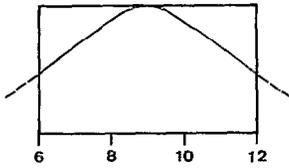


- | | | |
|--------------|--------------|-------------|
| 21 - 03 - 69 | 9 - 12 - 69 | 5 - 05 - 70 |
| 19 - 04 - 69 | 23 - 12 - 69 | 6 - 05 - 70 |
| 2 - 05 - 69 | 6 - 02 - 70 | 4 - 06 - 70 |
| 11 - 11 - 69 | 20 - 02 - 70 | 5 - 06 - 70 |
| 12 - 11 - 69 | 21 - 04 - 70 | 6 - 06 - 70 |
| 13 - 11 - 69 | 24 - 04 - 70 | |

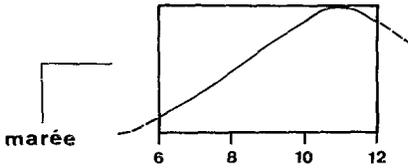
descendante



- | | |
|--------------|--------------|
| 8 - 04 - 69 | 11 - 03 - 70 |
| 20 - 05 - 69 | 12 - 03 - 70 |
| 16 - 10 - 69 | |
| 14 - 11 - 69 | |
| 13 - 12 - 69 | |

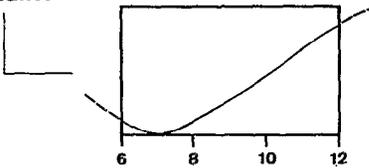


- | |
|--------------|
| 23 - 07 - 69 |
| 5 - 08 - 69 |
| 15 - 01 - 70 |
| 11 - 08 - 70 |

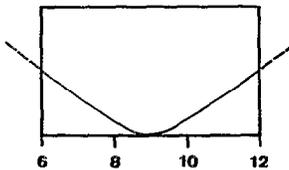


- | |
|--------------|
| 12 - 08 - 70 |
|--------------|

montante



- | |
|--------------|
| 25 - 06 - 69 |
| 9 - 07 - 69 |
| 29 - 06 - 70 |
| 28 - 07 - 70 |



- | | | |
|--------------|--------------|-------------|
| 11 - 06 - 69 | 17 - 02 - 70 | 3 - 06 - 70 |
| 26 - 08 - 69 | 3 - 04 - 70 | 1 - 07 - 70 |
| 23 - 09 - 69 | 1 - 06 - 70 | |
| 6 - 01 - 70 | 2 - 06 - 70 | |
| 3 - 02 - 70 | | |

Tableau VII : Classification des journées d'étude de la production primaire en fonction de la marée

6. CONDITIONS D'ÉCLAIREMENT

L'étude de l'énergie lumineuse atteignant, après la traversée d'une couche d'eau de mer, un biotope au sein duquel se développent des organismes photosynthétiques, est à la fois capitale et très complexe.

Le problème du rayonnement solaire étudié sous l'aspect de sa pénétration dans les océans a fait l'objet de travaux détaillés et parfois concertés de la part de spécialistes (ANONYME 1969 ; UNESCO- Groupe de travail n° 15). Les mises au point récentes de JERLOV (1968), JERLOV et STEEMANN NIELSEN (1974), IVANOFF (1975) incitent à l'utilisation d'appareils de mesure de plus en plus précis dans leur objet : variations spectrales de l'éclairement en fonction de la profondeur (bathyirradiancemètres) ; éclairement énergétique dans une bande spectrale plus large (thermopiles) ; mesure du flux de photons par unité de surface (quantamètres). Ces appareils sont donc à objectif de plus en plus précis mais aussi à utilisation de plus en plus complexe, souvent encombrants, non commercialisés en série et enfin, ils donnent en général des résultats assez difficiles à interpréter (Rapport ANONYME 1970, A.F.E.D.E.S.).

Dans ce chapitre seront exposés les résultats de mesures d'énergie lumineuse effectuées en 1969 et 1970 à l'aide d'un matériel artisanal dans le but de rechercher dans les variations de ce facteur une éventuelle explication aux variations de la production primaire.

6.1. METHODOLOGIE

6.1.1. Cellule photo-électrique utilisée

Des mesures de la lumière incidente hors de l'eau et sous l'eau ont été faites à l'aide d'une cellule photo-électrique à couche d'arrêt au sulfure de cadmium (Gossen, type Lunasix) :

Une coupole en verre dépoli permet d'intégrer la lumière reçue par une surface plane, parallèle au plan de mesure, dirigée vers le haut. La cellule était fixée dans une boîte étanche en Plexiglas, le changement d'échelles était réalisé à l'aide d'un levier commandé de l'extérieur de la boîte*.

Bien que le Plexiglas ne paraisse modifier en rien la transmission de la lumière (WETZEL, 1964 et expériences personnelles), j'ai jugé préférable d'effectuer les mesures hors de l'eau également au travers du Plexiglas.

L'évaluation porte donc sur l'énergie incidente parvenant à la surface de la mer ou sur le fond, réduite à la fraction mesurable avec cette cellule : sa courbe de sensibilité spectrale (fournie par le constructeur, Fig. 8) s'étend entre les longueurs d'onde de 450 à 750 nm avec un plateau (90 %) entre 510 et 630 nm et un maximum entre 510 et 530 nm. Cette cellule a donc une sensibilité assez peu étendue; l'absence de sensibilité au voisinage de 430 nm, région d'absorption de plusieurs pigments photosynthétiques nous le verrons, est particulièrement regrettable. De plus, on n'obtient pas d'indication sur la qualité spectrale de la lumière. Enfin, en l'absence d'appareil enregistreur, je n'ai pu réaliser que des mesures instantanées.

6.1.2. Expression des résultats

Les graduations de l'appareil correspondent à des valeurs en lux de l'éclairement incident. La transformation des lux en unités

* Je tiens ici à remercier Mr M. HENTSCHEL, chercheur de l'Université de Berlin qui, lors d'une mission à Nosy-Bé en 1969, a bien voulu me céder la boîte étanche de sa fabrication sans laquelle aucune mesure sous l'eau n'aurait été réalisée.

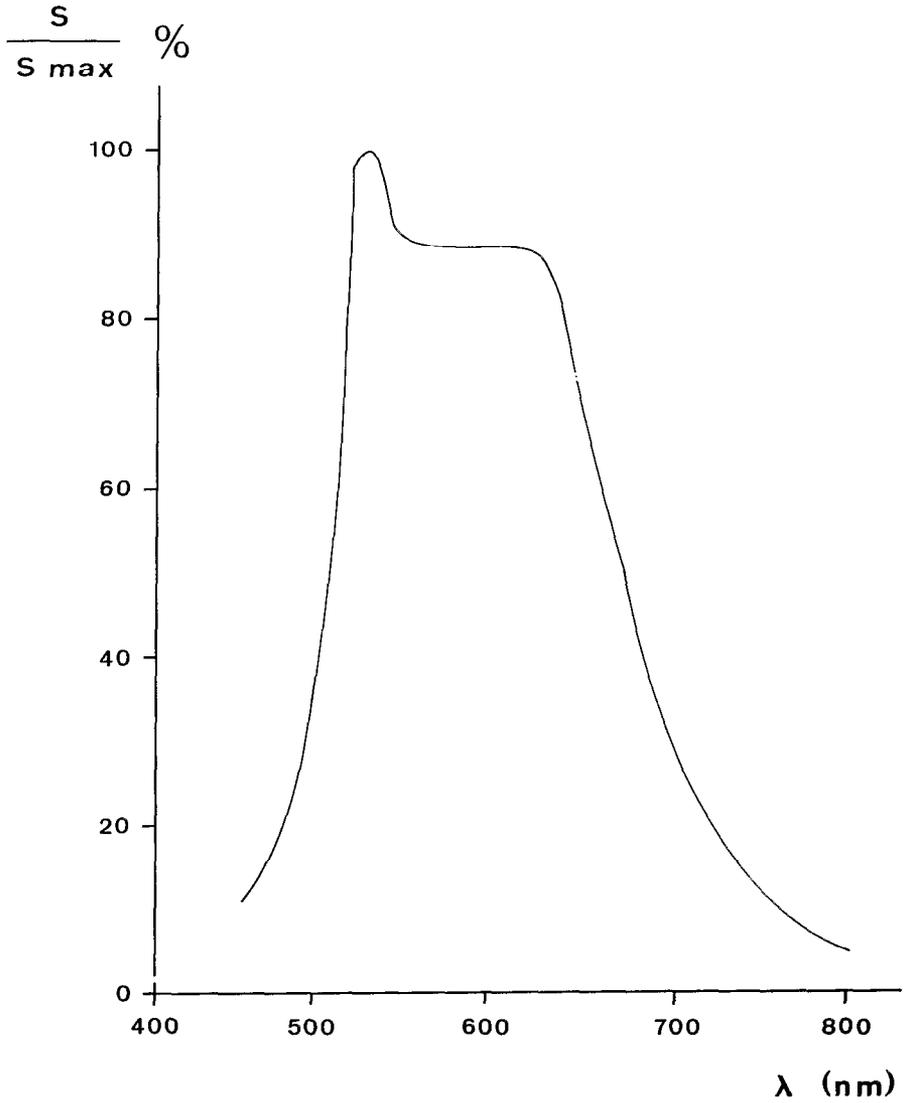


Figure 8 : Courbe de sensibilité spectrale de la cellule "Lunasix" (Gossen)

énergétiques est un sujet de controverse. "Le problème des conversions possibles est assez embrouillé" note TRAVERS (1971) qui donne d'abondantes références.

Compte tenu de la bande spectrale "couverte" par la cellule en question, j'ai adopté l'équivalence suivante utilisée par mes prédécesseurs :

$$1 \text{ lux} \simeq 0,586 \cdot 10^{-5} \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$$

issue des données de STRICKLAND (1958) pour "*the visible range of noon sun plus sky light* ($\lambda = 3800-7200 \text{ \AA}$)", intervalle qui comporte, rappelons-le, les radiations reconnues comme utiles pour la photosynthèse*.

STRICKLAND (1958, Tabl. 1, p. 458) indique, par rapport à l'énergie radiante totale reçue entre 350 et 750 nm par une surface perpendiculaire aux rayons solaires, la proportion correspondant à chacune des 40 bandes de 10 nm formant cet intervalle. Entre 510 et 630 nm (rendement optimal de la cellule), on mesure environ 36 % de ce total et entre 450 et 750 nm (limites de la cellule), je devrais mesurer 86 % de l'énergie radiante entre 350 et 750 nm, cette bande étant elle-même une fraction (0,53 d'après STRICKLAND) de l'énergie totale mesurable par un pyréliomètre (300 à 2200 nm). Donc entre 450 et 750 nm, une bonne mesure représenterait 43 % environ de la radiation incidente totale.

Malgré ces informations, je n'ai pas appliqué à mes mesures une correction systématique car la lumière captée sur le fond traverse éventuellement des nuages puis l'épaisseur d'eau, et sa qualité spectrale se trouve modifiée de façon variable d'un moment à l'autre. De plus, une telle correction serait illusoire au regard de l'imprécision (sensibilité, fidélité) même de la cellule. Nous retiendrons seulement que les résultats obtenus sont toujours sous-estimés.

* L'unité légale et internationale d'énergie est le *joule* : 1 cal.g = 4,1855 joules ou 4,1855. 10^7 ergs. Ces unités (joule et erg) quoique recommandées, sont encore peu utilisées dans le domaine de l'énergie lumineuse.

A - Par des mesures effectuées dans l'air, perpendiculairement aux rayons, au voisinage immédiat des stations, tous les quarts d'heure environ, j'ai obtenu des courbes de l'éclairement incident (Fig. 10, a, b, c, d, e) parvenant à la surface de la mer au cours des périodes d'expérience (entre le lever du soleil et midi vrai dans la majorité des cas, quelquefois pendant la journée entière, une fois entre midi vrai et le coucher du soleil).

Après intégration des surfaces définies par les graphes en ordonnées arithmétiques, j'obtiens l'évaluation de l'éclairement en cal. cm^{-2} par demi-journée (chiffre encadré. Fig. 10).

B - Par des mesures effectuées en plongée sur les fonds où étaient déposés les flacons d'incubation (production primaire), ou faites quelquefois au sein de l'eau, on obtient des graphes représentant la pénétration de la lumière dans l'eau jusqu'à la surface du sédiment étudié. J'ai traduit les résultats par deux types de graphes :

1°) *Energie lumineuse* en surface et aux diverses profondeurs en $\text{cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ à un instant donné : midi vrai (Fig. 13) ou parfois à d'autres moments de la journée (Fig. 11).

2°) *Transmission de l'énergie lumineuse, en pourcentage de l'énergie de surface* à un instant donné : en général à midi vrai (Fig. 14), parfois à d'autres moments de la journée (Fig. 12 et 14B).

Les trois variables :

- énergie incidente à la surface de la mer pendant la période d'incubation (en $\text{cal. cm}^{-2} \cdot 0,5 \text{ j}^{-1}$) ;

- énergie parvenant dans le lieu considéré aux environs de midi vrai (en $\text{cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$) ;

- proportion de l'énergie incidente superficielle transmise au fond aux environs de midi vrai (en %), ont été utilisées pour l'étude d'éventuelles corrélations entre l'éclairement et la production primaire exprimée par la moyenne horaire de la matinée d'expérience.

Notons, pour terminer, que la valeur exacte du midi vrai (Fig. 10, chiffre souligné) était calculée à l'avance d'après un

graphique établi à partir des Ephémérides Nautiques. La "demi-journée" d'expérience était ainsi définie comme la période comprise entre le lever du soleil et le midi vrai.

6.2. RÉSULTATS

6.2.1. Energie incidente

6.2.1.1. Energie incidente instantanée.

La succession des courbes d'éclairement obtenues durant les demi-journées d'expérience est donnée dans la figure 10 (a, b, c, d, e). L'énergie lumineuse pour un jour donné est en général maximale aux environs de midi vrai. J'ai indiqué en haut de l'axe des ordonnées (log), les valeurs en $\text{cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ mesurées à midi vrai d'une part, et au moment du maximum atteint s'il ne se situe pas à midi, d'autre part. Les maxima observés ont été une "pointe" de $1,03 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ à 12 h le 5.5.1970 (10c) au terme d'une matinée nuageuse, et la valeur de $0,79 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ à 12 h 45 le 13.12.1969 (10b) au terme d'une matinée très claire dès 7 h du matin.

Pour les valeurs observées au voisinage de midi vrai, on constate, à quelques exceptions près, que l'énergie lumineuse varie entre $0,20$ et $0,32 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ de janvier à juin (saison des pluies) et de $0,45$ à $0,65 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ de juillet à décembre (saison sèche et début des pluies). Cette observation a son importance, du fait que les incubations, lors des mesures de production primaire ont toutes chances d'être grandement tributaires des *dernières heures d'ensoleillement* de la matinée, l'incubation se terminant à midi.

6.2.1.2. Energie incidente journalière ; variations saisonnières.

Dans les quelques cas où j'ai poursuivi les observations durant une journée entière (Fig. 10 b, d), j'ai remarqué que l'éclairement total des après-midi différait assez peu de celui des matinées (12-69, 6-70). De multiples observations non chiffrées confirmaient cette similitude. Remarquons aussi que la longueur du jour varie très peu : le lever du jour a lieu aux environs de 5 h 30, un peu plus tôt

en été, un peu plus tard en hiver ; de même, il est bien connu que, sous ces latitudes (13°S), la chute du jour se produit assez brutalement vers 18 h.

Dans les calculs ultérieurs j'ai adopté la variable : énergie reçue en $\text{cal.cm}^{-2}.0,5j^{-1}$ (valeurs encadrées au milieu des graphiques, Fig. 10) mais dans ce paragraphe, ces valeurs, bien que fragmentaires, ont été multipliées par deux pour être comparées aux données de divers auteurs sur *l'éclairement journalier* à des latitudes voisines tout au long de l'année.

A ce sujet, les mises au point récentes de TRAVERS (1971 a), BOUGIS (1974), IVANOFF (1975), font toujours référence à l'article bien connu de KIMBALL (1928) et à quelques rares auteurs plus récents, dans le domaine des mesures disponibles. Au sujet de calculs éventuels, TRAVERS (1971 a) préconise l'utilisation des formules de MOSBY (1932) ou de BLACK (1956).

J'ai représenté (Fig. 9) les variations, en fonction du mois de l'année, de l'éclairement solaire par ciel clair au niveau de la surface terrestre (ou marine) aux latitudes les plus voisines de 13°S ($\text{cal.cm}^{-2}.\text{jour}^{-1}$).

Les courbes 1 (10°S) et 2 (20°S, courbes accompagnées de quelques données relatives à Tananarive, 18°50'S) correspondent au "rayonnement solaire direct et diffusé en l'absence de nuages" d'après les valeurs de KIMBALL (1928).

La courbe 3 représente, à 15°S "l'éclairement solaire maximal par temps clair" pour les divers mois de l'année d'après les "observations de 70 stations d'actinométrie" de BERLIAND (1960).

Ces trois courbes, sensiblement identiques, concernent des ciels parfaitement dégagés.

Pour évaluer l'éclairement réel E, diverses formules sont applicables à condition de connaître la nébulosité moyenne N, cotée de 0 à 1 et l'éclairement par ciel clair E_0 . On a par exemple :

$$\bar{E} = \bar{E}_0 (1 - 0,71 \bar{N}) \quad \text{KIMBALL 1928}$$

$$\bar{E} = \bar{E}_0 (1 - (a + 0,38 \bar{N}) \bar{N}) \quad \text{BERLIAND 1960}$$

où a est un coefficient variable entre 0,35 et 0,41 selon la latitude

$$\bar{E} = \bar{E}_0 (1 - 0,52 \bar{N}^{1,3}) \quad \text{MATSUIKE 1970 in IVANOFF 1975}$$

KIMBALL ayant établi des tables pour les diverses latitudes, j'ai reporté sur une quatrième courbe (4) les *valeurs moyennes de l'éclairement solaire journalier au niveau de la surface terrestre, compte tenu de la nébulosité* à 10°S. On voit que le maximum d'énergie reçu en fait pendant l'été austral (novembre, décembre, janvier - courbe 1) est

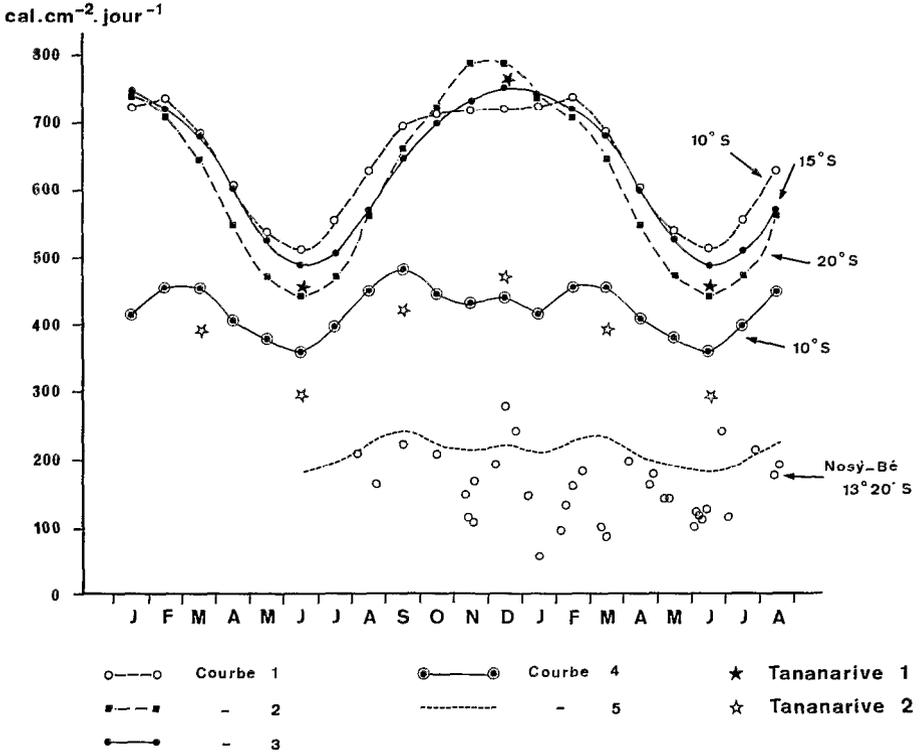


Figure 9 : Variations mensuelles de l'éclairement reçu à la surface de la mer.

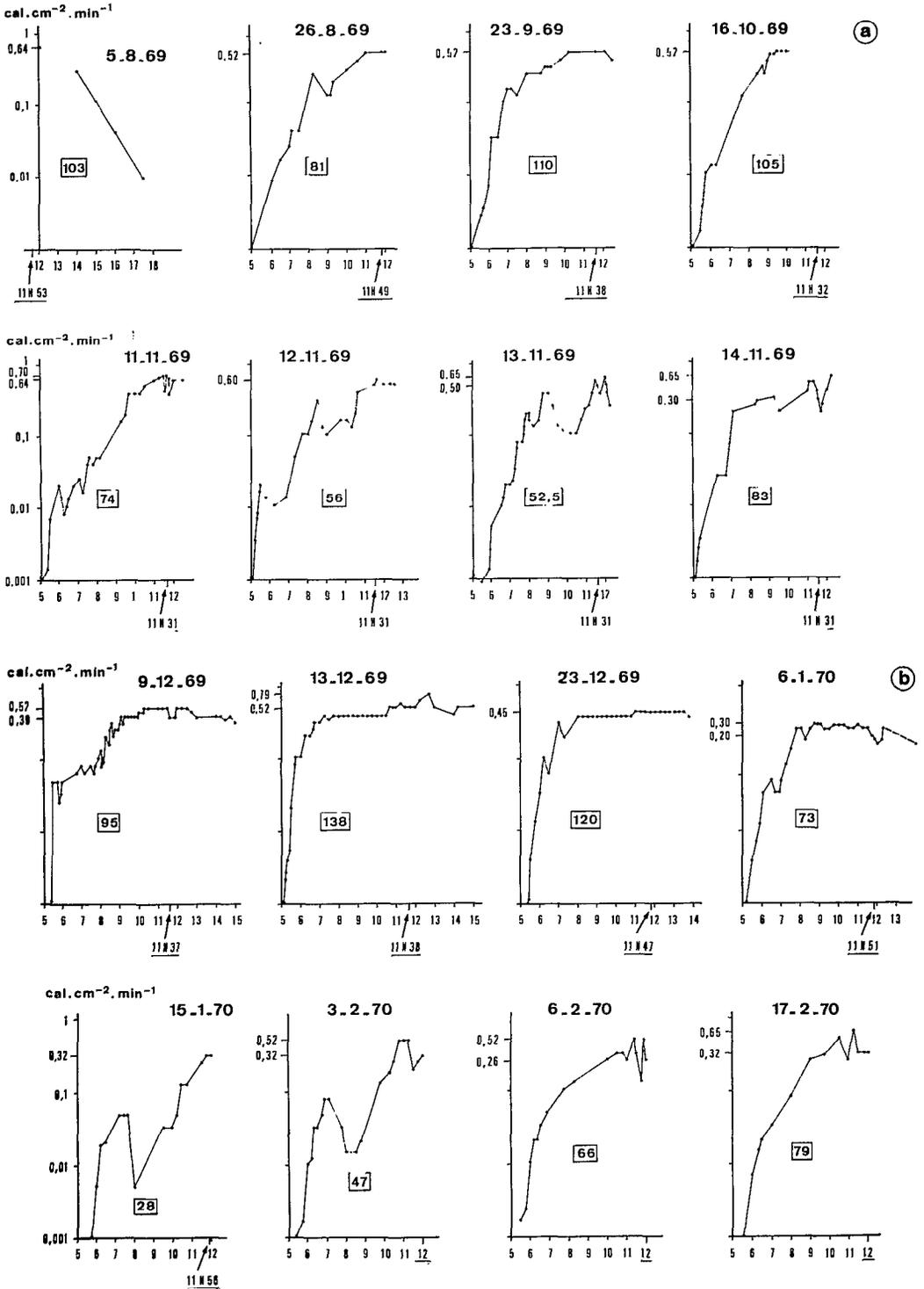
Courbes 1 et 2 et Tananarive 1 : "Rayonnement solaire direct et diffusé en l'absence de nuages" d'après les valeurs de KIMBALL (1928).

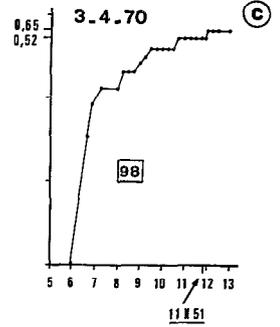
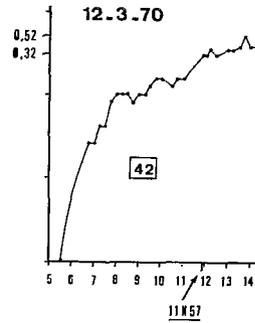
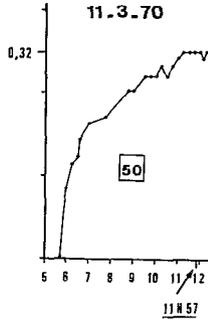
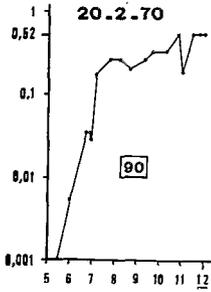
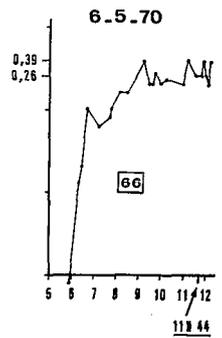
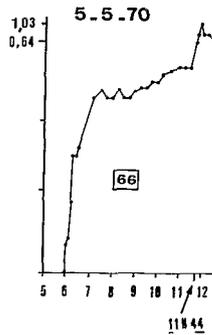
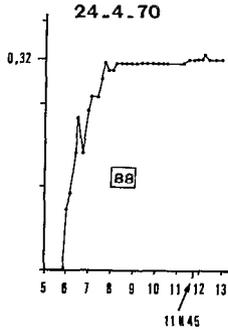
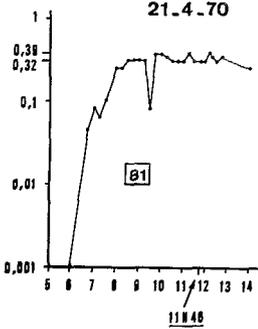
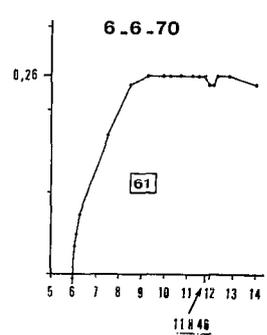
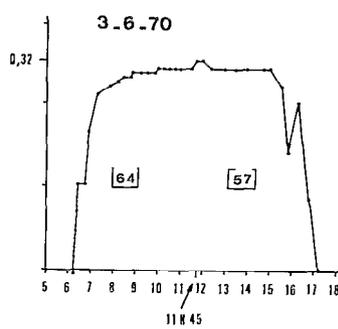
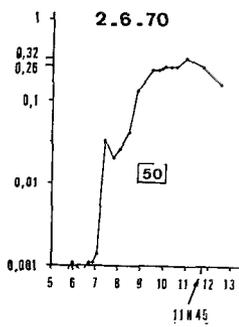
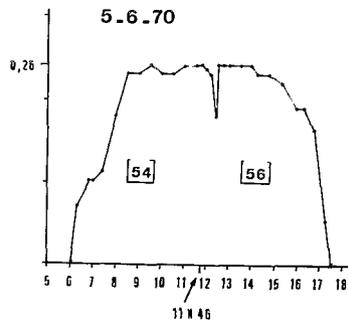
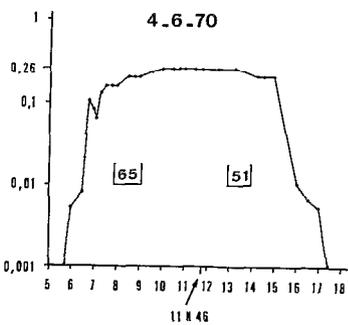
Courbe 3 : "éclairement solaire maximal par temps clair" d'après les valeurs de BERLIAND (1960).

Courbe 4 et Tananarive 2 : "rayonnement solaire compte-tenu de la nébulosité" d'après KIMBALL (1928).

Courbe 5 : Valeurs de la courbe 4 réduites de moitié pour tenir compte des longueurs d'onde réellement mesurées.

Cercles blanc isolés : valeurs mesurées à Nosy Bé.



cal.cm⁻².min⁻¹cal.cm⁻².min⁻¹cal.cm⁻².min⁻¹cal.cm⁻².min⁻¹

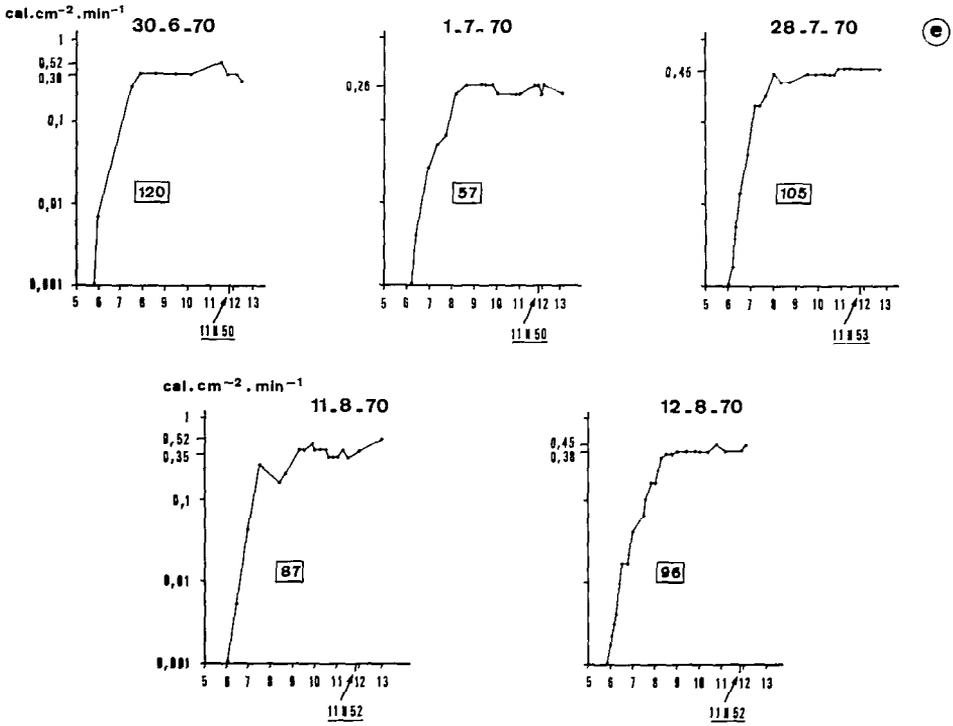


Figure 10 (a, b, c, d, e) : Eclairement incident mesuré hors de l'eau à Nosy Be lors des journées d'étude de la production primaire.

Chiffre souligné : midi vrai

Chiffre encadré : énergie radiante en cal.cm^{-2} par demi-journée.

fortement atténué par les nuages (courbe 4).

Cependant, les valeurs restent plus fortes qu'en juin et juillet.

Pour comparer ces informations avec mes propres mesures, il reste à tenir compte du fait que l'énergie rayonnée par le soleil correspond à des radiations comprises entre 300 et 5000 nm environ alors que les lectures effectuées sur la cellule ont été converties, nous l'avons vu, en tenant compte des seules radiations comprises approximativement entre 450 et 750 nm qui représentent environ 50 % de l'énergie totale rayonnée (38 à 50 % suivant la distance zénithale STRICKLAND 1958).

J'ai donc reporté sur une cinquième courbe, les valeurs énergétiques de la quatrième, réduites de moitié (pointillés). Les points isolés sont les valeurs observées à Nosy-Bé : elles paraissent en juillet, août, septembre et octobre (saison sèche, faible nébulosité cf. Fig. 4) assez cohérentes avec les valeurs de la courbe 5, et très inférieures à ces valeurs en novembre, janvier, février, mars (saison des pluies) ce qui semblerait indiquer que la nébulosité était plus forte à Nosy-Bé qu'en moyenne à 10°S. Les valeurs de décembre et juin, supérieures à cette moyenne, sont à souligner dès à présent.

Moyennes, ordres de grandeur, comparaisons :

Les douze valeurs de KIMBALL (divisées par 2, courbe 5 de la figure 9) conduisent à une moyenne annuelle de $213 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{jour}^{-1}$. La moyenne de mes 34 observations est de $156 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ (161 si l'on fait auparavant des moyennes mensuelles pondérées). Malgré les réajustements, il semble donc qu'il subsiste une sous-estimation systématique en relation probable avec les imperfections de la cellule.

La relative concordance des résultats paraît cependant assez remarquable, car on doit aussi conserver à l'esprit que les données de KIMBALL ne sont que des moyennes obtenues dans des stations situées à 10°S entre 72 et 171°E.

Il reste à souligner deux phénomènes connus sous ces latitudes (cf. SOURNIA, 1969).

1°) *Les valeurs de l'éclairement journalier reçu en toutes saisons en zone tropicale ne sont pas très élevées par rapport à celles qui peuvent être atteintes en été par exemple à 36°N et 6°W (N-W du Maroc) compte tenu des nuages : en ce point par exemple, en mai-juin-juillet-août, les valeurs sont égales ou supérieures à 500, atteignant $538 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ en juillet (moyenne annuelle $186 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ pour 50 % de l'énergie reçue). Les maxima mondiaux sont observés en été austral (compte tenu de la nébulosité) dans l'Océan*

Indien au N-W de l'Australie à 20°S, 114-122°E : 712 cal.cm⁻².jour⁻¹ en novembre.

Dans cette région privilégiée, on observe la valeur minimale en juin avec encore 405 cal.cm⁻².jour⁻¹ (moyenne annuelle 270 cal.cm⁻².jour⁻¹ pour 50 % de l'énergie reçue).

2°) *Les variations saisonnières de l'énergie reçue sont peu importantes* (oscillations autour de 420 cal.cm⁻².jour⁻¹) *par rapport aux régions tempérées et polaires.*

Ainsi nous avons une variation d'un jour de novembre (13.11.1969) à l'autre (14.11.69) de 106 à 166 cal.cm⁻², aussi importante que celle que l'on observe entre une valeur d'hiver (114 en juillet) et une valeur d'été (159 en février par exemple). De même, malgré une pluviosité très différente en novembre et juin, on observe une moyenne de 66 cal.cm⁻² pour quatre matinées en novembre 1969 et 59 cal.cm⁻² pour cinq matinées en juin 1970.

6.2.2. Transmission de l'énergie lumineuse jusqu'au fond.

6.2.2.1. Aspects quantitatifs de la transmission de l'énergie lumineuse

Représenter par un graphique la transmission de l'énergie lumineuse jusqu'au fond *en valeurs réelles* (cal.cm⁻².min⁻¹) peut donner une indication sur les possibilités de photosynthèse en tel ou tel fond, à condition de connaître les exigences énergétiques des végétaux concernés.

En *valeurs relatives* (pourcentage de l'énergie de surface) une nouvelle courbe représentera le résultat de l'influence conjuguée de la transparence de l'eau (liée aux propriétés absorbantes et diffusantes du milieu) et de la réflexion des rayons en surface (liée à l'inclinaison de ces rayons incidents).

A - Variations de la pénétration lumineuse au cours de la journée et ses fluctuations saisonnières.

a) Quantité d'énergie lumineuse parvenant au fond.

J'ai représenté sur la figure 11 la pénétration lumineuse au voisinage de Tany Kely, en quelques instants de la journée, pour quatre jours choisis dans des saisons différentes (A, B, C, D). En -E-, on a rassemblé les résultats pour esquisser un schéma des variations

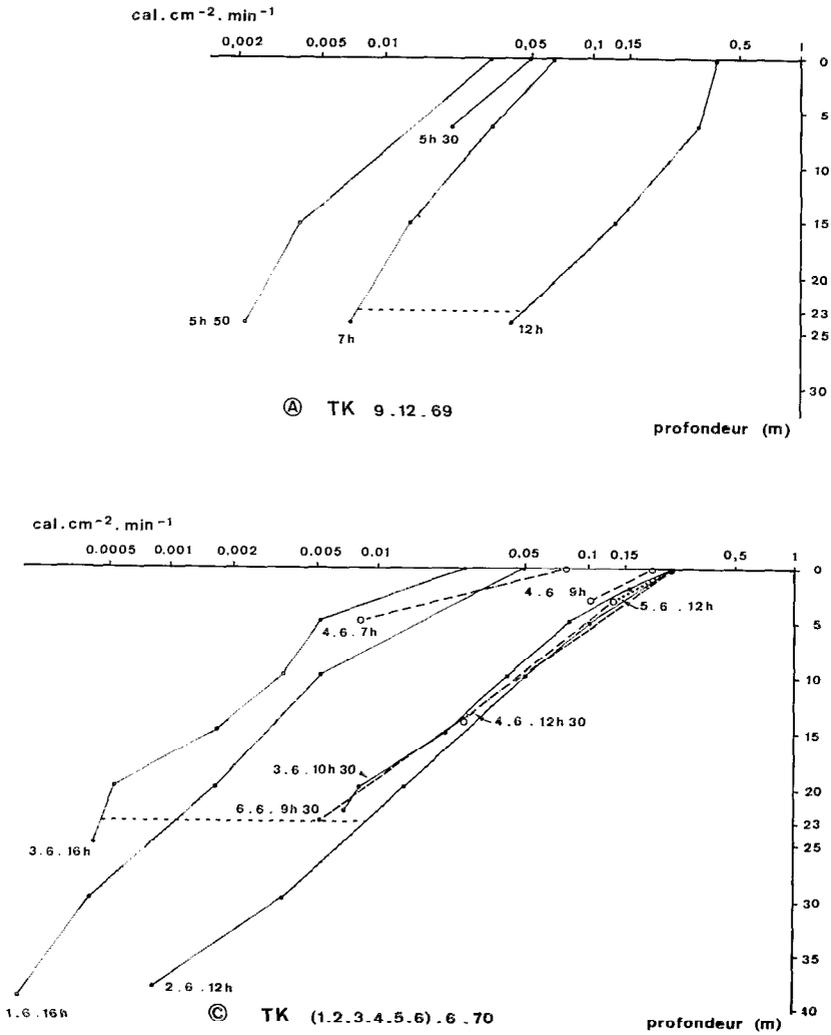
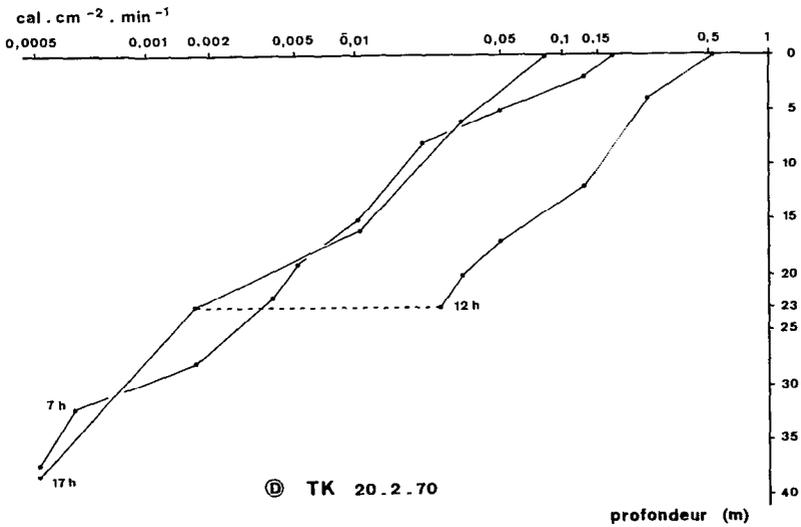
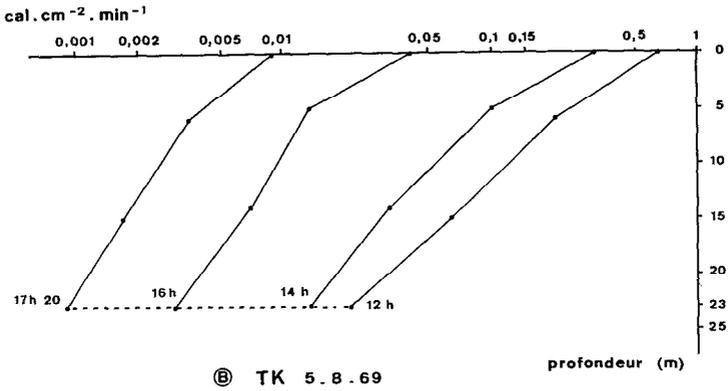


Figure 11 : Pénétration de l'énergie lumineuse



..... A, B, C, D : Variations au cours de la journée à différentes saisons.

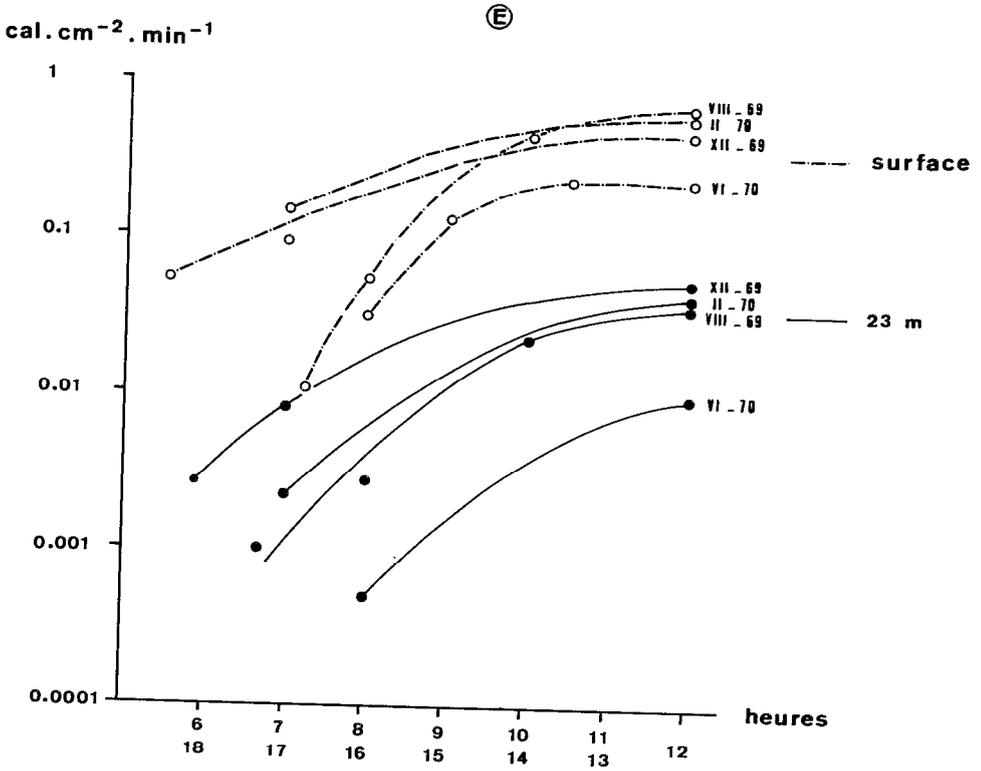


Figure 11 : Pénétration de l'énergie lumineuse :
 E : Variations horaires de l'éclairement en surface
 (trait discontinu) et à 23 m (trait continu)
 aux différentes dates.

horaires de l'éclairement en surface et à 23 m aux quatre dates différentes.

1°) En suivant les graphes de début de matinée (7 h), de midi, et de fin de journée (16-17 h), on constate évidemment que la quantité d'énergie reçue dans la journée sur le fond varie sensiblement d'une date à l'autre ; en se référant à une même profondeur -23 m est repérable sur les 4 exemples-, et si l'on admet une certaine symétrie entre matin et après-midi, on note que ces fonds de 23 m, considérés lors des deux journées d'août 1969 et février 1970 (B et D, ou E) reçoivent des quantités d'énergie comparables : de $0,002 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ le matin et le soir, à $0,025$ environ à midi ; les quantités reçues en surface en février sont plus fortes qu'en août mais la transmission est moins bonne.

Le 9.12.69 (11 A et E), extrême fin de la saison sèche, les valeurs d'énergie à 23 m se déplacent vers des quantités plus importantes : de $0,0075$ à 7 h à $0,048 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ à midi, alors que l'éclairement en surface est relativement faible (0,38).

En juin (11 C et E), fin de la saison des pluies et époque où le rayonnement incident est diminué et la nébulosité locale encore importante, comme en témoignent les faibles énergies mesurées en surface, l'intervalle est de $0,0005$ à $0,009 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ à 23 m.

Ainsi les conditions de transmission de l'énergie lumineuse, variables suivant les saisons, ont une importance prépondérante par rapport aux variations saisonnières de l'éclairement de surface proprement dites.

2°) L'observation des différents graphes de la figure 11 à partir d'une énergie de surface donnée confirme ces remarques saisonnières et peut nous renseigner sur les possibilités de photosynthèse à condition de connaître certains seuils.

Energie de compensation, énergie optimale :

Bien que ces expressions soient assez ambiguës - doit-on considérer des valeurs moyennes pour un intervalle de temps donné ou des valeurs instantanées ? - il convient d'essayer de donner quelques "valeurs repères" puisées dans la bibliographie.

De tels repères ont été indiqués très tôt par les travaux de JENKIN (1937) sur une culture de la diatomée planctonique *Coscinodiscus excentricus* replacée *in situ* dans la Manche. Vers 45 m, JENKIN observait en 1936 une valeur de l'énergie de compensation de $0,002 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ (0,5 % de l'énergie de surface, moyenne journalière). En 1949, RILEY *et al.* proposent de fixer la profondeur de compensation au niveau où parviennent $0,0015 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ (moyenne journalière). RYTHER (1956) à Rhode Island situe la photosynthèse maximale de diverses diatomées entre les niveaux énergétiques de 0,07 et $0,16 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$. Ses travaux sont suivis de ceux de STEEMANN NIELSEN et HANSEN (1959, 1961) dans les eaux danoises et sur du phytoplancton arctique.

Les travaux sur le phytoplancton se multiplient tandis que dans le domaine benthique, les données sur les exigences énergétiques des microphytes restent actuellement encore assez fragmentaires.

MARE (1942) ajoute ses propres observations à celles de POOLE

et ATKINS (1929) pour la région de Plymouth où, à 70 m sur un fond sableux, une petite espèce de *Cocconeis* prolifère, alors qu'entre mars et mai, l'énergie au fond passe de 0,016 à 0,12 % de l'énergie de surface seulement. MARE suggère que les diatomées benthiques ont un "point de compensation" plus faible que celui des espèces planctoniques.

Les travaux de TAYLOR et PALMER (1963), TAYLOR (1964), TAYLOR et GEBELEIN (1964, 1966) sur quelques diatomées récoltées par migration sur des tissus dans des sables intertidaux de la côte N-E des Etats-Unis et placées ensuite dans des flacons d'incubation en présence de lumière solaire filtrée par diverses grilles de plastique, permettent de dégager la valeur de $0,2 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ comme étant l'énergie optimale pour les espèces présentes ; à $0,0125 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$, les diatomées réaliseraient déjà 35 % de leur "capacité maximale de photosynthèse".

Si l'on tente de comparer des mesures assez différentes (valeurs en lux obtenues par mesure des seules radiations vertes converties ici en calories d'après STICKLAND, 1958) on peut donner la valeur de $0,08 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ obtenue par GARGAS (1971) comme intensité optimale de microphytes benthiques d'une baie des eaux danoises observées en culture. GARGAS montre l'adaptation de ces organismes aux faibles éclaircissements : énergie optimale à 0,3 m : $0,18 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ en juin ; $0,0058$ en décembre ; à 8 m : $0,04$ en juin ; $0,006$ en octobre. Il n'y aurait pas d'inhibition pour de fortes intensités lumineuses.

CADEE et HEGEMAN (1974), ayant immergé des populations microphytiques de flaques intertidales à différentes profondeurs, à midi, en juin dans la mer de Wadden (Pays-Bas), trouvent une production primaire maximale à $0,2 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$. Cette production devient 10 fois plus faible lorsque la valeur de l'éclaircissement atteint $1 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$.

Enfin COLLIJN et VAN BUURT (1975), à partir d'une culture d'*Amphiprora alata* et d'une population plurispécifique colonisant un certain type de sable, évaluent le taux de photosynthèse en lumière saturante (mesures en lux transformées). Le mélange d'espèces atteint le taux de photosynthèse maximal à environ $0,058 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$.

Dès 1958, STRICKLAND préconisait d'admettre que "la croissance maximale d'une population plurispécifique de phytoplancton peut être attendue quand l'énergie radiante est à un niveau proche de $0,15 \text{ langley.min}^{-1}$ (= $\text{cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$) avec une inhibition significative dès que l'intensité atteint ou dépasse $0,5 \text{ langley.min}^{-1}$ ".

Devant la diversité des résultats obtenus dans le domaine benthique, je préfère provisoirement étudier dans les figures, la position de la valeur repère $0,15 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$, valeur qui paraît modérée et justifiée.

En combinant les indications portées sur les figures 10 et 11 et en extrapolant - sans grands risques d'erreur - à certaines journées entières, on pourra dire que l'énergie de $0,15 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ a pu être reçue progressivement durant six heures environ le 5.8.69 (11 B et 10 a) sur les fonds de 0 à 8 m, cette quantité parvenant à 8 m aux environs de midi. Le 9.12.69 (11 A et 10 b), la limite à midi est repoussée jusqu'à 14 m de profondeur, la durée est portée à 8 heu-

res au moins (entre 8 et 16 h). Le 20.2.70 (11 D et 10 c) la valeur 0,15 est atteinte en surface dès 7 h, se trouve à midi à 10 m et à nouveau en surface vers 16 h, soit une durée de 9 heures environ. Lors des journées de juin 1970, la période d'éclairement à 0,15 cal. $\text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ reste comprise entre 7 et 8 heures, mais l'extension verticale des fonds atteints est très diminuée (2 à 3 m à midi ; 11 C et 10 d).

La durée d'exposition à cette intensité lumineuse augmente conformément aux variations saisonnières, certes peu accusées, de l'énergie reçue en surface mais la transmission diminue du fait de la turbidité (pluies).

b) Proportion de l'énergie de surface transmise au fond.

Comme les données précédentes l'ont prouvé, les différences de transmission de l'énergie lumineuse expliquent une partie des variations quantitatives de l'éclairement au fond. La figure 12 reprend les mêmes stations qu'en 11, mais les données sont traduites en termes de "transparence". L'analyse des graphes ainsi obtenus peut aider à trouver les causes des différences de transmission de la lumière.

1°) Dans une même journée, la meilleure transmission ne se situe pas toujours aux environs de midi comme l'inclinaison des rayons solaires pourrait le laisser prévoir.

Ainsi, le 5.8.69 (12 B) la meilleure transmission est à 17h20 ; on remarque que la basse mer est à 15 h 10 (tableau VII). Durant le jusant (12 h à 14 h) l'eau se charge de divers matériaux en suspension (mucus des récifs voisins, particules), elle est donc plus trouble qu'au flot (16-17 h). Le 9.12.69 (12 A), l'étale de basse mer était à 10 h, du 2 au 4.6.70 (12 C) aux environs de 10 h, et le 20.2.70 (12 D) à 10 h 30 : la courbe de 12 h, la plus pénétrante dans ces trois cas, se situe dans la période du flot. Les mesures de 7 h le 20.2.70 (12 D) donnent une ligne brisée, sans doute due à la turbidité propre au jusant mais aussi propre à la saison des pluies. Ceci nous amène à une deuxième remarque.

2°) Suivant les saisons, et si l'on excepte l'influence de la marée en considérant seulement les graphes des figures A, C, D (12), on constate que 20 % de la lumière de surface parviennent à midi à 19m en décembre, à 13 m en février après le début des pluies, à 10 m seulement en juin. Cette turbidité particulière en juin reste inexpliquée.

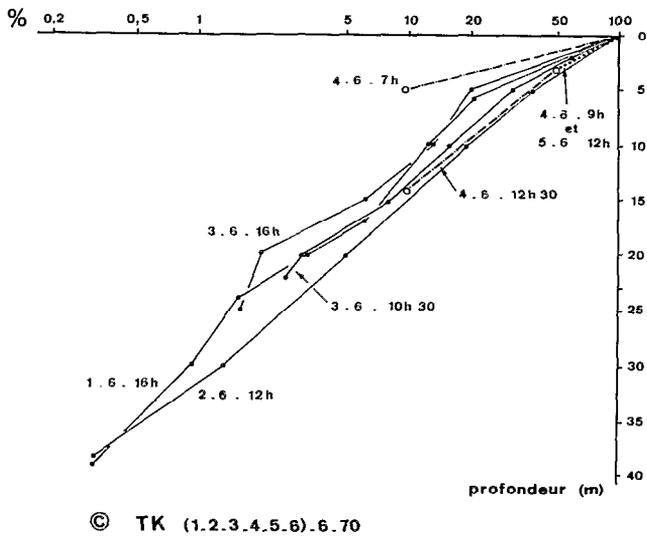
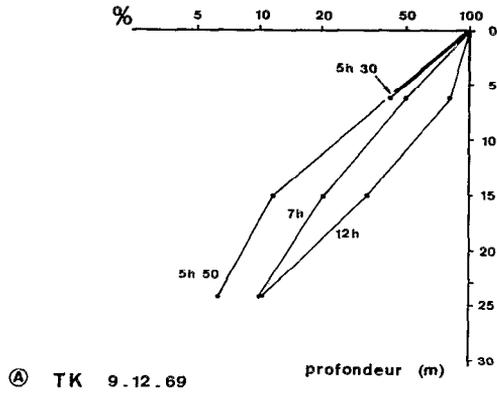
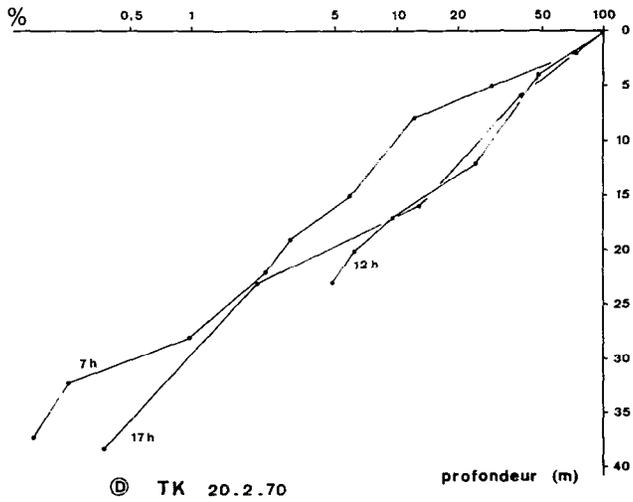
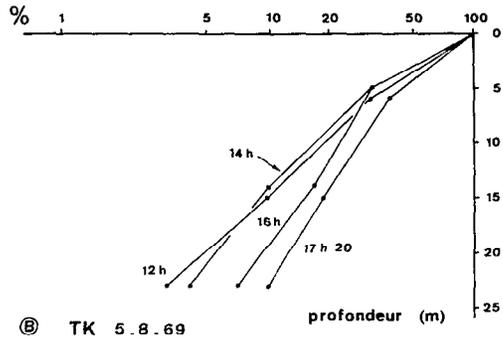


Figure 12 : Pourcentage d'énergie lumineuse de surface...



..... transmise au cours de la journée à différentes saisons.

Quant aux graphes concernant un jour de pleine saison des pluies (20.2.70, 12 D), on observe des ruptures de pente par exemple aux environs de 12 m ou 20 m qui peuvent être l'indice de la présence de couches d'eaux plus turbides souvent observées en plongée à Tany Kely et provenant de la baie de Tsimipaika.

B - Variations locales et saisonnières de la pénétration lumineuse aux environs de midi.

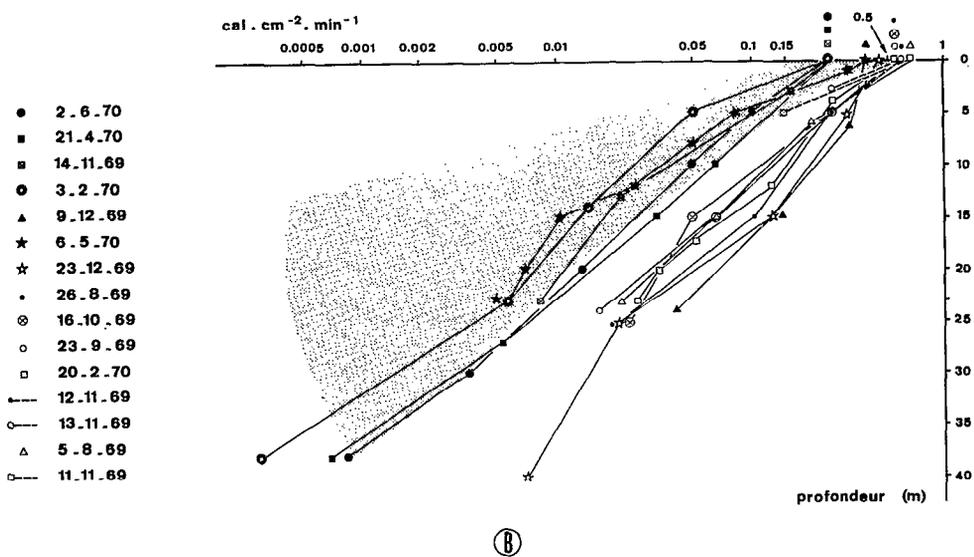
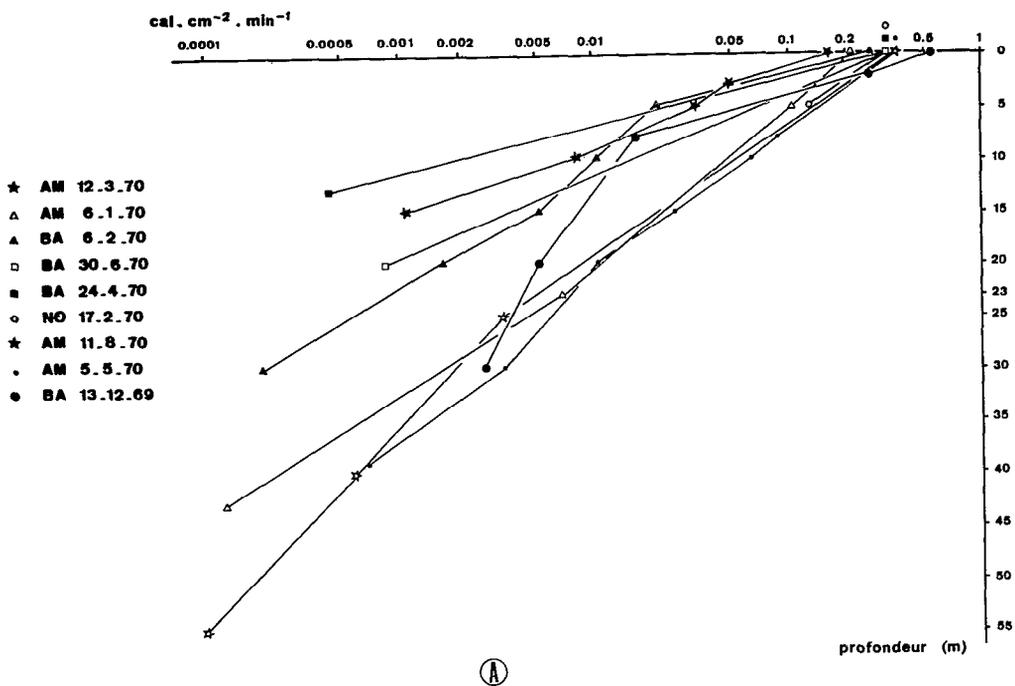
a) Variations locales de l'éclairement parvenant au fond vers midi.

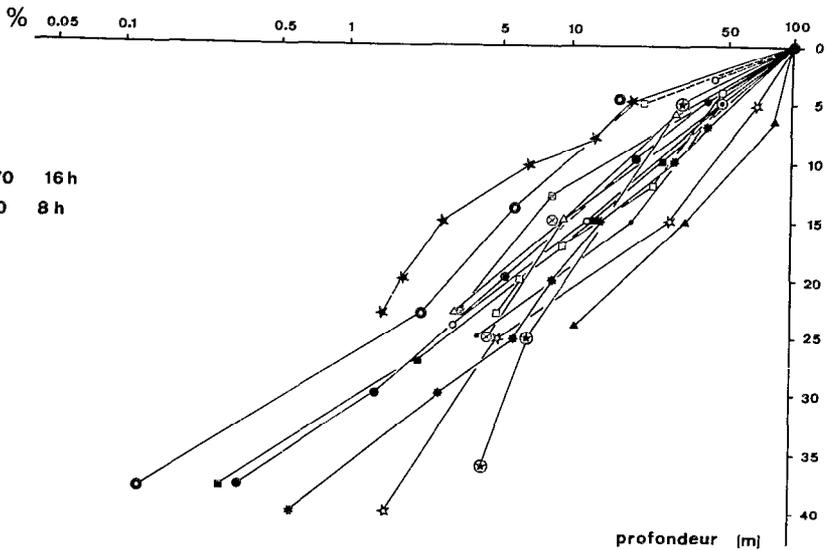
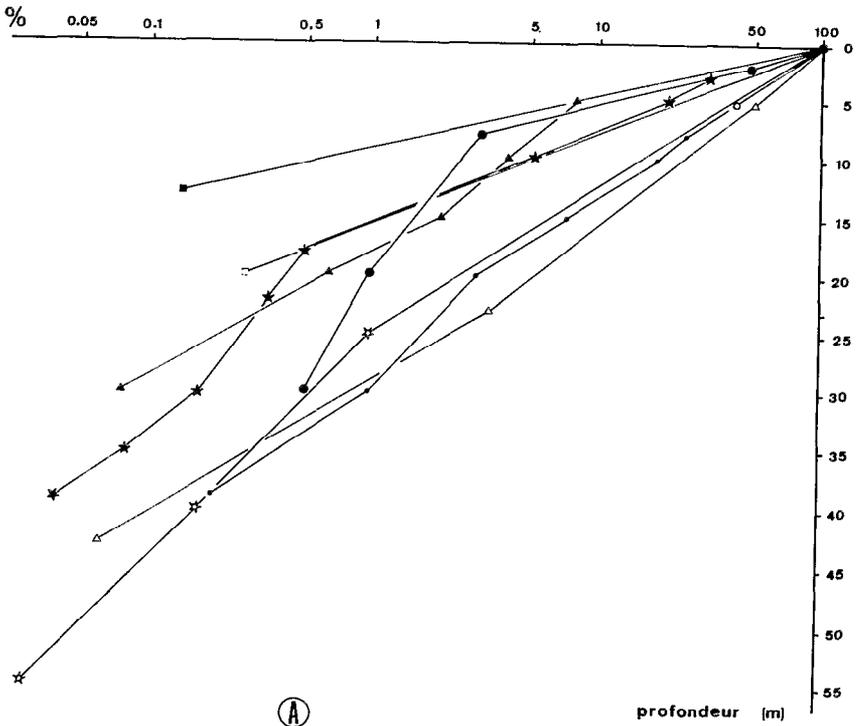
Malgré l'imprécision inévitable et l'absence d'une parfaite simultanéité des mesures, le groupement des graphes représentant la pénétration lumineuse vers midi en divers lieux d'étude apporte de nouvelles informations.

La figure 13 montre en A les graphes réalisés d'après quelques sorties en baies d'Ambaro (BA), d'Ampasindava (AM) et d'Ambaroro (NO), et en B, les graphes concernant les environs de l'îlot de Tany Kely. On a reporté en grisé sur B, l'enveloppe des graphes concernant les baies. On remarque ainsi, malgré des valeurs de surface équivalentes aux environs de midi (en majorité de 0,26 à 0,52 cal.cm⁻².min⁻¹), un décalage du groupe des graphes concernant les baies vers des éclaircissements plus faibles à profondeurs égales ; un recouvrement partiel concerne les valeurs observées en baie d'Ampasindava en janvier, mai et août, d'une part, et les valeurs observées à Tany Kely en novembre, février, avril, mai, juin, d'autre part (13 B).

Si l'on excepte les deux sorties de décembre qui montrent une eau claire en ce début de saison des pluies, on voit que les valeurs d'énergie lumineuse transmise sur les fonds de Tany Kely en saison des pluies sont équivalentes à celles que l'on trouve à l'entrée de la baie d'Ampasindava en moyenne ; mais elles sont plus fortes que les valeurs trouvées au même endroit (AM) le 12.3.70 (13 A) au moment où les eaux du Sambirano apportent probablement beaucoup d'éléments terrigènes en suspension. Elles sont aussi plus fortes que toutes les valeurs trouvées en baie d'Ambaro (BA) qui sont les plus faibles valeurs observées à profondeurs égales.

Notons que le 13.12.69 on remarque aussi en baie d'Ambaro (13 A) des valeurs plus fortes qu'aux autres dates (février, avril,





- ⊕ 28.2.70 16 h
- 15.1.70 8 h

Figure 14 : Pourcentage d'énergie lumineuse transmise aux environs de midi.

A : baies

B : Tany Kely

juin) à partir de 8 m de profondeur ; décembre 1969 paraît donc dans les trois cas une période de bonne transmission de l'éclairement dans l'eau, correspondant à des valeurs également fortes de l'énergie incidente.

Si l'on estime approximativement à $0,002 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ la valeur de l'énergie de compensation (JENKIN, 1937 ; RILEY *et al.*, 1949), les quelques mesures effectuées assez profondément indiquent que la limite de la couche euphotique varie entre 10 et 33 m environ pour les baies (13 A) et entre 28 et 60 m environ suivant la saison aux environs de Tany Kely (13 B).

Des mesures effectuées dans les mêmes conditions, avec la même cellule, dans la lagune Ebrié d'Abidjan (Côte d'Ivoire) au début de la saison des pluies en 1975 (PLANTE-CUNY, 1977 a) ont montré que le niveau de la limite de $0,002 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ variait entre 1 m et 10 m environ suivant la situation géographique dans cette lagune et la présence ou l'absence de courants.

Notons pour terminer que la valeur énergétique optimale de $0,15 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$, se situe, aux environs de midi, entre 0 et 5 m dans les baies, entre 2 et 5 m à Tany Kely en saison des pluies, et entre 8 et 14 m en saison sèche, le mois de décembre excepté.

b) Variations locales de la transmission.

La figure 14 représente le groupe des graphes concernant la transmission relative de l'énergie de surface dans l'eau des baies (A), et des environs de Tany Kely (B) afin de les comparer aux courbes de "l'éclairement énergétique entre 350 et 700 nm en valeur relative" données par JERLOV (1968) dans différents types d'eaux et reproduites sur la figure 14 C, à savoir, *eaux océaniques* (types I à III = Mer Rouge, atolls du Pacifique, côte américaine Pacifique Nord) et *eaux côtières* : types 1 à 9, des plus transparentes aux plus troubles (Baltique, fjords norvégiens). Ce mode de représentation (éclairage relatif) isole plus nettement encore le groupe des courbes de la baie d'Ambaro : 99 % de l'énergie de surface sont absorbés entre 0 et 9 à 18 m (Fig. 14 A), ce qui permet de classer ces eaux dans la catégorie "eaux côtières de type 3 à 7" (Fig. 14 C).

Les eaux de cette baie d'Ambaro sont cependant plus claires, même en saison des pluies (février, avril), que la majorité des eaux observées dans la lagune d'Abidjan (type 9).

La courbe du 13.12.69 (BA ; figure 14 A, points noirs de petit diamètre) montre une turbidité, limitée aux 8 m superficiels, qui correspond bien à la "circulation d'estuaire" décrite par PITON et MAGNIER (1971) dans cette baie en début de saison des pluies, alors que la couche d'eau sous-jacente reste encore transparente (encore 0,4 % de l'éclairement superficiel à 30 m). Les observations en février, avril et juin montrent que la turbidité gagne peu à peu les couches inférieures.

Le groupe des graphes (Fig. 14 A) Ampasindava (AM) et Ambanoro (NO) se place dans la catégorie de "l'eau côtière de type I" sauf pour la sortie du 12.3.70 (pluies) où la courbe indique une turbidité notable jusqu'à 18 m. Elle s'atténue ensuite, ce qui donne une indication sur l'épaisseur de la couche encore affectée par les eaux du Sambirano à la sortie de la baie.

A Tany Kely, il reste encore 1 % de l'énergie au moins à 25 m en mai, au plus vers 67 m le 28.7.70 (Fig. 14 B) ce qui permet de classer les eaux dans la catégorie "eaux côtières de type I" en saison des pluies mais dans les "eaux océaniques de type III à II" pour bon nombre de sorties d'hiver ainsi qu'en décembre et janvier. Pendant cette dernière période, les abords de Tany Kely ne paraissent pas encore affectés par les arrivées d'eaux des fleuves, alors que cette influence apparaît le 3.2.70, se poursuit en avril, mai et se prolonge jusqu'en juin.

Il paraît assez remarquable que la proximité des baies de Tsimipaika et Ampasindava, et de l'île de Nosy-Bé, n'affectent pas davantage par apports des rivières, la transparence de l'eau de Tany Kely, îlot justement réputé pour la clarté de ses eaux de type océanique.

6.2.2.2. Aspects qualitatifs de la transmission de l'énergie lumineuse.

L'étude de la composition spectrale de la lumière, importante au point de vue des possibilités photosynthétiques des algues, ne recevra pas ici de développement faute de données expérimentales personnelles sur la qualité spectrale de la lumière atteignant les stations étudiées ici.

Qualité spectrale de la lumière transmise par l'eau : on connaît la nature des rayonnements qui, à partir de la lumière solaire peuvent être transmis par tel ou tel type d'eau ; dans les eaux de

type océanique, les radiations bleues pénètrent plus profondément que les autres ; à l'opposé, dans les eaux côtières de type 9, le maximum de transmission se situe entre 550 et 625 nm (radiations jaunes-vertes, jaunes et orangées). Pour les types côtiers 1 à 7, les maxima passent à la gamme 500-560 nm : ces eaux sont favorables aux radiations vertes. C'est ce qu'observaient STEEMANN NIELSEN et AABYE JENSEN (1957) sur la côte Ouest africaine (schéma repris *in* PLANTE-CUNY, 1973, Fig.4). GARGAS (1972) donne la même indication dans les eaux côtières du Sud-Est du Danemark.

La faculté pour les divers organismes photosynthétiques benthiques d'adapter leur fonctionnement aux radiations parvenant jusqu'au biotope dans lequel ils vivent constitue un vaste champ d'étude. Les pigments dits "accessoires" tels que biliprotéines chez les cyanophycées, caroténoïdes chez les flagellés et les diatomées, ont trouvé la justification de leur présence puisqu'ils absorbent l'énergie à des longueurs d'onde variées et transfèrent cette énergie à la chlorophylle α pour la photosynthèse (BLINKS, 1954, 1955 ; HALLDAL, 1970).

6.2.3. Quantité et qualité de la lumière transmise dans le sédiment.

Les microphytes de substrat meuble qui ne vivent pas seulement, nous le verrons, dans l'extrême pellicule superficielle des sédiments, sont soumis à un rayonnement filtré non seulement par la colonne d'eau mais aussi par les premiers millimètres de sédiment. Celui-ci intervient par la taille et la cohésion des grains et probablement par la composition de son eau interstitielle.

TAYLOR (1964), TAYLOR et GEBELEIN (1966) mesurent sous la surface de divers sédiments intertidaux, 10 % de l'éclairement à 3 mm dans un sédiment assez grossier et à 1,2 mm dans le sédiment le plus fin. GOMOIU (1967) indique la pénétration de 1 % de l'éclairement incident jusqu'à 7 mm de profondeur de sédiment au maximum, la profondeur atteinte étant d'autant plus grande que le sédiment est plus grossier (19 sédiments étudiés).

Enfin FENCHEL et STRAARUP (1971) ont confirmé cette relation en observant que 0,1 % de l'éclairement de la surface du sédiment parvenait à 3 mm d'épaisseur au milieu de grains de 62 à 120 μm de diamètre et jusqu'à 6 mm dans des grains de 500 à 1000 μm . On pourrait penser que seuls les premiers millimètres peuvent abriter des

microphytes susceptibles de photosynthétiser. FENCHEL et STRAARUP (1971) ont montré aussi qu'à l'intérieur d'un sable propre, les radiations les plus pénétrantes sont paradoxalement d'abord les infrarouges, les rouges, les vertes et les bleues. Il faut envisager au sein des sédiments de multiples adaptations des microphytes aux divers éclaircissements comme on a pu l'observer chez des algues endolithes ou chez les algues vivant dans le calcaire des coraux (HALDALL, 1968).

6.3. CONCLUSIONS

Il ressort de l'analyse de ces résultats que :

1°) L'amplitude des variations saisonnières de l'éclaircissement de surface est de faible importance au regard de celles décrites dans d'autres régions du globe.

2°) La transmission de l'éclaircissement dans l'eau est souvent liée à des circonstances locales, courants de marées, turbidité passagère, qui nuisent parfois à une classification nette des eaux suivant les saisons ou les lieux.

3°) Néanmoins, les mesures faites en décembre montrent, surtout à Tany Kely, un maximum d'éclaircissement et de transmission à cette époque.

4°) Les trois radiales se classent selon la transparence croissante dans l'ordre : BA, AM, TK.

7. CONCLUSIONS SUR LE MILIEU

La région où se situent les stations ayant servi de base à cette étude est très nettement définie par son caractère nérétique et son caractère tropical.

- Les caractéristiques nérétiques se résument ainsi : existence

de fleuves côtiers importants se déversant sur un plateau continental relativement large, ce qui a pour conséquences :

1°) Une diversité sédimentaire forte. Les baies sont occupées par des formations de vases terrigènes contrastant avec les sables calcaires, à dominance organogène, qui occupent le reste du plateau continental. Ce schéma est modifié dans les hauts niveaux par l'existence d'un hydrodynamisme lié aux marées, qui ne laisse souvent subsister que la fraction sableuse du sédiment.

2°) Une turbidité des masses d'eaux côtières au moment des crues.

- Le caractère tropical de la région se manifeste dans les stations par :

1°) Une relative uniformité dans l'éclairement reçu à la surface de la mer au cours de l'année.

2°) L'alternance nette d'une saison des pluies et d'une saison sèche, qui engendrent des variations de la température et de la salinité, mais aussi, et surtout, de la transparence de l'eau.

On retiendra surtout que les différences granulométriques entre les groupes de stations principales (radiales) sont assez tranchées, que les variations saisonnières des caractères physiques et chimiques de l'eau sont bien marquées, que les variations saisonnières de l'éclairement de surface sont peu nettes alors qu'au fond, l'alternance des périodes de transparence et de turbidité crée une ébauche de cycle saisonnier de l'éclairement transmis, avec un maximum en décembre.

On a vu se dessiner dans l'ordre BA, AM, TK, un classement des trois radiales principales de transparence croissante, et de finesse décroissante des sédiments.

DEUXIÈME PARTIE

*PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS
DES SÉDIMENTS*
Chlorophylle *a*, phéopigments, diversité pigmentaire

1. INTRODUCTION

Depuis les travaux de KREPS et VERJBINSKAYA (1930) en mer de Barentz et de HARVEY (1934) sur la chlorophylle du phytoplancton de la Manche, on s'efforce, en mesurant les quantités de divers pigments photosynthétiques, caroténoïdes, biliprotéines, mais surtout chlorophylles, d'obtenir un indice de la *biomasse spécifiquement végétale* dans un milieu donné, pour compléter, et souvent remplacer des évaluations plus directes de biomasse.

Rares en effet sont les auteurs qui ont procédé à ces évaluations directes sur des microphytes benthiques de substrats naturels. Ainsi GRØNTVED (1960), COLOCOLOFF M. (1972) et TAMAS (1974) mesurent les surfaces ou les volumes cellulaires des principales espèces tandis que MARE (1942), MANEA et SKOLKA (1961), BODEANU (1964, 1968, 1971) vont jusqu'à l'estimation pondérale.

La chlorophylle des sédiments semble avoir été extraite pour la première fois par LUBIMENKO en 1921 sur des sédiments lacustres d'U.R.S.S. (LUBIMENKO et RAUSER-CERNOUSOVA, 1930).

Jusqu'en 1954, on considère la chlorophylle des sédiments exclusivement comme un fossile biochimique (VALLENTYNE, 1954, 1955, 1960) à l'égal des autres pigments étudiés, caroténoïdes par exemple (FOX, 1944 ; FOX *et al.*, 1944 ; VALLENTYNE, 1956 ; BROWN et COLMAN, 1963).

Il est vrai qu'on ne tente pas alors de distinguer la chlorophylle *a* de ses produits de dégradation même si, comme CALLAME et DEBYSER (1954), comme FIGUERAS (1954, 1956, 1960), ou comme MOUL et MASON (1957), on la considère comme appartenant à des organismes photosynthétiques bien vivants de la surface des sédiments.

WETZEL fut le premier, en 1963, en même temps que YENTSCH et MENZEL (1963) pour le phytoplancton, à utiliser sur des sédiments lacustres frais, le principe de la conversion différentielle de la chlorophylle en phéophytine par acidification des extraits acétoniques, principe qui lui permit de fournir des valeurs de chlorophylle *a* bien distincte de ses produits de dégradation et qu'il nomma "*functional chlorophyll*".

Déjà expérimenté dans d'autres études sur les végétaux (VERNON, 1960), ce principe permet, à présent que les coefficients d'absorption spécifiques des dérivés chlorophylliens sont mieux connus, et, par soustraction entre les lectures faites avant et après acidification, d'évaluer d'une part la teneur en chlorophylle *a* non dégradée au départ, que j'appelle comme WETZEL "chlorophylle *a* fonctionnelle", d'autre part la concentration en produits de dégradation susceptibles d'exister *in situ* : phéophytine *a* et phéophorbide *a*. Un autre produit de dégradation dont il sera question plus loin, la chlorophyllide *a* ne peut être distinguée de la chlorophylle *a* par cette méthode. Il en résulte que l'appellation "chlorophylle *a* fonctionnelle" n'est pas tout à fait exacte, mais elle est fréquemment utilisée dans ce sens par les auteurs.

Les autres pigments végétaux, qualifiés peut-être abusivement d'"accessoires", sont particulièrement abondants dans les algues marines. Dès 1882, ENGELMANN pressentant le rôle important de ces pigments - il intitulait un de ses articles "*Farbe und Assimilation*" (1883) - montrait par des expériences simples mais devenues célèbres que l'énergie lumineuse absorbée par les pigments accessoires de certaines chlorophycées, diatomées, cyanophycées et rhodophycées, était disponible pour la photosynthèse en supplément de l'énergie absorbée par la chlorophylle. De nombreux travaux, surtout durant les quarante dernières années, recensés notamment par HAXO (1960), ont confirmé les hypothèses et analysé les mécanismes du transfert de cette énergie à la chlorophylle *a*.

Bien que les recherches en ce domaine soient encore trop rares, on sait que les populations microphytiques des substrats meubles marins peuvent être constituées d'individus de classes d'algues très diverses dont je rappelle ici les mieux représentées : Cyanophycées (ou Mixophycées) de l'embranchement des Cyanoschizophytes ; Dinophycées, Cryptophycées, Euglénophycées = phytoflagellés de l'embranchement des Pyrrophytes ; Chrysophycées, Xanthophycées et Bacillariophycées (= Diatomées) de l'embranchement des Chrysophycophytes (classification d'après BOURRELLY, 1968 et FELDMANN, 1968).

La classe des diatomées constitue le plus souvent le groupe qui domine par le nombre d'espèces et d'individus (ROUND, 1965 a ; BURKHOLDER *et al.*, 1965 ; RIZNYK et PHINNEY, 1972 a).

Les plastides des cellules de ces divers groupes d'algues sont particulièrement riches en pigments accessoires, parfois caractéristiques :

- une biliprotéine, la *c-phycoyanine* chez les cyanophycées et les cryptophycées ;
- divers caroténoïdes, les *carotènes* α et β dans tous les groupes cités, le flavacène chez les cyanophycées ; des *xanthophylles* myxoxanthophylle chez les cyanophycées, lutéine chez les chrysophycées et les eugléniens, diatoxanthine chez les diatomées, diadinoxanthine chez les diatomées et les dinoflagellés et surtout fucoxanthine chez les chrysophycées et les diatomées ;
- enfin, la chlorophylle *c* chez les cryptophycées, les chrysophycées et les diatomées (DOUGHERTY et ALLEN, 1960 : synthèse de nombreux travaux ; HALLDAL, 1962 ; ROUND, 1965 a).

En toute logique, et compte tenu de leur rôle dans la photosynthèse, une approche de la biomasse ou des phénomènes de production primaire devrait tenir compte de l'abondance de ces pigments mais la méthodologie quantitative en ce domaine est presque inexistante pour les sédiments. Seuls, semble-t-il, deux groupes de chercheurs ont publié des résultats. JEFFREY d'une part (1965), en effectuant des analyses chromatographiques sur papier, a donné des résultats qualitatifs concernant six échantillons benthiques prélevés depuis la zone intertidale jusqu'à 200 m de profondeur, aux environs de Sydney (Australie) ; elle note la présence ou l'absence de chlorophylle *a*, chlorophylle *c*, chlorophyllide *a*, phéophytine *a*, phéophytine *c*, carotènes,

fucoxanthine, astaxanthine. TAYLOR et GEBELEIN d'autre part (1966), par chromatographie sur papier également, avec référence à la méthode de JEFFREY, et redilution des extraits pour des mesures spectrophotométriques, indiquent dans quatre stations de la zone intertidale à Barnstable Harbor (Massachusetts, U.S.A.) des valeurs pondérales de chlorophylle *a*, *c*, diatoxanthine et diadinoxanthine, fucoxanthine et néofucoxanthine, carotène et phéophytine *a*.

La méthode demande à être à la fois approfondie pour permettre des évaluations quantitatives, et simplifiée pour être applicable à des séries d'échantillons. Il reste à résoudre des problèmes de solvants, de détermination des pics caractéristiques des différents pigments, de durée des manipulations. Mais c'est une voie prometteuse car, comme le soulignait déjà BLINKS (1954, 1955), on peut se demander si ces pigments sont vraiment "accessoires". La fucoxanthine par exemple permet aux phéophycées et aux diatomées d'étendre leur spectre d'action entre 430 et 560 nm, comblant ainsi une grande partie de la bande située entre les deux pics principaux de la chlorophylle *a*, à 430 nm et à 665 nm. *"It is not surprising therefore that the kelps are the largest, and the diatoms the most abundant, of all algae ; fucoxanthin was a useful invention !"* s'exclame BLINKS (1955). Des travaux récents sur le phytoplancton d'une baie canadienne (LEHMAN et PLATT, sous presse) mettent en évidence l'importance de la fucoxanthine et de la péricidine (autre xanthophylle) qui absorberaient 85 % de l'énergie lumineuse utilisée dans la photosynthèse.

Pour le microphytobenthos, une telle capacité à accroître la gamme des longueurs d'onde utiles est sans doute très positive dans les phénomènes d'adaptation des cellules à la profondeur des stations et à la profondeur d'enfouissement au sein du sédiment.

Dans mon propre travail, je ne pouvais pousser aussi loin l'analyse ; dans le milieu nouveau que constituait le domaine microbenthique pour des études de pigments, faire la distinction entre chlorophylle *a* et produits de dégradation était un premier problème : j'ai adapté aux sédiments une méthode, déjà utilisée par LORENZEN (1967) dans le plancton. Dans une précédente publication (PLANTE-CUNY, 1974 b) je donnais un bilan méthodologique sur le problème de la mesure des pigments chlorophylliens à la surface des sédiments par spectrophotométrie. Cette étude paraît devoir être complétée aujourd'hui

par une mise au point sur la signification des mesures, donc des termes utilisés (c'est l'objet du paragraphe 2.) et par l'analyse de quelques résultats personnels supplémentaires concernant les points les plus délicats de cette méthode (c'est l'objet du paragraphe 3.). Le paragraphe 4. traitera des résultats obtenus à Nosy-Bé en appliquant le protocole décrit dans la publication méthodologique de référence citée plus haut.

2. PARAMÈTRES MESURÉS, TERMINOLOGIE, ABRÉVIATIONS

Par action de l'acétone sur du sédiment humide on obtient des extraits pigmentés en vert, vert-jaune, jaune ou brun suivant la composition pigmentaire du mélange.

A partir de ces extraits, en fonction de l'appareillage disponible et par souci de trouver un compromis entre le nombre de paramètres à mesurer et le nombre d'échantillons à traiter, j'ai choisi d'effectuer les lectures spectrophotométriques suivantes : valeurs des densités optiques à 750, 665 et 430 nm (DO 750o, DO 665o et DO 430 respectivement) et à 750 et 665 nm après action de l'acide chlorhydrique (DO 750a et DO 665a). Selon les recommandations de STRICKLAND et PARSONS (1972) une correction approximative de l'effet de turbidité est obtenue en soustrayant DO 750 de DO 665 (avant ou après acidification) et 3DO 750 de DO 430.

Les spectres d'absorption de la chlorophylle α et de ses premiers produits de dégradation* ont dans l'acétone un pic caractéristi-

- * - la chlorophyllide α , résultat de l'action de la chlorophyllase qui entraîne la perte du groupement phytol.
- la phéophytine α , résultat d'une action acide entraînant la perte du magnésium.
- la phéophorbide α , résultat de la double dégradation (pertes du groupement phytol et du magnésium).

que aux environs de 665 nm : l'acidification de l'extrait a pour effet de transformer la chlorophylle *a* en phéophytine *a* et la chlorophyllide *a* en phéophorbide *a*.

Le pic caractéristique de la chlorophylle *a* et de la chlorophyllide *a* à 665 nm n'est que très faiblement déplacé (667 nm, PLANTE-CUNY, 1974 b : p.9 et Fig. 2 p.23) quand se forment les phéopigments, mais l'absorption est diminuée de 40 % : le rapport des deux coefficients d'absorption spécifique (α) dans l'acétone à 80 % est de 1,64 (α Chl.*a* / α Phéo.*a*, VERNON 1960).

Notons au passage que seule la chromatographie sur couche mince et phase inversée permet actuellement de différencier l'une de l'autre chlorophylle *a* et chlorophyllide *a* d'une part, phéophytine *a* et phéophorbide *a* d'autre part (DALEY *et al.*, 1973 a et b).

Donc des lectures de densités optiques à 665 nm avant et après acidification, et l'application de formules adéquates adaptées de celles de LORENZEN (1967), et dont le choix est expliqué *in* PLANTE-CUNY 1974 b, p.19, 20 et 21, permettent une approche rapide des teneurs en chlorophylle *a* non altérée que l'on appellera "chlorophylle *a* fonctionnelle" et en abrégé Chl.*a*, et de l'ensemble des produits de dégradation de cette chlorophylle *a*, les "phéopigments", en abrégé Phéo.

2.1. CHLOROPHYLLE *a* FONCTIONNELLE : BIOMASSE

Le terme de "biomasse" est utilisé dans un si grand nombre d'acceptions qu'il serait fastidieux d'en faire l'inventaire. En toute rigueur, dans le cas du microphytobenthos, la biomasse (masse vivante totale) ne peut être évaluée que par détermination de la masse volumique du cytoplasme et calcul des volumes plasmiques des cellules dénombrées dans un échantillon en tenant compte de toutes les classes d'algues présentes.

WETZEL et WESTLAKE (1969), tout en insistant sur le caractère grossier d'une estimation de la biomasse par les quantités de pigments (rapport "pigment par unité de poids" influencé par diverses variables physiologiques et écologiques), reconnaissent qu'"il est souvent impossible de déterminer directement la biomasse du periphyton. La chlo-

rophylle est alors recommandée comme mesure indirecte parce qu'elle est étroitement liée à la photosynthèse et plus facile à déterminer que beaucoup d'autres mesures indirectes".

La chlorophylle *a* étant évaluée ici après élimination de la majeure partie des pigments dégradés, représente du matériel *vivant*. On peut donc considérer la concentration en chlorophylle *a* fonctionnelle comme un *indice de la biomasse végétale* du milieu considéré ; à mes yeux, ces valeurs de chlorophylle *a* gardent seulement une valeur d'indice.

Précisons que, contrairement à d'autres auteurs qui utilisent le terme de biomasse indifféremment pour la chlorophylle *a* ou pour les phéopigments, ou éventuellement pour la somme des deux appelée aussi souvent, à tort, "pigments totaux" (YENTSCH, 1966 ; KROUT, 1971), j'utiliserai le terme de biomasse uniquement pour désigner la chlorophylle *a* fonctionnelle. La concentration en chlorophylle *a* sera évaluée par les équations données au paragraphe 3.2.4. et dont la signification est précisée *in* PLANTE-CUNY, 1974 b, (pp. 21 et 22).

2.2. PHÉOPIGMENTS (Phéo.)

Ils représentent, dans le sédiment, les produits de dégradation de la chlorophylle *a* des végétaux autochtones, augmentés de ceux des débris divers : végétaux terrestres du rivage ou apportés par les cours d'eau, fèces d'animaux benthiques herbivores, phytoplancton sénescant tombé des couches sus-jacentes. Le rôle de ce dernier est en général surestimé, surtout dans les régions côtières ; en effet, les phéopigments, plus solubles dans l'eau que la chlorophylle, seraient eux-mêmes décomposés avant leur arrivée sur le fond (YENTSCH, 1966).

Nous verrons au paragraphe 4. que ces phéopigments présentent, comme la chlorophylle *a*, des variations liées aux divers facteurs : profondeur, granulométrie, saison. Ils nous intéressent ici comme indices ou témoins de la présence antérieure d'organismes vivants. Rappelons qu'ils ont été également utilisés comme indices géochimiques (conditions passées de la sédimentation, formation des pétroles : ORR et GRADY, 1957 ; ORR *et al.*, 1958 ; VALLENTYNE, 1960 ; datations : SANGER et GORHAM, 1972).

2.3. RAPPORTS PIGMENTAIRES

Dans l'exploitation des résultats on sera amené quelquefois à considérer les variations des valeurs des trois rapports suivants :

- a) DO 665o/DO 665a
- b) Chlorophylle *a* / Chlorophylle *a* + Phéopigments :
Chl.*a* / Chl.*a* + Phéo.
- c) DO 430 / DO 665 (en réalité DO 430o / DO 665o écrit plus simplement en conformité avec les autres publications sur le sujet).

La connaissance du rapport DO 665o / DO 665a est utile car sa valeur est obtenue aussitôt après un prélèvement et les manipulations d'extraction, par deux lectures spectrophotométriques. Par simple comparaison avec les valeurs limites : 1 (= pas de chlorophylle *a*) et 1,7 (= pas de phéopigments), il donne immédiatement les proportions respectives des deux catégories de pigments, et dès que l'on connaît une valeur absolue, une indication sur les possibilités de photosynthèse dans le sédiment étudié. J'ai donné à titre indicatif les valeurs limites obtenues avec d'autres solvants *in* PLANTE-CUNY, 1974b page 9.

Le rapport Chl.*a* / Chl.*a* + Phéo. est, bien entendu, l'expression exacte (à la chlorophyllide *a* près) de la proportion de chlorophylle *a* fonctionnelle par rapport à l'ensemble des pigments du groupe de la chlorophylle *a*. Nous verrons que cette proportion est souvent plus significative que la concentration en chlorophylle *a* proprement dite, dans les corrélations avec la production primaire. KROUT (1971) exprime de la même façon, dans le phytoplancton, le pourcentage de chlorophylle *a* par rapport aux "pigments totaux" (c'est-à-dire chlorophylle plus phéopigments).

Le rapport DO 430 / DO 665 a été retenu pour sa simplicité comme "expression approximative de la diversité des pigments" d'une population végétale (MARGALEF, 1960 a, 1961, 1963 ; MARGALEF et RYHER, 1960). Cette expression "approximative" selon les propres termes de

l'auteur, est devenue par le jeu des généralisations successives "l'indice de diversité pigmentaire de Margalef". Je n'ai pas retenu l'abréviation symbolique Δ (TRAVERS, 1971 b ; ROMAGOUX, 1976) pour ce rapport afin d'éviter les confusions avec l'expression d'une différence et parce que MARGALEF lui-même désigne ce rapport de façon explicite, peut-être pour éviter les abus d'interprétation. J'emploierai éventuellement les expressions "rapport pigmentaire" ("rapport pigmentaire de Margalef" KROUT 1971), ou "indice de diversité pigmentaire" ("*pigment diversity index*", "*Margalef Pigment ratio*", "*yellow/green ratio*" MATHIS, 1972), ce qui signifiera à mes yeux "indice de l'importance relative des caroténoïdes et de la chlorophylle *c* par rapport à la chlorophylle *a*" (cf. discussion infra).

Cette notion de diversité pigmentaire introduite par MARGALEF avait été pressentie à la même époque comme l'indique TRAVERS (1971 b), par IIZUKA *et al.* (1960) qui décrivent en baie de Sasebo (Japon), sur du plancton et de la vase, les fluctuations saisonnières du rapport DO 430 / DO 670 et donnent les variations respectives des densités optiques aux longueurs d'ondes voisines : 430, 440, 445 dans le bleu et 660, 665, 675 dans le rouge, dans le but de déceler l'importance relative des xanthophylles aux diverses saisons.

*Que peut signifier, dans un sédiment, le rapport
DO 430 / DO 665 ?*

Rappelons que dans l'acétone à 90 %, la chlorophylle *a* montre un pic à 665 nm ($\alpha = 91,1 \text{ l.g}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$) et un autre, plus important, à 430 nm ($\alpha = 111,8 \text{ l.g}^{-1} \cdot \text{cm}^{-1}$, valeurs d' α déduites de VERNON 1960, ainsi que de SEELY et JENSEN 1965). Le pic à 665 nm présente l'intérêt d'être spécifique de la chlorophylle *a* et de ses dérivés. A 430 nm, il s'agit du pic d'absorption maximale de la chlorophylle *a*, mais non du pic maximal de ses produits de dégradation qui ont un nouveau pic à 410 nm (PLANTE-CUNY, 1974 b, pp. 9 à 11).

D'autres pigments dissous dans l'acétone sont susceptibles d'absorber également la lumière à 430 nm. La chlorophylle *c* a un pic à 446 nm selon SMITH et BENITEZ (1955) ou à 444 et 448 selon JEFFREY (1969).

Parmi les caroténoïdes, la fucoxanthine (xanthophylle) a un pic à 452 nm (BLINKS, 1954 ; YENTSCH, 1966) et le β carotène, des pics à 425 et 450 nm (BLINKS, 1954). Quant aux biliprotéines, elles sont peu intéressées par cette région du spectre : la R-phycoérythrine seule a l'un de ses six pics à 495-498 nm tandis que la phyco cyanine n'a pas de pic entre 400 et 500 nm (BLINKS, 1954 ; O'HEOCHA, 1965).

Il est possible que tous les pigments absorbant dans l'acétone à 430 nm ne soient pas encore connus.

WITTINGHAM (1965 in GOODWIN et d'après DUTTON *et al.*, 1943) donne une figure qui représente la contribution de différents pigments dans le spectre d'absorption d'une culture de la diatomée très courante dans le benthos, *Nitzschia closterium* : à 665 nm, la chlorophylle *a* est seule responsable de l'absorption ; à 430 nm, 47,5 % de l'absorption est due à la chlorophylle *a*, 37,7 % à la fucoxanthine seule et 14,7 % aux caroténoïdes autres que la fucoxanthine. Dans cette culture pure de diatomées, DO 430 / DO 665 a la valeur de 2,8 environ.

Les expériences de TANADA (1951) sur une autre diatomée, *Nitzschia minima*, montrent à 430 nm, dans le méthanol, 48 % de l'absorption due à la chlorophylle *a*, 28 % à la fucoxanthine, 11,5 % aux autres caroténoïdes, et 12,5 % à la chlorophylle *c*.

Pour cette culture, j'ai trouvé, d'après les représentations graphiques de l'auteur, un rapport DO 430 / DO 665 de 2,1.

J'ai déduit des données de SEELY et JENSEN (1965) une valeur de 1,23, pour ce même rapport, dans un extrait de chlorophylle *a* sans mélange, dans l'acétone à 90 %.

En 1960, VERNON donnait 1,12 pour le rapport DO 433 / DO 665 pour la chlorophylle *a* pure dans l'acétone à 80 % (j'ai déduit des valeurs dans l'acétone à 90 % du même auteur, une valeur de 1,227 pour le rapport DO 430 / DO 665, valeur qui rejoint la valeur 1,23 calculée d'après SEELY et JENSEN).

On déduit de ces différentes informations que les valeurs supérieures à 1,2 que l'on pourra obtenir pour ce rapport, pourront être attribuées soit à la présence de microphytes renfermant beaucoup de chlorophylle *c* ou de caroténoïdes (des diatomées en particulier mais aussi, nous l'avons vu, des chrysophycées, euglénophycées et cryptophycées, GOODWIN 1955, HALLDAL 1970, 1974), soit à la présence de caroténoïdes dans les sédiments en dehors des algues (débris animaux ou végétaux en quantité parfois fort importante). Notons enfin que la présence de phéopigments ayant également un pic à 665 nm, empêche le rapport de s'accroître en fonction directe de la diminution de la chlorophylle *a*.

Dans le domaine phytoplanctonique, MARGALEF (1967) suggère que l'accroissement fréquemment observé de la valeur de ce rapport

pigmentaire dans les eaux profondes peut être partiellement relié à une diminution de la concentration en chlorophylle α , à une stabilité relative plus grande des caroténoïdes et, probablement, à la formation ou à l'accumulation de phéopigments. Le même auteur avait évalué (1960 b), sur des communautés algales de substrats solides bien définies (*Hydrurus foetidus*, *Nostoc*, *Tolypothrix*), cet indice considéré alors comme une mesure possible de la place des différentes algues dans la succession des populations, compte tenu des caractéristiques de leur spectre d'absorption.

Il est bien évident qu'ici, en l'absence d'une étude floristique effectuée parallèlement à celle des pigments, le rapport pigmentaire ne peut en aucun cas être considéré comme un indice de composition ou de diversité floristique ainsi qu'il est quelquefois utilisé (parfois abusivement) dans les travaux concernant le phytoplancton.

3. MÉTHODOLOGIE ET EXPRESSION DES RÉSULTATS

3.1. INTRODUCTION

La première partie du document méthodologique de référence (1974b) présentait l'exposé détaillé de la méthode de collecte des échantillons, d'extraction et de mesure des pigments, les formules et le programme de calcul. Dans le paragraphe 3.2. du présent mémoire, sera seulement résumé très succinctement ce protocole pour permettre la compréhension des termes et des résultats utilisés dans la suite.

La deuxième partie du document déjà cité est essentiellement critique et historique ; il est nécessaire aujourd'hui d'ajouter les éléments nouveaux obtenus à partir de résultats non exploités en 1973 (3.3., 3.4., 3.5.).

Je ne reviens pas sur la justification du protocole qui tenait compte :

1°) de la synthèse de divers travaux qui depuis 1954 traitaient de l'extraction de la chlorophylle des sédiments (pp. 8 à 12 et 46 à 62) ;

2°) des conclusions obtenues à la suite de mes propres essais portant sur l'échantillonnage (mode de collecte, taille des échantillons), sur la conservation des échantillons et sur l'influence du séchage des échantillons avant action du solvant.

3.2. RÉSUMÉ DU PROTOCOLE

(cf. PLANTE-CUNY, 1974 b, pp. 12 à 27)

3.2.1. Récolte du sédiment : deux modes de collecte (pp. 12 à 15).

- L'écrémage ou raclage consiste à prélever à l'aide d'une petite pelle à bord tranchant (5 cm) une pellicule superficielle de 0,5 cm d'épaisseur environ ; cette épaisseur tient compte des possibilités maximales de pénétration des rayons lumineux au sein du sédiment (cf. première partie 6.2.3., p.). Les mesures de production primaire par la méthode du ^{14}C seront effectuées sur cette même épaisseur. Le choix de cette épaisseur est également conditionné par le fait qu'un tel raclage est aisément praticable alors qu'une épaisseur plus fine ne pourrait être obtenue dans tous les types de sédiment.

Par ce moyen on ne délimite pas une surface connue de sédiment mais, en donnant de nombreux coups de pelle au hasard, on peut échantillonner sur une surface importante, ce que semble exiger la micro-répartition des peuplements microphytiques comme nous le verrons plus loin (4.2.1. ; pour du "periphyton" de rivière TETT *et al.* 1975 notent une "patchy distribution").

Par ce mode de collecte on a étudié :

1°) La microrépartition des pigments à la surface de différents types de sédiments sur des surfaces de 1 m^2 (carrés de 1 m de côté divisés en 16 cases, un coup de pelle par case).

2°) Les variations géographiques et saisonnières des pigments dans la région considérée (nombreux coups de pelle au hasard sur 1 à

2 m²). Les pelletées de sable sont mélangées et soigneusement malaxées; on prélève en général trois sous-échantillons de 2 à 3 g chacun.

Puisque la quantité de sédiment traité par extraction est évaluée pondéralement, les résultats sont exprimés en $\mu\text{g.g}^{-1}$ de sédiment sec. Ils peuvent être convertis en mg.m^{-2} sur 0,5 cm d'épaisseur (cf. paragraphe 3.6. et Fig. 16) en faisant intervenir la masse volumique du sédiment humide et la proportion d'eau.

- Le *carottage* permet de rapporter les résultats à l'unité de surface avec plus de précision : les tubes de Plexiglas utilisés ont une surface de 5,7 cm² (\emptyset 2,7 cm). L'inconvénient de la collecte par carottage réside dans le fait que les surfaces explorées sont réduites, à moins d'envisager le traitement d'un très grand nombre d'échantillons par station, au détriment du nombre de stations. Par contre c'est le seul moyen de connaître la répartition des pigments dans l'épaisseur du sédiment (tranches de 0,5 ou 1 cm d'épaisseur).

3.2.2. Extraction des pigments

(cf. pp. 16 et 17 de l'article de référence).

Les échantillons sont égouttés, congelés et stockés si nécessaire. L'extraction est faite à l'obscurité sur le sédiment humide, broyé, pesé, dans des tubes contenant une pincée de MgCO_3 . L'acétone à 90 % (ajustements en fonction de la teneur en eau du sédiment humide à partir d'acétone à 100 %) est ajouté en quantité connue. Les tubes sont bouchés et conservés à l'obscurité, à 5°C pendant 20 à 24 heures, puis centrifugés pour obtenir un extrait limpide. Les résidus sont séchés et l'on obtient le *poids sec de sédiment*, poids sur lequel repose l'expression standardisée des résultats.

3.2.3. Mesures spectrophotométriques

(cf. pp. 17 à 19 de l'article de référence).

J'ai utilisé un spectrophotomètre Beckman DU équipé de cuves de quartz de 2,5 ml, à trajet optique de 1 cm (de longueur) et pourvues de bouchons.

Les densités optiques retenues pour les raisons exposées plus haut sont lues à 750, 665 et 430 nm.

3.2.4. Formules de calcul

(cf. PLANTE-CUNY, 1974 b, pp. 19 à 27 : formules, justification des coefficients, programme de calcul).

Concentrations rapportées au poids de sédiment séché après l'extraction :

Chl. *a*, $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$

$$= \frac{26,7(\text{D0665o}-\text{D0665a}) \times (\text{vol. eau échantillon, cm}^3 + \text{vol. acétone, cm}^3)}{\text{poids de sédiment sec, g} \times \text{trajet optique, cm}}$$

Phéo. , $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$

$$= \frac{26,7([\text{1,7XD0665a}]-\text{D0665o}) \times (\text{vol. eau échantillon, cm}^3 + \text{vol. acétone, cm}^3)}{\text{poids de sédiment sec, g} \times \text{trajet optique, cm}}$$

Concentrations rapportées à une surface de sédiment :

Chl. *a*, $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$

$$= \frac{\text{Chl. } a, \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{ de séd. sec} \times \text{poids de l'échantillon sec, g} \times \text{MV} \times 10 \times \text{épaisseur, cm}}{\text{poids de l'échantillon humide, g}}$$

Phéo. , $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$

$$= \frac{\text{Phéo.}, \mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \text{ de séd. sec} \times \text{poids de l'échantillon sec, g} \times \text{MV} \times 10 \times \text{épaisseur, cm}}{\text{poids de l'échantillon humide, g}}$$

MV = masse volumique du sédiment humide : $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$

10 : facteur de conversion (fait correspondre les $\mu\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$ aux $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$, le gramme de sédiment correspondant au cm^2 , cf. paragraphe 3.6. et Fig. 16).

3.3. CONSERVATION DU SÉDIMENT A L'ÉTAT FRAIS, CONGÉLATION

Lorsqu'un prélèvement est effectué et que l'échantillon doit être traité le plus rapidement possible, comme c'est le cas lorsqu'il s'agit d'extraction de pigments labiles, se pose le problème de la conservation pendant les quelques heures précédant les manipulations de laboratoire.

J'ai presque toujours congelé immédiatement les échantillons à bord du bateau. Actuellement ce procédé de stockage est unanimement préconisé (HOLDEN, 1965) autant que faire se peut.

Pour le cas où la congélation immédiate ne serait pas possible, le résultat d'une expérience menée à la station NO (5 m), proche du laboratoire, donne quelques enseignements. Dans un premier temps, j'ai prélevé deux échantillons un soir à 17 h ; deux parties aliquotes ont été égouttées et congelées le soir même ; deux autres parties ont été conservées, étalées dans des cuvettes remplies d'eau de la station pendant la nuit dans le laboratoire climatisé ; ces deux échantillons ont été égouttés le lendemain matin et congelés. Dans un deuxième temps, ce même matin, deux nouveaux échantillons ont été prélevés *in situ* puis égouttés et congelés. L'extraction a été faite sur les six échantillons traités ensemble, le lendemain.

Il n'est pas apparu de différence significative (seuil 95 %) entre les trois moyennes des concentrations en chlorophylle *a*, ni entre celles des phéopigments.

Ainsi, la conservation durant une nuit, de sédiment frais *in vitro* ne modifierait pas sensiblement la composition pigmentaire ni par augmentation de la quantité de chlorophylle, ni par accélération de la dégradation de ce pigment. Des expériences similaires mais plus approfondies (augmentation du nombre d'échantillons, diversification des conditions de conservation à la lumière, à l'obscurité, à haute ou basse température), donneraient probablement des résultats intéressants quant aux conditions optimales de conservation si les équipements sont sommaires.

3.4. EFFETS DU SÉCHAGE

Une variante souvent utilisée dans la conservation des échantillons (MOSS, 1967 ; STEELE et BAIRD, 1968 ; HICKMAN et ROUND, 1970 ; LEACH, 1970 ; FENCHEL et STRAARUP, 1971 ; COLOCOLOFF M., 1972 ; BOUCHER,

1975) soit pour elle-même, soit avant congélation, est le séchage du sédiment humide, c'est-à-dire l'élimination totale de l'eau.

3.4.1. Exposé du problème

La dessiccation préalable des sédiments, avec ou sans action de la chaleur, a été pratiquée de façon très variable par les auteurs, le seul point d'accord étant - quand il est mentionné - le maintien des échantillons à l'obscurité : l'altération des pigments par la lumière, elle, n'est pas contestée.

Mais on n'a pas toujours pris en considération l'altération par la *dessiccation* (séchage à l'air, dessicateur à vide ou non), par l'*action de la chaleur* (température ambiante et jusqu'à 70°C, par étuves ordinaires ou à vide), ou par la *durée d'action* des différents facteurs modifiant la structure des molécules de pigments (lumière, température, pH, tension d'oxygène - cf. CHICHESTER et NAKAYAMA, et HOLDEN *in* GOODWIN, 1965).

Les divergences méthodologiques se manifestent alors qu'on pourrait croire le problème éclairci.

Sans reprendre tous les travaux cités dans le tableau chronologique (article de référence, pp. 47 à 62), citons EATON et MOSS (1966) qui affirment que la *dessiccation*, brève il est vrai (mais alors est-elle complète ?) à l'air, à l'obscurité pendant trois heures "n'affecte pas les spectres des extraits acétoniques dans le sens d'une dégradation" alors que VALLENTYNE (1955) déconseille formellement le séchage pour les pigments chlorophylliens, même dégradés, et réhumidifie les échantillons séchés pour améliorer l'extraction.

L'altération par la *chaleur* n'est pas considérée par STEELE et BAIRD (1968, 40°C sous vide), ni par LEACH (1970, 50°C sous vide, 16 h). Quant à COLOCOLOFF M. (1972, 40°C, air, 36 h) il examine en détail les modifications éventuelles des molécules et pense pouvoir pallier les inconvénients du traitement par l'évaluation de ses effets.

Avant d'expérimenter moi-même, j'avais vu pratiquer le séchage sous vide à 40°C aux laboratoires d'Aberdeen et de Newburgh (R.U.). Ce n'est qu'après plusieurs essais, commencés en mars 1969 que je décidai en juin 1969 d'abandonner le séchage malgré certains avantages qui sont :

1°) l'utilisation directe d'acétone à 90 % (concentration recommandée et coefficients pigmentaires connus pour cette concentration du solvant) sans réajustements de concentration en rapport avec la teneur en eau du sédiment, à évaluer auparavant ;

2°) la concentration en pigments rapportée immédiatement à un poids sec sans les pesées et calculs complémentaires que comporte mon protocole (article de référence, pp. 16 à 19).

3.4.2. Expériences

Le but de mes essais a été d'évaluer les effets, éventuellement quantifiables, d'un séchage à l'étuve à air (la seule dont nous disposions), utilisée entre 40 et 70°C pendant 24 à 48 heures, sur les pigments de sédiments étudiés en parallèle à l'état frais et de tenter de répondre aux questions suivantes :

1°) Y a-t-il altération de pigments et si tel est le cas, de quels pigments ? Chlorophylle α , phéopigments, pigments concernés par le rapport D0430/D0665 (chlorophylles α et σ , certaines bactériochlorophylles, certains caroténoïdes) ?

2°) Quel est le sens de cette éventuelle altération ?

3°) Quelle est son importance ?

4°) Est-elle suffisamment constante pour que l'on puisse appliquer facilement des *corrections systématiques* aux résultats obtenus après séchage ?

L'expérience principale, la seule dont je rende compte ici a porté, le 11.6.69, sur les sables de plus en plus fins des stations TK1, TK2, TK3 (5 m, 15 m, 25 m) chaque fond étant quadrillé de 16 cases sur une surface de 1 m² (Fig. 15).

Un raclage de surface a été effectué au milieu de chaque case de 25 cm de côté et les 16 échantillons ont été congelés séparément après un bref égouttage sur papier.

Deux parties aliquotes de chaque échantillon ont été traitées comme suit :

Sable humide (SH) : sédiment broyé à l'obscurité ; pesée rapide de 4 g environ de broyat humide immédiatement additionné de 10 ml d'acétone à 90 % dans un tube qui est bouché et conservé à 5°C à l'obscurité pendant 20 à 22 h avant les mesures spectrophotométriques.

Sable sec (SS) : sédiment séché à l'étuve à 40°C pendant 48 h, broyé à l'obscurité immédiatement avant adjonction de 10 ml d'acétone à 90 % sur 3 g de broyat sec ; bouchage et réfrigération à l'obscurité.

Remarques :

1°) Les valeurs de concentrations pigmentaires présentées dans le tableau VIII et la figure 15 sont évidemment rapportées dans les deux cas (SH et SS) à 1 gramme de sable sec (ug.g⁻¹), le sable humide étant séché et pesé après extraction des pigments.

2°) Les teneurs moyennes en eau du sable humide égoutté étaient respectivement dans les trois stations (n=16, intervalle de confiance $\pm t 0,05 s/\sqrt{n}$, CV= coefficient de variation) :

TK1 = 30,8 % \pm 0,5	CV = 3 %
TK2 = 35,9 % \pm 1,5	CV = 8 %
TK3 = 36,4 % \pm 1,7	CV = 10 %

On notera que, la variabilité de l'humidité d'un même sédiment égoutté étant faible, l'égouttage peut être considéré comme uniforme d'une case à l'autre.

3.4.3. Résultats

3.4.3.1. Effet du séchage en chaque station

Pour savoir s'il y a un effet constant, d'une case à l'autre, de la dessiccation, j'ai étudié à l'intérieur de chaque station la microrépartition relative des concentrations pigmentaires avant et après séchage, et les corrélations entre les résultats sur le sable sec et sur le sable humide.

L'étude de la microrépartition des pigments à la surface des sédiments sera abordée de façon détaillée dans le chapitre 4.2.1. Il n'était pas possible de tester la nature exacte de la microrépartition par l'indice de Fisher ($\bar{d} = s^2/\bar{m}$) car, en toute rigueur, les lois de la distribution de Poisson sur laquelle est fondée cet indice ne sont applicables qu'à des données discontinues et il s'agit ici de variables continues exprimées en $\mu\text{g.g}^{-1}$. On a cependant calculé \bar{d} qui permet de comparer empiriquement les stations entre elles sur le plan de l'hétérogénéité de la répartition des valeurs : la comparaison des valeurs de \bar{d} permet un classement des stations entre elles mais non un classement en catégories bien définies (populations surdispersées ou agrégatives, aléatoires, sous-dispersées ou uniformes).

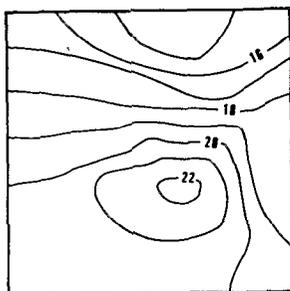
Pour la *chlorophylle a* on remarque (tableau VIII) que l'indice de dispersion \bar{d} tend à diminuer dans chacune des trois stations après séchage c'est-à-dire que la répartition des valeurs tend vers plus d'uniformité : *l'hétérogénéité de départ n'est plus retrouvée après séchage.*

Pour les *phéopigments*, cette tendance est aussi observée à la station la plus profonde mais aux deux premières stations par contre, \bar{d} tend à augmenter ainsi que le coefficient de variation ce qui prouve un accroissement de l'hétérogénéité après le séchage. Malgré ces modifications de la répartition, on pourrait s'attendre à une corrélation significative entre les concentrations pigmentaires avant et après le séchage : il n'en est rien.

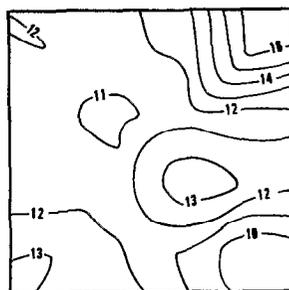
1°) En TK1 et TK2, les données ayant été transformées pour normalisation (\sqrt{x}), il n'a été trouvé aucune corrélation entre les mesures obtenues sur sable sec et sur sable humide, dans aucune des trois catégories de valeurs pigmentaires. On ne trouve pas non plus de corrélation de rang entre les cases. Ceci est assez net sur la figure 15 à la

TATIONS	VALEURS PIGMENTAIRES		MOYENNES ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$) INT. DE CONFIANCE ($p = 0,05$)	COEFFICIENT DE VARIATION (%)	INDICE DE FISHER (d)	DIMINUTION APRES SECHAGE (%)
TK 1	Chl. α	SH	$7,87 \pm 1,60$	16,4	0,210	$56,2 \pm 10,8$
		SS	$3,36 \pm 0,33$	7,9	0,050	
	Phéo.	SH	$3,31 \pm 1,26$	30,7	0,310	$83,2 \pm 15,9$
		SS	$0,52 \pm 0,53$	81,8	0,350	
	<u>Do 430</u>	SH	$2,81 \pm 0,08$	2,4	0,001	$17,3 \pm 3,5$
	<u>Do 665</u>	SS	$2,32 \pm 0,06$	2,2	0,003	
TK 2	Chl. α	SH	$18,74 \pm 1,18$	11,8	0,260	$37,1 \pm 10,0$
		SS	$11,62 \pm 1,17$	12,1	0,170	
	Phéo.	SH	$8,72 \pm 0,80$	17,2	0,260	$59,3 \pm 14,1$
		SS	$3,47 \pm 1,29$	44,6	0,690	
	<u>Do 430</u>	SH	$2,83 \pm 0,07$	4,7	0,060	$18,5 \pm 7,2$
	<u>Do 665</u>	SS	$2,30 \pm 0,14$	7,4	0,010	
TK 3	Chl. α	SH	$4,24 \pm 1,03$	36,3	0,550	$35,8 \pm 7,0$
		SS	$2,64 \pm 0,54$	30,7	0,250	
	Phéo.	SH	$7,87 \pm 1,02$	19,4	0,290	$71,0 \pm 4,7$
		SS	$2,28 \pm 0,50$	32,9	0,240	
	<u>Do 430</u>	SH	$3,75 \pm 0,24$	9,5	0,030	$27,7 \pm 3,4$
	<u>Do 665</u>	SS	$2,71 \pm 0,18$	10,2	0,030	

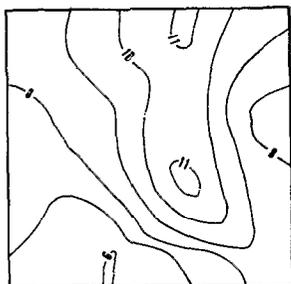
Tableau VIII : Influence d'une dessiccation par la chaleur sur les concentrations pigmentaires des sédiments. Valeurs pigmentaires moyennes obtenues avant (sable humide : SH) et après séchage (sable sec : SS). Moyennes $\pm t$ $0,05$ s/\sqrt{n} . Indice de dispersion de Fisher : $d = s^2/\bar{m}$. Coefficient de variation : $s \times 100/\bar{m}$.

Chlorophylle \underline{a} $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ sable sec

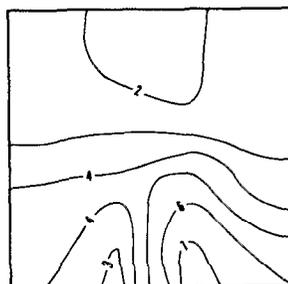
H : $\bar{m} = 18.74 \pm 1.18$



S : $\bar{m} = 12.02 \pm 0.89$

Phéopigments $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ sable sec

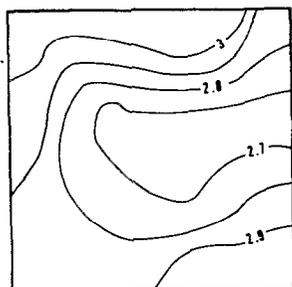
H : $\bar{m} = 8.72 \pm 0.80$



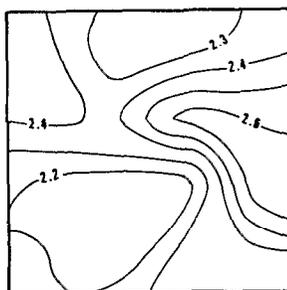
S : $\bar{m} = 3.47 \pm 1.29$

Do 430

Do 665



H : $\bar{m} = 2.83 \pm 0.07$



S : $\bar{m} = 2.30 \pm 0.14$

Figure 15 : Action de la chaleur et de la dessiccation sur les pigments.
 TK2 11-6-69, sable fin à 15 m.
 H = extraction sur sable humide ;
 S = extraction sur sable séché à l'étuve à 40°C pendant 48h.
 (Carrés de 1m de côté, 16 échantillons, $\bar{m} \pm t 0,05 \text{ s/} \sqrt{n}$).

station TK2 où l'on ne voit pas de ressemblance dans la disposition des isolignes entre les parties gauche (sable sec) et droite (sable humide) de la figure.

Remarquons enfin (tableau VIII) que les coefficients de variation des *phéopigments* dans ces deux stations sont très différents sur le sable humide et sur le sable sec : TK1 31 % avant, 82 % après ; TK2 17 % avant, 44 % après. Ceci pourrait indiquer une différence de réaction à la chaleur dans chaque case suivant le contenu végétal vivant de l'échantillon au départ.

2°) A la station TK3 (25 m) par contre, on trouve une corrélation positive entre les concentrations pigmentaires obtenues dans le sable sec et dans le sable humide.

Chlorophylle α : $r = + 0,92$ ($p \leq 0,001$)
 Phéopigments : $r = + 0,66$ ($p \leq 0,05$)
 DO430/DO665 : $r = + 0,75$ ($p \leq 0,01$)

On observe aussi une corrélation de rang (coefficient de Kendall).

Le séchage modifie donc le type de répartition des valeurs pigmentaires et parfois dans des sens différents ; il n'est pas possible de généraliser à tous les types de sédiments une corrélation trouvée seulement dans un cas sur trois.

On ne peut conclure à un effet constant du séchage sur plusieurs types de pigments et sur plusieurs échantillons provenant d'une même station.

3.4.3.2. Comparaison des effets du séchage sur les trois types de sédiments.

La dernière colonne du tableau VIII donne les résultats moyens obtenus dans les trois stations. Ils indiquent dans tous les cas une perte de pigments et une *variabilité importante de cette diminution* suivant les sédiments et suivant les paramètres pigmentaires considérés.

Si l'on note que les valeurs initiales (SH) de chlorophylle α et de phéopigments ne sont pas liées par une corrélation significative avec la profondeur croissante (maxima en TK2), on constate que la variation de la perte de ces pigments n'est pas en relation directe avec les valeurs initiales mais avec le type de sédiment.

Ainsi, la perte de chlorophylle α est la plus élevée (56,2 %) dans les sédiments les plus grossiers et les plus agités par les vagues. Cette perte diminue (37 %, 36 %) pour une finesse croissante, liée à la profondeur croissante.

A l'inverse, la diminution du rapport DO430/DO665 s'accroît avec la finesse du sédiment (17 %, 18 %, 28 %).

Il n'y a pas de conclusion nette pour les *phéopigments* sinon que la perte est corrélée négativement avec la teneur initiale et que dans tous les cas elle est très importante (83 %, 59 %, 71 %). On peut tenter d'expliquer ce fait par une altération, à cause de la chaleur et de l'oxygène, de la phéophytine α en phéophytine α' puis en chlorine

et purpurine, altération décrite par CHICHESTER et NAKAYAMA (1965).

Les pourcentages de perte ont été calculés case par case ; les coefficients de variation de ces pourcentages varient entre 15 et 36 % selon les stations et les pigments considérés.

Pour la chlorophylle *a*, le coefficient de variation est voisin de 15 % en TK1 et de 30 % en TK2 et TK3.

Ceci montre que la variabilité des effets du séchage sur la chlorophylle a est plus importante dans les sédiments fins que dans les plus grossiers.

Les autres expériences confirmaient, avec des pourcentages extrêmement variables en fonction des sédiments considérés (nature, granulométrie, profondeur, teneur en eau), de la date du prélèvement (saison), du nombre d'échantillons traités dans chaque cas, de la température et de la durée du séchage, que des transformations moléculaires sont subies dans tous les cas, par tous les pigments, sans que puisse être dégagée une loi traduisant ces variations, loi applicable à n'importe quel sédiment.

En résumé, il paraît très difficile d'appliquer une correction qui tienne compte de "l'effet de séchage" même en admettant que les modalités de ce séchage puissent être parfaitement standardisées.

La variabilité des effets est due à la nature même des divers pigments et à la nature différente des sédiments donc des organismes qui y vivent. Une correction systématique ne pouvant être envisagée, cette technique a donc été rejetée.

3.5. AUTRES REMARQUES MÉTHODOLOGIQUES

Les remarques méthodologiques concernant la dimension des échantillons, la nécessité du broyage, le choix du solvant, l'extraction proprement dite et les lectures de densités optiques ont été traitées dans l'article de référence, pp. 39 à 44.

Certains auteurs ont envisagé l'utilisation des ultra-sons pour parfaire la libération des pigments. Pour ma part, j'ai pu vérifier l'efficacité du broyage manuel avec des sédiments calcaires. Je

pense qu'ainsi les cellules sont brisées aussi efficacement que par les ultra-sons, bien que je n'aie pas expérimenté ces derniers.

Comme solvant, l'acétone a été choisie surtout parce que les coefficients d'absorption spécifiques des divers pigments y étaient mieux connus. Le méthanol est généralement considéré comme un solvant plus efficace, mais, malgré les encouragements et les vœux du groupe de travail n° 17 de l'UNESCO (ANONYME, 1966) pour induire des recherches sur ce point, les caractéristiques spectrophotométriques en sont longtemps restées mal connues.

Depuis les récents travaux de MARKER (1972) sur l'action comparée de l'acétone et du méthanol dans l'extraction de la chlorophylle α et de la phéophytine α de diverses algues, et ceux de TETT *et al.* (1975) sur l'utilisation du méthanol bouillant qui permettrait surtout une meilleure distinction entre chlorophylle α et phéophytine α existent des données plus complètes sur les caractéristiques spectrophotométriques des pigments chlorophylliens dans le méthanol.

Il est certain que malgré les précautions prises (obscurité) et le broyage préalable, on ne peut prétendre, avec l'acétone à une extraction totale des pigments chlorophylliens des divers végétaux présents dans un échantillon. Il faut garder présente à l'esprit cette source d'erreur, souvent négligée, qui entraîne une sous-estimation des concentrations réelles.

3.6. EXPRESSION DES RÉSULTATS

Dans tout domaine de recherches relativement nouveau apparaissent vite des problèmes de standardisation des unités d'expression des résultats, problèmes qu'il faut résoudre au mieux. On constate sur ce sujet, capital puisqu'il met en jeu le mode de collecte et le mode d'extraction, une extraordinaire discrétion de la part des auteurs quant à la justification de leurs choix.

Dans ce travail, l'évaluation de toute concentration pigmentaire est rapportée en priorité à l'unité de poids du sédiment sec (séché après l'extraction). Les valeurs obtenues sont de l'ordre du microgramme de pigment par gramme de sédiment sec.

Compte tenu du mode d'extraction sur des échantillons pesés, l'expression en g^{-1} est la plus proche de la grandeur observée et donc la plus adéquate pour rendre compte de la variabilité de cette grandeur dans un biotope donné.

Par contre une expression relative à l'unité de surface permet de comparer plus aisément entre eux des sédiments de granulométrie et teneur en eau différentes et des domaines différents (benthiques et pélagiques, aquatiques et terrestres par exemple).

Le mode d'expression en $\mu g \cdot g^{-1}$ de sédiment sec est utilisé par STEELE et BAIRD (1968), TIETJEN (1968), LEACH (1970), ODUM (1970) et OLAH (1972). Si on laisse de côté toutes les expressions anciennes en unités arbitraires (VALENTYNE, 1955 ; FIGUERAS, 1956 ; ORR *et al.*, 1958 ; LAEVASTU, 1958 ; POMEROY, 1959 ; GORHAM, 1960 ; FOGG et BELCHER, 1961) il reste quelques exemples d'expression en $\mu g \cdot cm^{-3}$ ou ml^{-1} de sédiment frais (PAMATMAT, 1968 ; RIZNYK et PHINNEY, 1972 b) et en $mg \cdot kg^{-1}$ de sédiment humide (BURKHOLDER *et al.*, 1965).

Mais beaucoup d'auteurs, en particulier MOSS (1968) qui recense les travaux de ses prédécesseurs, préfèrent la référence à une unité de surface qui permet de comparer des communautés végétales diverses et de relier entre elles "biomasse" et "production primaire" cette dernière étant le plus souvent exprimée par référence à la surface, le facteur "éclaircissement" lui étant lié. Dans ce cas la correspondance entre les unités de poids de pigments et de surface considérée est en général de l'ordre du milligramme par mètre carré de sédiment en place.

Il est impératif de préciser à quelle épaisseur de sédiment on se réfère. Cette précision fait quelquefois défaut chez certains auteurs, ou doit être recherchée au fil du texte.

L'épaisseur considérée peut varier : 1,2 à 3 mm (FENCHEL et STRAARUP, 1971 ; PAMATMAT, 1968), 1 cm (ODUM *et al.*, 1958 ; SANDERS *et al.*, 1962 ; WETZEL, 1963, 1964), 1,1 cm (TAYLOR et GEBELEIN, 1964), 2 cm (MOSS, 1969), 1 à 2,5 cm (BUNT *et al.*, 1972) et 3 cm (SOURNIA, 1976 a, b).

Ici on a choisi, dans l'évaluation par "écrémage", de travailler sur l'épaisseur de 0,5 cm qui correspond à l'ordre de grandeur de l'épaisseur dans laquelle peut pénétrer la lumière au sein du sédiment (TAYLOR et GEBELEIN, 1966 ; GOMOIU, 1967 ; FENCHEL et STRAARUP, 1971). C'est également avec des échantillons de cette épaisseur que seront effectuées les incubations dans l'étude de la production primaire.

Donc, sauf lorsque des précisions sont données à partir de mesures faites sur les carottes découpées en tranches sur plusieurs

cm d'épaisseur, les résultats en mg de pigments par m² donnés dans ce travail concernent une épaisseur de 0,5 cm seulement.

Il a semblé utile, pour permettre au lecteur de rapporter facilement à des surfaces les valeurs pigmentaires exprimées en $\mu\text{g.g}^{-1}$ de sédiment sec, de donner figure 16, la correspondance entre 1 g des divers sédiments secs étudiés dans ce travail et la surface occupée par ce poids de sédiment sec, s , en cm^2 .

Le sédiment recouvre s sur 0,5 cm d'épaisseur s'il est reconstitué en sable humide tel qu'il se présente *in situ* avec une proportion d'eau donnée (e) et une masse volumique à l'état humide donnée (dh en g.cm^{-3}).

Du fait des pesées successives décrites dans le protocole, ces données sont connues pour chaque sédiment égoutté sommairement avant l'extraction.

1 g de sable sec donne *in situ* $\frac{1}{1-e}$ g de sable humide de densité dh .

Son volume est représenté par $\frac{1}{(1-e)dh}$ cm^3 .

Pour une épaisseur de 1/2 cm, la surface couverte est :

$$s = \frac{2}{(1-e) dh} \text{ cm}^2$$

ou bien la proportion d'eau s'exprime :

$$e = 1 - \frac{2}{s \times dh}$$

Cette équation a permis de construire les portions d'hyperboles constituant l'abaque (Fig. 16) qui donne pour tout sédiment correspondant à ces caractéristiques, la surface en cm^2 correspondant à 1 g de sable sec réhydraté et supposé remis en place sur 1/2 cm d'épaisseur, ayant une masse volumique humide et une proportion d'eau connus.

J'ai situé sur cet abaque les "plages" (A, B, C, D, E, F) correspondant aux types de sédiments de la région de Nosy-Bé, "plages" délimitées d'après les valeurs expérimentales obtenues à partir de sédiment écrémé et égoutté.

Il est évident que pour les sédiments les plus riches en eau, c'est-à-dire les vases (E, F, partie gauche de la figure), 1 g de la matière sèche représente *in situ* une surface plus grande (2,4 à 5 cm^2) que pour les sédiments grossiers (A, B 1,2 à 2 cm^2).

Proportion
d'eau : e

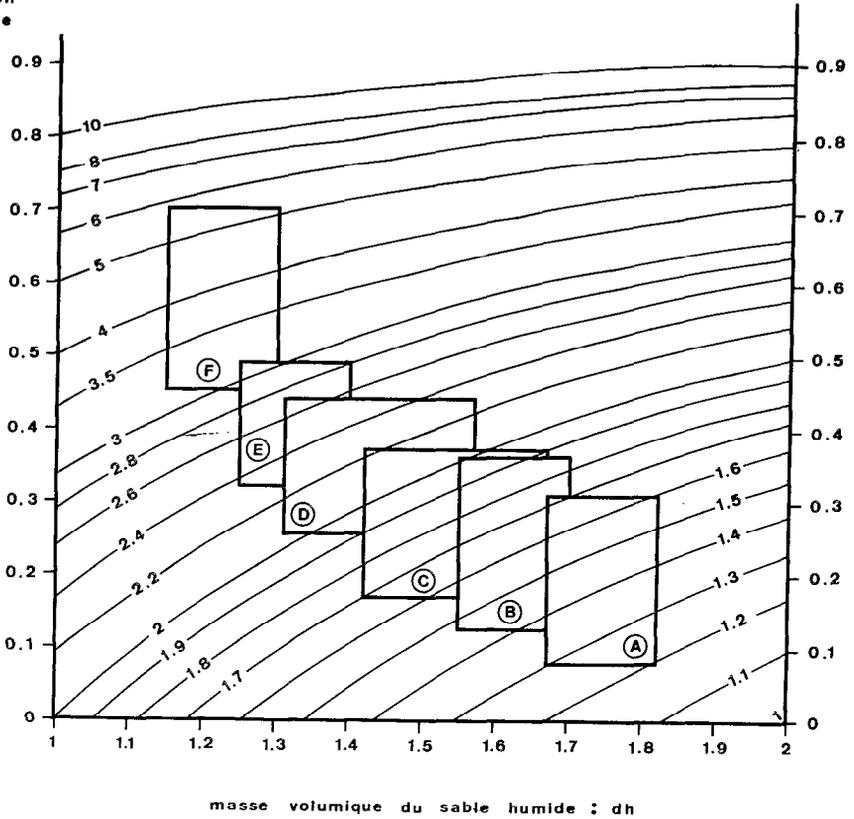


Figure 16 : Abaque donnant la surface en cm^2 (portions d'hyperboles) correspondant à 1g de sable sec, réhydraté et supposé replacé *in situ* sur 0,5 cm d'épaisseur, selon la masse volumique et la proportion d'eau du sédiment humide.

A : TK1, BA1, AM1, LO, N13, NO 9m.

B : TK2, NO 5m, N12, BR2.

C : TK3, BC1, BC2, N14.

D : TK4, BA2, AM2, N15.

E : AM3, AM4, NO 15m, BR1.

F : BA3, BA4.

Les masses volumiques de sables égouttés, évaluées par pesées dans des tubes ou éprouvettes gradués, sont probablement un peu différents, du fait des manipulations, de celles des sédiments en place. C'est pourquoi j'ai aussi déterminé des poids spécifiques à partir de la portion superficielle des carottes (surface et épaisseurs connues). Ainsi estimés, ils se sont révélés extrêmement variables à l'intérieur d'une même station, le même jour, suivant la carotte considérée. Ce fait est dû à la difficulté de découper exactement 0,5 cm ou 1 cm de carotte donc de peser exactement 5,7 cm³ de sédiment ; dans le cas de sédiments fluides, il est assez difficile, sans un égouttage sommaire, de délimiter l'interface eau-sédiment et dans les sédiments grossiers, la dimension des grains ne permet pas un découpage très précis même après congélation. Aussi a-t-il paru préférable de s'en tenir aux évaluations de dh à partir de sédiment écrémé.

4. RÉSULTATS

On donnera tout d'abord des moyennes générales pouvant servir à des comparaisons avec d'autres écosystèmes. Puis on exposera les résultats d'une étude de la variabilité de la répartition des concentrations pigmentaires, variabilité horizontale à la surface des sédiments et verticale au sein du sédiment. Enfin, on donnera les résultats qui peuvent permettre de dégager les variations de concentrations pigmentaires en fonction de la profondeur des stations, de la nature différente des sédiments, et des saisons.

4.1. ORDRES DE GRANDEUR, VALEURS EXTRÊMES

Les moyennes générales de 143 mesures de chaque catégorie de pigment, effectuées dans la région de Nosy-Bé sur la pellicule superficielle (0,5 cm) des sédiments de tous types granulométriques confondus, les stations étant situées entre 3 et 60 m de profondeur, sont :

Chlorophylle α	:	$6,16 \pm 0,76 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$	dans le sédiment sec
		$38,78 \pm 4,95 \text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$	dans le sédiment en place
Phéopigments	:	$10,33 \pm 1,90 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$	dans le sédiment sec
		$49,93 \pm 6,69 \text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$	dans le sédiment en place
Chl. α / Chl. α + Phéo.	:	$0,47 \pm 0,04$	
D0430 / D0665	:	$3,02 \pm 0,10$	

Les intervalles de confiance sont calculés à partir de $t_{0,05 \text{ s/ } \sqrt{n}}$.

Sur les *fonds de sables* seuls (5 à 39 m, profondeur moyenne 17,7 m, n=94) les moyennes sont :

	Chlorophylle α	Phéopigments
$\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$	$6,44 \pm 0,88$	$5,75 \pm 0,97$
$\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$	$43,85 \pm 5,93$	$36,54 \pm 5,57$

$$\text{Chl.}\alpha / \text{Chl.}\alpha + \text{Phéo.} = 0,55 \pm 0,05$$

$$\text{D0430} / \text{D0665} = 2,86 \pm 0,09$$

Sur les *fonds de vases* seuls, de profondeurs équivalentes (3 à 43 m, profondeur moyenne 18,2 m, n=33) on a :

	Chlorophylle α	Phéopigments
$\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$	$5,89 \pm 3,40$	$22,52 \pm 5,10$
$\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$	$28,51 \pm 8,74$	$86,58 \pm 15,50$

$$\text{Chl.}\alpha / \text{Chl.}\alpha + \text{Phéo.} = 0,28 \pm 0,08$$

$$\text{D0430} / \text{D0665} = 3,31 \pm 0,18$$

La quantité de chlorophylle α par unité de surface est donc, en moyenne, plus grande sur les sables que sur les vases (moyennes significativement différentes au seuil de 99 %). Les phéopigments sont plus abondants sur les vases que sur les sables et plus abondants que la chlorophylle α sur les vases, ce qui n'est pas le cas en moyenne sur les sables.

Ainsi, sur les sables, les concentrations en chlorophylle α sont en moyenne supérieures à celles des phéopigments (rapport : 0,55). Sur les vases, il y a trois à quatre fois plus de phéopigments que de

chlorophylle α . Le rapport D0430 / D0665 y est significativement plus élevé (seuil 99 %) que sur les sables ($3,31 > 2,86$).

L'étude de la répartition des pigments en fonction de la profondeur des stations nous montrera plus loin que les stations qui présentent les plus fortes moyennes annuelles de la chlorophylle α sont des stations de sables et vases situées aux environs de 10 à 20 m de profondeur (profondeur moyenne : 14,2 m ; Chl. α : $8,16 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ et $51,85 \text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$).

Les valeurs les plus fortes de concentration en chlorophylle α ont été trouvées à 15 m dans les sables en TK2, le $5.8.69 : 23,62 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, soit $151,89 \text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$, et à 20 m dans les vases en AM2, le $12.3.70 : 25,64 \mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$, soit $100,39 \text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$.

Pour les phéopigments, c'est toujours en profondeur et sur les vases que l'on trouve les concentrations les plus fortes. Quant aux plus faibles, elles ont été plusieurs fois nulles en TK1 (sable à 5 m).

Le rapport D0430 / D0665, dont les valeurs les plus faibles sont toujours observées dans les sables et sur les fonds peu profonds, dépasse la valeur de 4 deux fois seulement dans les stations régulières (4,36 en BA4, 30 m le 6.2.70 ; 4,25 en TK4, 39 m le 6.5.70). En présence de chlorophylle α , les plus fortes valeurs observées étaient 5,23 en NI5 à 27 m (vase) et 4,67 en NI4 à 37 m (sable plus ou moins vaseux, fonds situés tous deux à l'embouchure de la rivière Baramahamay) (Fig. 1 et 21, tableau XII).

Au large du plateau continental, sur les fonds de 300 à 950 m, en absence de chlorophylle α et en présence de phéopigments, on a trouvé pour ce rapport des valeurs s'échelonnant entre 4,17 et 18,8.

4.2. VARIABILITÉ DE LA RÉPARTITION DES CONCENTRATIONS PIGMENTAIRES

4.2.1. Variabilité horizontale

4.2.1.1. Introduction

La répartition des concentrations pigmentaires à la surface des sédiments sera étudiée ici à partir de 6 exemples.

Les deux premiers, TK1 et NO, sont choisis comme étant deux types de sédiments de granulométrie différente mais situés à la même profondeur de 5 m.

TK1 est un sable grossier sans fraction fine, extrêmement bien classé ; NO est un sable vaseux avec 17,3 % de fraction fine et 10 % de fraction très grossière (cf. tableaux IV et VI). Le premier est situé en mode agité, le deuxième en mode calme.

Pour un échantillonnage effectué à la même date que TK1, le 28.10.69, nous étudierons TK2 et TK3 situés à des profondeurs croissantes et se caractérisant par une valeur décroissante de la médiane granulométrique (cf. tableau IX, colonnes 1, 3, 5).

J'ai ajouté deux séries d'observations effectuées également en TK2 et TK3 (colonnes 4 et 6 du même tableau) mais à des saisons différentes, afin de pouvoir confirmer ou infirmer les conclusions tirées de la comparaison des trois stations TK à la même date.

La microrépartition a été étudiée dans chaque cas et pour chaque catégorie pigmentaire, à partir de données obtenues sur 16 échantillons prélevés par un raclage superficiel au milieu de chacune des 16 cases délimitées sur une surface de 1 m².

Comme il a été signalé plus haut (cf. séchage 3.4.3.1. p.106), je n'ai pas pu tester par les méthodes classiques de FISHER ou CASSIE (REYS, 1972) la nature de la microrépartition (agrégative, aléatoire, uniforme) car le calcul des seuils de signification des indices, par exemple celui de FISHER ($d = s^2 / \bar{m}$) se réfère à la distribution de Poisson ($s^2 = \bar{m}$) donc à la distribution binomiale négative qui supposent des données discontinues, des comptages d'individus par exemple. CASSIE (1963) faisait déjà cette remarque à propos de l'étude de la "microdistribution" des valeurs de production primaire exprimée en mgC.m⁻³ dans le phytoplancton. *"Nevertheless, since production is a function of the quantity of phytoplankton, we will expect some measure of heterogeneity between samples taken in the field"*. CASSIE préconise d'utiliser le terme d'hétérogénéité lorsque le coefficient de variation est supérieur à 10 %, valeur empirique à ses yeux, évaluée d'après une culture de *Skeletonema*.

Si l'on admet ici que la quantité des pigments est un reflet des quantités de microphytes, vivants ou morts selon les pigments considérés, on peut tenter une comparaison de l'hétérogénéité de répartition des valeurs dans les différents types de sédiments :

1°) Par l'examen des figures représentant les isolignes des valeurs pigmentaires sur une surface de 1 m² et la comparaison des amplitudes de variations de valeurs entières trouvées sur une telle surface (Fig. 17 a, b, c).

2°) Par la comparaison des coefficients de variation et des rapports s^2/\bar{m} (indice de dispersion de Fisher - tableau IX).

4.2.1.2. Résultats à 5 m sur deux sédiments différents (Fig. 17 a).

L'amplitude de la variation pour la chlorophylle a est seulement de $1 \mu\text{g.g}^{-1}$ (isolignes extrêmes 5 et 6 μg) sur le sable vaseux (SV) contre $4 \mu\text{g.g}^{-1}$ (9 et 13) sur le sable (S). Pour les phéopigments on a $1 \mu\text{g.g}^{-1}$ (3 à 4) d'une part en NO, et $3 \mu\text{g.g}^{-1}$ (0 à 3) en TK1.

Au premier abord, *la tendance à l'hétérogénéité des valeurs observées est plus grande dans le sédiment le moins colmaté par la fraction fine (TK1).*

Cette remarque, qui pourrait être contestable du fait des moyennes pigmentaires différentes dans les deux cas, est confirmée par l'examen des indices d et CV (tableau IX, colonnes 1 et 2) qui ont pour valeurs en NO : 0,07 et 0,11 (d) et 11,7 et 17,1 (CV) pour les deux ensembles de pigments sur le sable vaseux contre des valeurs assez nettement supérieures sur le sable (0,13 et 1,91 : d ; 12,7 et surtout 190,8 : CV).

Cette tendance à une relative hétérogénéité en TK1, surtout pour les phéopigments, peut s'expliquer par l'hydrodynamisme, plus puissant au voisinage de l'îlot exposé de Tany Kely que dans la baie abritée d'Ambanoro (NO). L'observation directe des fonds de sable de Tany Kely montre qu'il existe des ripple marks, souvent remaniés par la marée et la houle. On peut penser que ceux des microphytes qui ne sont pas intimement fixés aux grains de sable par des pédicules ou des coussinets muqueux, sont constamment mis en suspension par la houle et subissent un tri granulométrique qui les répartit préférentiellement aux creux des ripple marks ; ce tri serait encore plus efficace sur les organismes morts contenant des pigments dégradés. On peut faire état ici d'une corrélation négative ($r = -0,64$; $p \leq 0,01$) entre chlorophylle a et phéopigments et entre chlorophylle a et rapport D0430 / D0665 ($r = -0,60$; $p \leq 0,02$). Cette corrélation suggère qu'aux creux des ripple marks on observerait à la fois des taches de pigments dégradés et des minima de chlorophylle a comme le montre la disposition des isolignes (Fig. 17 a).

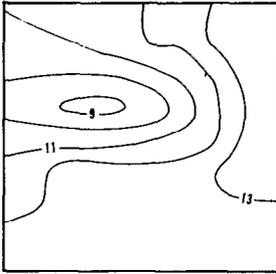
Dans le sable envasé au contraire, la surface du fond reste remarquablement stable donc uniforme. Il n'y a aucune corrélation

STATIONS	TK 1	NO	TK 2	TK 2	TK 3	TK 3
	28-10-69	17-2-70	28-10-69	11-6-69	28-10-69	28-2-70
PROFONDEUR	5 m		15 m		25 m	
FRACTION FINE (%)	0	17,3	0	0	10	7,5
MEDIANE (μm)	350	300	240	235	210	210
Chl. <i>a</i> ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	11,95 \pm 0,84	4,99 \pm 0,31	13,65 \pm 2,08	18,74 \pm 1,18	7,64 \pm 1,33	1,73 \pm 0,71
CV (%)	12,7	11,7	27,6	11,8	32,7	77,5
d	0,13	0,07	1,04	0,26	0,82	1,04
Ph \bar{e} o. ($\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$)	0,48 \pm 0,51	3,83 \pm 0,35	3,87 \pm 0,43	8,72 \pm 0,80	5,33 \pm 0,43	3,61 \pm 0,70
CV (%)	190,8	17,1	20,4	17,2	15,3	36,6
d	1,91	0,11	0,16	0,26	0,12	0,48
$\frac{D_{\phi} 430}{D_{\phi} 665}$	2,35 \pm 0,05	2,87 \pm 0,14	2,67 \pm 0,23	2,83 \pm 0,07	2,99 \pm 0,05	3,58 \pm 0,19
CV (%)	3,8	8,9	16,2	4,7	3,1	10,2
d	0,04	0,02	0,07	0,006	0,003	0,04

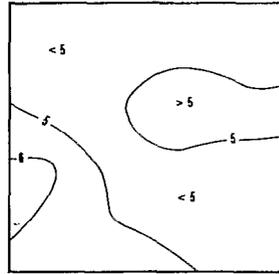
Tableau IX : Microrépartition des pigments à la surface des sédiments. Dans chaque station, 16 cases sur 1 m². $d = s^2/\bar{m}$; CV : $s \times 100 / \bar{m}$.

Chlorophylle a $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ sable sec

a

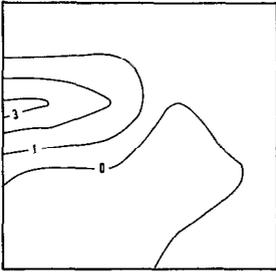


S : $\bar{m} = 11.95 \pm 0.84$

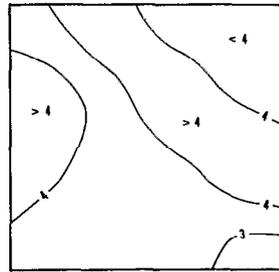


SV : $\bar{m} = 4.99 \pm 0.31$

Phéopigments $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ sable sec



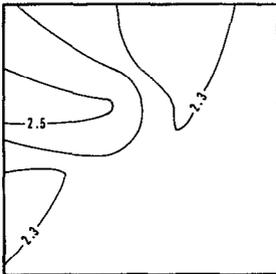
S : $\bar{m} = 0.48 \pm 0.51$



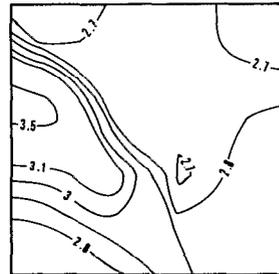
SV : $\bar{m} = 3.83 \pm 0.35$

Do 430

Do 665



S : $\bar{m} = 2.35 \pm 0.05$



SV : $\bar{m} = 2.87 \pm 0.14$

TK₁ 28.10.69

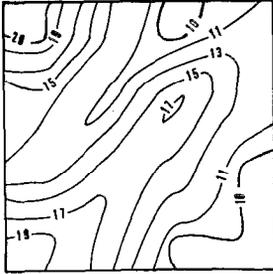
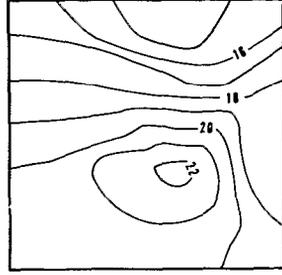
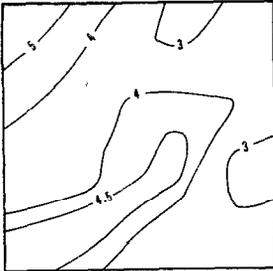
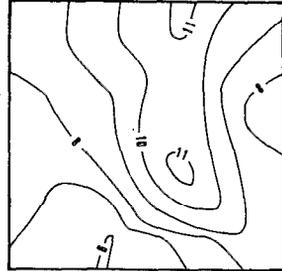
NO 17.2.70

Figure 17 : Microrépartition sur 1m^2 (16 échantillons) des valeurs des concentrations pigmentaires dans différents types de sédiments.

a = deux sédiments de granulométrie différente situés à 5m. TK₁ : S = sable ; NO : SV = sable vaseux.

Chlorophylle a $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ sable sec

(b)

S $\bar{m} = 13.65 \pm 2.08$ S $\bar{m} = 18.74 \pm 1.18$ Phéopigments $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ sable secS $\bar{m} = 3.87 \pm 0.43$ S $\bar{m} = 6.72 \pm 0.80$

Do 430

Do 665

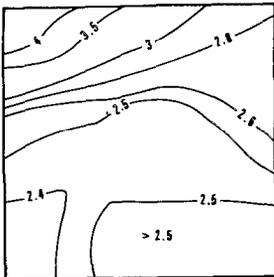
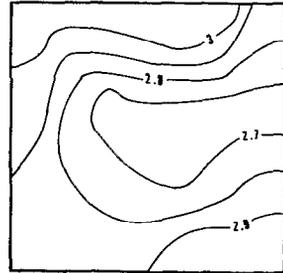
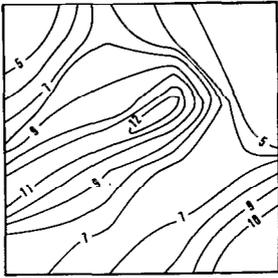
S $\bar{m} = 2.67 \pm 0.23$ S $\bar{m} = 2.83 \pm 0.07$ TK₂ 28.10.69TK₂ 11.6.69

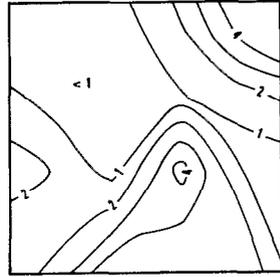
Figure 17 : b et c = deux stations identiques à des saisons

Chlorophylle a $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ sable sec

Ⓒ

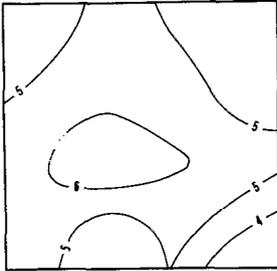


S $\bar{m} = 7.64 \pm 1.33$

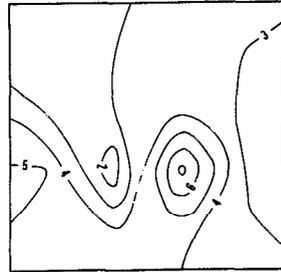


S $\bar{m} = 1.73 \pm 0.71$

Phéopigments $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ sable sec



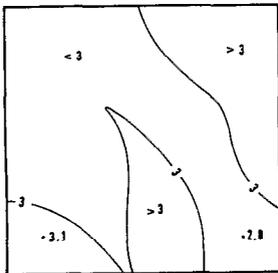
S $\bar{m} = 5.33 \pm 0.43$



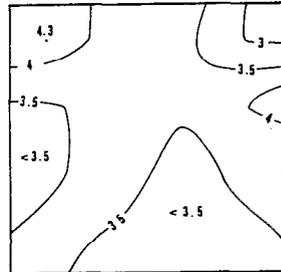
S $\bar{m} = 3.61 \pm 0.70$

Do 430

Do 665



S $\bar{m} = 2.99 \pm 0.05$



S $\bar{m} = 3.58 \pm 0.19$

TK₃ 28-10.69

TK₃ 28.2.70

.....différentes (TK2 : 15 m ; TK3 : 25 m).

entre les trois séries de valeurs. Je n'ai pas trouvé d'explication au fait que les valeurs obtenues pour le rapport D0430 /D0665 (amplitudes de 0,8 sur SV ; 0,2 sur S ; CV : 8,9 contre 3,8 %) ne confirment pas l'hypothèse de l'hétérogénéité plus grande sur le sable agité. Remarquons cependant que d est plus petit (0,02 sur le sable vaseux que sur le sable (0,04).

4.2.1.3. Résultats à 5 m, 15 m et 25 m le même jour (Partie gauche des Figures 17 a, b, c).

La comparaison des répartitions pigmentaires sur ces trois sédiments sableux à médiane granulométrique décroissante et à fraction fine nulle sauf à 25 m (10 %) montre que, pour la *chlorophylle a* :

- l'amplitude des variations atteint successivement $4 \mu\text{g.g}^{-1}$ (9 à 13) en TK1, $10 \mu\text{g.g}^{-1}$ (10 à 20) en TK2, $7 \mu\text{g.g}^{-1}$ (5 à 12) en TK3.
- d a les valeurs suivantes dans le même ordre : 0,13 ; 1,04 ; 0,82.
- le coefficient de variation est de : 13 %, 28 %, 33 % (tableau IX).

On voit que, au regard de la chlorophylle a , le classement des stations de la moins hétérogène à la plus hétérogène est dans l'ordre 1, 3, 2 (1, 2, 3 si on considère le coefficient de variation).

Donc, pour la *chlorophylle a*, sur des fonds de sables exposés à un certain hydrodynamisme, étudiés le même jour à la fin de la saison sèche, l'hétérogénéité relative est la moins forte dans les faibles profondeurs et sur les sédiments les plus grossiers.

Ce classement des stations est également celui que donne le rapport D0430 / D0665 dont les valeurs sont extrêmement hétérogènes à la deuxième station (amplitude de variation 1,6), la troisième station revenant à un type plus uniforme.

A l'inverse, pour les *phéopigments*, le classement du moins hétérogène au plus hétérogène est 3, 2, 1 avec :

- des amplitudes de variation de $2 \mu\text{g.g}^{-1}$ (4 à 6) en TK3, $2 \mu\text{g.g}^{-1}$ (3 à 5) en TK2, $3 \mu\text{g.g}^{-1}$ (0 à 3) en TK1.
- des valeurs $s2/\bar{m}$ de 0,12 ; 0,16 et 1,91.
- des coefficients de variation de 15 %, 20 % et 191 %.

Ce classement s'explique par le fait qu'une "tache" de matériel dégradé a statistiquement plus de poids sur un fond comme TK1 (Fig. 17a, TK1, phéopigments) où il n'y a presque pas de phéopigments ($\bar{m} = 0,48 \mu\text{g.g}^{-1}$) que dans les deux autres stations où les moyennes sont plus élevées (\bar{m} : 3,87 et $5,33 \mu\text{g.g}^{-1}$).

Quant à la répartition de la chlorophylle a , l'explication du classement (valeurs plus hétérogènes en profondeur) peut être recherchée

également dans l'*hydrodynamisme* avec une apparente contradiction par rapport aux déductions du paragraphe précédent (4.2.1.2.) : à 15 et 25 m, les effets des courants de marées et des vagues sont moins perceptibles qu'à 5 m. Donc à 15 et 25 m, les ripple marks n'apparaissent qu'au cours d'évènements relativement exceptionnels tels que tempêtes ou grandes marées d'équinoxe ; ils ne sont pas remaniés fréquemment comme à 5 m par l'action des vagues. Une certaine hétérogénéité de répartition des concentrations en chlorophylle *a*, donc des végétaux vivants, peut se manifester en TK2 et TK3 dans ces sillons relativement stables.

A 5 m (TK1), les ripple marks sont mouvants et il en résulte une uniformisation relative par rapport aux fonds plus profonds, moins nette cependant que celle qui est observée à la même profondeur sur un fond presque vaseux (NO). Ce fond est largement couvert, à cette profondeur, d'un "tapis" de microphytes accompagnés de pigments dégradés plus abondants qu'en TK1 du fait de la plus grande stabilité du fond. En TK1 la chlorophylle *a* est abondante également mais les microvégétaux vivants ne sont pas visibles sous forme de "voiles". Ils sont intimement fixés aux grains de sable et en général de plus petite taille qu'ailleurs. Ces faits ont été observés pour les diatomées par de nombreux auteurs notamment ROUND (1965 b), MUNRO et BROCK (1968), GRØNTVED (1960), BURKHOLDER *et al.* (1965) et très souvent par moi-même.

Notons enfin que l'examen des corrélations entre les différents types de pigments à chaque station permet d'étayer certaines hypothèses.

Ainsi, alors qu'à la première station (TK1) on a conclu, du fait des corrélations négatives entre chlorophylle *a* et autres pigments (phéopigments, caroténoïdes pour D0430 /D0665), à la présence de taches détritiques là où il y a moins de chlorophylle *a*, dans la deuxième station (TK2), il existe une corrélation positive ($r = +0,86$; $p \leq 0,001$) entre chlorophylle *a* et phéopigments, perceptible sur les schémas (figure 17 b, partie gauche) et aucune corrélation avec le rapport D0430 /D0665.

Comme il y a relativement peu de phéopigments par rapport à la chlorophylle *a* ($\text{Chl.}a / \text{Chl.}a + \text{Phéo.} = 0,78$) on peut penser que le matériel détritique est concentré dans des creux de ripple marks stables, donc riches aussi en végétaux vivants. A la troisième station (TK3) on n'a trouvé aucune corrélation. Les schémas montrent pour les phéopigments et le rapport pigmentaire (Fig. 17 c, partie gauche) une tendance à l'uniformisation. Bien entendu toutes ces hypothèses ne pourront être définitivement confirmées ou infirmées que par des études de la microrépartition des microphytes eux-mêmes.

4.2.1.4. Résultats à 15 et 25 m en d'autres saisons (Partie droite des figures 17 b, c).

L'examen d'autres groupes de résultats modifie les premières hypothèses. En comparant les cinq groupes de données concernant les stations TK (tableau IX), on aboutit à des conclusions contradictoires si l'on ne tient pas compte de la saison. Ainsi, les valeurs de chlorophylle α , des phéopigments et du rapport pigmentaire paraissent, en juin 1969, en TK2, beaucoup moins hétérogènes qu'en octobre de la même année (valeurs inférieures de d et de CV). Mais si en juin 1969 à 15 m les valeurs de chlorophylle α paraissent plus régulièrement réparties qu'en TK3 en octobre, les valeurs des concentrations en phéopigments et du rapport pigmentaire restent un peu plus hétérogènes qu'en TK3 (17,2 % et 4,7 % contre 15,3 % et 3,1 %). Il faut remarquer que toutes les concentrations pigmentaires moyennes de juin en TK2 sont supérieures à celles d'octobre et on verra plus loin que pour la chlorophylle α elles correspondent à un maximum saisonnier. De plus, juin correspond également à une période de faibles marées, donc on peut admettre aussi que cette saison est propice à une relative uniformisation des répartitions de microphytes.

Quoi qu'il en soit, si l'on compare toutes les valeurs de d pour la chlorophylle α , le classement des stations en deux groupes reste valable, qui montre une moindre hétérogénéité à 5 m que dans les fonds plus profonds.

Il reste à comparer entre elles les deux stations de 25 m (TK3), l'une étudiée en octobre à la fin de la saison sèche et l'autre en février, à la fin de la saison des pluies (Fig. 17 c). Les concentrations pigmentaires moyennes sont nettement plus faibles en février qu'en octobre.

L'hétérogénéité est plus grande en février dans les trois catégories pigmentaires, que l'on considère les coefficients de variation ou les indices d : *en cette fin de saison de pluies*, les concentrations en chlorophylle α sont faibles, ce qui est logique, la lumière ayant été très diminuée par la turbidité de l'eau pendant plusieurs semaines (cf. première partie), si bien que l'on retrouve deux traits déjà évoqués plus haut :

1°) l'accumulation de pigments dégradés en amas localisés accentuant l'hétérogénéité ;

2°) le "poids statistique" élevé que prennent quelques valeurs pourtant peu élevées de chlorophylle α sur un fond par ailleurs assez pauvre.

4.2.1.5. Conséquences pratiques

Ces analyses de la microrépartition et les comparaisons d'hétérogénéité d'un sédiment à l'autre nous permettent de juger de l'importance des variations de valeurs à l'échelle du m^2 . L'amplitude des variations des concentrations pigmentaires à cette échelle montre la difficulté d'obtenir des résultats significatifs par des carottages isolés qui représentent en général une surface de quelques cm^2 et peuvent se situer sur une "tache" ou à côté d'une "tache de microphytes" dans des sédiments du type TK2 ou TK3 par exemple.

En TK1, le 28.10.69, la moyenne de chlorophylle a sur $1 m^2$ est de $11,9 \mu g.g^{-1}$ et nous verrons plus loin (étude des carottes) que ce même jour, une carotte de $5,7 cm^2$ de section prise au hasard nous donnait dans la partie superficielle une valeur de $9,4 \mu g.g^{-1}$ seulement (Fig. 18 a) ce qui correspond à une valeur faible sur l'ensemble du m^2 (Fig. 17 a en haut à gauche). Certes, deux ou trois carottages, dans ce type de stations peuvent donner un ordre de grandeur valable des concentrations, mais les résultats ainsi obtenus pourraient plus difficilement servir à des comparaisons de concentrations d'une saison à l'autre ou d'un type de sédiment à l'autre. C'est pourquoi j'ai réservé le carottage aux études de répartition des pigments en épaisseur et choisi pour les autres types de travaux de donner de nombreux coups de pelle répartis sur des surfaces d'environ 1 à $2 m^2$ jusqu'à remplir des récipients de $250 cm^3$ environ, compromis entre le volume des flacons et le temps de plongée disponible au fond.

La conclusion que l'on peut tirer de cette étude est que *l'échantillonnage doit être d'autant plus abondant que les sites sont plus exposés à l'hydrodynamisme mais surtout à des agitations épisodiques.*

Notons pour terminer qu'il serait intéressant d'examiner la répartition des valeurs pigmentaires à une plus petite échelle, celle de la dimension des microphytes (dizaines ou centaines de microns) ou à plus grande échelle, celle de la dimension d'un "voile" de certaines cyanophycées par exemple (quelques mètres).

4.2.2. Variabilité verticale au sein du sédiment

4.2.2.1. Introduction

Bien que j'aie expliqué plus haut les raisons pour lesquelles je me suis limitée en général à la pellicule superficielle du sédiment pour l'étude des variations régionales et saisonnières (3.2.1. p. 100) il était nécessaire de connaître, dans quelques cas au moins, la répartition des paramètres pigmentaires au sein du sédiment. En effet, faute de connaître cette répartition, on ne peut estimer les valeurs qu'atteindrait la biomasse végétale rapportée à l'unité de surface et intégrant toute la chlorophylle *a* existante et susceptible de participer à la production primaire.

Précisons que les carottages ont été effectués à la main, en plongée, pour minimiser les perturbations à l'interface eau-sédiment.

J'examinerai ici les résultats obtenus à partir de 26 carottages : 12 proviennent des stations de la radiale de Tany Kely (Figures 18 : a, 4TK1 ; b, 3TK2 ; c, 3TK3 et 2TK4) ; 8 sont des carottages effectués aux quatre stations de la radiale d'Ampasindava en mai et en août 1970 (Figures 18 : d, e) ; 4 ont été effectués le 23.4.70 aux stations de la radiale d'Ambaro (Figure 18 f) et enfin les 2 dernières proviennent du canyon du Banc de l'Entrée le 29.4.70 à 35 m et 83 m (BC1 et BC2 : Figure 18 g).

4.2.2.2. Comparaison des stations de Tany Kely entre elles.

Si l'on considère les quatre stations sableuses de Tany Kely toutes saisons confondues (Fig. 18 a, b, c), il apparaît au premier coup d'oeil que l'*histogramme d'abondance de la chlorophylle a* (partie gauche de l'histogramme de chaque carotte) est d'épaisseur de plus en plus réduite quand la profondeur des stations augmente : ainsi l'extension verticale de ce pigment qui n'est que de quelques cm à 38 m (TK4) atteint 16 cm à 5 m (TK1) le 12.8.70 par exemple en passant par 6 cm à 25 m (TK3) et 10 cm à 15 m (TK2). On notera donc que, des stations les plus profondes aux moins profondes, la couche de chlorophylle de surface d'abord très individualisée (TK4, TK3) tend à perdre son caractère "pelliculaire" en TK2 et TK1, stations dans lesquelles le remaniement hydrodynamique se fait davantage sentir, surtout à 5 m comme on l'a déjà vu dans le chapitre précédent (4.2.1.).

La quantité de phéopigments au contraire (partie droite des histogrammes), augmente avec la profondeur aussi bien en surface que

dans l'épaisseur des carottes.

Le rapport $\text{Chl.}a/ \text{Chl.}a + \text{Phéo.}$ fait bien ressortir cette évolution :

- à 5 m (TK1), on observe une valeur proche de 1 (prédominance nette de la chlorophylle a) à la surface et parfois jusqu'à 8 ou 10 cm d'épaisseur (12.8.70) ; seule la carotte du 6.6.70, en début de saison sèche, contient moins de chlorophylle a (rapport = 0,68).

- à 15 m (TK2), le rapport reste voisin de 0,5 (équilibre entre les deux catégories pigmentaires) jusqu'à disparition de la chlorophylle a vers 10 cm.

- à 25 m (TK3), les phéopigments prédominent dès la surface même lorsque, le 12.8.70 par exemple, ils sont moins abondants qu'à d'autres saisons dans la pellicule superficielle (valeurs du rapport 0,2 ou 0,3).

- à 38 m (TK4), les valeurs de phéopigments sont, dès la surface, 5 à 10 fois supérieures à celles de la chlorophylle a .

La répartition des valeurs du rapport D0430/D0665 indice, nous l'avons vu, de l'importance relative des caroténoïdes et de la chlorophylle c par rapport à la chlorophylle a suit une loi inverse de celle du rapport $\text{Chl.}a/ \text{Chl.}a + \text{Phéo.}$ comme le montrent nettement les graphiques (Fig. 18 a, b, c, h).

- valeurs un peu supérieures à 2 en TK1 en surface, augmentant jusqu'à 6 quand la chlorophylle diminue.

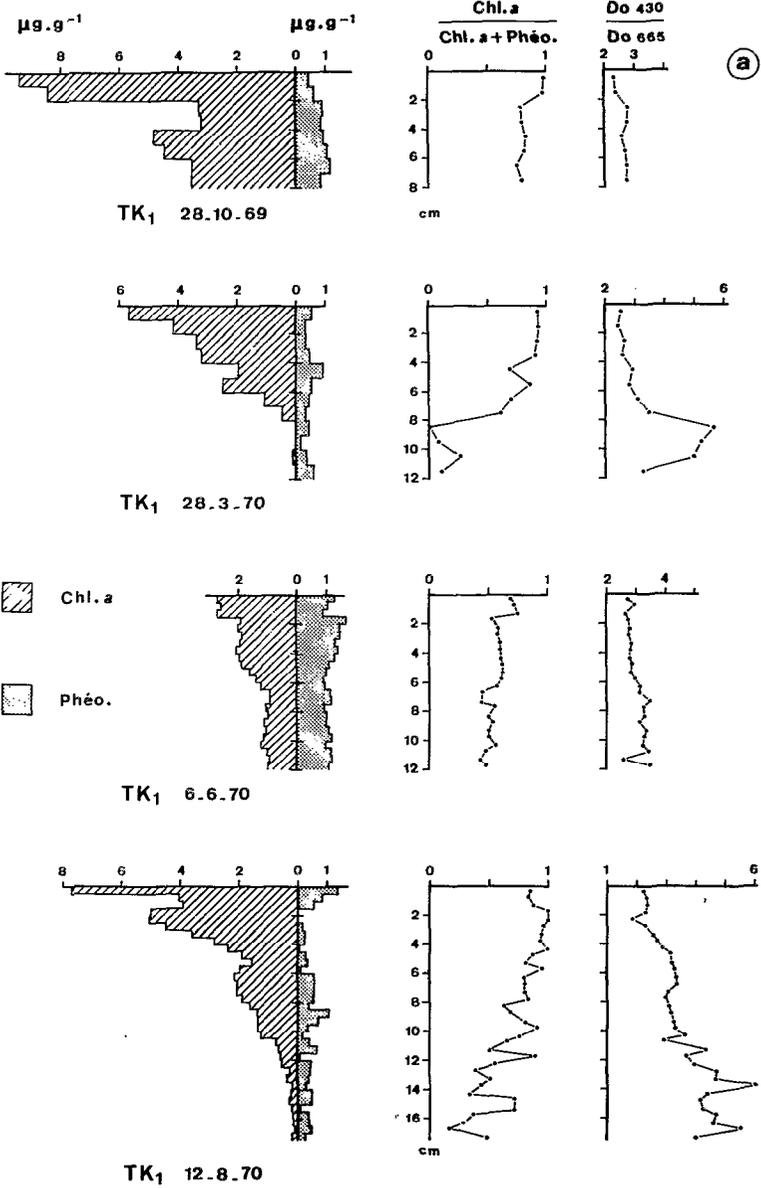
- valeurs voisines de 3 en TK2 en surface, atteignant parfois 7 ou 8 à 8 cm de profondeur.

- en TK3, valeurs de 3 et 4 en surface, s'accroissant jusqu'à 6 ou 7 à 8 cm de profondeur.

- en TK4, 4 en surface, 5 ou 6 à 4 cm de profondeur.

La répartition de ces deux rapports n'a rien de surprenant puisque leur valeur se trouve surtout influencée par la teneur en chlorophylle a qui agit en sens inverse sur les deux types de rapport (surtout au numérateur dans le premier, surtout au dénominateur dans le second).

Les constatations relatives à la répartition des divers pigments ou rapports sont à rapprocher de la décroissance de la taille des grains de sable (médianes : 350, 250, 210, 140 μm) et de l'accroissement du pourcentage de fraction fine dans les sédiments (0 à 22 %, cf. tableau IV). Pour les stations considérées cela signifie : décroissance progressive de l'hydrodynamisme, très important, nous l'avons dit, dans les hauts niveaux, donc diminution des échanges à l'interface eau-sédiment.



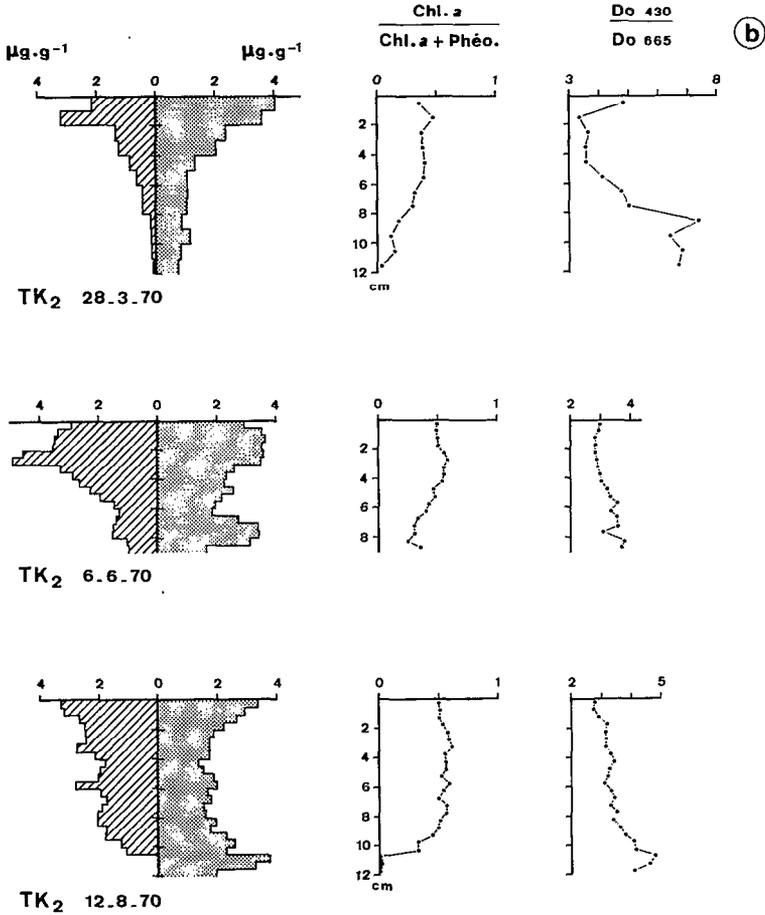


Figure 18 : Répartition des concentrations pigmentaires au sein des sédiments (carottes de 2,7 cm de diamètre, tranches de 0,5 ou 1 cm d'épaisseur).

a, b : 12 carottes des stations
TK1, TK2, TK3, TK4.

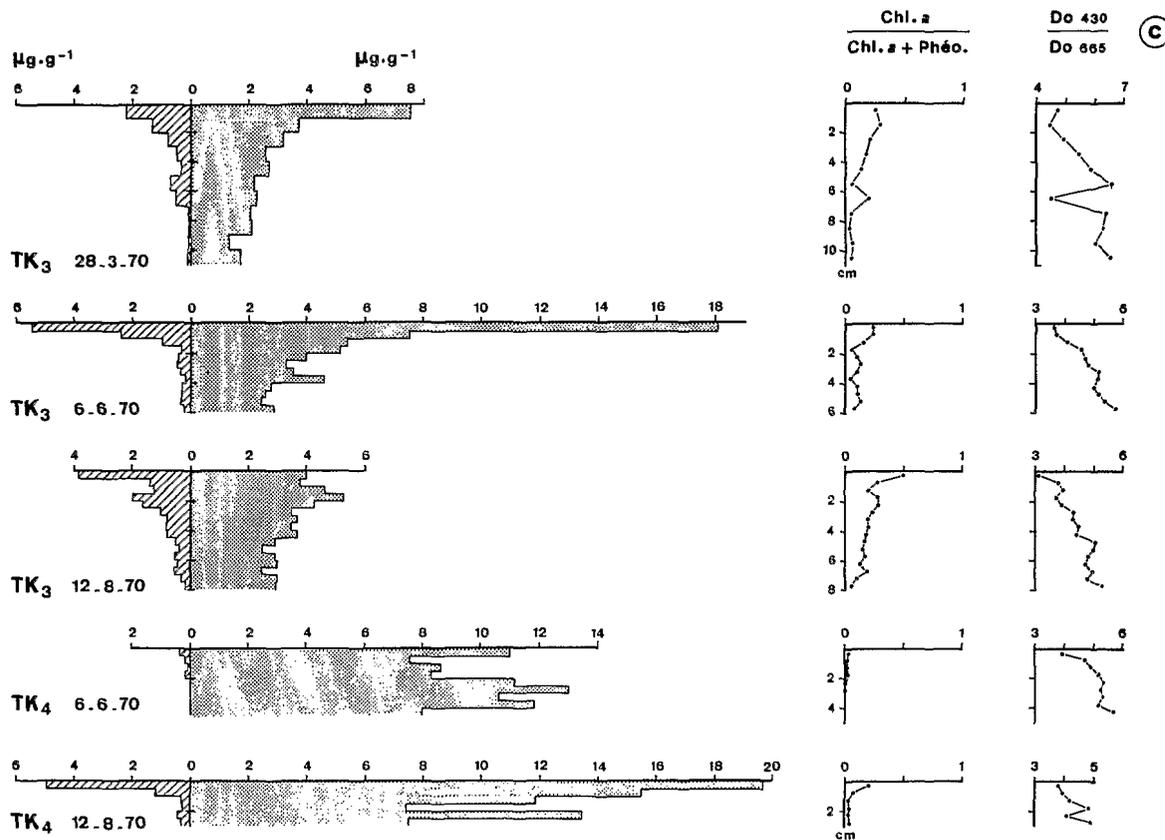


Figure 18 - c : 12 carottes des stations TK1, TK2, TK3, TK4.

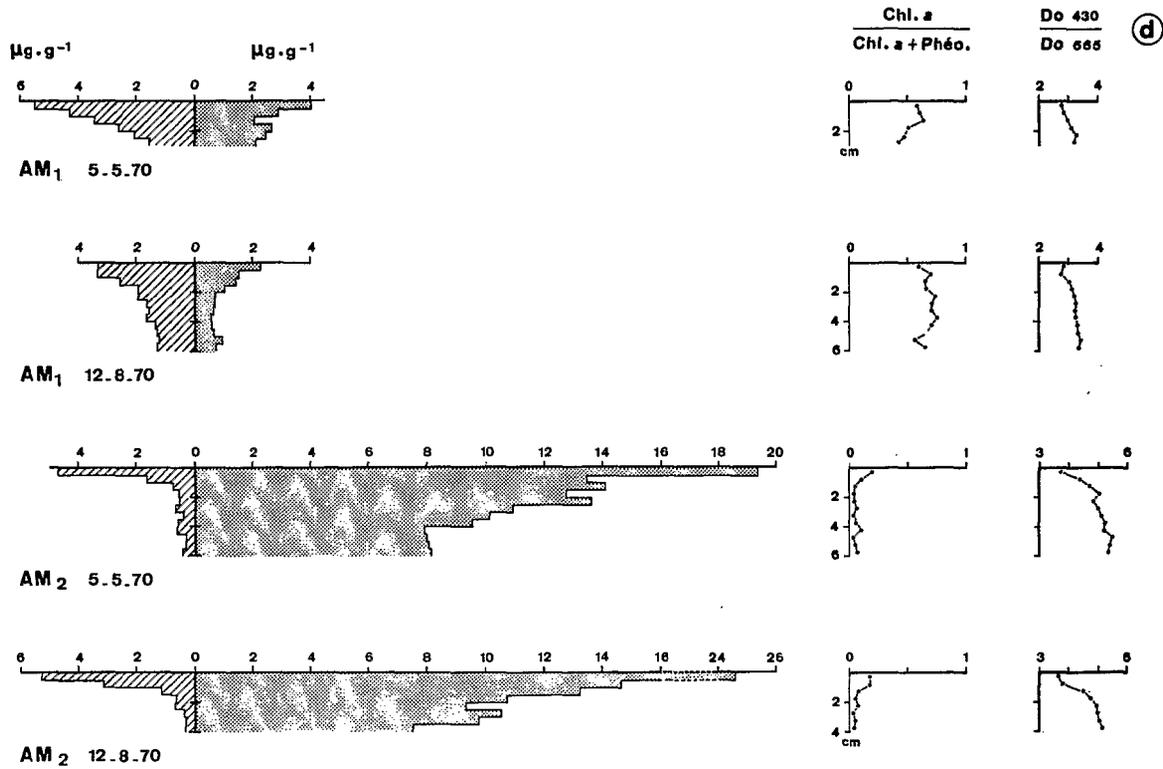


Figure 18 - d : 8 carottes des stations AM1, AM2, AM3, AM4.

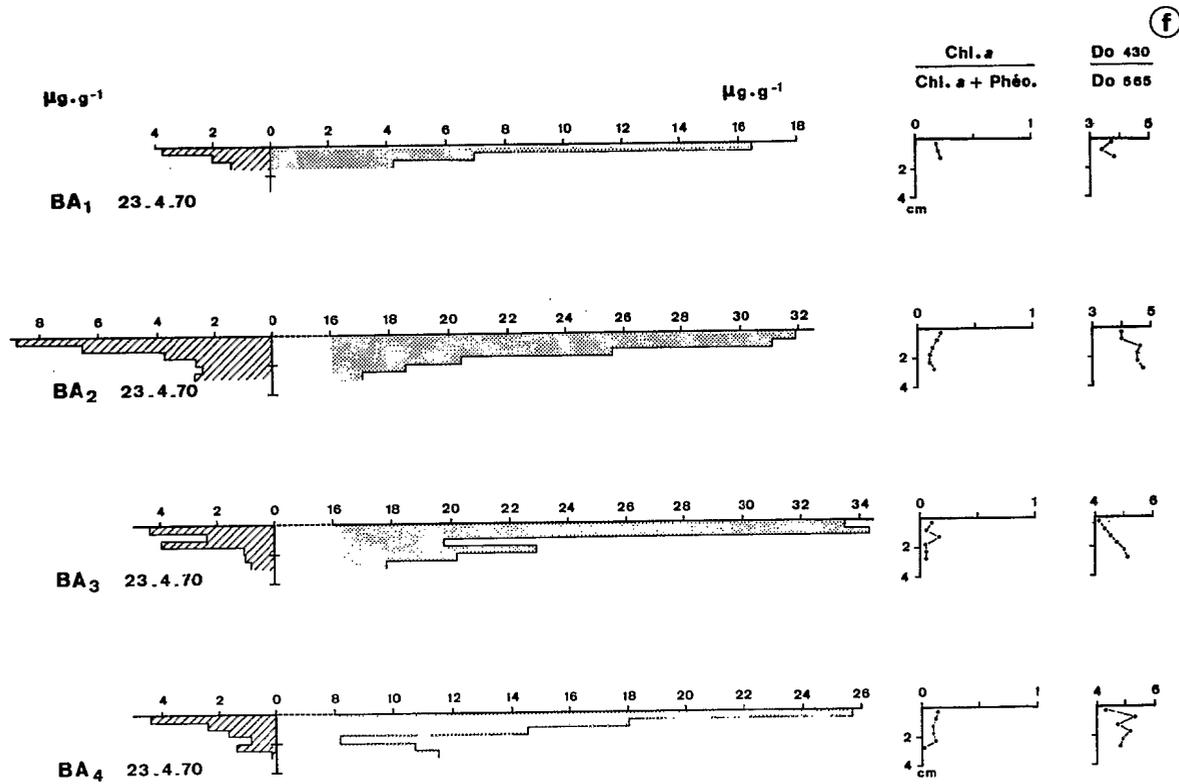


Figure 18 - f : 4 carottes des stations BA1, BA2, BA3, BA4.

g

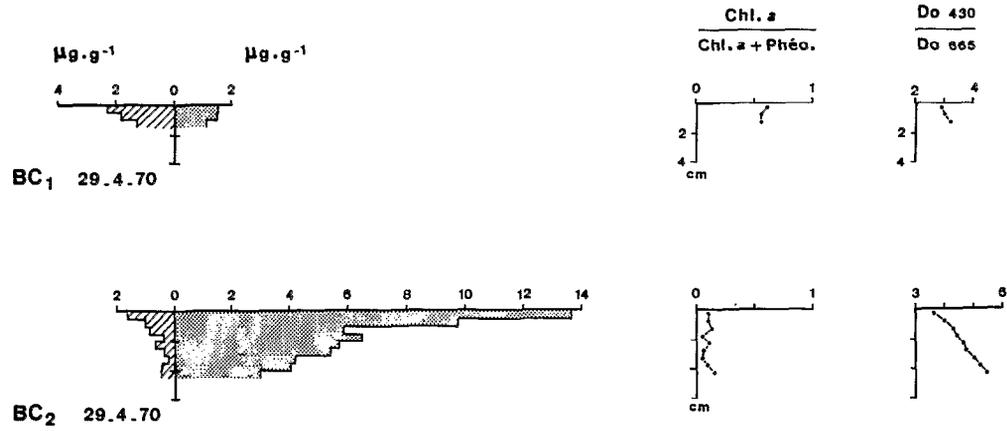


Figure 18 - g : 2 carottes du canyon du Banc de l'Entrée
BC₁ : 35 m ; BC₂ : 83 m.

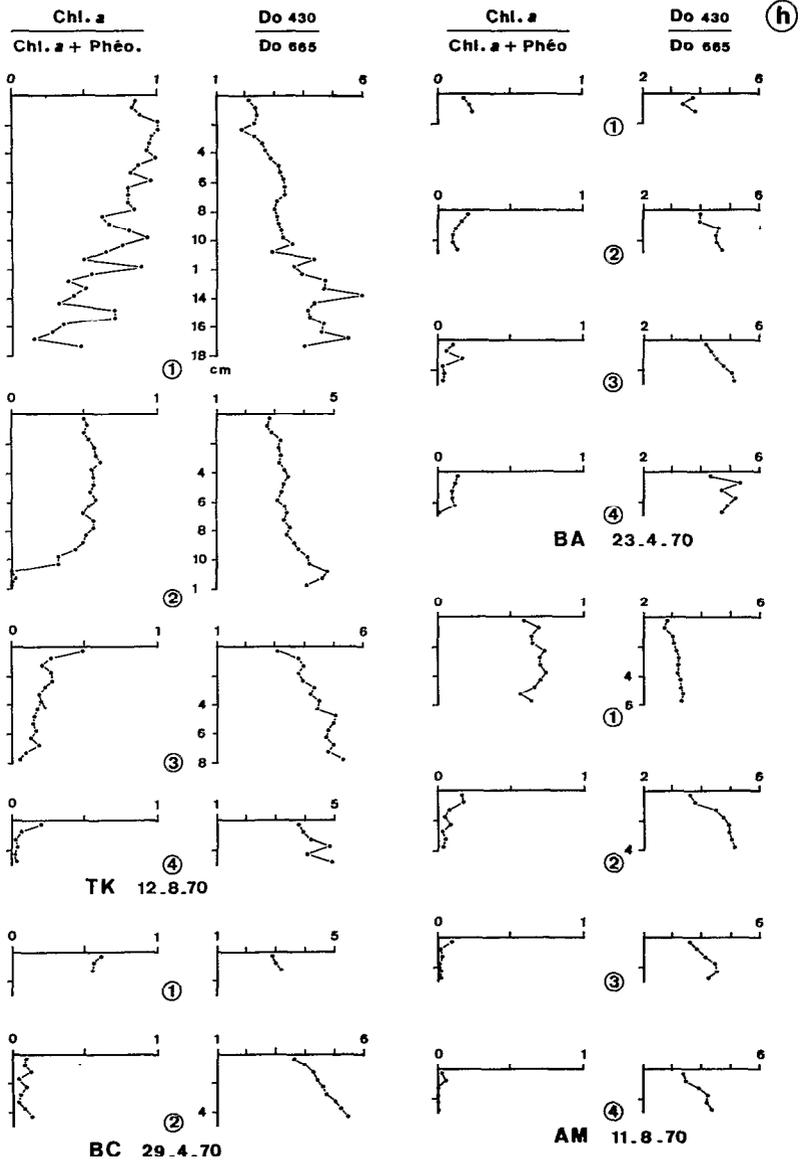


Figure 18 - h : récapitulation des graphes concernant les rapports pigmentaires.

Le sujet des variations saisonnières des concentrations pigmentaires en surface sera abordé plus loin ; on peut remarquer ici que les trois histogrammes du 28.3.70 (TK1, TK2, TK3. Fig. 18 a, b, c) montrent une épaisseur de chlorophylle a moins importante qu'aux autres dates dans les mêmes stations (TK1, 8 cm seulement ; TK2, 6 à 8 cm ; TK3, 4 à 6 cm, différence moins nette, pellicule superficielle moins marquée que dans les deux autres cas).

C'est aussi la sortie au cours de laquelle les rapports D0430/D0665 ont été les plus élevés précisément au niveau, dans la carotte, où la chlorophylle a disparaît. Cette journée de mars 1970 se situe presque à la fin de la saison des pluies et correspond dans le cycle annuel à une période plutôt pauvre en chlorophylle a .

Le 6.6.70, les résultats des stations TK1 et TK2 indiquent un certain brassage des sédiments puisque la forme de l'histogramme est assez massive. En TK3 par contre, la stratification des phéopigments et de la chlorophylle a donne un histogramme à base très large ; la quatrième station (TK4) est très pauvre en chlorophylle a à cette date. Tout se passe comme si, à la suite de mouvements des masses d'eau d'une certaine intensité (courants de la saison des pluies) il y avait, à l'accalmie, une accumulation à la surface du sédiment, du matériel chlorophyllien et en particulier des pigments dégradés à cette profondeur de 25 m, la station plus profonde (38 m) restant de surcroît très pauvre en chlorophylle.

Le 12.8.70, le même phénomène paraît s'être décalé vers la quatrième station : c'est jusqu'à la troisième qu'un brassage des sédiments est visible sur les histogrammes. La base large n'apparaît qu'à 38 m. On peut supposer que ce décalage est dû à un brassage vertical accru des masses d'eau et donc du matériel mis en suspension pendant les grandes marées.

4.2.2.3. Autres stations

Il reste à comparer les carottes des quatre stations sableuses à celles de quelques autres biotopes très différents.

Les figures 18 (d, e) concernent les carottes obtenues en mai et en août 1970 sur la radiale d'Ampasindava, et la figure 18 (f), les quatre stations d'Ambaro en avril 1970.

Il faut rappeler ici que, en toute rigueur, seules les trois stations d'indice 1 (TK1, AM1, BA1) sont comparables entre elles, étant toutes trois situées aux environs de 5 m de profondeur.

A - En examinant les 3 stations situées à 5 m (TK1 : 18 a, AM1 : 18 d, BA1 : 18 f) on constate d'importantes différences et une progression dans la forme des histogrammes :

- massifs en TK1 avec prédominance de la chlorophylle a .
- s'amenuisant progressivement à partir d'une base symétrique par rapport au 0 en AM1 (Chl. a / Chl. a + Phéo. = 0,6).

- complètement aplati en BA1 par diminution rapide de l'extension des deux pigments dans l'épaisseur du sédiment ; phéopigments prédominants ($\text{Chl.}a / \text{Chl.}a + \text{Phéo.} = 0,2$).

Le rapport D0430/D0665, à peine supérieur à 2 en TK1, approche de 3 en AM1 et de 4 en BA1.

La faible extension de la chlorophylle a en épaisseur en BA1 peut être attribuée à un hydrodynamisme faible qui explique aussi la présence d'une fraction fine non négligeable voisine de 7 % alors qu'elle est nulle en TK1 et de 4 % en AM1 (médianes granulométriques : TK1, 350 μm ; AM1, 290 μm et BA1, 375 μm).

Il existe une similitude de forme entre l'histogramme de BA1 et celui de la station sableuse la plus profonde TK4, le 12.8.70, date à laquelle il montre aussi une accumulation de phéopigments en relation avec l'abondance de fraction fine.

B - BA2 et TK2 (10 et 15 m ; 18 f et 18 b) présentent des histogrammes totalement différents : alors que les concentrations en chlorophylle a et en phéopigments sont fortes en surface sur la vase de BA (médiane : 54 μm ; fraction fine 55 %) avec une prédominance des phéopigments, l'épaisseur concernée est plus faible ; on voit décroître rapidement les concentrations d'un demi-centimètre à l'autre dans l'épaisseur de la carotte.

Le rapport $\text{Chl.}a / \text{Chl.}a + \text{Phéo.}$ est en moyenne de 0,5 en TK2 sur plusieurs centimètres d'épaisseur alors qu'il est voisin de 0,2 en BA2 dès la surface. D0430/D0665 est voisin de 3 en TK2 et de 4 en BA2 alors que la chlorophylle a en surface est plus abondante en BA2 qu'en TK2.

C - On peut encore comparer entre elles les stations TK3 (25 m), AM2 (25 m) et BA3 (21 m) sur les figures 18 c, d, f. Le 28.3.70 et le 12.8.70, les histogrammes de TK3 sont dans la catégorie "massive" (peu étalés à la base) à cause des concentrations relativement faibles en phéopigments. Par contre le 6.6.70, l'histogramme aplati est tout à fait comparable aux deux histogrammes de AM2, ces deux derniers échantillons étant cependant plus riches en phéopigments dans l'épaisseur du sédiment que TK3 et, à cet égard, plus proches de sédiments comme ceux de TK4 (38 m) et BA4 (30 m) qu'il faut rattacher à ce groupe

(8 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de phéopigments à 4 cm sous la surface). Autre point commun dans ces 5 cas : la valeur du rapport D0430/D0665 se situe en surface entre 3 et 4,5 et croît rapidement sous la surface jusqu'à des valeurs de 5 et 6.

Notons que dans ce groupe (TK3, TK4, AM2, BA3, BA4) seule la station TK3 possède une fraction fine peu abondante : 8 % seulement ; au contraire, elle est de 22 % en TK4, 86 % en BA3, 83 % en BA4, 47 % en AM2.

D - Dans *Les deux fonds vaseux de 40 et 60 m* (AM3 et AM4 ; fraction fine : 56 et 54 % ; médianes : 45 et 25 μm ; Fig. 18 e) on observe des histogrammes totalement dissymétriques et aplatis : peu de chlorophylle α , confinée au centimètre superficiel ; des concentrations de phéopigments très importantes dans la couche superficielle et relativement fortes aussi dans l'épaisseur du sédiment. Il s'agit, bien sûr, de fonds peu soumis à l'hydrodynamisme mais où se produit par contre une forte sédimentation.

Comme pour les stations de la baie d'Ambaro, on peut expliquer ces histogrammes et l'abondance de phéopigments et de caroténoïdes par le fait que les baies reçoivent les apports terrigènes des fleuves à la saison des pluies : ces baies, notamment la baie d'Ambaro, peu profonde, fonctionnent comme un piège à particules fines qui colmatent la maille du sédiment. Les produits de dégradation de pigments chlorophylliens ont alors quelques chances de ne pas être autochtones.

E - *Les deux carottes* prélevées au fond du *canyon du Banc de l'Entrée*, dans les sables fins, à 35 et 83 m (Fig. 18 g) paraissent devoir être classées plutôt dans le groupe des stations de Tany Kely malgré des fractions fines non négligeables (22 et 24 %) et des médianes faibles (82 et 80 μm).

BC1 dont la profondeur est comparable à celle de TK4, renferme peu de chlorophylle α mais aussi très peu de phéopigments, d'où un rapport $\text{Chl.}a / \text{Chl.}a + \text{Phéo.}$ de 0,6. Le caractère le plus remarquable est la faible valeur du rapport D0430/D0665 : 2,8 valeur tout à fait comparable à celles des sédiments de 5 m (Fig. 18 h).

Quant à la carotte BC2, elle contient à cette profondeur importante, une quantité non négligeable de chlorophylle α . L'observation

microscopique des sédiments à l'état frais a permis de voir de très nombreux microphytes vivants, diatomées et cyanophycées. Ce sédiment est assez remarquablement pauvre en phéopigments compte tenu de la profondeur (cf. par exemple AM4 60 m Fig. 18 e). Ces deux stations, BC1 et BC2, dont les carottes donnent des résultats assez particuliers, ne surprendront pas cependant : l'aspect des histogrammes correspond aux types de sédiments soumis à un fort hydrodynamisme ce qui est le cas en effet dans ce fond de canyon balayé de puissants courants qui remanient fortement et fréquemment les sédiments.

F - En conclusion, la forme plus ou moins trapue des histogrammes (ou l'allure du graphe représentant le rapport $Chl.a / Chl,a + Phéo.$) nous renseigne sur l'hydrodynamisme auquel sont soumis les sédiments et sur leur granulométrie.

La couche dans laquelle vivent les microphytes benthiques, couche qui contient donc de la chlorophylle *a* fonctionnelle ou susceptible de fonctionner si les organismes sont ramenés à la lumière, représente plus de 10 centimètres d'épaisseur dans les hauts niveaux (5 m) et les sables plus profonds soumis à un certain hydrodynamisme.

L'épaisseur de cette couche décroît quand la profondeur d'immersion des stations augmente ou quand, à profondeur égale, l'hydrodynamisme décroît, ce qui coïncide avec un accroissement de la fraction fine.

Si l'on ramène les concentrations pigmentaires à une unité de surface en tenant compte de toute l'épaisseur concernée, on a donc en général les plus fortes valeurs de chlorophylle *a* dans les sédiments de mode agité.

La répartition est inverse dans le cas des phéopigments : maxima sur les fonds les plus calmes et les plus profonds.

Ces conclusions ont déjà été avancées (PLANTE-CUNY, 1977 b) à partir de comparaisons entre des carottes de la lagune d'Abidjan et quelques carottes de la région de Nosy-Bé.

4.2.2.4. Comparaison des concentrations pigmentaires en surface et sur certaines épaisseurs (Tableau X).

Si l'on prend en compte toute l'épaisseur de carotte étudiée dans les quelques exemples précédents, on obtient la concentration totale au m^2 .

Le tableau X récapitule les données des 26 stations, c'est-à-dire les résultats obtenus par raclage (0,5 cm) et par carottage (5,7 cm^2 , épaisseurs indiquées dans chaque cas). L'épaisseur de carotte étudiée était limitée en général par la présence d'une couche réduite. Dans les sables agités (TK1) la couche réduite n'apparaissait pas, même à 18 cm (TK1, 12.8.70).

Les résultats du tableau X montrent que :

1°) Dans tous les sédiments, la présence de pigments est observée bien au-delà de la pellicule superficielle même pour la chlorophylle a ; ce pigment pourtant ne peut "fonctionner" qu'en présence de lumière.

2°) Les sédiments les moins profonds et les plus grossiers étudiés ici (TK1, AM1, 5 m) sont ceux qui révèlent, en surface et en épaisseur, les plus fortes valeurs de chlorophylle a au m^2 associées aux plus faibles valeurs en phéopigments.

3°) A des profondeurs supérieures (9 m, AM1 ; 10 m, BA2 ; 15 m, TK2), les sédiments les plus grossiers et les plus remaniés par l'hydrodynamisme sont les plus riches en chlorophylle a (AM1 et TK2).

Ainsi par exemple, sur 3 cm d'épaisseur dans les 3 cas, on observe les résultats suivants ($mg.m^{-2}$).

	AM1	BA2	TK2
	9 m	10 m	15 m
	5.5.70	23.4.70	6.6.70
en surface	38,87	33,54	26,44
sur 3 cm d'épaisseur	114,47	45,21	110,62

On peut encore comparer deux sédiments prélevés deux jours consécutifs à des profondeurs voisines : TK3, 25 m, 12.8.70 et AM2, 23 m, 11.8.70. En surface on trouve en AM2 une concentration en chlorophylle a plus que double de celle de TK3.

STATIONS	Profondeur (m)	Chl. <i>a</i> Phéo. (raclage sur 1/2cm d'épaisseur)		épaisseur des carottes	Chl. <i>a</i> Phéo. (carottage)	
TK1 28 10 69	5	90,82	3,18	8 cm	601,94	103,07
TK1 28 3 70		43,60	3,92	12 cm	341,43	82,75
TK1 6 6 70		35,83	18,96	12 cm	218,63	162,21
TK1 12 8 70		27,26	15,10	18 cm	420,19	90,52
TK2 28 3 70	15	14,32	26,90	12 cm	141,85	269,10
TK2 6 6 70		26,44	29,08	9 cm	237,85	270,70
TK2 12 8 70		20,69	22,76	12 cm	234,94	273,19
TK3 28 3 70	25	13,87	47,01	12 cm	67,40	366,66
TK3 6 6 70		7,66	21,65	6 cm	48,08	306,77
TK3 12 8 70		13,19	35,32	8 cm	117,89	412,28
TK4 6 6 70	38	2,22	61,10	4,5cm	3,40	478,33
TK4 12 8 70	35	15,16	105,76	3 cm	19,15	291,56
AM1 5 5 70	9	38,87	33,16	3 cm	114,47	95,70
AM1 11 8 70	5	12,70	7,17	6 cm	150,36	76,96
AM2 5 5 70	25	16,12	73,25	6 cm	38,96	469,87
AM2 11 8 70	23	31,98	122,09	4 cm	36,73	351,63
AM3 5 5 70	41	7,04	96,05	3 cm	11,26	338,47
AM3 11 8 70	40	12,87	120,89	3 cm	9,89	281,07
AM4 5 5 70	60	3,07	92,92	3 cm	16,38	367,24
AM4 11 8 70	55	2,41	127,52	3 cm	10,38	435,07
BA1 23 4 70	6	18,80	53,39	1,5cm	32,40	117,22
BA2 23 4 70	10	33,54	102,46	3 cm	45,21	255,24
BA3 23 4 70	21	25,23	88,06	3 cm	25,94	305,01
BA4 23 4 70	29	15,28	103,66	3 cm	30,24	262,89
BC1 29 4 70	35	24,58	14,26	3 cm	51,86	38,65
BC2 29 4 70	83	3,69	44,74	4,5cm	30,45	315,89

Tableau X : Quelques exemples d'expression des concentrations en chlorophylle *a* et en phéopigments par référence à l'unité de surface à partir d'un raclage de faible épaisseur d'une part, ou d'un carottage de plusieurs cm d'épaisseur d'autre part. (Toutes les concentrations pigmentaires sont exprimées en $mg.m^{-2}$).

Mais si l'on considère les quatre premiers centimètres (seuls disponibles en AM2) on obtient les résultats suivants en $mg.m^{-2}$.

	TK3	AM2
	25 m	23 m
	12.8.70	11.8.70
en surface	13,19	31,98
sur 4 cm d'épaisseur	86,83	36,73

Cette répartition de la chlorophylle *a* permet de déduire que le potentiel photosynthétique représenté par ce pigment est plus grand dans les sédiments grossiers et agités que dans les sédiments fins et de mode calme, même si, en surface, la biomasse végétale est parfois nettement supérieure sur les vases.

En guise de conclusion à cette étude de la variabilité horizontale et verticale, je donnerai quelques résultats statistiques concernant la station TK1 le 28.10.69 :

	Chl.a	Phéo.
raclage dans 16 cases		
moyenne ($\mu g.g^{-1}$)	11,95	0,48
CV (%)	12,7	190,8
s^2 / \bar{m}	0,13	1,91
1er cm de carotte		
($\mu g.g^{-1}$)	9,39	0,43
moyenne sur les 8		
premiers cm de carotte	5,07	0,87
CV (%)	45	26
s^2 / \bar{m}	1,03	0,06

Les coefficients de variation (CV) ou les indices de dispersion des valeurs (s^2/\bar{m}) sont tous élevés.

Il est donc louable et fructueux de découper des carottes en tranches pour effectuer des extractions détaillées et connaître la quantité réelle de pigments à rapporter à l'unité de surface. STEELE

et al. (1970), RIZNIK et PHINNEY (1972 a), ODUM *et al.* (1958) par exemple ont eu cette préoccupation. Mais il ne faut pas négliger de partager aussi la surface en cases, c'est-à-dire de *tenir compte des variations spatiales à petite échelle.*

4.3. VARIATIONS DES CONCENTRATIONS PIGMENTAIRES A LA SURFACE DES SÉDIMENTS

4.3.1. Variations spatiales

4.3.1.1. Variations selon la profondeur des stations (Figure 19 et 21, tableau XI).

En groupant les différentes stations étudiées selon certaines profondeurs : 5 m, 15 m, 25 m, 40 m, 60 m, on obtient, à partir des moyennes annuelles et de leurs intervalles de confiance ($\bar{m} \pm t 0,05 s\sqrt{n}$), des graphes et leurs enveloppes représentées figure 19.

Les concentrations en chlorophylle a, indice de la présence d'organismes photosynthétiques, sont, pour cette région de Nosy-Bé qui jouit d'eaux très transparentes comme nous l'avons vu plus haut, un peu inférieures à 50 mg.m^{-2} jusqu'à la profondeur de 27 m, avec un maximum (52 mg.m^{-2}) qui se situe aux alentours de 15 m de profondeur.

Mais la comparaison des moyennes pour les 3 premiers groupes de stations (5 m, 15 m, 25 m) montre que ces moyennes (tableau XI : 43,87 ; 51,85 ; 41,01 mg.m^{-2}) ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre (seuil de 95 %). La moyenne des 112 premières données - les 3 premiers groupes confondus - donne, pour une profondeur moyenne de 14,25 m : $45,29 \pm 5,31 \text{ mg.m}^{-2}$ de chlorophylle a ; la moyenne des 73 premières données (2 premiers groupes), pour 9,42 m de profondeur moyenne est peu différente : $47,46 \pm 6,58 \text{ mg.m}^{-2}$.

On pourra donc considérer que la valeur de 45 mg de chlorophylle a par m^2 est une moyenne valable pour caractériser les fonds situés entre 0 et 30 m de profondeur.

La moyenne des valeurs de chlorophylle a concernant les fonds situés entre 28 et 50 m (tableau XI, 4ème colonne) est beaucoup plus faible : $9,80 \pm 3,48 \text{ mg.m}^{-2}$, mais le nombre de mesures est aussi plus faible. Quant au cinquième groupe (62,66 m de profondeur) la moyenne

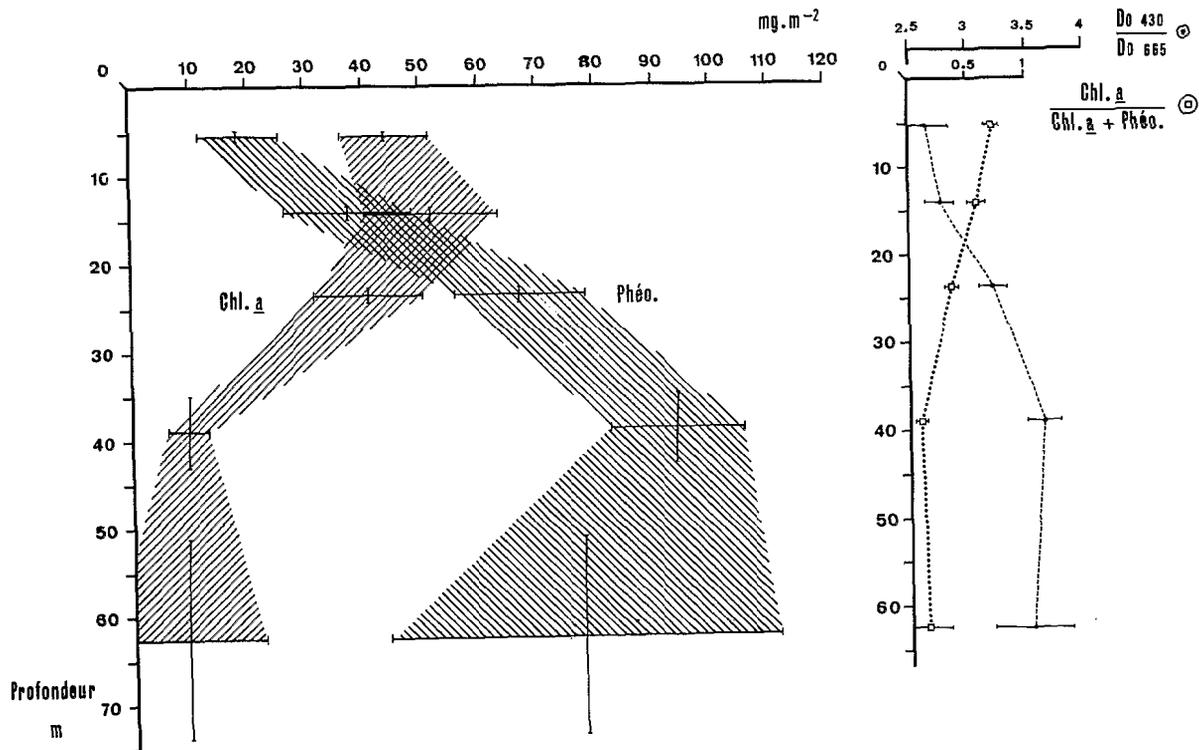


Figure 19 : Distribution moyenne selon la profondeur des stations, des concentrations en chlorophylle a fonctionnelle, en phéopigments, et des rapports $\text{Chl. a} / \text{Chl. a} + \text{Phéo.}$ et $\text{DO430} / \text{DO665}$ (143 stations entre 3 et 83 m).

	Stations voisines de 5 m	Stations voisines de 15 m	Stations voisines de 25 m	Stations voisines de 40 m	Stations voisines de 60 m
	entre 3 et 9 m (n = 39)	entre 10 et 16 m (n = 34)	entre 18 et 27 m (n = 39)	entre 28 et 50 m (n = 25)	entre 55 et 83 m (n = 6)
Profondeur (m)	5,48 ± 0,32	14,20 ± 0,60	23,69 ± 0,67	39,04 ± 3,74	62,66 ± 10,10
Fraction fine (%)	1,66 ± 1,41	8,95 ± 7,63	22,88 ± 9,74	44,50 ± 10,58	42,06 ± 18,53
Médiane (µm)	348 ± 25	212 ± 26	170 ± 28	80 ± 28	50 ± 42
Chlorophylle α :					
µg·g ⁻¹	6,10 ± 1,01	8,16 ± 1,74	7,04 ± 1,68	2,15 ± 0,74	1,85 ± 2,07
mg·m ⁻²	43,87 ± 7,47	51,85 ± 11,59	41,01 ± 9,29	9,80 ± 3,48	9,73 ± 13,19
Phéopigments :					
µg·g ⁻¹	2,63 ± 0,98	7,29 ± 3,06	13,52 ± 3,71	22,37 ± 4,65	18,50 ± 9,62
mg·m ⁻²	18,53 ± 6,80	37,50 ± 10,86	67,07 ± 10,96	94,06 ± 11,47	78,09 ± 33,46
Chl. α	0,72 ± 0,05	0,58 ± 0,07	0,36 ± 0,04	0,09 ± 0,02	0,13 ± 0,19
Chl. α + Phéo.					
Do 665 _o	1,50 ± 0,03	1,41 ± 0,05	1,25 ± 0,03	1,06 ± 0,02	1,09 ± 0,13
Do 665 _a					
Do 430					
Do 665	2,65 ± 0,21	2,76 ± 0,12	3,22 ± 0,11	3,65 ± 0,14	3,53 ± 0,33

Tableau XI : Distribution des concentrations pigmentaires à la surface des sédiments selon la profondeur des stations.

de $9,73 \text{ mg.m}^{-2}$ n'est pas significativement différente de celle du 4ème groupe.

En considérant les résultats obtenus sur l'ensemble des fonds de 5 à 60 m, excluant les mesures isolées à 65 et 83 m, on aboutit à la moyenne pondérée de $31,65 \text{ mg}$ de chlorophylle *a* par m^2 (pondération en fonction des aires respectives occupées par les fonds de 0 à 30 m et de 30 à 60 m^{*}).

L'ensemble des fonds meubles de 0 à 60 m représente la partie la plus importante (92 %) du plateau continental (jusqu'à l'isobathe de 100 m) au voisinage de l'île de Nosy-Bé (cf. Fig. 21).

Au-delà de cette profondeur de 60 m, on retiendra des valeurs inférieures à 10 mg.m^{-2} , et à la station la plus profonde, 83 m, la valeur de 3 mg.m^{-2} . Au-delà de 100 m de profondeur, la chlorophylle *a*, si elle existe, n'a pu être décelée par la méthode spectrophotométrique.

En ce qui concerne les phéopigments, les rapports $\text{Chl.}a/\text{Chl.}a + \text{Phéo.}$ et $\text{D0430}/\text{D0665}$, les moyennes entre groupes de stations (5 m, 15 m, 25 m) sont toutes très significativement différentes (seuil de 99 %) les unes des autres ; c'est pourquoi j'ai maintenu la représentation graphique de ces trois niveaux (Figure 19). Les moyennes obtenues pour les groupes de valeurs au voisinage de 40 m et de 60 m ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre ni pour les phéopigments, ni pour le rapport $\text{D0430}/\text{D0665}$.

Les concentrations en phéopigments partent d'une moyenne de 18 mg.m^{-2} environ à 5 m et s'accroissent régulièrement pour atteindre une moyenne de 94 mg.m^{-2} aux environs de 40 m.

Le rapport $\text{Chl.}a/\text{Chl.}a + \text{Phéo.}$ indique une prédominance générale de la chlorophylle *a* dans les hauts niveaux. A partir de 18 m de profondeur, ce rapport s'abaisse à des valeurs inférieures à 0,5 : 0,5 correspond à une valeur de 1,30 pour le rapport $\text{D0650}/\text{D0665}$.

La profondeur de 18 m est aussi celle à laquelle le rapport $\text{D0430}/\text{D0665}$ s'élève au-dessus de la valeur 3. Ces observations seront

* Mesure des aires par planimétrie entre 13°S et $13^{\circ}50'\text{S}$.
cf. Quatrième partie. 3. p. 253

reliées plus loin aux remarques concernant les variations de la production primaire avec la profondeur.

Cette répartition générale des valeurs moyennes en fonction de la profondeur dans la région de Nosy-Bé demande à être nuancée en fonction des divers types de sédiments considérés.

4.3.1.2. Variations locales : sables, vases, stations profondes (Figures 1, 20 et 21 ; tableaux XII et XIII)

J'ai donné au paragraphe 4.1. les valeurs moyennes concernant toutes les stations sableuses d'une part et toutes les stations vaseuses d'autre part, à une profondeur moyenne d'environ 18 m, c'est-à-dire sans tenir compte des stations de profondeur supérieure à 40 m (pp. 115 et 116).

On peut analyser les différences significatives observées entre ces deux types de sédiments en considérant les résultats moyens obtenus sur les trois radiales TK, AM et BA et dans les stations complémentaires. La figure 20 et le tableau XII font apparaître que les résultats de mesures de concentrations pigmentaires et plus particulièrement celles de la chlorophylle a , confirment le classement des radiales établi à partir des observations granulométriques d'une part et des mesures de pénétration lumineuse d'autre part.

Pour la chlorophylle a , aux environs de la profondeur de 5 m, les moyennes obtenues en TK1, AM1 et BA1 (45,77 ; 37,54 ; 46,92 mg de Chl. a .m⁻²) ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre (seuil de 95 %).

Mais à partir de 7 m de profondeur, les graphes concernant les radiales de Tany Kely et d'Ampasindava se séparent nettement de celui de la baie d'Ambaro et les stations TK paraissent les plus riches en chlorophylle a jusqu'à 20 m environ. Les moyennes pour les trois stations (TK1, TK2, TK3) ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre (82 mesures donnent une moyenne générale d'environ 48 mg.m⁻² entre 5 et 25 m).

On voit qu'à partir de 25 m environ, les valeurs observées dans les sables fins de TK3 et les vases sableuses de AM2 sont tout à fait équivalentes et passent de 45 mg.m⁻² environ à cette profondeur, à 10 mg.m⁻² environ à 40 m.

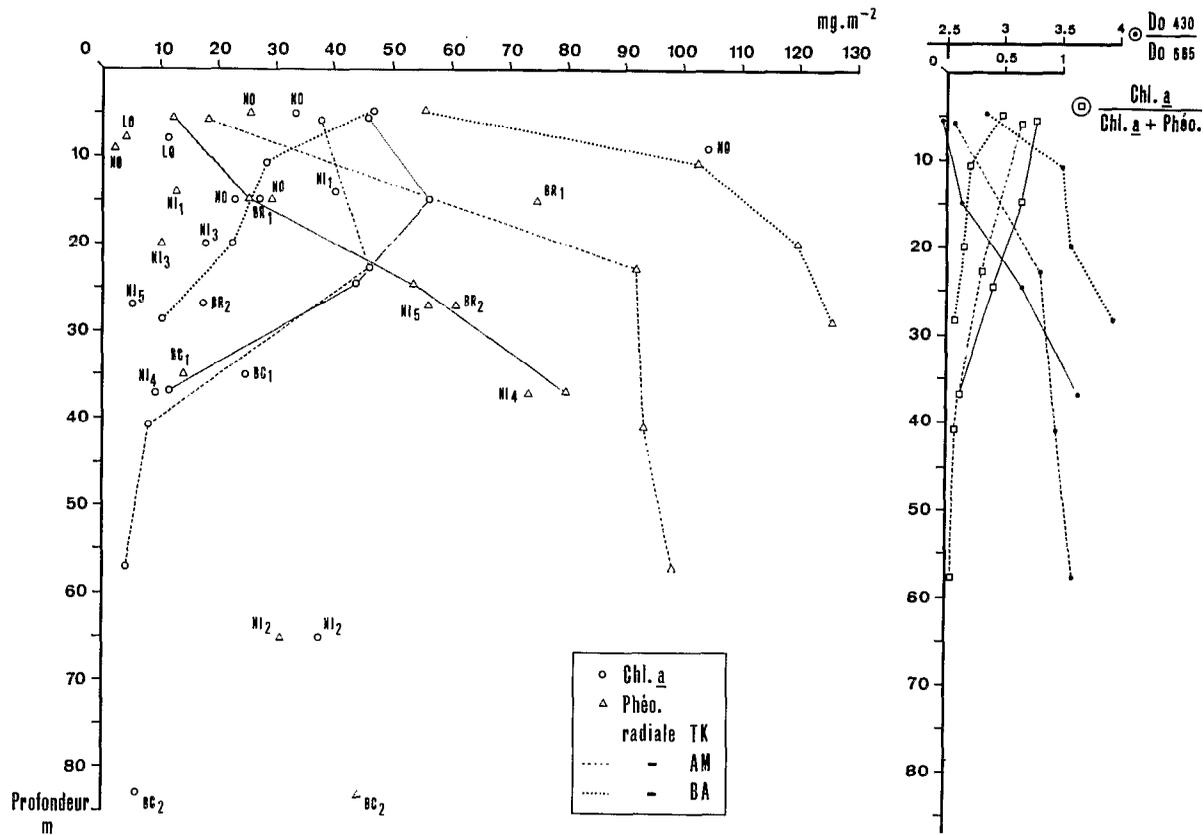


Figure 20 : Distribution selon la profondeur des stations, des valeurs pigmentaires le long des radiales TK, AM, BA (moyennes annuelles) et pour les stations isolées (LO, NO, NI, BR, BC).

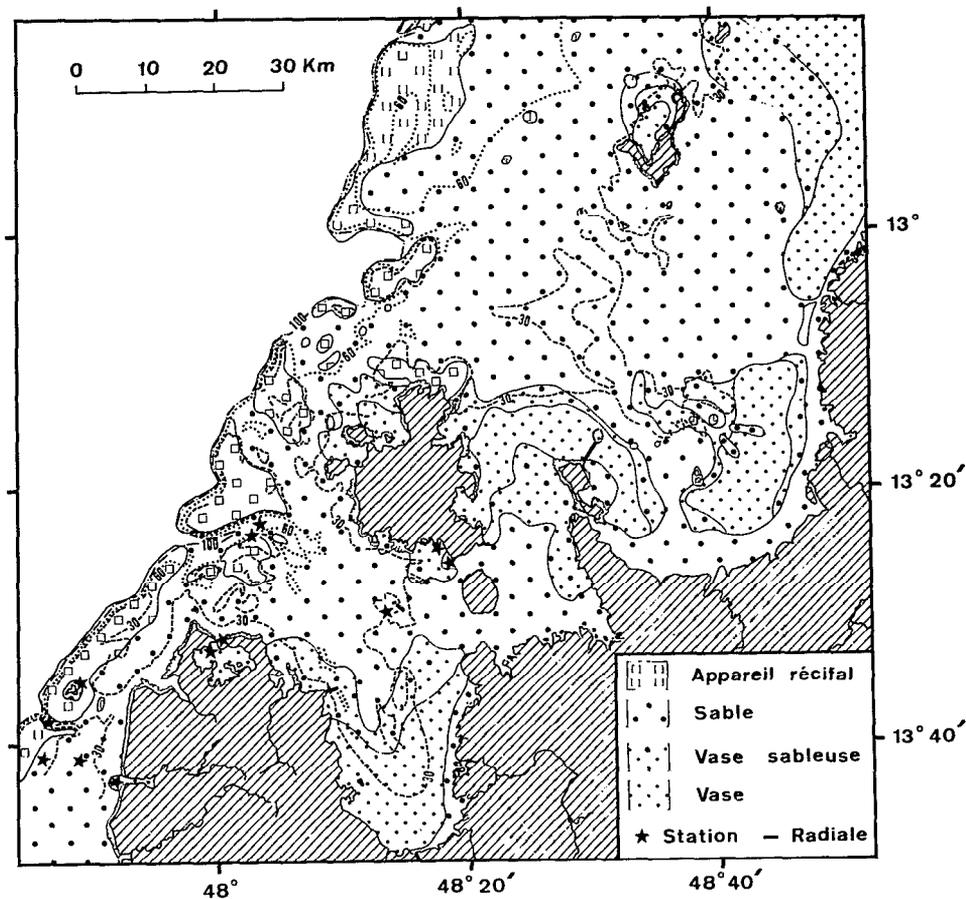


Figure 21 : Plateau continental de la région de Nosy-Bé : caractères sédimentologiques des fonds de 0 à 100 m où se situent les stations. En tireté, isobathe de 30 m ; en pointillé isobathe de 60 m (d'après DANIEL, DUPONT et JOUANNIC 1973).

	Radiale TK *				Radiale AM				Radiale BA				
	TK1	TK2	TK3	TK4	AM1	AM2	AM3	AM4	BA1	BA2	BA3	BA4	
n	28	27	27	12	4	4	4	4	5	5	5	5	
Profondeur (m)	5,50 ± 0,20	14,88 ± 0,22	24,52 ± 0,44	36,91 ± 1,02	5,75 ± 2,97	22,75 ± 2,85	40,75 ± 2,29	57,00 ± 2,52	4,80 ± 1,23	10,60 ± 1,00	20,00 ± 1,38	28,40 ± 2,08	
Fraction fine (%)	0 ± 0,32	0,37 ± 1,25	7,63 ± 1,25	21,57 ± 2,87	3,65 ± 5,80	46,52 ± 3,10	55,85 ± 15,30	54,22 ± 4,02	6,54 ± 8,55	55,24 ± 20,55	86,30 ± 6,99	82,66 ± 15,50	
Chlorophylle a mg.m ⁻²	45,77 ± 8,04	56,22 ± 12,98	43,68 ± 10,97	11,95 ± 6,64	37,54 ± 26,17	46,06 ± 51,52	8,09 ± 4,52	4,25 ± 2,60	46,92 ± 44,77	28,27 ± 17,60	22,53 ± 6,86	10,44 ± 9,25	
Phéopigments mg.m ⁻²	12,23 ± 2,86	25,49 ± 3,96	53,60 ± 7,20	79,74 ± 14,29	18,42 ± 15,26	91,83 ± 47,75	93,06 ± 28,53	98,16 ± 27,45	55,41 ± 47,44	102,32 ± 17,24	119,99 ± 32,66	125,96 ± 30,99	
Chl. a	0,77 ±	0,65 ±	0,41 ±	0,11 ±	0,66 ±	0,31 ±	0,07 ±	0,04 ±	0,48 ±	0,21 ±	0,15 ±	0,07 ±	
Chl. a + Phéo.	0,04 ±	0,05 ±	0,04 ±	0,05 ±	0,13 ±	0,16 ±	0,02 ±	0,02 ±	0,25 ±	0,08 ±	0,00 ±	0,05 ±	
Do 430	2,48 ±	2,62 ±	3,14 ±	3,63 ±	2,57 ±	3,30 ±	3,43 ±	3,58 ±	2,83 ±	3,49 ±	3,57 ±	3,93 ±	
Do 665	0,07 ±	0,06 ±	0,11 ±	0,17 ±	0,25 ±	0,52 ±	0,27 ±	0,25 ±	0,30 ±	0,29 ±	0,23 ±	0,59 ±	
			NO	LO	NI1	NI3	NI5	NI4	NI2	BR1	BR2	BC1	BC2
Profondeur (m)	5	9	15	8	14	20	27	37	65	15	27	35	83
Fraction fine (%)	17,30	0	0	0	0	0	90	45	11,70	67,20	18,80	22,00	23,80
Chlorophylle a mg.m ⁻²	33,31	104,21	23,00	11,35	40,21	17,99	5,11	9,36	37,69	27,22	17,69	24,58	3,69
Phéopigments mg.m ⁻²	25,40	2,36	29,49	4,04	12,67	10,25	56,08	73,31	31,16	74,94	60,98	14,26	44,74
Chl. a	0,57	0,97	0,44	0,74	0,76	0,63	0,08	0,11	0,55	0,26	0,22	0,63	0,08
Chl. a + Phéo.	0,57	0,97	0,44	0,74	0,76	0,63	0,08	0,11	0,55	0,26	0,22	0,63	0,08
Do 430	2,87	2,36	3,75	6,38	2,75	2,73	5,23	4,67	2,96	3,90	3,65	2,92	3,93
Do 665													

Tableau XII : Distribution des concentrations pigmentaires moyennes selon la profondeur des stations dans trois radiales (moyennes annuelles) et quelques stations isolées.

Enfin, le point atteint par la station la plus profonde de la radiale AM (60 m environ) montre la décroissance progressive des concentrations en chlorophylle α sur les fonds situés entre 30 et 60 m aussi bien sur les sables que sur la vase d'Ampasindava (Fig. 20).

L'exemple des deux stations les plus profondes, NI2 (65 m) et BC2 (83 m : Fig. 1, 20 et 21) montre que dans une zone plus ouverte encore sur le large, jouissant d'eaux très claires de type océanique, au fond de deux canyons dont le sable est balayé par des courants (canyon de Nosy Iranja et canyon du Banc de l'Entrée), les concentrations en chlorophylle α sont loin d'être négligeables : 37 mg.m⁻² à 65 m et 3 mg.m⁻² à 83 m (Tableau XII).

A l'opposé, dans la baie d'Ambaro (Fig. 1), située dans la zone néritique interne définie par FRONTIER (1966) et dont on a vu que les eaux sont en général plus troubles et les fonds plus vaseux, les concentrations en chlorophylle α tombent au-dessous de 30 mg.m⁻² dès la profondeur de 10 m et à 10 mg.m⁻² à 28 m, alors que cette valeur est caractéristique, nous l'avons vu, de la profondeur de 40 m pour les stations plus ouvertes sur le large.

La comparaison des valeurs obtenues dans les 3 groupes de stations situées au voisinage de 20 et 25 m sur chacune des 3 radiales (BA3, TK3, AM2) montre qu'à cette profondeur, pour la chlorophylle α , le facteur "granulométrie" a une importance moindre que le facteur "pénétration lumineuse", puisqu'en AM2, la fraction fine est relativement importante (46,5 % - vase sableuse - tableau XII) alors que la concentration moyenne en chlorophylle α est égale à celle de TK3 où la fraction fine est seulement de 7,6 %. Cette remarque se confirme à 38-40 m (22 % de fraction fine en TK4 et 56 % en AM3, concentrations équivalentes en chlorophylle α).

L'étude de la répartition des concentrations en *phéopigments* permet de justifier à nouveau cette classification en fonction de la turbidité des eaux et de la granulométrie, car les trois radiales se succèdent nettement dans l'ordre TK, AM, BA (Fig. 20), des valeurs les plus faibles aux plus fortes. On remarque que le graphe des valeurs de phéopigments en AM occupe, comme dans le cas de la pénétration lumineuse (Fig. 14 c) et des caractéristiques granulométriques (Tableau V), une position intermédiaire entre les sables de TK et les vases de BA.

De la même façon, le rapport $Chl.a/Chl.a + Phéo.$ est égal à 0,5 à 22 m de profondeur en TK, à 13 m en AM, à 4 m en BA et l'indice de diversité pigmentaire DO430/DO665 atteint la valeur de 3 en BA à 6 m, en AM à 16 m, en TK à 22 m (Fig. 20). Le matériel détritique (phéopigments, caroténoïdes) semble donc nettement plus abondant dans la baie d'Ambaro que sur les deux autres radiales. Ceci coïncide avec l'abondance de la fraction fine, elle-même due à l'apport des fleuves durant la saison des pluies. Un tel apport est nettement plus important et mieux capté dans cette baie peu profonde où se déverse le fleuve Ifasy, que dans les fonds plus éloignés des estuaires comme TK par exemple (Fig. 21).

Les quelques stations pour lesquelles je ne dispose que d'une seule évaluation de concentration pigmentaire dans l'année peuvent trouver place au voisinage des graphes relatifs aux trois radiales. Ainsi, NO à 5 m et à 9 m et LO à 8 m, NI1 et NI3 à 14 et 20 m sont des sables peu profonds dans lesquels le rapport $Chl.a/Chl.a + Phéo.$ est toujours supérieur à 0,5.

On retrouve cette prédominance de la chlorophylle *a* sur les phéopigments dans certains sables plus profonds mais soumis aux courants des canyons tels que BC1-35 m et NI2-65 m.

Par contre, les stations vaseuses telles que celles de la baie des Russes (ou baie d'Ambavotoby), BR1 et BR2 (15 et 27 m) et celles de l'embouchure du fleuve Bahamavamy, NI5 et NI4 (27 et 37 m), se rapprochent de celles de la radiale BA au regard de la chlorophylle *a*.

Les concentrations en phéopigments sont variables mais toujours nettement supérieures à celles de la chlorophylle *a*.

Notons enfin que c'est en NI4 et NI5, stations sablo-vaseuse et vaseuse relativement proches de l'isobathe de 100 m que l'on trouve les indices de diversité pigmentaires élevés de 5,23 et 4,67 (Tableau XII).

L'examen des corrélations entre les valeurs pigmentaires et les paramètres granulométriques à partir de l'ensemble des données, fait apparaître une corrélation positive ($r = +0,408$; $p \leq 0,001$) entre l'abondance de chlorophylle *a* et la médiane granulométrique et une corrélation négative ($r = -0,395$; $p \leq 0,001$) entre l'abondance de chlorophylle *a* et le pourcentage de fraction fine, ce qui confirme

la classification générale proposée précédemment d'après les moyennes annuelles : sédiments grossiers plus riches en chlorophylle *a* que les sédiments fins.

Cependant, comme le pourcentage de fraction fine augmente en général avec la profondeur ($r = +0,483$; $p \leq 0,001$) que la médiane granulométrique diminue tandis que la concentration en chlorophylle *a* diminue elle aussi, l'examen des *corrélations partielles* à différentes profondeurs aurait du permettre de confirmer ou d'infirmer cette relation générale.

En réalité, les couples de données de toutes les saisons considérées en 5 ensembles de stations : 5 m, 15 m, 25 m, 40 m, > 40 m, n'apparaissent pas liés par des relations significatives bien que les moyennes concernant les radiales TK et AM d'une part et BA d'autre part soient significativement différentes l'une de l'autre (sauf à 5 m).

Les corrélations entre "chlorophylle *a*" et "médiane" ou "chlorophylle *a*" et "fraction fine" n'émergent pas à cause de la grande dispersion des valeurs de chlorophylle *a* au cours des saisons d'une part et du nombre par trop inégal des couples de données sur les fonds de sables d'une part et sur les fonds de vase d'autre part.

Par l'étude des corrélations partielles avec un nombre de couples plus faible pour chaque niveau mais mieux réparti entre les divers types de fonds (meilleure distribution) j'ai obtenu à 15 m, des coefficients presque significatifs et à 25 m une corrélation négative significative entre chlorophylle *a* et fraction fine ($n = 22$; $r = 0,439$; $p \leq 0,05$). A 15 m, le nombre de couples est probablement trop faible (pas de données en AM). A 25 m, la corrélation est significative entre chlorophylle *a* et fraction fine mais non entre chlorophylle *a* et médiane : ce point est important car il permet de préciser la classification énoncée plus haut, *sédiments plus riches en chlorophylle a au fur et à mesure que la fraction fine diminue.*

En ce qui concerne les produits de dégradation de la chlorophylle *a* et le rapport D0430/D0665, les corrélations avec la fraction fine, dans tous les cas inverses de celles qui s'établissent avec la médiane granulométrique, sont beaucoup plus apparentes que dans le cas de la chlorophylle *a*.

Les coefficients de *corrélation entre fraction fine et les autres facteurs pigmentaires* se répartissent comme suit

(*** : $p \leq 0,001$; ** : $p \leq 0,01$) :

	Phéopigments	Chl.a/Chl.a + Phéo.	D0430/D0665
5 m	+ 0,689***	- 0,454**	+ 0,085
15 m	+ 0,953***	- 0,734***	+ 0,818***
25 m	+ 0,933***	- 0,615***	+ 0,455**
40 m	+ 0,904***	- 0,291	+ 0,212
60 m	+ 0,990***	- 0,782	+ 0,449

Profondeur des stations (m)	Phéopigments ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)	Rapport pigmentaire Do 430 / Do 665	Types de sédiments
320	0	7,58	sable très fin
730	0	non mesuré	sable fin
240	1,39	5,73	sable vaseux
610	0,63	5,80	sable fin ± vaseux
725	0,59	7,53	vase grise
450	0,87	6,55	vase beige
850	0,25	18,80	vase beige
950	0,37	13,78	vase beige
360	1,48	4,17	sable fin
740	0,38	6,38	vase beige

Tableau XIII : Traces pigmentaires dans des sédiments profonds.

Cette exploitation statistique montre que si, comme on l'a vu plus haut, la concentration en chlorophylle α est relativement indépendante de la taille des grains de sable et quelque peu liée au pourcentage de fraction fine, les *phéopigments* par contre sont très étroitement liés au pourcentage de fraction fine.

Le rapport D0430/D0665 l'est un peu moins en général sauf à 15 m et 25 m. On peut donc penser que si ce rapport est plus ou moins lié à la présence de caroténoïdes, ceux-ci ne sont pas autant que les *phéopigments*, un matériel uniquement détritique dépendant étroitement de la sédimentation des particules. Cette hypothèse serait valable au moins dans la zone euphotique où existe une production primaire due à des microphytes très variés renfermant ces caroténoïdes (cf. 2.3. pp. 96-99). Les coefficients de corrélation concernant le rapport $\text{Chl.}\alpha/\text{Chl.}\alpha + \text{Phéo.}$ et la fraction fine, négatifs et significatifs dans les 3 premiers niveaux, vont dans le sens de la conclusion concernant la répartition décroissante de la chlorophylle α et surtout la répartition croissante des *phéopigments* en fonction de l'importance croissante de la fraction fine.

Dans les stations nettement plus profondes, où il n'y a plus aucune trace de chlorophylle α , ni sans doute d'organismes photosynthétiques, le rapport D0430/D0665 prend probablement la signification d'un indice de caroténoïdes détritiques.

Le tableau XIII récapitule les résultats obtenus dans 10 stations profondes, entre 240 et 950 m de profondeur (Fig. 1), pour les *phéopigments* et le rapport pigmentaire. Ces résultats prouvent que les *phéopigments* sont encore présents sous forme de traces à des profondeurs importantes et que les caroténoïdes sont plus abondants qu'ailleurs dans le secteur qui va du canyon du Banc de l'Entrée jusqu'au canyon de Nosy Iranja (7,53 ; 6,55 ; 18,80 ; 13,78).

Ceci apparaissait déjà sur le plateau continental au-dessus de l'isobathe de 100 m (NI4, NI5, BC2, tableau XII : 4,67 ; 5,23 ; 3,93).

4.3.2. Variations temporelles

L'étude des variations temporelles des concentrations pigmentaires est abordée à partir des résultats obtenus dans les stations de

la radiale de Tany Kely dont la situation géographique, proche du Centre océanographique, permettait une étude plus fréquente que celle des autres stations.

On comparera les résultats obtenus plus épisodiquement en BA et AM (Fig. 24) avec le schéma général des variations saisonnières observé en TK (Fig. 23).

L'exposé des variations temporelles de paramètres biologiques tels que la chlorophylle *a* ou la production primaire conduit toujours à aborder le problème de la fréquence des observations.

À défaut d'études appropriées sur les microphytes benthiques, on sait cependant que chez les algues unicellulaires en général, le "temps de génération" est de l'ordre de 24 heures (WERNER, 1970 ; SOURNIA, 1974).

Cette multiplication rapide devrait conduire à effectuer des prélèvements très rapprochés dans le temps. Cependant, la biomasse, traduite ici par la concentration en chlorophylle *a*, intègre les variations en nombre de générations successives de microphytes. Elle représente un paramètre relativement stable d'un jour à l'autre comme nous allons le voir.

Remarquons aussi que la fréquence des sorties océanographiques est, comme chacun sait, un compromis entre un certain nombre de contraintes physiques, matérielles et humaines.

J'ai effectué une sortie mensuelle, quelquefois deux ou trois pendant 8 mois dans les 3 premières stations de la radiale TK ; puis j'ai pu ajouter une quatrième station plus profonde pendant les 9 mois suivants.

4.3.2.1. Variations journalières

Pour estimer l'importance relative de la variation d'un jour à l'autre par rapport à la variation entre stations, j'ai effectué, en parallèle à des expériences sur la production primaire, un échantillonnage quotidien dans les 3 premières stations : TK1, TK2, TK3 durant 6 jours consécutifs (Fig. 22) au début du mois de juin 1970 c'est-à-dire en saison sèche ; en choisissant cette saison, je pensais pouvoir appréhender plus sûrement le rôle des variations journalières de l'éclairement par exemple, car en saison des pluies, les variations des divers facteurs écologiques, température, salinité, éclairement, sont beaucoup plus brutales qu'en juin.

L'analyse de variance des concentrations en chlorophylle *a* dans les trois stations durant 6 jours montre dans le modèle croisé

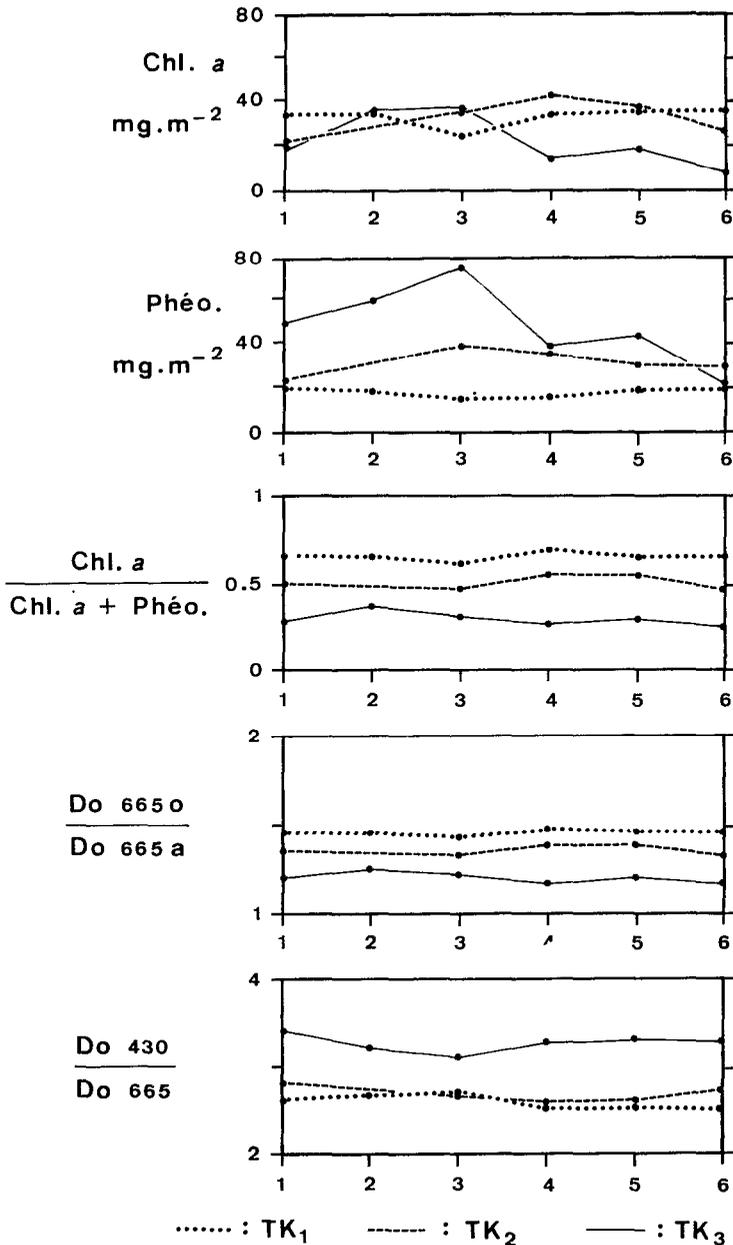


Figure 22 : Variations journalières, du 1 au 6-6-1970, des concentrations pigmentaires dans trois stations sableuses (TK1, TK2, TK3).

(Tableau XIV : a₁) qu'on ne peut rejeter l'hypothèse nulle, c'est-à-dire qu'il n'y a pas de différence significative entre les moyennes des valeurs de 6 jours dans chacune des stations, ni entre les moyennes de chaque jour pour les 3 stations.

En comparant les carrés moyens, il émerge une différence plus forte entre les stations qu'entre les jours.

C'est pourquoi j'ai analysé les valeurs dans un modèle hiérarchisé où le facteur "jour" serait subordonné au facteur "station". La valeur de F obtenue dans ce cas (Tableau XIV : a₂) ne nous permet pas de rejeter l'hypothèse d'égalité des moyennes entre stations.

Par conséquent, pour le paramètre "chlorophylle a", à la saison considérée (6 jours en saison sèche), il n'y a pas plus de différence entre les valeurs trouvées à trois profondeurs différentes (5, 15, 25 m) qu'entre les valeurs trouvées d'un jour à l'autre. On note aussi qu'il n'y a pas de corrélation significative entre les concentrations en chlorophylle a d'un jour à l'autre pour une station donnée et l'éclairement en surface d'un jour à l'autre.

Il y a une certaine "uniformité" entre les jours et entre les stations (Fig. 22). Evidemment des observations pendant une autre saison ou durant un plus grand nombre de jours pourraient conduire à des résultats fort différents.

Sans vouloir étendre la conclusion de cette analyse aux autres périodes de l'année, on pourra tout de même tenir compte de cette éventualité dans l'examen des variations saisonnières.

On pourrait donc penser qu'un échantillonnage à une profondeur moyenne, 15 m par exemple, suffirait à donner une valeur moyenne représentative des concentrations pigmentaires pour une zone de 0 à 30 m par exemple. Mais les autres paramètres pigmentaires ne répondent pas de la même façon que la chlorophylle à l'analyse.

Pour les phéopigments, l'analyse b (Tableau XIV) montre que les différences entre stations sont hautement significatives et qu'elles prédominent nettement sur les différences entre jours qui sont faibles. Le caractère dépendant des phéopigments vis à vis du facteur "station" montre bien son lien avec la granulométrie et l'hydrodynamisme. Bien que l'éclairement des jours ne soit pas chiffré ici, on notera la moindre dépendance des phéopigments vis à vis d'un tel facteur en rapport avec la succession des jours.

La comparaison des moyennes par paires montre une différence hautement significative entre les moyennes des stations TK1 et TK2, puis TK1 et TK3 alors qu'il n'y a pas de différence significative entre TK2 et TK3. C'est donc la station TK1, qui avec une moyenne nettement inférieure aux deux autres, contient ou retient le moins de phéopigments.

En TK2 et TK3 deux explications peuvent être avancées : ou bien les cellules vivantes de microphytes contiennent plus de produits dégradés qu'en TK1, ou bien les phéopigments se comportent comme des éléments fins détritiques qui sédimentent. Il y a peut-être association des deux interprétations.

Quant à l'indice D0430/D0665, les différences de ses valeurs entre stations sont très nettes alors que les différences entre jours sont insignifiantes (Tableau XIV, c). Cependant, entre les stations TK1 et TK2, la différence des moyennes au seuil de 95 % n'est pas

a- Chlorophylle a :a₁- Modèle croisé aléatoire à deux critères de classification.

Sources de variation	Degrés de liberté	Sommes des carrés des écarts	Carrés moyens	F
Facteur "station"	2	474,76	237,38	2,80 n.s.
Facteur "jour"	5	221,79	44,35	0,52 n.s.
Interaction	9	760,99	84,55	

a₂- Modèle hiérarchisé aléatoire à deux critères de classification.

Sources de variation	Degrés de liberté	Sommes des carrés des écarts	Carrés moyens	F
Différences entre stations	2	474,76	237,38	3,38 n.s.
Diff. entre jours dans les stations	14	982,78	70,19	

b- Phéopigments :

modèle croisé aléatoire à deux critères de classification.

Sources de variation	Degrés de liberté	Sommes des carrés des écarts	Carrés moyens	F
Facteur "station"	2	2771,66	1385,83	10,89 * *
Facteur "jour"	5	622,28	124,45	0,97 n.s.
Interaction	9	1145,37	127,26	

c- Do 430 / Do 665 :

modèle croisé aléatoire à deux critères de classification.

Sources de variation	Degrés de liberté	Sommes des carrés des écarts	Carrés moyens	F
Facteur "station"	2	1,57	0,78	390 * * *
Facteur "jour"	5	0,02	0,004	2 n.s.
Interaction	9	0,02	0,002	

Tableau XIV : *Analyse de variance sur les données pigmentaires concernant six jours consécutifs d'observation dans trois stations sableuses différentes par la profondeur.*

significative alors qu'elle est très hautement significative (même seuil) entre TK1 et TK3 et entre TK2 et TK3 (voir aussi Fig. 22).

Ce serait donc *au-dessous de 20 m*, à la troisième station, que s'observerait nettement, puisque les concentrations en chlorophylle *a* ne diminuent pas sensiblement nous l'avons vu, *une augmentation des caroténoïdes* soit par la présence de microphytes dotés d'un équipement pigmentaire particulier, mieux adapté aux conditions qualitatives et quantitatives d'éclairement en profondeur, soit par l'accumulation de ces pigments sous forme inerte comme dans le cas des phéopigments.

En conclusion, sauf dans le cas de la chlorophylle a et pour la saison considérée, les variations par stations sont nettement supérieures aux variations journalières.

Aussi, un échantillonnage mensuel par exemple, aura-t-il toutes chances de rendre compte des différences entre stations si elles existent, même si les valeurs absolues obtenues sont plus contestables que celles que l'on obtiendrait par un échantillonnage plus fréquent.

4.3.2.2. Variations saisonnières

A - Remarques générales

La figure 23 représente les variations des différents paramètres pigmentaires évalués dans les quatre stations de Tany Kely durant 17 mois consécutifs en 1969 et 1970 (9 derniers mois pour TK4). On est frappé par le fait que ces variations saisonnières sont peu évidentes.

Les quatre dernières séries de courbes qui concernent, en partie au moins, du matériel détritique, accusent peu de variations.

Les variations les plus nettes concernent les concentrations en *chlorophylle a* qui, au cours de la première année, montrent globalement :

- Une *augmentation* des valeurs de *juin à septembre*, la station TK2 étant nettement plus riche que les deux autres et la station TK3 marquant un certain retard par rapport aux deux autres. Cet accroissement a lieu durant la saison sèche (Fig. 4 b) c'est-à-dire quand les eaux sont claires et le niveau d'éclairement en surface élevé (Fig. 9, cercles blancs).

- Une *diminution passagère* de la chlorophylle *a* observée ensuite en *septembre et octobre*, qui peut être expliquée par les facteurs climatiques décrits par MAGNIER et PITON (1972). En effet, les courbes de distribution horizontale de la salinité (surface et fond) en baie

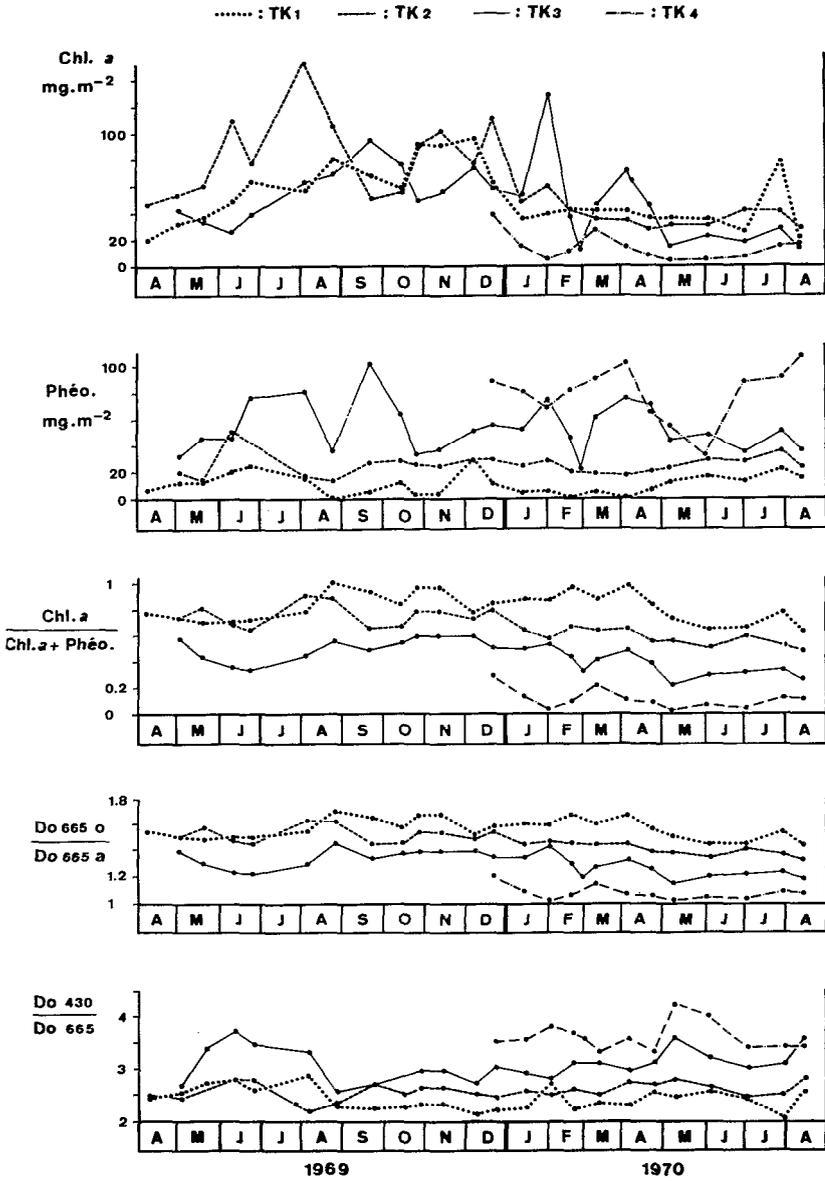


Figure 23 : Variations saisonnières des concentrations pigmentaires dans les stations de la radiale de Tany Kely.

d'Ampasindava de février 1969 à février 1970 montrent que des pluies épisodiques en septembre (p. 89, op. cité) avant la saison des pluies proprement dite, ont provoqué un apport d'eaux douces à l'embouchure du Sambirano à la fin de septembre, ce qui entraîne, nous l'avons vu dans la première partie, une certaine turbidité des eaux au voisinage de Tany Kely.

- Une *augmentation* des concentrations en chlorophylle *a* ensuite à la fin octobre, surtout en TK1 et TK2, pour atteindre en décembre des maxima coïncidant avec les maxima d'éclairement en surface : leur transmission sous l'eau n'est pas encore perturbée par la turbidité due aux apports d'eaux boueuses de la pleine saison des pluies (janvier).

- Des *valeurs stationnaires et assez basses* sauf à la troisième station qui atteint un maximum en février. C'est seulement en juillet 1970 qu'apparaîtra en TK1 une nouvelle remontée éphémère des valeurs, remontée qui commence à se dessiner aussi à la quatrième station : il faut noter que les valeurs de l'éclairement de surface sont basses à la fin de la saison des pluies 1970, particulièrement en mars et en mai-juin (Fig. 9). En outre, le premier semestre 1970 (Fig. 4 b) est beaucoup plus sec que le premier semestre 1969 : l'enrichissement des eaux en sels minéraux par les pluies a été moins marqué en 1970 qu'en 1969. Il n'a peut-être pas été suffisant pour permettre sur le fond des développements végétaux comparables à ceux de 1969 où "dès le mois de janvier, dans une eau de fond peu renouvelée, se constitue une poche riche en sels minéraux et pauvre en oxygène dissous..... (qui persiste) jusqu'à la fin juin" (MAGNIER et PITON, 1972). Ces auteurs ajoutent plus loin que "... à l'époque même de la disparition des anions azotés (juin-juillet) aucune poussée de phytoplancton n'a pu être mise en évidence, ce qui pourrait être dû au broutage". Nous pouvons ajouter que ce sont peut-être les microphytes benthiques, bien éclairés à cette saison, qui utilisent ces sels minéraux.

B - Analyse des variations station par station

On voit au premier coup d'oeil en comparant les figures relatives à la chlorophylle *a*, les phéopigments et le rapport D0430/D0665 que, dans le cas de la chlorophylle *a*, les graphes concernant TK1, TK2, TK3 s'entrecroisent souvent tout au long de l'année, tandis que dans le cas des phéopigments et de l'indice de diversité pigmentaire, les

trois stations restent toujours distinctes, ce qui confirme les résultats de l'étude des variations journalières.

Dans le cas de la *chlorophylle a*, c'est la deuxième station (TK2, 15 m) qui montre les valeurs les plus élevées : 109 mg.m⁻² en juin, 152 en août, 101 en novembre, 110 en décembre.

Les valeurs observées à la station de 5 m (TK1) augmentent plus régulièrement jusqu'aux maxima en début de saison des pluies (91, 90, 95 mg.m⁻²).

Quant à la troisième station, les concentrations restent très voisines de celles de la première jusqu'en septembre, moment où, avec un certain retard sur les deux premières stations, elles atteignent un pic de 94 mg.m⁻². Ensuite, les variations observées à cette profondeur de 25 m sont pratiquement inexplicables : pic très élevé (125 mg.m⁻²) au début de février alors que la transmission de l'énergie lumineuse est moins bonne qu'en décembre, et un nouveau pic en avril (69 mg.m⁻²) qui ne correspond à aucune variation à 5 ou 15 m.

A la quatrième station (35-38 m ; TK4), le maximum observé, 37 mg.m⁻², se situe aussi en décembre, période de la meilleure transmission de l'éclairement dans l'eau. Au début de mars, un léger pic de 25 mg.m⁻² peut être considéré comme une "suite", avec un certain décalage, des pics de février en TK2 et TK3 dans l'utilisation d'éventuels sels nutritifs dus au régime de la saison des pluies. Notons enfin que les valeurs obtenues dans cette quatrième station se différencient en général très nettement de celles des trois premières.

Pour les *phéopigments*, on constate que dans les deux premières stations, les valeurs sont nettement différentes les unes des autres tout au long de l'année (pas de recoupement des graphes). Il y a une certaine uniformité au cours des saisons dans ces deux cas.

Dans les sables de 5 m (TK1), on notera une certaine accumulation de *phéopigments* de mai à juillet en 1969 et 1970 ; en novembre et de janvier à avril les concentrations sont très basses. Ces deux dernières périodes coïncident avec les grandes marées d'équinoxe qui provoquent un hydrodynamisme important surtout dans les stations peu profondes, hydrodynamisme qui empêche l'accumulation des produits dégradés.

Dans la deuxième station (TK2) de telles variations n'apparaissent pas.

Dans les sables de 25 m par contre (TK3) les variations de concentrations en *phéopigments* sont très importantes pour des raisons peu évidentes. Les maxima en 1969 (76 ; 80 et 101 mg.m⁻²) se situent à la saison sèche ce qui est logique : il s'agirait d'une accumulation à la fin de la saison des pluies, à la suite de poussées phytoplanctoniques par exemple. En effet, ces pics ne sont pas décalés dans le temps par rapport aux pics de *chlorophylle a* trouvés sur le fond, donc il ne peut s'agir en totalité de produits de dégradation autochtones. D'autres pics sont concomitants de ceux de la *chlorophylle a* à la même station (début février, début avril).

A la quatrième station existent des concentrations en *phéopigments* toujours élevées sauf à la fin de la saison des pluies.

L'évolution différente dans le temps des concentrations en *chlorophylle a* et en *phéopigments* se traduit évidemment dans l'évolution du rapport $Chl.a/Chl.a + Phéo$. Mis à part l'hiver 1969, les quatre stations sont nettement distinctes sur ce graphique. A la première

station, on descend à des valeurs proches de 0,5 seulement, à la saison sèche et particulièrement en 1970. A 15 m il y a dominance de la chlorophylle α durant la saison sèche 1969 et le début de la saison des pluies, par contre en 1970, des valeurs inférieures à 0,5 ne sont pas rares. A 25 m, les deux saisons sèches sont marquées par des valeurs plus faibles qu'en saison humide (inférieures à 0,4). A 35 m, les variations du rapport reflètent essentiellement les variations de la chlorophylle α seule ce qui prouve que les phéopigments sont relativement stables.

J'ai représenté les variations du rapport *D06650/D0665a* pour montrer à quel point il suit les variations des graphes du rapport précédent et donc comment il a pu servir de point de départ, quand les calculs n'étaient pas terminés, à des comparaisons entre stations et entre saisons.

Le graphe des variations saisonnières du rapport *D0430/D0665* montre que la conclusion tirée de l'examen des variations journalières se confirme : les deux premières stations sont peu différentes l'une de l'autre au regard de cet indice, tandis que la troisième s'en distingue plus nettement.

Bien que l'amplitude des variations saisonnières soit assez faible, on remarquera que ces variations ne suivent pas exactement le schéma inverse de celles de la chlorophylle α : *les deux saisons sèches pourraient donc être plus riches en caroténoïdes*, surtout à la première station (mai à août) *que la saison humide*. Cette tendance est accentuée à la troisième station, et en 1970, à la quatrième station.

Bien qu'une schématisation soit difficile à établir, on dira que *les pigments autres que la chlorophylle α ne suivent pas l'évolution générale observée pour ce dernier pigment*, à savoir, un accroissement jusqu'en décembre 1969 suivi d'une diminution générale même pendant la saison sèche, en 1970.

C - Comparaisons avec d'autres radiales

Les résultats obtenus aux stations AM et BA (Fig. 24), examinés du point de vue de la seule chlorophylle α , paraissent s'inscrire assez bien parmi les observations concernant TK au cours des saisons. Le maximum observé en BA se situe à 5 m en juillet (114 mg.m^{-2}) mais les valeurs les plus fortes pour l'ensemble des 4 stations sont observées en décembre comme à Tany Kely. En février, où se fait sentir l'influence de la turbidité de l'eau, elles sont nettement plus faibles. Puis elles ont tendance à augmenter en juin à la première station.

Quant aux résultats des quelques observations faites à proxi-

Chl. a
mg.m⁻²

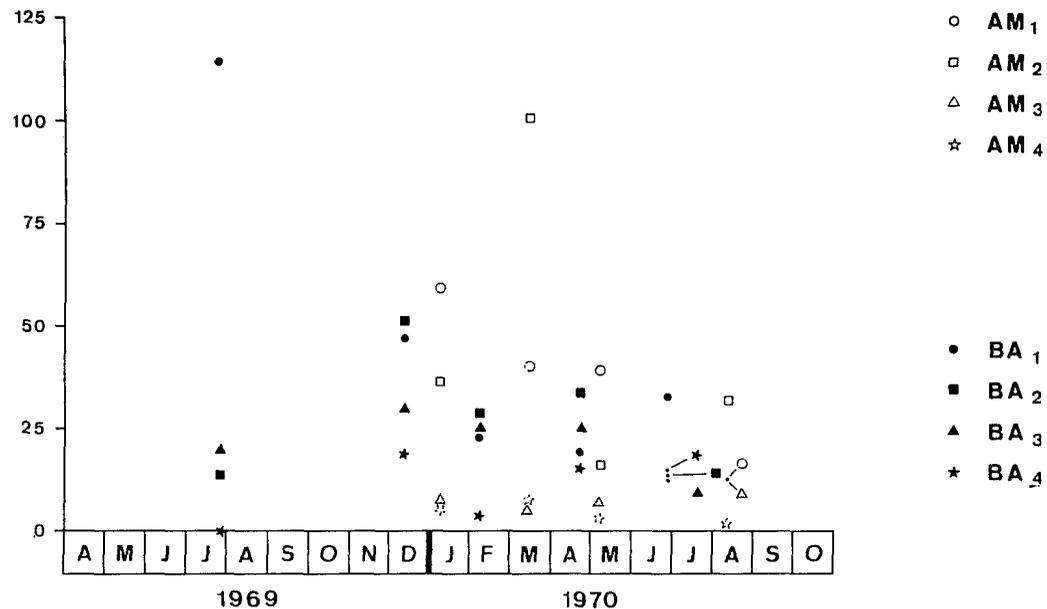


Figure 24 : Variations temporelles des valeurs de concentrations en chlorophylle a en BA et AM.

mité de la côte Nord-Ouest de la baie d'Ampasindava, ils indiquent une nette différenciation entre les deux premières stations (à 5 et 20 m) et les deux plus profondes qui montrent des concentrations stables dans les quatre périodes d'observations (40 et 60 m). A 5 m (AM1) les concentrations mesurées décroissent de janvier à août. A 20m (AM2) un maximum de 100 mg.m^{-2} se manifeste en mars. Il n'est pas question d'attribuer à ces mesures isolées, une valeur comparative trop importante, mais il était intéressant de voir si elle s'inscrivait ou non dans le schéma général des variations saisonnières.

5. COMPARAISONS AVEC D'AUTRES MILIEUX MARINS OU LACUSTRES

5.1. COMPARAISONS AVEC D'AUTRES SUBSTRATS MEUBLES

J'ai pu comparer mes propres résultats à ceux d'autres auteurs quand ceux-ci ont précisé :

- le mode d'échantillonnage (il importe, par exemple, de savoir s'il y a eu perturbation de l'interface eau-sédiment par l'appareil de collecte) ;
- l'épaisseur de sédiment considérée ;
- le mode de conservation éventuel des échantillons frais ou séchés ;
- la prise en compte des produits de dégradation c'est-à-dire l'expression séparée en termes de chlorophylle α fonctionnelle et de produits de dégradation dans l'expression des concentrations en chlorophylle α .

Ces conditions ne sont pas toujours réunies. A défaut de ces précisions, seul un ordre de grandeur pourra être retenu.

Dans un article précédent (PLANTE-CUNY, 1974 b) j'ai donné

(pp. 46 à 62) un tableau chronologique des méthodes et des résultats obtenus par les divers auteurs, sur les seuls substrats meubles, de 1954 à 1973.

Pour divers autres substrats, MOSS publiait en 1968 un article de synthèse intitulé : "*The chlorophyll a content of some benthic algal communities*" qui excluait les "algues thalloïdes" et qui peut donc servir de référence.

MOSS précise qu'il ne tient compte que :

- des résultats exprimés par référence à l'unité de surface ;
- des résultats corrigés en fonction des produits de dégradation de la chlorophylle ;
- des résultats obtenus sur des communautés clairement définies ("*epipellic algae*", "*attached algal communities*", "*mat-forming algal communities*").

L'auteur note que "*the crop sizes of epipellic algae are generally much smaller than those of attached or mat-forming populations*".

En ce qui concerne les communautés "d'algues épipéliques" (algues vivant libres - non fixées - à la surface du sédiment et susceptibles de s'y mouvoir : diatomées coloniales ou non, flagellés et cyanophycées), les valeurs citées sont effectivement faibles : de quelques mg de chlorophylle *a* par m^2 dans diverses eaux courantes et lacustres à un maximum de 125 mg.m^{-2} pour une communauté d'*Euglena obtusa* et de diatomées sur une vase lacustre de la région de Bristol (G-B).

Pour les communautés "d'algues fixées" qui résistent mieux que les précédentes aux perturbations hydrodynamiques, les biomasses sont de l'ordre de quelques centaines de mg.m^{-2} : sur des substrats solides, 127 à 1200 mg.m^{-2} (rivière calcaire aux USA), sur d'autres végétaux (épiphytes) 110 à 2350 mg.m^{-2} (rivière anglaise) ; sur le fond sableux d'un lac (Shear Water, G-B) la moyenne annuelle est de 86 mg.m^{-2} et le maximum de 186 mg.m^{-2} .

Enfin, dans les "mattes algales" telles que celles d'une chlorophycée du genre *Spirogyra* ou surtout celles de certaines cyanophycées, les valeurs sont presque toutes tirées de ODUM *et al.* (1958) qui donnent des concentrations de 220 à 1960 mg.m^{-2} dans les lagunes du Texas.

En restreignant les comparaisons à des travaux concernant les fonds meubles et sans faire référence en détail à tous les travaux cités dans l'article de référence (PLANTE-CUNY, 1974 b), je rappellerai seulement quelques valeurs de concentrations en chlorophylle *a* et apporterai quelques données nouvelles. Presque toutes ces informations concernent des milieux très peu profonds.

En milieu dulçaquicole, WETZEL (1963, 1964) sur les sédiments du Grand Lac Borax (Californie) donne les valeurs élevées de 100 à

580 mg.m⁻² (épaisseur 1 cm). ROMAGOUX (1976) qui étudie les sédiments du lac Pavin (France) obtient les concentrations de chlorophylle *a* fonctionnelle moyennes suivantes : 416 mg.m⁻² à 10 m, 138 mg.m⁻² à 30 m (carottages de 1,5 cm d'épaisseur, D0430/D0665 de 2,4 à 3,9). J'ai trouvé moi-même dans la lagune d'Abidjan (PLANTE-CUNY, 1975, 1977 a), entre 0 et 2 m de profondeur, des valeurs moyennes supérieures à 100 mg.m⁻² (demi-centimètre superficiel seulement). Dans les vases des marais salants fertilisés du Massachusetts étudiés par ESTRÁDA *et al.* (1974), les biomasses sont très élevées : 200 à 980 mg.m⁻² (épaisseur 1 cm ; les valeurs du rapport D0430/D0665 oscillent autour de la valeur 3).

Dans les biotopes marins, TAYLOR et GEBELEIN (1964, 1966), sur des sables intertidaux de Barnstable Harbor (Mass.), trouvent 227 à 530 mg.m⁻² de chlorophylle *a* sur 1,1 cm d'épaisseur. LEACH (1970) obtient dans la vase intertidale d'un estuaire écossais des valeurs de chlorophylle *a* fonctionnelle de 25 à 34 µg.g⁻¹ de sédiment sec, valeurs élevées également comme on le voit par rapport à celles de Nosy-Bé. Les valeurs obtenues pour la chlorophylle *a* fonctionnelle par CADEE et HEGEMAN (1974) dans quatre stations de la zone intertidale en Mer de Wadden sont en moyenne de 3,8 à 11,3 µg.g⁻¹ de sédiment sec, valeurs inférieures à celles de LEACH pour une même zone peu profonde, mais équivalentes à celles de Nosy-Bé. CADEE et HEGEMAN étudient également la chlorophylle *a* dans l'épaisseur des carottes (10 cm) de l'une des stations et considèrent cette chlorophylle *a* comme un "*important stock of potential primary producers that take over photosynthesis when gales have removed the uppermost centimeters of the sediments*".

STEELE *et al.* (1970) observent des concentrations notables en chlorophylle *a* jusqu'à 24 cm de profondeur dans deux carottes de la côte écossaise. Le diagramme chlorophylle *a* / phéopigments de la station intertidale est très "massif", sans décroissance nette des valeurs, à l'inverse de celui de la station de 5 m qui fait apparaître une concentration en chlorophylle *a* plus forte et plus étalée jusqu'à environ 12 cm de profondeur, puis une décroissance assez rapide.

FENCHEL et STRAARUP (1971), sans éliminer les produits de dégradation de la chlorophylle *a*, obtiennent seulement des concentrations pigmentaires de 1,5 à 93,2 mg.m⁻² dans des sables très peu profonds de quelques baies danoises sur 1 à 2 cm d'épaisseur. Ces auteurs

ont étudié des sables fins dans diverses stations (5 à 50 cm de profondeur) de mode calme ou battu. La distribution verticale de la chlorophylle suit étroitement le degré d'exposition à l'hydrodynamisme des stations. Ainsi, en mode calme, la concentration en chlorophylle a baisse brusquement entre 6 et 12 mm d'épaisseur alors qu'en mode agité à 12 cm d'épaisseur la concentration en chlorophylle a a seulement diminué de 1/3.

Les valeurs moyennes trouvées par BOUCHER (1972, 1975) dans les sables envasés de la baie de Concarneau (Atlantique) sont pour la chlorophylle a de 1,3 à 5,8 $\mu\text{g.g}^{-1}$ de sédiment sec entre 5 et 15 m (maximum à 10 m) et de 27 à 900 mg.m^{-2} sur 1 cm d'épaisseur.

En Méditerranée, les moyennes annuelles dans quatre stations de sables du golfe de Marseille situées entre 2,5 et 12 m sont de 24 à 64 mg.m^{-2} sur 1 cm d'épaisseur (COLOCOLOFF M., 1972).

Dans le milieu tropical marin, BUNT *et al.* (1972) donnent sur un sable intertidal de la côte de Floride (1 cm d'épaisseur) les valeurs de 3,7 à 22,4 mg.m^{-2} , concentrations de chlorophylle a fonctionnelle. Ensuite pour la "chlorophylle a totale" sans distinction de phéopigments, ils indiquent des valeurs de 27 à 77 mg.m^{-2} sur 2,5 cm d'épaisseur dans des fonds de 3 à 60 m au large de la Floride et des valeurs de 17 à 219 mg.m^{-2} dans diverses stations de la mer des Caraïbes situées entre 16 et 60 m.

SOURNIA (1976 b), qui prend en compte les 3 premiers centimètres de carotte, obtient dans divers sables du lagon d'un atoll polynésien, des concentrations de 236 à 907 mg.m^{-2} sur des fonds de 0,5 à 1 m et 56 à 140 mg.m^{-2} sur des fonds de 10 à 17 m. Dans des sables très riches en cyanophycées de l'île de Mooréa, le même auteur (1976a) donne une moyenne très élevée de 886 mg.m^{-2} .

A première vue, *il semble donc que les concentrations évaluées sur les sédiments de la région de Nosy-Bé soient relativement faibles.* Mais on remarquera que les profondeurs considérées à Nosy-Bé sont en général plus importantes que celles de l'ensemble des autres travaux (profondeurs toujours supérieures à 5 m dans le présent travail).

De plus, *la prise en compte de la chlorophylle a fonctionnelle présente sur plusieurs centimètres d'épaisseur (Tableau X) donnerait des valeurs de plusieurs centaines de mg.m^{-2} notamment sur les sables de 5 m.*

A la différence des communautés épiphytes, épilithes ou de "mattes algales", citées par MOSS (1968), remarquons que les concentrations en chlorophylle α des divers sédiments lacustres ou marins ne dépassent jamais la valeur de 1 g.m^{-2} .

5.2. COMPARAISONS AVEC LE PHYTOPLANCTON MARIN TROPICAL

La difficulté des comparaisons entre les concentrations en chlorophylle α du phytoplancton et du microphytobenthos provient des différences d'unités de mesures utilisées et des techniques de récolte, les seules références communes étant l'unité de surface et la spectrophotométrie. Aussi me bornerai-je, pour la chlorophylle α , à une comparaison avec le phytoplancton de la région de Nosy-Bé et pour le rapport DO430/DO665 à une comparaison avec les résultats détaillés de KROUT (1971) dans la mer des Caraïbes.

SOURNIA (1972) a étudié une poussée phytoplanctonique d'avril à août 1971 dans la baie d'Ampasindava. C'est à la station 2 (partie Sud de la baie, 37 m de profondeur) que l'auteur donne des concentrations en chlorophylle α rapportées à l'unité de surface ; ces concentrations ont varié durant la période considérée entre 10 et 50 mg.m^{-2} environ sur toute la colonne d'eau. Une confrontation avec mes propres résultats (cf. tableau XI et Fig. 19) montre que, à surface égale, les concentrations en chlorophylle α benthique et planctonique s'égalisent vers la profondeur de 15 m. La chlorophylle α benthique atteint des concentrations supérieures à celles du phytoplancton dans les fonds de 0 à 15 m ; si l'on considère des fonds de 40 à 60 m (moyennes de 9 à 10 mg.m^{-2} dans le benthos), les organismes phytoplanctoniques de la colonne d'eau ont toutes chances de fournir beaucoup plus de chlorophylle α que les microphytes benthiques.

A certaines époques cependant, aux environs de 40 m (soit AM3 et station 2 de SOURNIA), il y a presque autant de chlorophylle α sur 1 m^2 de fond que dans la colonne d'eau (AM3, 11.8.70 : $12,8 \text{ mg.m}^{-2}$; juillet-août 1971 : phytoplancton, environ 10 à 15 mg.m^{-2}).

En ce qui concerne les variations saisonnières, SOURNIA, dans un travail précédent, à Nosy-Bé dans la baie d'Ambaroro (1965, 1968), considère que l'année peut être divisée en deux périodes distinctes,

en fonction des concentrations : valeurs minimales entre septembre et janvier, valeurs maximales mais très variables pendant les autres mois.

Ce schéma correspondrait donc approximativement à l'inverse du "schéma benthique", ce qui n'a rien de paradoxal puisqu'un fort développement phytoplanctonique en saison des pluies à partir de janvier, freine probablement la pénétration lumineuse, et que les organismes benthiques se développent probablement mieux quand les eaux deviennent moins troubles (sans apports terrigènes) et que, de plus, des "poches" de sels nutritifs sont disponibles au voisinage du fond à la fin de la saison des pluies.

Pour terminer, comparons les valeurs des rapports pigmentaires obtenues dans les sédiments de Nosy-Bé, aux valeurs très détaillées obtenues par KROUT (1971) dans le phytoplancton de la mer des Caraïbes.

Sur une colonne d'eau de 125 m (station au Sud de Porto Rico-17°N) le rapport $\text{Chl.}a/\text{Chl.}a + \text{Phéo.}$ est toujours supérieur à 0,5 jusqu'à 80 m. La valeur du rapport D0430/D0665 varie entre 3,5 et 4 jusqu'à 40 m. A 60 m, le rapport tombe brusquement à la valeur de 3 au niveau de la thermocline et du maximum de chlorophylle. Ensuite il augmente progressivement jusqu'à 5,5 à 100 m.

Dans la fosse de Cariaco (11°N), les phéopigments sont plus abondants que dans l'autre station mais cependant la chlorophylle domine jusqu'à 80 m également. Le rapport D0430/D0665 est égal à 3,8 en surface. A 20 m, il atteint 5,2, retombe à 3 à 40 m (thermocline et maximum de chlorophylle). Ensuite, il augmente continuellement jusqu'à 9,5 à 125 m, valeur maximale observée par l'auteur dans ses stations tropicales.

Dans de nombreux exemples donnés par KROUT, la profondeur à laquelle se produit l'équilibre entre chlorophylle *a* et phéopigments ($\text{Chl.}a/\text{Chl.}a + \text{Phéo.} = 0,5$) est aussi celle où le rapport D0430/D0665 est voisin de 3,5. J'ai trouvé pour ma part une coïncidence entre la valeur 0,5 de $\text{Chl.}a/\text{Chl.}a + \text{Phéo.}$ et la valeur de 2,8 de D0430/D0665.

SOURNIA (1968) quant à lui, obtenait pour le rapport D0430/D0665 dans l'eau de la baie d'Ambaroro, des valeurs moyennes de 4,3 et 5,08 suivant les stations et une amplitude de 2 à 6 pour les variations saisonnières (3 à 7 pour les variations journalières).

On conclura que le rapport pigmentaire en milieu tropical est en général moins élevé à la surface des sédiments que dans le plancton. Cette tendance cependant s'inverse dans le cas des sédiments profonds (au-delà de 25 m, tableaux XI et XII, valeurs supérieures à 3) ou va-

seux (BA2, BA3, NO15, BR1).

Les causes de ces différences doivent être recherchées dans le fait que la présence d'éléments solides dans le milieu benthique crée des conditions totalement différentes de celles du milieu planctonique quant à l'accumulation éventuelle de produits pigmentés.

TROISIÈME PARTIE

*PRODUCTION PRIMAIRE
DU MICROPHYTOBENTHOS*

1. INTRODUCTION

On s'accorde actuellement à définir la *production* d'une espèce animale ou végétale, ou d'une communauté animale ou végétale, comme "*l'accroissement de la biomasse par unité de temps*" (I.B.P. Handbook n° 13, 1970, PETRUSEWICZ et MAC FADYEN, Productivity of Terrestrial Animals).

Or il est difficile, donc peu courant dans le domaine microphytique en général et microbenthique en particulier, d'estimer la biomasse par des évaluations pondérales.

De plus, il est presque impossible de suivre *in situ* le devenir précis des générations de microphytes : vitesse de croissance, taux de multiplication, taux de mortalité (broutage compris).

C'est ce qui explique que le groupe de travail n° 24 de l'UNESCO ait décidé, en 1973, d'adopter une définition très générale de la production primaire : "*formation de matériel organique particulaire aux stades primaires de la chaîne alimentaire*" (ANONYME, 1973). Cette définition est davantage fondée sur des notions "d'échanges métaboliques" que sur des notions de "variations de la biomasse dans le temps".

J'ai choisi d'évaluer la production primaire *in situ* (prélèvements, inoculation du ^{14}C à bord, immersion d'échantillons aux stations d'origine) ; dans la suite de l'exposé, j'utiliserai pour des comparai-

sons, les travaux effectués dans les mêmes conditions ou dans des conditions proches de celles du milieu naturel à l'exclusion des travaux effectués au laboratoire ou sur des substrats artificiels.

HISTORIQUE DES MESURES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE DANS LES SUBSTRATS MEUBLES

Comme dans le cas de la chlorophylle, c'est à un auteur soviétique que l'on doit la première publication évoquant la mesure d'une production primaire attribuée à des microphytes vivant dans les sédiments : c'est en 1937 que BERVALD (1939) aurait mesuré (*fi*de WINBERG, 1960) les changements dans le temps de la concentration en oxygène dans des aquariums transparents retournés au-dessus des sédiments, dans un lac peu profond (0,4 m). L'auteur indiquerait que la production d'oxygène mesurée est plus de deux fois supérieure à celle du phytoplancton pour une même unité de surface.

Par la suite, comme dans le cas du phytoplancton, les deux types de méthodes (de l'oxygène et du ^{14}C) ont été utilisées successivement et parfois alternativement par les différents auteurs.

Méthode de l'oxygène : Les travaux sur le microphytobenthos utilisant des bilans d'oxygène *in situ* ont été réalisés d'abord dans les eaux douces : rivières (ODUM, 1952, 1956, 1957 a et b ; ERTL et TOMAJKA, 1973), lacs glacés ou tempérés (HARGRAVE, 1969 ; WELCH et KALFF, 1974), marais salants (POMEROY, 1959 ; GALLAGHER et DAIBER, 1974).

Dans le domaine marin, on note les travaux de RIZNYK et PHINNEY (1972 b), POMEROY et STOCKNER (1973) pour le milieu estuarien, PAMATMAT (1968) pour le milieu intertidal tempéré, ODUM et ODUM (1955, Eniwetok), BUNT et LEE (1972), BUNT *et al.* (1972, mer des Caraïbes), WELLS (sous-pression, Floride), SOURNIA (1976 a et b, Polynésie française) pour les sédiments tropicaux des milieux pérorécifaux. J'ai également utilisé cette méthode dans la lagune tropicale d'Abidjan (PLANTE-CUNY, 1977 a).

Méthode du ^{14}C : GRØNTVED dès 1960 adapte aux sédiments des fjords danois la méthode du ^{14}C introduite dans le milieu marin planctonique par STEEMANN NIELSEN (1951, 1952). Puis les variantes se multiplient dans les modalités de récolte, d'incubation, de comptage de la radioactivité des échantillons. J'analyserai plus loin ces diverses modalités (3.2.2. et tableau XV en annexe).

Ces travaux ne considèrent pas toujours le microphytobenthos de substrats meubles seul, mais aussi le phytoplancton et les macrophytes.

Dans le milieu lacustre peu profond, les travaux de WETZEL (1963, 1964, 1965), qui font autorité, sont suivis de ceux de GOLDMAN *et al.* (1963), HICKMAN (1969), HICKMAN et ROUND (1970), HICKMAN (1971), HUNDING (1971), ROMAGOUX (1976).

VAN RAALTE *et al.* (1974, 1976) s'intéressent à la vase des marais salants.

Depuis GRØNTVED au Danemark (1960, 1962, 1966), la production primaire sur les substrats meubles marins des mers tempérées ou froides a été étudiée par la méthode du ^{14}C aux Etats-Unis par TAYLOR et PALMER (1963), TAYLOR (1964), BURKHOLDER *et al.* (1965), MARSHALL (1970), MARSHALL *et al.* (1971, 1973), MATHEKE et HORNER (1974) ; en Grande-Bretagne par STEELE et BAIRD (1968), LEACH (1970), ROUND et HICKMAN (1971) ; au Japon par SEKI (1968) ; au Danemark par GARGAS (1970, 1971, 1972) ; en France par COLOCOLOFF M. (1972) et COLOCOLOFF M. et COLOCOLOFF C. (1973), BOUCHER (1972, 1975), CAHET (1974), LACAZE *et al.* (1976) ; aux Pays-Bas par CADEE et HEGEMAN (1974, 1977), COLLIJN (1975), COLLIJN et VAN BUURT (1975).

Les substrats meubles tropicaux restent, à l'heure actuelle encore, peu étudiés en général. Notons que SOROKIN (1973) donne quelques résultats de mesures effectuées dans des sables d'atolls des îles Marshall sans indiquer la méthode utilisée.

BUNT *et al.* (1972), BUNT et LEE (1972) donnent des valeurs obtenues par la méthode du ^{14}C sur des sédiments de la région de Miami et de la mer des Caraïbes et mes travaux préliminaires concernant la région de Madagascar ont fourni quelques données pour l'Océan Indien (PLANTE-CUNY, 1970, 1971, 1973).

2. PARAMÈTRES MESURES, TERMINOLOGIE

J'entendrai par "production primaire" du microphytobenthos le résultat de la mesure de l'assimilation photosynthétique du carbone inorganique. Comment cette assimilation a-t-elle été évaluée et que représente le résultat de la mesure ? C'est ce que l'on examinera dans le paragraphe 3.1. En fait, on a évalué une "fixation de carbone inorganique à la lumière" et une "fixation de carbone inorganique à l'obscurité".

2.1. FIXATION DE CARBONE A LA LUMIÈRE : PRODUCTION PRIMAIRE

Dans la quantité de carbone fixée en fin d'expérience dans un flacon clair, la méthode ne permet pas de distinguer :

- les quantités de carbone inorganique assimilées dans les cellules par la photosynthèse seule ;
- les quantités de carbone (organique ou inorganique) éventuellement assimilées à la lumière dans les cellules par des mécanismes biologiques mais non photosynthétiques ;
- les quantités de carbone éventuellement fixées dans les échantillons sous une forme inorganique (par des mécanismes non biologiques) et qui subsistent malgré les filtrations, rinçages et traitements à l'acide (adsorption, réactions chimiques avec le sédiment).

Elle ne permet pas davantage d'évaluer les quantités respectives de ^{14}C libéré - et éventuellement recyclé - qui correspondent à la respiration d'une part et à l'excrétion d'autre part.

Compte tenu de ces incertitudes, on n'évalue pas exactement la production brute, ni même la production nette, mais plus probablement une grandeur intermédiaire entre ces deux quantités et qui constitue une "*estimation de la production primaire*".

Par commodité et conformité à un certain usage, on appellera "*production primaire*" le résultat de la *fixation de carbone inorganique à la lumière en un temps donné*.

2.2. FIXATION DE CARBONE A L'OBSCURITÉ

Le résultat de la fixation de carbone inorganique marqué, à l'obscurité, évaluée dans les flacons noirs, ne sera pas soustrait de la première mesure comme je l'ai fait quelquefois auparavant suivant en cela un certain nombre d'auteurs (cf. PLANTE-CUNY, 1973). Il est bien prouvé maintenant (SOURNIA, 1971 ; MORRIS *et al.*, 1971 ; BROUARDEL, 1971, 1973) que "l'emploi de flacons noirs ne peut conduire à l'évaluation de la respiration, ni à la distinction entre production nette et production brute, par quelque trompeuse analogie avec la méthode de l'oxygène". (SOURNIA, 1973 b).

En effet, il est très peu probable que la respiration ou l'excrétion - et la physiologie des organismes photosynthétiques en général - soient identiques, à la lumière et à l'obscurité.

D'après WATT (1966), il y aurait dans le cas du phytoplancton, une inhibition par la lumière de l'assimilation non photosynthétique du carbone, alors que cette dernière peut être importante en milieu obscur. SEKI (1967 a, b) prouve que l'assimilation de CO₂ à l'obscurité n'est pas seulement due aux bactéries hétérotrophes ou aux champignons mais surtout à des diatomées - *Nitzschia closterium* par exemple - chez lesquelles cette assimilation est stimulée par l'apport expérimental ou naturel (eaux de drainage des terres) de composés organiques dilués. Cet auteur (SEKI, 1968) signale que le pourcentage des quantités de CO₂ assimilées à l'obscurité et à la lumière par le phytoplancton d'une baie japonaise dans toute la colonne d'eau, atteint 50 % au printemps contre seulement 2 à 8 % le reste de l'année. Dans les sédiments, il a toujours observé au moins 20 % d'assimilation à l'obscurité par rapport à l'assimilation à la lumière.

Il est certain que les difficultés d'application de la méthode du ¹⁴C sont dues, dans le benthos, à la présence de grains de sédiments plus ou moins enrobés de mucus d'origine animale ou végétale (tubes muqueux de certaines diatomées, coussinets gélatineux de fixation). On s'accorde donc pour considérer comme extrêmement variable d'une saison à l'autre, d'un sédiment à l'autre, la fixation de CO₂ à l'obscurité par le microphytobenthos (GRØNTVED, 1960 ; GARGAS, 1970).

Etant donné les valeurs importantes que peut atteindre à l'obscurité l'assimilation de carbone (JONES *et al.*, 1958 ; MARGALEF et HERRERA, 1966 ; PARSONS *et al.*, 1972), il est indispensable d'en donner l'expression en valeur absolue mais sans lui attribuer d'autre signification que celle d'une *estimation des possibilités de fixation non photosynthétique du carbone inorganique par des organismes du milieu considéré, à l'obscurité.*

2.3. RÉTENTION DE ¹⁴C

Pour éliminer dans les résultats de la fixation de ¹⁴C la part de la rétention physique ou chimique par les particules sédimentaires, dans les flacons noirs aussi bien que dans les flacons clairs, il eût été souhaitable d'utiliser un *échantillon témoin*, stérilisé ou fixé au formol au début de l'expérience.

ROMAGOUX (1976) a constaté, sur des échantillons stérilisés de sédiments siliceux du lac Pavin replacés dans les conditions

normales d'incubation, de filtration et de comptage, une adsorption extrêmement faible de ^{14}C sur les particules sédimentaires (20,7 c.p.m. pour un bruit de fond du compteur de 19 c.p.m.).

L'addition de formol dans un flacon témoin au début de l'expérience, pratiquée par certains auteurs (SEKI et ZO BELL, 1967 ; BOUCHER, 1975) peut permettre d'évaluer la correction pour adsorption, mais, le formol modifiant la composition chimique du milieu, les conditions de fixation chimique du CO_2 peuvent également être modifiées. Les opérations de filtration, rinçage, passage aux vapeurs d'acide avant comptage que j'ai pratiquées ont d'ailleurs pour but d'éliminer ce ^{14}C inorganique adsorbé ou fixé. Il resterait à déterminer l'efficacité de ce "nettoyage".

2.4. RAPPORT «PRODUCTION/CHLOROPHYLLE a»

Faut-il ici revenir sur la signification comparée des termes "production primaire", "taux de production", "productivité", "capacité photosynthétique" ? Ces concepts ont été amplement discutés ces dernières années par DAVIS (1963), STEEMANN NIELSEN (1965), WOOD (1965), DUSSART (1966), JACQUES (1970), TRAVERS (1971 a), GRALL (1972). Le terme de "productivité" a été utilisé récemment en France pour désigner le quotient de la "production primaire" et de la "chlorophylle" (GRALL, 1972 : Production horaire/Chlorophylle ; BOUCHER, 1975 : $\mu\text{g C. } \mu\text{g}^{-1}$ de chlorophylle "totale".jour $^{-1}$; ROMAGOUX, 1976 : taux de production ou productivité, production primaire ($\text{mgC.m}^{-2}\text{.jour}^{-1}$)/biomasse chlorophyllienne (mg.m^{-2}). J'ai, pour ma part, appelé à tort (PLANTECUNY, 1973), "capacité photosynthétique" le rapport : mgC fixé à l'heure/mg Chl.a. Il s'agit plutôt de la capacité photosynthétique propre de la chlorophylle dans un milieu donné plutôt que de la capacité photosynthétique des organismes présents.

STEELE et BAIRD (1968) désignent ce même rapport par l'expression "*production per unit of chlorophyll*". Plusieurs auteurs parmi lesquels STEEMANN NIELSEN (1965) et TRAVERS (1971 a) ont préconisé l'abandon pur et simple du terme "productivité" à cause de son ambiguïté.

C'est la raison pour laquelle, afin d'éviter de nouvelles confusions, je désignerai par l'expression : rapport *Production /*

Chlorophylle a ou *Production/Biomasse*, le quotient $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}/\text{mg Chl.a.m}^{-2}$.

3. METHODOLOGIE

A l'exception des modalités de collecte du sédiment, le protocole expérimental adopté ici et la méthode d'évaluation du facteur de correction pour les comptages de radioactivité sont très proches de ceux de STEELE et BAIRD (1968), auteurs auprès desquels j'ai pu m'initier à Aberdeen en septembre 1968, à la méthode du ^{14}C .

Ce protocole expérimental, l'évaluation du facteur de correction et l'analyse statistique de résultats expérimentaux destinés à juger de la valeur de la méthode ont été exposés en détail dans deux publications antérieures intitulées : "Utilisation du ^{14}C pour l'évaluation de la production primaire dans les sédiments marins (PLANTE-CUNY, 1971)" et "Recherches sur la production primaire en milieu marin tropical. I. Variations de la production primaire et des teneurs en pigments photosynthétiques sur quelques fonds sableux. Valeurs des résultats obtenus par la méthode du ^{14}C (PLANTE-CUNY, 1973)" que je désignerai plus loin par (P-C 1971) et (P-C 1973).

Aussi me bornerai-je ici à résumer la méthode utilisée en 1969 et 1970 à Nosy-Bé avant de discuter des méthodes originales utilisées sur des substrats meubles marins ou lacustres depuis 1960 et de leurs variantes développées au cours des dernières années (Tableau XV, en annexe).

3.1. METHODE UTILISÉE, EXPRESSION DES RÉSULTATS

3.1.1. Résumé du protocole (P-C, 1973, pp. 324-327).

a) Collecte d'échantillons

On prélève la pellicule superficielle (0,5 cm) d'un sédiment

par raclage soigneux en plongée en scaphandre autonome (coups de pelle au hasard sur quelques m²).

b) Traitement, inoculation du ¹⁴C

On égoutte sommairement ce sédiment sur plusieurs épaisseurs de papier-filtre à bord du bateau. On en pèse une quantité telle qu'elle couvre sur 0,5 cm d'épaisseur environ, le fond d'un flacon cylindrique de surface connue. Ce flacon est complètement rempli, à 1 ml près, d'eau de mer. Cette eau a été prélevée au-dessus du sédiment et filtrée pour éliminer le phytoplancton. On inocule dans ce flacon 1 ml de solution radioactive de ¹⁴C. Après fermeture du flacon, on le retourne, couvercle en bas, et on le fixe sur un plateau lesté (Fig. 6 *in* P-C 1973).

c) Incubation *in situ*

Le plateau descendu sur le fond est laissé en place à la lumière naturelle, du lever du jour jusqu'à midi.

d) Traitement après incubation

On remonte l'échantillon qui est placé en boîte obscure pendant le transport avant d'être rincé sur filtre de fibre de verre le plus tôt possible. Le filtre recueilli est exposé pendant 10 mn à des vapeurs de HCl pour éliminer le ¹⁴C non fixé organiquement.

On place le filtre dans une enceinte contenant de la chaux sodée pendant plusieurs jours. On sèche en présence de gel de silice.

e) Comptage de radioactivité

Le sable sec est placé dans des coupelles d'aluminium de dimensions connues. Le comptage est effectué dans un compteur de type Geiger-Müller. Ce même compteur sert à évaluer le facteur F (ou K4 voir paragraphe suivant) qui tient compte de l'absorption des particules β par 1 g de sédiment sec.

3.1.2. Calcul de la production primaire

La production est calculée à partir de la formule générale :

$$^{12}\text{Ca (mg)} = \frac{^{14}\text{Ca}}{^{14}\text{Cd}} \times ^{12}\text{Cd (mg.l}^{-1}) \times K$$

(Ca : C assimilé ; Cd : C disponible dans l'eau)

Dans une formule de calcul complète relative à un sédiment, K comprendra 6 facteurs et la formule deviendra :

$$\frac{{}^{14}\text{Ca}}{{}^{14}\text{Cd}} \times {}^{12}\text{Cd} \times \frac{\text{K1} \times \text{K4} \times \text{K5} \times \text{K6}}{\text{K2} \times \text{K3}}$$

- K1 : un facteur "volume" : volume d'eau au contact de l'échantillon en l, pour utilisation de la concentration en ${}^{12}\text{C.l}^{-1}$.
- K2 : un facteur dimension : surface d'incubation en m^{-2} .
- K3 : un facteur temps : heure, demi-jour, jour, an.
- K4 : un facteur F de correction, pour pertes par auto-absorption par g de sédiment sec (cf. P-C 1971).
- K5 : un facteur pondéral : poids de sédiment sec pour application de F.
- K6 : un facteur de correction : pour discrimination isotopique dans l'assimilation du carbone ${}^{12}\text{C}$ et ${}^{14}\text{C}$.

Reprenons les différents éléments de la formule :

- ${}^{14}\text{C}$ disponible dans l'eau au début de l'expérience (${}^{14}\text{Cd}$) :

C'est l'activité introduite ; elle est donnée en c.p.m. (coups par minute ou impulsions par minute : i.p.m.) c'est-à-dire : désintégrations par mn (d.p.m.) x efficacité du comptage (voir P-C 1971 : pp. 276-277 pour l'origine des ampoules de ${}^{14}\text{C}$ (1 ml $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. 4 μCi), caractéristiques du compteur et calcul d'efficacité).

Pour 4 μCi et un rendement de 41 %, on aura ici (c.p.m.) :

$$2,22 \times 4 \times 10^6 \text{d.p.m.} \times 41. 10^{-2}$$

- ${}^{14}\text{C}$ assimilé (${}^{14}\text{Ca}$) :

Radioactivité en c.p.m. obtenue par comptage de l'échantillon avec le même compteur.

- ${}^{12}\text{C}$ disponible dans l'eau (${}^{12}\text{Cd}$) :

Eau qui baignait *in situ* l'échantillon pendant l'incubation. Cette eau est récoltée en plongeée à l'aide d'une bouteille de 6 l de type "Van Dorn" déposée doucement sur le fond et refermée à la main après stabilisation des conditions environnantes.

On peut discuter le fait d'utiliser pour l'incubation non pas de l'eau interstitielle mais de l'eau libre sur le fond. Je pense que pour certaines stations de sables agités par les vagues, le problème ne se pose pas. C'est le cas de toutes les stations de 5 m et des

stations TK2 et TK3. Mais pour les fonds plus stables, le problème demeure posé.

CAHET (1974) a discuté cette question à propos de "milieux margino-littoraux méditerranéens" dont il étudie chimiquement des sédiments marins et lagunaires. Il insiste sur les difficultés méthodologiques rencontrées dans le prélèvement et le dosage du CO₂ de l'eau interstitielle et conclut que des différences de 5 à 10 mgC par litre d'eau interstitielle sont enregistrées entre divers sédiments marins concernant cette étude et des différences de 40 à 50 mgC.l⁻¹ entre des sédiments lagunaires et marins.

Comme la plupart des auteurs, j'ai estimé qu'on pouvait, en pratique, admettre l'identité de l'eau interstitielle des premiers millimètres de sédiment et de l'eau récoltée à la surface des mêmes sédiments. Il a donc été tenu compte des caractéristiques physiques et chimiques (température, salinité, pH) de l'eau superficielle pour calculer les concentrations en ¹²C du gaz carbonique dissous à partir des tables de BUCH (*in* STRICKLAND et PARSONS, 1972).

Les concentrations en CO₂ variaient saisonnièrement dans le même sens que la salinité (Fig. 5) : valeurs les plus fluctuantes à 5 m de profondeur ; valeurs les plus faibles (23 à 24 mgC.l⁻¹) à la saison des pluies (janvier-février-mars) ; valeurs supérieures à 24 mgC.l⁻¹ ensuite et atteignant 25,3 mgC.l⁻¹ en août ; valeurs de plus en plus stables avec la profondeur croissante des stations, très voisines de 25 mgC.l⁻¹ en permanence à partir de 25 m de profondeur et notamment pendant toute la saison sèche à toutes les profondeurs ; valeurs légèrement plus faibles au-dessus des fonds vaseux qu'au-dessus des fonds sableux à la même profondeur à la même époque.

- K1 : *volume d'eau* au contact de l'échantillon : 0,25l.
 - K2 : *surface d'incubation* constante de 28.10^{-4} m² ; surface des couvercles de flacons ; permet de rapporter directement la production primaire à la surface sur laquelle a réellement eu lieu l'assimilation.
 - K3 : *durée de l'incubation* : une demi-journée de 6 h. Les manipulations préparatoires avaient lieu avant le lever du jour et les échantillons étaient généralement en place aux environs de 6 h du matin.
- Cette période d'incubation a été choisie pour éviter autant que possible les chocs physiologiques avant l'incubation, notamment les chocs lumineux souvent soulignés par les auteurs ("*light injury*" GOLDMAN *et al.*, 1963).

Il est temps de remarquer que la méthode d'incubation de certaines quantités de sédiments dans des flacons après quelques manipulations de ces sédiments (raclage, égouttage, pesée) convient assez bien à des sables souvent perturbés, remaniés dans le milieu naturel. Il en va tout autrement pour les vases qui se récoltent assez facilement, s'égouttent très lentement mais qui surtout, une fois placées dans des flacons, troublent l'eau pendant plusieurs heures quelquefois.

Je dirai plus loin (p. 196 et 197) quels essais non concluants furent tentés avec des "chambres" retournées sur des sédiments plus ou moins vaseux, pour éviter la perturbation initiale. Il a fallu, finalement, se contenter de flacons et, pour éviter l'inconvénient de l'eau trouble pendant la période éclairée, effectuer les récoltes et pesées à la fin de l'après-midi précédant la matinée d'incubation. Ainsi, les plateaux portant les flacons étaient-ils replacés *in situ* à la nuit tombante.

J'ai pu vérifier souvent qu'au matin, le fond de vase était parfaitement reconstitué à l'intérieur du flacon.

L'inconvénient du *confinement*, dont nous parlerons plus loin, est évidemment encore accentué dans le cas des vases. J'ai comparé (P-C 1973 : pp.333 à 335) dans des flacons clairs et des flacons noirs, sur des sables de 5 m et des sédiments plus fins de 25 m, les résultats de l'assimilation de carbone obtenus au terme d'une matinée seule ou d'une nuit suivie d'une matinée : pour le sable de 5 m, il semble que les effets du confinement nocturne soient négligeables aussi bien dans les flacons clairs que dans les flacons noirs (différences non significatives au seuil de 95 %) ; à 25 m, par contre, le sable moins agité naturellement et plus riche en fraction fine, accuse une assimilation de carbone en flacons clairs plus forte après séjour préalable la nuit que pour une matinée seule.

J'ai analysé (P-C 1973) deux explications possibles :

- 1 - chimiosynthèse plus forte pendant la nuit sur les sédiments fins, riches en bactéries, que sur les sédiments grossiers ;
- 2 - ralentissement de la photosynthèse dans les échantillons mis en place le matin.

J'en ajoute une ici : un sédiment profond plus ou moins vaseux, stable *in situ*, libère probablement des sels nutritifs lors de la mise en suspension des particules lorsqu'on ajoute l'eau et que l'on retourne les flacons. Le milieu enrichi favorise alors sans doute aussi bien la chimiosynthèse nocturne que la photosynthèse diurne.

On peut donc supposer que la méthode utilisée ici risque de surestimer la production réelle dans les milieux plus ou moins vaseux (BA, AM, TK4).

- K4 : *facteur F de correction pour auto-absorption de radioactivité*, caractéristique de chaque type de sédiment. J'ai donné dans des articles antérieurs (PLANTE-CUNY, 1970 et 1971) des explications détaillées sur l'évaluation du facteur F effectuée avec une culture marquée selon les directives de BAIRD et WETZEL (1968).

On notera comme ces auteurs, comme COLOCOLOFF M. et COLOCOLOFF C. (1973) et comme ROMAGOUX (1976) que, plus la taille des par-

ticules sédimentaires est faible, plus le facteur F est élevé. BAIRD et WETZEL (*ibid.*) soulignent que la granulométrie des sédiments joue dans la détermination de ce facteur un rôle capital alors que la nature minéralogique ne paraît pas en cause. La corrélation entre F et la médiane granulométrique n'est cependant pas suffisante pour permettre de dresser d'éventuels abaques. COLOCOLOFF M. et COLOCOLOFF C. (1973) ont trouvé des facteurs F de 40 et 28 dans deux sédiments ayant une même médiane de 200 μm mais dont le premier est riche en fraction fine alors que le second en est dépourvu.

Les valeurs caractéristiques de F dans les sables écossais (STEELE et BAIRD, 1968) variaient entre 15 (Md = 1000 μm) et 40 (Md = 120 μm). LEACH (1970) évaluait sur les vases d'un estuaire des valeurs de F de 53,7, 54,6 et 50,7. COLOCOLOFF M. et COLOCOLOFF C. (1973) obtenaient des valeurs de 8,5 sur des sables dont la médiane est voisine de 2000 μm , puis des valeurs intermédiaires jusqu'à 50 sur un sédiment fin (Md = 85 μm). ROMAGOUX (1976) dans le sédiment du lac Pavin obtient, toujours avec la méthode des cultures marquées, des valeurs de 49,7 à 55,1 entre 10 et 60 m.

Pour ma part, j'ai obtenu par l'expérience et utilisé dans les calculs les valeurs suivantes de F :

TK1	TK2	TK3	TK4
17	22	23	33
AM1	AM2	AM3	AM4
17	30	30	42
BA1	BA2	BA3	BA4
19	30	48	48
LO	NO 6 m	NO 9 m	NO 15 m
16	26	26	30

Mes propres expériences et celles des auteurs cités ont prouvé que l'évaluation répétée de ce facteur de correction donnait des résultats suffisamment reproductibles et confirmés dans leur exactitude, dans le cas de STEELE et BAIRD, par des radioanalyses en phase gazeuse (BAIRD et WETZEL, 1968).

Notons que, depuis le développement des techniques d'analyse

en scintillation liquide, on a beaucoup amélioré le rendement des comptages. Cependant, comme la discussion le montrera plus loin, les résultats obtenus en scintillation liquide ne peuvent être dispensés d'une correction pour éliminer l'influence des particules inertes.

- K5 : *poids de sédiment sec* correspondant à la totalité de l'échantillon dont les microphytes ont assimilé le carbone dans le flacon.

Cette donnée est obtenue à partir du poids de sédiment humide connu (cf. protocole b). On a vu que, pour estimer les concentrations pigmentaires, il était nécessaire d'évaluer la teneur en eau. Il suffit donc dans le calcul de multiplier le poids réel de sable humide par la proportion de sable sec.

- K6 : *facteur de correction pour discrimination isotopique* dans l'assimilation du carbone.

On admet généralement depuis les travaux de WEIGL et CALVIN (1949) que le ^{14}C est assimilé légèrement moins vite que le ^{12}C par les organismes photosynthétiques. Les premières évaluations obtenues à partir de cultures de chlorelles donnaient un facteur de correction de 8 %, confirmé semble-t-il par SOROKIN (1959) sur une culture de *Scenedesmus quadricauda*. Le dernier en date des manuels de mesure de la production primaire (ANONYME, 1973), recommande une correction de 1,05.

Je n'ai pas appliqué cette correction qui m'a paru insuffisamment vérifiée dans le milieu marin et au demeurant dérisoire par rapport à l'ensemble des imprécisions contenues dans les éléments de la formule de calcul.

3.1.3. Expression des résultats

Les valeurs obtenues pour une période d'incubation d'une demi-journée étant divisées par 6, l'expression finale correspond donc à une *assimilation horaire moyenne pour la durée du jour*. A Nosy-Bé, compte tenu de la longueur quasi constante du jour tout au long de l'année, ce nombre multiplié par 12 donnera la *production journalière*.

On tentera plus loin d'estimer une *production annuelle* d'après les moyennes obtenues à partir de toutes les mesures à chaque profondeur à diverses saisons.

Les expressions telles que $\text{mgC.h}^{-1}.\text{kg}^{-1}$ de sédiment humide (BURKHOLDER *et al.*, 1965), $\mu\text{gC.g}^{-1}$ de sédiment sec.jour⁻¹ (BOUCHER, 1975), ou les expressions de "production" en $\text{mgC.mg Chl.a}^{-1}.\text{h}^{-1}$ de COLIJN et VAN BUURT (1975) sont à éviter car elles ne permettent pas de comparaisons aisées.

J'exprimerai également la fixation de carbone à l'obscurité en valeur absolue ($\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$).

Afin de faciliter les comparaisons avec d'autres travaux, j'utiliserai quelquefois le terme "Fixation relative" pour désigner le pourcentage de fixation à l'obscurité par rapport à la fixation à la lumière (O/P).

3.2. DISCUSSION CRITIQUE SUR LA MÉTHODOLOGIE

3.2.1. Différentes approches de la mesure de la production primaire dans les substrats meubles : méthode de l'oxygène, méthode du ¹⁴C.

Des mises au point successives sur le sujet de la production primaire benthique en général, et de celle des substrats meubles en particulier ont été publiées par POMEROY (1963), par WETZEL et WESTLAKE (manuel I.B.P. n° 12 ; VOLLENWEIDER, 1969) et par divers auteurs (récent manuel de l'UNESCO ; ANONYME, 1973). Les deux méthodes décrites sont celle de l'oxygène et celle du ¹⁴C.

Notons que le microphytobenthos de substrats meubles est appelé "microbenthos" par POMEROY (1963). Les termes de "periphyton communities" et "epipelic periphyton" sont utilisés par VOLLENWEIDER (1969). Enfin l'autre manuel mentionné (ANONYME, 1973) propose une alternative méthodologique répondant aux problèmes d'évaluation de la "Primary production on sandy beach" (méthode de STEELE et BAIRD, 1968, aménagée pour les comptages de radioactivité par BAIRD et STEPHENS) et de la "Primary production of benthic microflora" (méthode de MARSHALL *et al.*, 1971).

La méthode de l'oxygène, qui consiste à évaluer les changements de concentration en oxygène dans des "cloches" (*bell jars*) de verre ou des "chambres" de plastique claires et noires, retournées sur les sédiments (POMEROY, 1959 ; HARGRAVE, 1969 ; WETZEL *in* VOLLENWEIDER, 1969), est un peu moins utilisée que la méthode du ¹⁴C. PHILLIPS (*in*

ANONYME, 1973) donne les principales critiques que l'on peut faire à cette méthode dans les deux domaines planctonique et benthique :

1°) Il faut toujours vérifier la présence possible de substances interférentes (fer, sulfures divers, matières organiques) dénaturant les réactions chimiques des dosages par la méthode de Winkler. Ces mêmes remarques sont faites par GOLTERMAN (1969).

2°) Les "sondes à oxygène" utilisant pour le dosage les propriétés de polarisation d'électrodes sont peu précises surtout pour les faibles valeurs et sujettes à d'importantes variations (dérive).

BUNT et LEE (1972) et BUNT *et al.* (1972), ont effectué en plongée quelques mesures par la méthode de l'oxygène et par la méthode du ^{14}C sur des sédiments intrarécifaux tropicaux dans des enceintes enfoncées sans perturbation du sédiment et dans lesquels sont injectés les réactifs *in situ*. Etant les hôtes d'Hydrolab du 28 au 31 août 1971 (BUNT et LEE, 1972), ils n'ont pu malheureusement effectuer les observations avec les deux méthodes durant les mêmes journées (2 jours O_2 suivis de 2 jours ^{14}C). Les résultats sont, de leur propre aveu, peu comparables entre eux pour des raisons essentiellement météorologiques. Cependant, ceux qui sont obtenus par la méthode de l'oxygène sont deux à trois fois plus élevés que ceux de la méthode du ^{14}C .

Au cours d'autres essais, BUNT *et al.* (1972) trouvent que la méthode de l'oxygène donne des résultats beaucoup moins reproductibles que celle du ^{14}C .

HUNDING et HARGRAVE (1973) ont comparé sur la plage sableuse d'un lac danois, la méthode de l'oxygène (chambres, dosages de Winkler) et la méthode du ^{14}C (méthode de GRØNTVED, 1960). Selon ces auteurs, aucune des deux méthodes n'est exempte de défauts :

- la méthode du ^{14}C est d'une plus grande sensibilité avec des sédiments profonds, ou lorsque les conditions de température et d'éclairage sont faibles. Elle serait aussi plus adéquate pour des sables battus par les vagues.

- la méthode de l'oxygène donne une mesure simple et rapide de l'importance relative des processus phototrophes et hétérotrophes *in situ* ; pour des sédiments peu profonds et bien stratifiés, elle est plus simple que l'autre et maintient la stratification sédimentaire intacte.

Les mesures *in situ* du métabolisme de l'oxygène ont connu de récents développements : WELLS (sous presse), opérant à partir d'un habitat sous-marin en milieu tropical, installe sur le sédiment un système autonome enregistreur comprenant une enceinte hémisphérique de Plexiglas à l'intérieur de laquelle l'eau est constamment renouvelée et dirigée vers une électrode polarographique.

On notera que la méthode de l'oxygène est la moins sensible des deux et s'applique moins bien aux milieux faiblement productifs.

Récemment est apparue une méthode utilisant l'assimilation de l'eau tritiée (oxyde de tritium) par le phytoplancton (MC KINNEY et WETZEL, 1977). Selon les auteurs, cette méthode pourrait remplacer les deux autres chaque fois que leur application devient discutable du fait des conditions chimiques des eaux : systèmes dystrophiques, présence d'acides humiques. Les effets de discrimination isotopique entre ^1H et ^3H sont beaucoup plus élevés qu'entre ^{14}C et ^{12}C et dépendent semble-t-il, des algues considérées. La somme des ajustements à apporter aux calculs reste considérable comme dans le cas de la méthode du ^{14}C (SOURNIA, 1971).

L'un de mes objectifs étant, en 1969, d'évaluer la production primaire jusque sur les fonds de 50 et 60 m, la méthode du ^{14}C s'imposait et j'ai tenu à appliquer à toutes les stations étudiées, la même technique.

Depuis 1969-1970, les variantes technologiques se sont développées au stade de l'incubation et à celui des comptages de radioactivité.

3.2.2. Diverses modalités d'application de la méthode du ^{14}C dans les sédiments.

Peu d'utilisateurs de la méthode du ^{14}C ont conservé un des avantages de la méthode de l'oxygène qui est l'incubation *in situ* sur du sédiment en place. Par une sorte de mimétisme à l'égard des procédés utilisés dans le milieu pélagique, on a plutôt tendu à créer ce qu'il faut appeler un "pseudophytoplancton" à partir d'échantillons de sédiment très fractionnés et très dilués, placés dans des flacons remplis d'eau. Il est vrai que les "enceintes" retournées *in situ* posent de sérieux problèmes de manipulations dès que l'on quitte la zone intertidale.

Cependant, qu'il s'agisse de chambres ou enceintes enfoncées à la surface du sédiment ou de flacons, personne n'a pu jusqu'à présent éviter l'inconvénient bien connu du confinement des échantillons pendant la durée de l'incubation.

Cette première remarque faite, on constate que c'est aux stades de la récolte des échantillons et de l'incubation à la lumière avec le ^{14}C que la physiologie des microphytes est mise à l'épreuve de façon plus ou moins sévère selon les procédés utilisés. Les variantes dans le traitement ultérieur des échantillons et les comptages de

radioactivité me paraissent de moindre importance ici, car susceptibles d'amélioration avec les progrès technologiques.

3.2.2.1. Problèmes de l'incubation avec le ^{14}C

Le tableau XV (annexe) est un résumé dans l'ordre chronologique, des travaux étudiant soit pour elle-même, soit dans un cadre plus général, la production primaire dans les substrats meubles des milieux lacustres et marins.

Des variantes plus ou moins complexes ont été développées à partir de six méthodes originales d'incubation. Ces méthodes et leurs variantes peuvent être classées selon un degré croissant de perturbation du sédiment.

A - Rappel :

Résumons les quatre méthodes fondamentales connues en 1971 (voir P-C, 1971, pour une description complète).

On traitera dans chaque cas :

- a) prélèvement, inoculation du ^{14}C , incubation (6ème, 7ème et 9ème colonnes du tableau XV) ;
- b) traitement ultérieur des échantillons et conditions de comptages (10ème, 11ème et 12ème colonnes du tableau XV).

§§ WETZEL (1963, 1964, 1965)

vases lacustres, fonds accessibles à pied, *chambres in situ*

- a)-inoculation du ^{14}C *in situ*
 - incubation *in situ* dans des chambres de Plexiglas à deux orifices et ouvertes à la partie inférieure, enfoncées dans le sédiment.
 - prélèvement de la carotte après incubation par introduction d'une lame d'acier sous la chambre.
- b)-enlèvement de l'eau surnageante par pompage (seringue)
 - prélèvement et congélation du 1er cm de carotte
 - exposition à des vapeurs de HCl pour éliminer le ^{14}C inorganique
 - combustion humide de Van Slyke pour libération du $^{14}\text{CO}_2$
 - radioanalyse en phase gazeuse

§§ STEELE et BAIRD (1968)

sables marins de 0 à 13 m
reconstitution du "fond" dans un flacon replacé in situ

- a) récolte à la main ou par benne
 - prélèvement de la pellicule superficielle
 - pesée d'un échantillon se répartissant sur la surface connue du couvercle d'un flacon

- inoculation du ^{14}C à bord ou à terre dans les flacons contenant échantillon et eau de mer filtrée
- retournement des flacons, fixation à un plateau lesté redescendu *in situ*
- incubation *in situ*

- b)-remontée, filtration, séchage
- comptages (Geiger-Müller), correction par culture marquée incorporée pour absorption par le sable

§§ GRØNTVED (1960, 1962)

sables et sables vaseux marins de 0 à 2,8 m
séparation voulue, en trois fractions, pour l'incubation en flacons :

- (1) eau surnageante
- (2) suspension de microphytes, algues libres flottantes, obtenue par lavage du sédiment
- (3) dispersion dans flacon + eau d'une partie aliquote (1/50^e) du sédiment correspondant, avec algues attachées.

- a)-récolte par carottage
- séparation des trois fractions mises à incuber *in vitro* (*in situ* possible) en flacons
- inoculation à terre
- b)-rinçage, filtration, comptage sur filtres (cf. phytoplancton)
- pour le sable répartition en une couche monogranulaire
- correction : multiplication par 2 du nombre de coups

§§ HICKMAN (1969), HICKMAN et ROUND (1970)

sables lacustres plus ou moins vaseux 0 à 4 m
séparation délibérée pour l'incubation en flacons :
algues attachées aux grains + algues libres flottantes (sables)
algues libres migrantes (vases)

- a)-récolte par carottage, aspiration des 5 premiers mm
- lavage du sable = une fraction: suspension d'algues (1)
- = une fraction très dispersée de sable dans l'eau (2)
- vase: migration de cellules récoltées sur papier :
cellules mobiles + eau (3)
- inoculation dans flacons à terre
- incubation *in vitro* (*in situ* possible)
- b)-filtration (cf. phytoplancton)
- pour les sables : "sonication" pour détacher les cellules puis mise en suspension
- comptages G-M

- B - Nouvelles méthodes originales d'incubation proposées depuis 1970.

Les deux techniques nouvelles d'incubation de MARSHALL *et al.* (1970, 1971, 1973) et BUNT et LEE (1972) tendent à une moindre perturbation des sédiments.

§§ MARSHALL (1970), MARSHALL *et al.* (1971, 1973)

sables et vases d'estuaires : 0,3 m
mise en *incubation en flacons de la partie superficielle d'une carotte sans perturbation de celle-ci.*

- a)-carottages de faible diamètre (1 cm)
-transfert de la partie superficielle de la carotte dans un réceptacle lui-même placé en flacon
-remplissage progressif à l'eau de mer filtrée
-inoculation
-incubation *in situ*
- b)-filtration, lavages, séchage
-broyage
-comptages en scintillation liquide

§§ BUNT et LEE (1972), BUNT, LEE et LEE (1972)

sables coralliens et sédiments divers (0 à 25 m)
inoculation et incubation in situ (variante de la méthode de Wetzel pratiquée en plongée) *chambres.*

- a)-carottage d'assez grand diamètre (9,6 cm²) avec cylindres de Plexiglas fermés à la partie supérieure (orifice latéral)
-une carotte de 2,5 cm de long est enfermée : fermeture par bouchon de la partie inférieure de la carotte au début de l'expérience
-inoculation de ¹⁴C *in situ* (seringue)
-réculte des cylindres à la main
- b)-eau surnageante filtrée à part
-sédiment congelé
-séché
-pesé, pulvérisé, traité par les vapeurs de HCl
-comptages en scintillation liquide

C - Variantes et critiques

1°) Méthode des chambres (WETZEL, BUNT et LEE)

Si l'on veut estimer la *production primaire réelle*, par opposition à la production "potentielle" ou "optimale", la méthode d'incubation de Wetzel paraît a priori la meilleure, puisqu'elle perturbe très peu les sédiments soumis à l'expérience. Elle n'a pourtant été reprise qu'en deux occasions (tableau XV en annexe), par LEACH (1970)

dans les stations d'un estuaire écossais accessibles à pied, et par MATHEKE et HORNER (1974) étudiant en plongée un fond situé à 5 m de profondeur en Mer de Chukchi (Alaska).

Si cette méthode n'a été que rarement appliquée c'est probablement pour les raisons suivantes :

1- Beaucoup d'auteurs ne cherchent pas à évaluer la production primaire réelle mais tentent d'estimer la "richesse" du fond à l'aide de méthodes faciles à mettre en oeuvre.

2- La récolte des échantillons après l'incubation est difficile dans la méthode des chambres. Dans les milieux peu profonds on peut aisément multiplier les allées et venues pour transporter des chambres fermées au moment de la récolte par une lame d'acier ou de plastique, mais en plongée cela devient vite irréalisable.

J'ai moi-même construit de telles chambres en Plexiglas et j'ai testé en plongée un système de fermeture par une lame de Plexiglas biseauté glissant dans une fente pratiquée sur la moitié du cylindre sous la surface du sédiment. Il est très difficile dans cette opération de couper nettement la carotte et d'obtenir une fermeture étanche.

Sur ce point, la modification apportée par BUNT et LEE, c'est-à-dire la fermeture de la partie inférieure de la chambre par un gros bouchon avant introduction de ^{14}C me paraît préférable mais pratiquement irréalisable, dans le cas d'une vase, sans perturbation de la stratification naturelle.

3- La fermeture de la partie inférieure de la chambre par le sédiment lui-même, bien que souhaitable en principe, est très discutable dans les sédiments sableux ou sablo-vaseux.

J'ai effectué des essais d'injection de liquides colorés dans les chambres utilisées sur divers fonds sableux. Les liquides diffusaient au travers du sable jusqu'en dehors des chambres comme le ferait le ^{14}C .

Là encore, la fermeture préalable préconisée par BUNT et LEE corrige cet inconvénient ; elle est réalisable sans grand dommage dans un milieu sableux. Cependant elle suppose qu'on enferme un assez fort volume de sable (24 cm^3 sur $2,5\text{ cm}$ d'épaisseur) un peu trop abondant pour la suite des opérations. De plus, dans les sables soumis à un certain hydrodynamisme (TK1, TK2), les chambres d'incubation, même bien enfoncées, étaient souvent renversées.

4- Enfin la profondeur des stations est à considérer : la méthode de Wetzel suppose deux plongées par station, l'une au début, l'autre à la fin de l'incubation avec un matériel assez complexe (seringues, plaques de fermeture, ^{14}C) ce qui suppose un temps de travail assez long au fond ; je pouvais difficilement l'utiliser lors de mes sorties régulières qui comportaient quatre stations à des profondeurs variant de 5 à 38 m (TK) ou de 5 à 60 m (AM) ; chaque plongée comportait, rappelons-le, des mesures d'éclairement, des raclages et des carottages, une prise d'eau au niveau du fond.

BUNT et LEE expliquent que leurs expériences personnelles d'inoculation ont été mises au point pour être appliquées à partir d'un laboratoire immergé à 15 m (Hydrolab).

2°) Méthode des flacons

Si l'on abandonne la principe de l'inoculation du ^{14}C *in situ*, on aborde toute une série de variations sur le thème du "pseudophyto-plancton".

GRØNTVED (1960, 1962) faisait incuber dans des flacons séparés, des microphytes libres ou mis en suspension par lavage du sable ("*suspended fraction*" ou "*pseudobenthos*") et des microphytes attachés aux grains ("*sand fraction*" ou "*psammophytic microvegetation*"). Cette méthode a été reprise par GARGAS (1970, 1971, 1972), HUNDING (1971), ainsi que CADEE et HEGEMAN (1974, 1977) avec pour ces derniers une variante supplémentaire inspirée de MARSHALL *et al.* (1971) (cf. tableau XV). Tous ces auteurs proposent des résultats en termes de "*taux potentiel de production brute*".

Divers auteurs, dans des travaux occasionnels sur le sédiment ont clairement exposé leur parti pris de traiter les échantillons de benthos comme une "sorte de phytoplancton" par dispersion des microphytes et des grains de sédiment dans l'eau, telle qu'est traitée la fraction 3 dans la méthode de GRØNTVED. C'est le cas de GOLDMAN *et al.* (1963), BURKHOLDER *et al.* (1965 ; 10 g de sable humide dilué dans l'eau de mer et lavé, donnant une suspension "ressemblant à une floraison de phytoplancton"), SEKI et ZO BELL (1967), SEKI (1968). Ces auteurs ont inspiré ensuite partiellement BOUCHER (1972, 1975), CAHET (1974), LACAZE *et al.* (1976). Là encore, comme chez GRØNTVED, on peut craindre une surestimation de la production réelle.

Parmi les variantes ayant tenté une *isolation plus ou moins complète des microphytes* par rapport au sédiment avant l'incubation, citons celle qui utilise la capacité de *migration* des diatomées au travers d'un tissu et dans laquelle l'incubation des diatomées mobiles, et elles seules, a lieu dans un flacon. C'est une variante d'inspiration planctonique, pratiquée par TAYLOR et PALMER (1963) reprise par HICKMAN en 1969 pour constituer une partie de sa méthode (fraction 3). La mise en incubation de diatomées ainsi récoltées a été également pratiquée en parallèle avec d'autres méthodes par COLIJN et VAN BUURT (1975).

Il est évident que la prise en compte de la seule fraction "diatomées migrantes" du peuplement microphytobenthique est par trop sélective.

Avec STEELE et BAIRD (1968), on arrive aux essais de *reconstitution* dans un flacon d'une portion de fond tel qu'il se trouve *in situ*. D'après mes observations en plongée, la restauration progressive de la stratification initiale est plus rapide sur les sables que sur les vases ; l'apparition des microorganismes photosynthétiques à la surface de l'échantillon se reconnaît à une coloration brunâtre. De même à la station TK3 (25 m) où se trouvait une population permanente de grands foraminifères discoïdes (*Amphisorus hemprichi*), les cellules, nettement colorées en vert jaunâtre par des zooxanthelles symbiotiques, s'installent rapidement dans le couvercle du flacon à la surface de l'échantillon, ceci malgré les manipulations décrites précédemment (raclage, égouttage, pesée).

La méthode d'incubation de STEELE et BAIRD a été utilisée avec certaines modifications et quelquefois en parallèle avec d'autres techniques par COLOCOLOFF M. (1972) puis ROMAGOUX (1976) qui étalent le sédiment d'une carotte en une couche fine sur le fond des flacons pour obtenir une "assimilation optimale", ainsi que par BOUCHER (1972,1975) et par LACAZE *et al.* (1976).

On peut penser que la fixation de ^{14}C à la surface d'un échantillon constitue une approche de la *production réelle* mais on ne doit pas négliger la perturbation initiale du milieu, soit dans ses effets néfastes (chocs physiologiques) soit dans ses effets bénéfiques (mise en solution éventuelle de sels nutritifs par agitation).

Un perfectionnement de ces essais de reconstitution des condi-

tions naturelles réside dans la méthode de MARSHALL *et al.* (1971 et 1973) qui propose l'incubation *in situ* en flacon rempli d'eau, de la portion superficielle d'une petite carotte maintenue *intacte* dans un réceptacle (bouchon de matière plastique). Cette méthode connaît actuellement un certain succès et a suscité quelques modifications dans l'installation du fragment de carotte dans le flacon d'incubation (bouchons creux, anneaux collés au fond des flacons, tronçons de carottiers).

COLOCOLOFF M. (1972), en parallèle avec d'autres procédés déjà signalés, utilise cette technique sous le nom de "méthode *in situ* reconstitué". On relève encore parmi les utilisateurs VAN RAALTE *et al.* (1974, 1976), CADEE et HEGEMAN (1974, 1977), COLIJN et VAN BUURT (1975), ROMAGOUX (1976), DARLEY *et al.* (1976), LACAZE *et al.* (1977).

Cette méthode semble fournir une approche plus rigoureuse de la "production réelle" que celles qui impliquent un étalement du sédiment dans les flacons.

COLOCOLOFF M. (1972) effectue les mesures des deux façons suivantes :

1- Il étale 5 cm³ de carotte sur 70 cm² et "sur une épaisseur correspondant au diamètre des grains, qui sont alors tous éclairés".

2- Il met en incubation le 1er cm intact (surface 5 cm²).

Il conclut qu'"un volume de sable donné (du 1er cm superficiel), complètement étalé, produirait environ 16 fois plus que le même volume incubé dans les conditions de stratification naturelle".

De même CADEE et HEGEMAN (1974) ont comparé les résultats obtenus d'une part à partir de carottes de 1 cm² de surface et de 1 cm d'épaisseur placées dans des flacons de 50 cm³ et d'autre part avec ces mêmes portions de carottes étalées sur 4 cm² (épaisseur obtenue 0,25 cm) ; cet étalement relativement faible fournit des valeurs de production de 2 à 2,5 fois supérieures à celles des carottes intactes.

Nettement différente est la démarche de STEELE et BAIRD (1968) qui consiste à prélever *in situ* la partie superficielle du sédiment pour l'introduire dans un flacon où elle incube ensuite sur la même surface et la même épaisseur qu'à l'origine. Elle peut prétendre estimer une "production réelle" et non une "production optimale".

L'une des *limitations* reconnue de la méthode de MARSHALL *et al.* (1973), réside dans son utilisation difficile quand le sédiment ne possède pas les qualités de *cohésion* nécessaires à son transfert, sans perturbation, dans les flacons. J'en ai eu confirmation lors de quelques essais personnels effectués dans les sédiments de la lagune d'Abidjan : pendant les incubations *in situ*, si le fond est un peu agité, le contenu des anneaux se répand dans les flacons où il se met en suspension.

Mais, par ailleurs, les auteurs suggèrent que l'étude de la production primaire à partir de nombreuses petites carottes permet d'obvier au mieux à l'hétérogénéité de distribution des microphytes en surface par comparaison avec la méthode de WETZEL qui met en jeu des échantillons de surfaces plus grandes donc moins nombreux.

Cette argumentation peut être reprise pour justifier ma propre technique de récolte par nombreux petits coups de pelle répartis au hasard ; j'obtiens ainsi un échantillon total plus largement homogénéisé que par toute technique de carottage.

On retiendra de ces comparaisons que l'estimation de la production obtenue dépend, comme il fallait s'y attendre, des conditions méthodologiques elles-mêmes fortement conditionnées par la granulométrie du sédiment, la profondeur, l'hydrodynamisme et toutes autres caractéristiques locales. A vrai dire, le paramètre mesuré change selon le type de méthode utilisé (cf. tableau XV ; 13ème colonne).

3.2.2.2. Traitement des échantillons au terme de l'incubation (tableau XV en annexe, 10ème, 11ème et 12ème colonnes).

A - Arrêt de l'incubation

La majorité des auteurs transportent les échantillons à l'obscurité et passent à la phase suivante qui est le rinçage.

Certains auteurs cependant injectent à l'échantillon, au terme de la période d'incubation choisie, un produit susceptible d'arrêter l'assimilation : iodure de potassium pour TAYLOR et PALMER (1963) et pour CADEE et HEGEMAN (1974), formol neutre pur pour COLOCOLOFF M. (1972), MARSHALL *et al.* (1973), BOUCHER (1975), formol 3 % pour VAN RAALTE *et al.*, acide phosphorique pour MATHEKE et HORNER (1974).

Cette pratique a été déconseillée depuis 1969 (STEEMAN NIELSEN *et al.*) à cause de la perte de ^{14}C assimilé, due à l'éclatement des cellules tuées. D'après WOOD *et al.* (1973), dans une étude sur le phytoplancton, la perte peut être de 50 %.

Les auteurs utilisant les "chambres", après élimination de l'eau surnageante, congèlent immédiatement puis sèchent le sédiment. C'est le cas de WETZEL (1963), LEACH (1970), BUNT et LEE (1972) qui proposent aussi une "cuisson" des échantillons pour stopper les processus biologiques.

B - Elimination de l'isotope non assimilé

L'unanimité est loin d'être faite sur les procédés d'élimination du ^{14}C inorganique restant dans l'échantillon après l'incubation. Le problème paraît plus complexe que pour le phytoplancton, au premier abord, à cause de la présence des particules sédimentaires susceptibles d'adsorption.

En général on lave à l'aide d'une assez grande quantité d'eau de mer filtrée ; les échantillons sont placés en général sur des filtres de fibres de verre (Tableau XV, 10ème colonne - prédominance de Whatman GF/C).

Quelquefois on ajoute à l'eau de rinçage HCl 1 % (ANONYME, 1973 dans la méthode de STEELE et BAIRD), HCl 2 % (VAN RAALTE *et al.*, 1974), HCl suivi de NaOH (BUNT et LEE, 1972), ou une solution de 3 % NaCl puis 1 % HCl dans 3 % NaCl puis à nouveau 3 % NaCl (SEKI et ZO BELL, 1967 ; BOUCHER, 1972). MATHEKE et HORNER (1974) préconisent un lavage du sédiment par centrifugation dans HCl 0,005N.

Parmi les auteurs effectuant le seul lavage à l'eau ou la congélation immédiate, certains pratiquent ensuite une exposition du sédiment aux vapeurs de HCl fumant puis éventuellement une mise en présence de chaux sodée (WETZEL, 1963 ; GOLDMAN *et al.*, 1963 ; HICKMAN, 1969 ; PLANTE-CUNY, 1971). Il est actuellement assez difficile encore de se faire une opinion sur la validité de cette correction dont le résultat dépend largement de la nature chimique du sédiment. Si le sédiment est calcaire, ce qui est souvent le cas en milieu tropical, il devrait être, selon CAHET (1974), complètement dissous par un traitement à HCl 1 à 5N au bain-marie. Ainsi serait également éliminé le ^{14}C non assimilé adsorbé par les particules.

3.2.2.3. Mesure de la radioactivité fixée par les microphytes

(Tableau XV, 11ème colonne)

Toutes les méthodes développées tendent à corriger le phénomène d'absorption des particules β par les sédiments. Les méthodes ont évolué avec l'évolution des techniques de comptages.

WETZEL seul (1963) a pratiqué des comptages par combustion humide de l'échantillon (dégagement de $^{14}\text{CO}_2$) puis radioanalyse en phase gazeuse (chambre d'ionisation).

A - Procédé Geiger-Müller

Quel que soit le type de compteur employé (à fenêtres de mica, ou à fenêtres ultra-minces, ou sans fenêtre), la mesure directe de la radioactivité des microphytes doit être corrigée de *l'absorption par les particules sédimentaires*.

Ces facteurs de correction sont évalués empiriquement (GRØNTVED, 1960 ; HUNDING, 1971), ou par le calcul (SEKI et ZO BELL, 1967), ou expérimentalement (GOLDMAN *et al.*, 1963 ; STEELE et BAIRD, 1968 ; HICKMAN, 1969 ; LEACH, 1970 ; GARGAS, 1970 ; PLANTE-CUNY, 1971 ; COLOCOLOFF M., 1972 ; CADEE et HEGEMAN, 1974 ; ROMAGOUX, 1976).

Certains auteurs suppriment l'effet des particules inertes de sédiment en séparant les cellules du substrat (voir plus haut : migration de diatomées ou séparation par ultra-sons). Ils doivent cependant appliquer des corrections d'absorption par les cellules elles-mêmes comme dans le cas du phytoplancton.

B - Scintillation liquide

Le principe de transformation de l'énergie de désintégration en photons permet d'enregistrer au spectromètre à scintillation liquide un nombre de désintégrations beaucoup plus grand que les compteurs à tubes de Geiger-Müller qui, de plus, ne comptent que les coups émergeant d'un plan horizontal (comptages en 2π). Par ailleurs, on peut compter immédiatement en scintillation liquide des échantillons humides ce qui évite le séchage, le stockage et les pertes qui leur sont inévitablement liées.

Les comptages en scintillation liquide ont été pratiqués soit directement sur l'échantillon (sédiment contenant les organismes marqués), soit sur les nouveaux produits marqués résultant :

- d'une extraction par divers solvants (digestion) qui fournissent des solutions marquées ;
 - d'une oxydation humide
 - d'une combustion
- } avec dégagement de $^{14}\text{CO}_2$ à piéger.

§§ Les comptages directs impliquent la présence d'un mélange hétérogène : particules inertes + organismes marqués. Plusieurs procédés de présentation de l'échantillon ont été utilisés :

- comptages sur l'échantillon tombé au fond de la fiole contenant le mélange solvant-scintillateurs (nouvelle solution proposée par BAIRD et STEPHENS (ANONYME, 1973) dans la méthode STEELE et BAIRD) ;

- comptages sur l'échantillon broyé au mortier puis réparti au sein d'un gel (Cab-O-Sil par exemple, SKAUVEN *et al.*, 1971 ; BOUCHER, 1975), ou mis en suspension par un détergent (Triton X-100 par exemple, BUNT et LEE, 1972).

§§ L'extraction du carbone marqué a été pratiquée par :

- "digestion par l'acide nitrique" (VAN RAALTE *et al.*, 1974) puis comptage d'une partie aliquote de la solution dans un mélange tampon-gel ;

- combustion et dégagement de $^{14}\text{CO}_2$ piégé ensuite.

La combustion humide (acide sulfurique bouillant + bichromate de potassium) a été utilisée par MARSHALL *et al.* (1971, 1973), MATHEKE et HORNER (1974), DARLEY *et al.* (1976). Enfin, la combustion en présence d'oxygène a été réalisée soit en flacons (BURKHOLDER *et al.*, 1965) soit dans des fours (MARSHALL *et al.*, 1973 ; COLIJN et VAN BURT, 1975 ; LACAZE *et al.*, 1976). Les "cocktails scintillants" utilisés ensuite par les divers auteurs sont très variés (cf. Tableau XV) et leurs mérites respectifs ne seront pas discutés ici.

Notons que les méthodes de transformation du ^{14}C organique en ^{14}C soluble ou gazeux, théoriquement excellentes pour des comptages en scintillation liquide, ne sont pas exemptes d'inconvénients : nombreuses pertes possibles durant les diverses étapes d'extraction et de redissolution ; extinction de la scintillation par la persistance de certaines colorations.

Toutes les variantes de comptage en scintillation liquide donnent cependant des rendements de comptage bien supérieurs à ceux des compteurs de type Geiger-Müller. Néanmoins, elles supposent également de nombreuses corrections pour autoabsorption et extinction de scintillation par les particules inertes. Etalonnages et corrections sont souvent difficiles à réaliser à bon escient et donnent parfois des résultats illusoire.

Ainsi, MARSHALL *et al.* (1973) présentent les résultats d'une étude comparée de comptages en scintillation liquide appliqués à des échantillons traités au préalable de trois façons différentes :

- 1- broyage simple de l'échantillon séché ;
- 2- combustion humide ;
- 3- combustion infra-rouge.

Les auteurs obtiennent des résultats non significativement différents avec les trois traitements et concluent en faveur de la méthode de broyage et mise en suspension dans un gel, "la plus simple, la plus rapide, la plus fidèle".

J'ai, pour ma part, recompté en scintillation liquide quelques échantillons préalablement comptés au compteur de type Geiger-Müller à courant de gaz et fenêtre ultra-mince par la méthode de STEELE et BAIRD (1968).

J'ai comparé les rendements de comptage dans l'Instagel* liquide et l'Instagel sous forme de gel (50 % d'eau), sur une vase et sur un sable.

Dans les deux cas, le comptage est amélioré dans la forme *gel*. Sur des parties aliquotes *broyées* ou *non broyées*, j'ai pu constater, quand le sédiment est en suspension dans la forme *gel*, que le *rendement est diminué par le broyage* de l'échantillon. Ce détail ne paraît pas avoir été remarqué par d'autres auteurs qui ont pratiqué le broyage a priori en cas de suspension dans un gel. Il est probable que la scintillation est atténuée par l'augmentation du nombre des particules fines inertes.

Enfin, l'expérience m'a montré que des tests sont sans doute nécessaires pour trouver sur chaque type de sédiment, la quantité optimale à mettre en suspension afin d'obtenir la meilleure reproductibilité et le meilleur rendement de comptage. Le calcul d'un facteur de correction par adjonction d'une culture marquée aux divers types de sédiments étudiés reste nécessaire.

3.3. CONCLUSION

Il est encore difficile à l'heure actuelle d'aboutir au choix justifié d'une méthode, car il reste encore beaucoup à faire pour parvenir à une certaine standardisation tout au long des différentes étapes de la mesure de la production primaire sur les sédiments.

On notera que le choix d'une méthode d'incubation dépend beaucoup de la nature granulométrique - sable ou vase - du sédiment à étudier et de la profondeur des stations prévues.

* Instagel Packard : p-xylène, naphthalène, surfactant, scintillateurs.

Selon la méthode d'incubation adoptée, on approche plus ou moins de l'estimation d'une "production réelle". C'est pourquoi j'ai fait état (13ème colonne, tableau XV) des termes employés par certains auteurs pour exprimer leurs résultats : "production potentielle", "production optimale", "production réelle" estimée ou mesurée.

Dans le présent travail, du fait que la méthode choisie est moins bien adaptée aux vases qu'aux sables, on peut avancer que les résultats obtenus sur les sédiments sableux constituent une évaluation de la production réelle, et que dans les fonds vaseux cette production est peut-être surestimée.

4. RESULTATS

Comme pour la partie relative aux pigments, l'exposé des moyennes générales de la production primaire et de la fixation à l'obscurité pouvant servir de base à des comparaisons avec d'autres travaux précèdera une discussion sur la variabilité horizontale à la surface des sédiments.

Il n'y aura pas lieu, cette fois, de considérer une variabilité verticale à l'intérieur des sédiments, car cette étude ne porte que sur la production primaire réelle donc superficielle. On exposera les résultats concernant les variations de la production primaire avec la profondeur et avec la localisation des stations, puis avec la succession des jours et avec les saisons.

4.1. ORDRES DE GRANDEUR, VALEURS EXTRÊMES

Les moyennes générales horaires de 138 estimations de la production primaire effectuées entre 3 et 59 m de profondeur (moyenne : 18,4 m) sur des sédiments sableux et vaseux entre avril 1969 et août 1970 sont :

Production primaire	: 18,21	\pm	2,71	$\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$
Fixation de carbone à l'obscurité	: 5,37	\pm	0,45	$\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$

Sur les fonds de *sables* seuls (5 à 39 m, profondeur moyenne 17,7 m) les moyennes sont :

Production primaire	: 21,88	\pm	3,62	$\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$
Fixation à l'obscurité	: 5,84	\pm	0,66	$\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$
Fixation relative	: 38,10	\pm	4,97	%
Production / Biomasse	: 0,61	\pm	0,09	$\text{mgC.mg Chl.a}^{-1}.\text{h}^{-1}$

Sur les fonds de *vases* seuls, en ne tenant compte que des données correspondant aux profondeurs équivalentes (3 à 43 m, profondeur moyenne 18,2 m) on a :

Production primaire	: 8,99	\pm	1,91	$\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$
Fixation à l'obscurité	: 4,40	\pm	0,63	$\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$
Fixation relative	: 61,86	\pm	10,97	%
Production / Biomasse	: 0,39	\pm	0,10	

Les moyennes de production primaire sont significativement différentes l'une de l'autre au seuil de 95 %.

On peut donc dire que pour les fonds considérés et de façon globale, *les sables sont nettement plus productifs que les vases à profondeur égale*. La fixation de carbone à l'obscurité est sensiblement équivalente sur les sables et sur les vases en valeur absolue, quoique nettement inférieure sur les sables en valeur relative.

Le rapport Production / Chlorophylle *a* est plus élevé sur les sables que sur les vases, ce qui correspond à un *rendement meilleur de la chlorophylle a sur le sable* comme on le vérifiera plus loin (4ème partie).

La plus forte valeur observée est de $118,86 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ le 9.12.1969 à 5 m sur le fond de sable de Tany Kely ; une valeur très élevée de $63,14 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ était observée le même jour à 15 m. Le maximum sur les vases a été observé le 23.7.1969 à 5 m dans la baie d'Ambaro : $29,12 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

Quant à la fixation de carbone à l'obscurité, elle a atteint la valeur maximale de $12,72 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ le 9.12.1969 à 15 m à Tany

Kely, soit le même jour qu'une forte production à la lumière, ce qui pourrait indiquer que ce sont les mêmes organismes qui en sont responsables. La plus faible valeur obtenue a été de $1,44 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ à 5 m (TK1) le 6.5.1970. En valeur relative, ce paramètre a été le plus faible (4,65 % de la fixation à la lumière) le 14.11.1969 à 5 m (TK1) et il a plusieurs fois atteint 100 % (= égalité des fixations de carbone à la lumière et à l'obscurité) à partir de certaines profondeurs : ainsi en était-il aux stations BA3 et BA4 (20 et 30 m) de la baie d'Ambaro de décembre à avril, à 43 m en janvier et à 55 m en juin dans la vase d'Ampasindava, en mars à 38 m à Tany Kely.

A partir de la production primaire moyenne de $18 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$, on peut évaluer une production primaire annuelle d'environ 80 gC.m^{-2} sur les fonds considérés. Cette valeur n'est que très approchée comme va nous le montrer l'examen des variations spatiales et temporelles à petite et à grande échelle.

4.2. VARIATIONS SPATIALES DE LA FIXATION DE CARBONE

4.2.1. Variations horizontales à petite échelle

Le 11 juin 1969, j'ai effectué dans les trois stations de la radiale de Tany Kely situées à 5, 15 et 25 m de profondeur des évaluations de production primaire à partir de 16 échantillons par station répartis sur 1 m^2 selon un schéma déjà utilisé pour les concentrations pigmentaires.

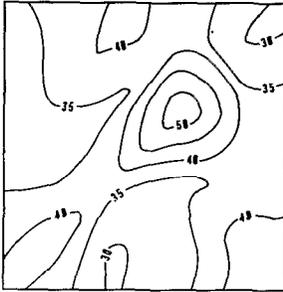
Un échantillon de sable était prélevé dans chaque case et traité séparément : égoutté, pesé, marqué au ^{14}C , remplacé *in situ* en flacon clair dans la case correspondante et relevé au bout de 6 heures.

Les résultats de cette expérience sont schématisés sur la figure 25 et résumés dans le tableau XVI.

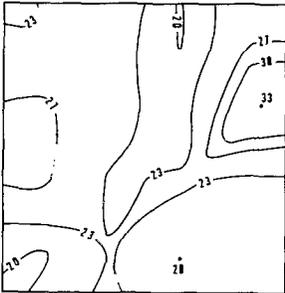
Notons tout d'abord que les moyennes obtenues à chaque station sont significativement différentes l'une de l'autre au seuil de 99 %. Il apparaît que 16 coups de pelle donnés sur une surface de 1 m^2 permettaient de récolter un échantillon de sable qui, en incubation *in situ*, donne une estimation de la production primaire *représentative*

STATIONS	TK 1	TK 2	TK 3
PROFONDEUR	5 m	15 m	25 m
FRACTION FINE (%)	0	0	10
MEDIANE (μm)	350	235	210
assimilation de carbone à la lumière $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$			
\bar{m}	$37,20 \pm 3,30$	$23,86 \pm 1,91$	$7,36 \pm 0,79$
max.	54,73	33,01	10,13
min.	29,24	19,60	4,95
CV (%)	16,68	15,06	20,38
d	1,03	0,51	0,31

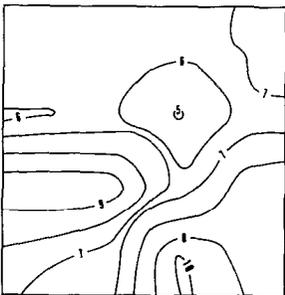
Tableau XVI : Dispersion des valeurs de production primaire le 16-6-1969 à la surface des sédiments. Dans chaque station, 16 incubations sur 1 m^2 ; $d = s^2/\bar{m}$; CV = coefficient de variation ; valeurs maximales (max.) et minimales (min.).

TK₁ 5 m

$$\bar{m} = 37.20 \pm 3.30$$

TK₂ 15 m

$$\bar{m} = 23.86 \pm 1.91$$

TK₃ 25 m

$$\bar{m} = 7.36 \pm 0.79$$

Figure 25 : Variabilité horizontale à petite échelle de la production primaire ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) le 11-6-1969 (1m^2 ; $\bar{m} \pm t$ 0,05 s/ Vn).

de chaque fond considéré. La comparaison de la dispersion des valeurs de production primaire dans chaque case, dans les trois stations, montre que les valeurs les plus hétérogènes sont trouvées à 5 m (amplitude de des variations $25 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) puis à 15 m (amplitude : $14 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et enfin à 25 m (amplitude : $5 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$), les indices de dispersion de Fisher ($d = s^2 / \bar{m}$) étant respectivement 1,03 ; 0,51 ; 0,31.

On peut en conclure que le nombre de répétitions pourrait être diminué pour des profondeurs croissantes (TK1, TK2, TK3).

Ces résultats ne coïncident pas parfaitement avec ceux que l'on avait observés pour les pigments.

En effet, rappelons brièvement que dans le cas de la chlorophylle a , l'étude de plusieurs exemples dans l'année donne le classement suivant des stations, de la moins hétérogène à la plus hétérogène: TK1, TK3, TK2. Le 11.6.69 en particulier ce classement était : TK1, TK2, TK3 (valeur de d : 0,21 ; 0,26 ; 0,55) c'est-à-dire l'inverse de ce qui est obtenu pour la production primaire.

Si l'on examine en détail une station sous les deux aspects de la chlorophylle a et de la production primaire, on constate, en TK2 par exemple (Fig. 17 b pour la chlorophylle a , Fig. 25 pour la production primaire) que la "tache" de forte concentration en chlorophylle a ($22 \text{ } \mu\text{g.g}^{-1}$) ne coïncide pas avec la case où fut décelée la plus forte production : $33 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Il en est de même dans les deux autres stations.

J'ai étudié dans les trois stations les corrélations entre production et chlorophylle a et je n'ai pu déceler de corrélation positive significative entre ces deux grandeurs dans aucune des trois stations non plus que des corrélations de rang contrairement à la corrélation positive observée sur l'ensemble des valeurs (4ème partie).

Ce résultat ne doit pas nous surprendre : les valeurs de l'indice de dispersion de Fisher (d) sont, à une exception près, inférieures à 1 aussi bien pour la production primaire que pour la chlorophylle a . Seules des valeurs nettement supérieures à 1 permettent de déceler une répartition que l'on pourrait qualifier d'agrégative, avec toutes les réserves déjà faites dans le chapitre des pigments. Ici, malgré un classement possible des stations selon le critère d'hétérogénéité, la répartition des valeurs de fixation de carbone est à tendance *uniforme*.

On retiendra que *les valeurs de production primaire sont plus dispersées dans la station la moins profonde que dans les deux autres*, alors qu'apparemment, ce jour-là, les valeurs de la chlorophylle a y sont plus homogènes. Ce résultat n'a peut-être pas une signification générale. Il montre cependant qu'il n'existe pas forcément de relation directe entre la microrépartition des valeurs du pigment "chlorophylle a " et de celles de la production primaire.

Ces deux paramètres sont liés à la présence de microphytes vivants, dont les populations varient aussi à une échelle inférieure à celle de l'échantillonnage pratiqué ici (1 m^2). De plus, ces variations peuvent être d'ordre quantitatif ou qualitatif ; or, la chlorophylle a n'est pas le seul pigment en cause dans les processus photosynthétiques, donc la production primaire n'est pas forcément maximale là où la chlorophylle a est en concentration maximale.

4.2.2. Variations de la fixation de carbone selon la profondeur des stations.

Le groupement des diverses stations (Tableau XVII) est identique à celui adopté pour les pigments, du moins pour les trois premières catégories de stations (5 m, 15 m, 25 m).

Ensuite, deux groupes de résultats moyens sont donnés qui concernent des stations voisines de 35,6 m (au lieu de 39 m pour les pigments) et voisines de 57 m (au lieu de 62,6 m). (Ce décalage est dû au fait que les observations concernant la production primaire ont été effectuées jusqu'à 60 m seulement contre 83 m pour les pigments).

Nous obtenons à partir des moyennes annuelles correspondant à ces groupes de stations, les graphes et leurs enveloppes représentés sur la figure 26.

L'*assimilation de carbone à la lumière* est maximale dans les stations les moins profondes (moyenne 5,48 m) où elle atteint la valeur moyenne de $28,54 \text{ mgC.}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Ensuite, elle diminue progressivement jusqu'à la profondeur de 35 m. On notera que les moyennes 28,54 et 23,22, obtenues dans les groupes de stations de 5 et 15 m ne sont pas significativement différentes l'une de l'autre (seuil 95 %) ; mais elles sont toutes deux significativement différentes (seuil 99 %) des moyennes obtenues pour les autres groupes de stations.

Le groupement des 71 premières données recueillies dans les deux premiers ensembles de stations (5 et 15 m, profondeur moyenne 9,43 m) fournit une valeur moyenne de $26,14 \pm 4,12 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

Bien que la moyenne de fixation de carbone observée à 25 m soit significativement différente de celles de 5 et 15 m, en vue d'une comparaison avec les résultats obtenus sur les pigments qui sont peu différents dans les trois niveaux, il est bon de calculer une valeur

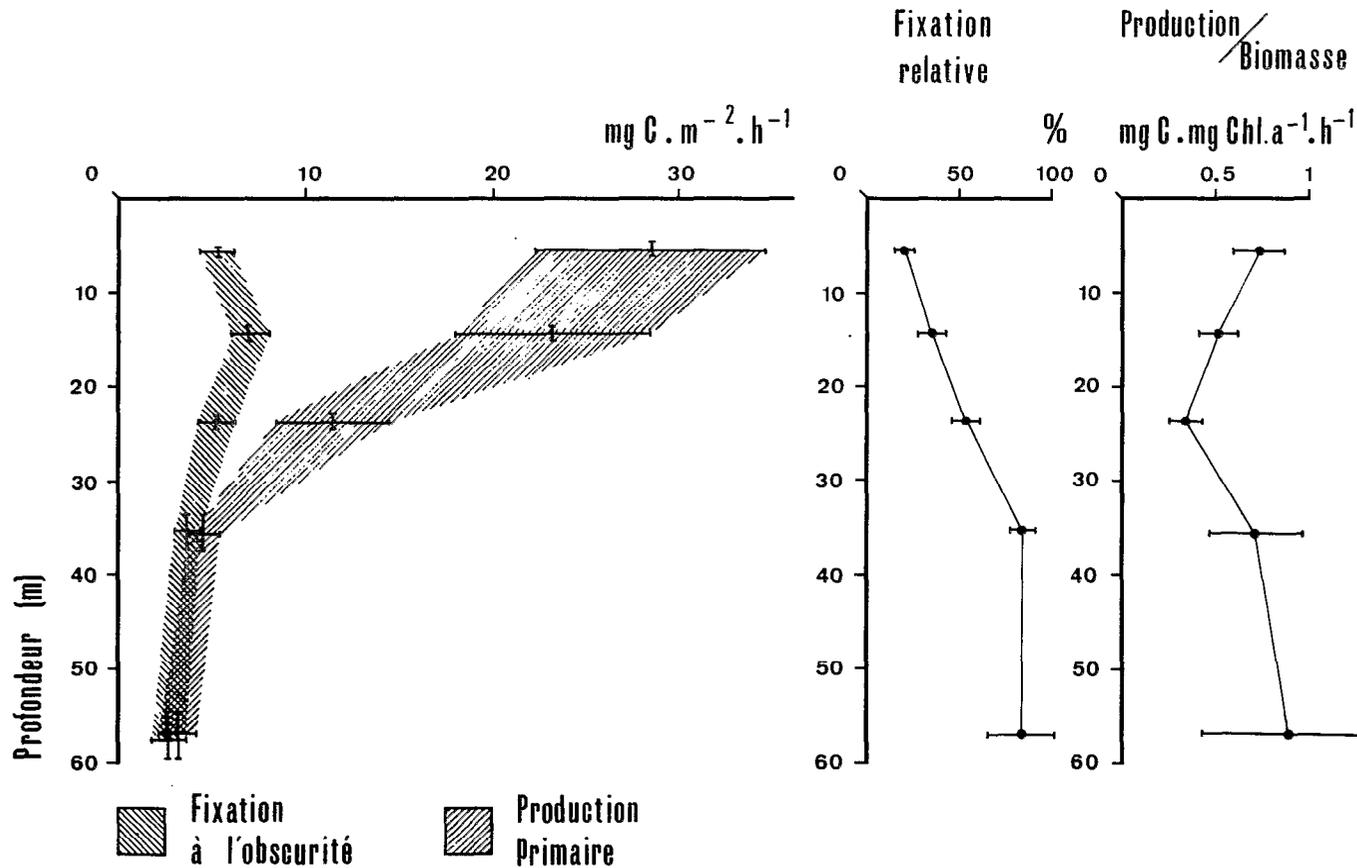


Figure 26 : Distribution moyenne selon la profondeur, des valeurs de la production primaire, de la fixation de carbone à l'obscurité, de la fixation relative (Noir/Clair) et du rapport Production/Biomasse.

	Stations voisines de 5 m (n = 39)	Stations voisines de 15 m (n = 32)	Stations voisines de 25 m (n = 36)	Stations voisines de 35 m (n = 21)	Stations voisines de 60 m (n = 4)
Profondeur (m)	5,48 ± 0,32	14,23 ± 0,70	23,59 ± 0,76	35,62 ± 2,07	57,00 ± 2,51
Production primaire mg C.m ⁻² .h ⁻¹	28,54 ± 6,22	23,22 ± 5,23	11,49 ± 3,06	4,66 ± 0,78	3,33 ± 1,09
Fixation de carbone à l'obscurité mg C.m ⁻² .h ⁻¹	5,30 ± 0,98	6,83 ± 1,17	5,26 ± 0,97	3,85 ± 0,67	2,84 ± 1,03
Fixation relative (X)	21,34 ± 3,82	35,74 ± 7,22	54,00 ± 7,77	82,66 ± 6,88	84,04 ± 16,9
Production / Biomasse mg C. mg Chl.a ⁻¹ .h ⁻¹	0,74 ± 0,14	0,51 ± 0,10	0,34 ± 0,08	0,71 ± 0,26	0,88 ± 0,48

Tableau XVII : Variations de la production primaire selon la profondeur des stations ($\bar{m} \pm t 0,05 s/\sqrt{n}$).

	Radiale TK				Radiale AM				Radiale BA			
	TK1	TK2	TK3	TK4	AM1	AM2	AM3	AM4	BA1	BA2	BA3	BA4
n	28	27	27	12	4	4	4	4	5	5	5	5
Profondeur (m)	5,50 ± 0,20	14,88 ± 0,22	24,52 ± 0,44	36,91 ± 1,02	5,75 ± 2,97	22,75 ± 2,85	40,75 ± 2,29	57,00 ± 2,52	4,80 ± 1,23	10,60 ± 1,00	20,00 ± 1,38	28,40 ± 2,08
Production primaire mgC.m ⁻² .h ⁻¹	33,93 ± 7,74	26,17 ± 5,49	12,78 ± 3,98	4,59 ± 0,83	12,13 ± 4,51	8,65 ± 5,40	2,89 ± 0,88	3,33 ± 1,10	16,24 ± 9,99	7,30 ± 2,40	6,78 ± 1,33	7,28 ± 1,92
Fixation de carbone à l'obscurité mgC.m ⁻² .h ⁻¹	5,90 ± 1,29	7,20 ± 1,33	5,33 ± 1,24	3,81 ± 0,61	3,36 ± 1,16	3,84 ± 0,69	2,46 ± 0,34	2,84 ± 1,02	3,33 ± 1,08	4,85 ± 1,59	6,00 ± 2,39	5,89 ± 2,54
Fixation relative (X)	18,04 ± 3,52	29,41 ± 4,14	48,29 ± 7,28	81,53 ± 8,90	30,64 ± 20,13	52,47 ± 34,11	86,72 ± 19,32	84,04 ± 17,03	26,79 ± 19,50	69,92 ± 30,58	86,10 ± 24,67	81,04 ± 33,41
Production / Biomasse mgC.mg Chl a ⁻¹ .h ⁻¹	0,82 ± 0,16	0,54 ± 0,11	0,36 ± 0,10	0,80 ± 0,50	0,39 ± 0,25	0,24 ± 0,33	0,40 ± 0,20	0,88 ± 0,48	0,42 ± 0,23	0,33 ± 0,22	0,32 ± 0,14	0,61 ± 0,79

Tableau XVIII : Variations locales de l'assimilation de carbone selon la profondeur des stations.

moyenne pour l'ensemble des trois premiers groupes de stations (profondeur moyenne : 14,22 m). Cette production est de $21,21 \pm 3,18 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

On pourra donc admettre que la valeur de $21 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ représente la moyenne probable de production primaire sur les fonds situés entre 0 et 30 m.

Pour les deux autres groupes (35 et 60 m) on obtient deux moyennes très inférieures ($4,66$ et $3,33 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) non significativement différentes l'une de l'autre.

La moyenne pour les fonds de 30 à 60 m ($n=25$; profondeur moyenne 39,04 m) est de $4,50 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Il est à noter que les valeurs de production primaire (Fig.26) décroissent plus rapidement que celles de la chlorophylle a (Fig. 19); cependant, la modification de pente des graphes entre 25 et 35 m est perceptible sur les deux figures, ce qui m'a conduite à classer les fonds en deux groupes au-dessus ou au-dessous de 30 m.

Après pondération tenant compte de l'aire relative occupée dans la région par les fonds de 0 à 30 m et de 30 à 60 m*, on obtient la valeur moyenne de $14,80 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

Donc $15 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ environ est la moyenne pondérée de la production primaire des fonds meubles situés entre la côte et la profondeur de 60 m environ dans la région de Nosy-Bé.

A partir de 35 m environ, la fixation de carbone mesurée à l'obscurité est équivalente à la fixation à la lumière (Fig. 26, fixation relative). Les moyennes de fixation à la lumière et à l'obscurité ne sont pas significativement différentes (seuil 95 %) dans les deux derniers groupes de stations (35 et 60 m). Aucune mesure n'a été effectuée au-delà de cette profondeur. Il n'y a peut-être pas de production primaire nette au-delà de 50 m environ. Cependant, une assimilation photosynthétique de carbone se produit probablement jusqu'à des profondeurs bien plus importantes et à 83 m au moins (canyon du Banc de l'Entrée) puisque toutes les conditions requises y sont réu-

* cf. quatrième partie : 3. Planimétrie de la région entre 13° et $13^\circ 50' \text{S}$. p. .

nies : la chlorophylle α y a été mesurée en quantités non négligeables et de très nombreux microphytes vivants y ont été observés à la surface des carottes.

L'éclairement sur le fond n'a pas été mesuré mais on peut raisonnablement penser qu'il est souvent supérieur ou égal à 1 % de l'éclairement de surface quand on sait, par expérience visuelle, que les eaux du canyon sont souvent plus claires que celles des parages de Tany Kely.

La fixation de carbone à l'obscurité, proche de $5 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en moyenne, est un peu plus élevée dans les stations peu profondes que dans les fonds de plus de 35 à 60 m. Les comparaisons de moyennes montrent que la valeur de $6,83 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ obtenue dans le groupe des stations de 15 m est significativement différente au seuil de 95 % des valeurs 5,30 et 5,26 de 5 et 25 m. Ensuite, les moyennes 3,85 (35 m) et 2,84 (60 m) sont significativement différentes des trois autres mais non différentes entre elles.

C'est à la profondeur du maximum de chlorophylle α (15 m) que la fixation de carbone à l'obscurité est significativement plus forte qu'aux autres stations. Jusqu'à 25 m, cette fixation est un peu plus intense ($5,74 \pm 0,59 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en moyenne) que dans les stations plus profondes ($3,65 \pm 0,77$; 30 à 60 m).

Cette fixation de carbone à l'obscurité suit la répartition quantitative probable des microorganismes vivants et décroît en profondeur. Bien entendu, la fixation relative à l'obscurité par rapport à la lumière augmente avec la profondeur croissante.

On notera enfin que le rapport "Production / Chlorophylle α " évolue parallèlement à la production primaire. Compte tenu de la répartition de la chlorophylle α , plus homogène entre 5 et 25 m que celle de la production primaire, le rendement apparent de la chlorophylle α est meilleur dans les plus hauts niveaux (rapport : 0,74) que vers 25 m (0,34). Ce rapport reste faible au regard de ce qui est observé dans d'autres communautés végétales, mais nous en reparlerons plus loin. Pour les groupes de stations de 35 et 60 m on ne peut accorder grande confiance aux résultats, compte tenu des imprécisions dans l'évaluation de la production primaire.

4.2.3. Variations locales : sables, vases.

Les résultats moyens obtenus dans les stations le long des trois radiales conduisent au classement TK, AM, BA (Fig. 1, 21, 27) dans l'ordre de la localité la plus productive à la moins productive. Ce classement correspond à celui de la richesse en chlorophylle α , de la quantité d'énergie lumineuse moyennée reçue au fond, de l'importance de la médiane granulométrique des sédiments, et au classement inverse de la teneur des sédiments en éléments fins et de leur richesse en phéopigments.

4.2.3.1. Comparaisons des stations de 5 m

Contrairement à la similitude observée en ce qui concerne les concentrations en chlorophylle α entre TK1, AM1, BA1, la production primaire moyenne obtenue dans la station sableuse TK1 à 5 m ($33,93 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) est nettement supérieure à celles qui sont trouvées en AM1 (12,13) et BA1 (16,24) (Tableau XVIII), avec, il est vrai, un nombre de mesures bien plus faibles dans ces deux derniers cas. C'est pourquoi d'ailleurs, la valeur de $16,24 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ obtenue en BA1 est tout juste significativement différente au seuil de 95 % de la valeur $33,93 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (TK1).

En AM1, la valeur de 12,13 est également différente de 33,93 (seuil 95 %). Les deux valeurs moyennes obtenues en AM1 et BA1 ne sont pas significativement différentes. Les valeurs éparses obtenues en d'autres stations (NO, LO) entre 5 et 8 m (Fig. 27) se répartissent entre 15 et $25 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. On retiendra donc à 5 m sur le sable une production primaire moyenne ($34 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) double de celle des fonds envasés ou plus turbides.

4.2.3.2. Variations bathymétriques en milieu sableux

La moyenne annuelle de la station TK1 pour 28 expériences est aussi la valeur moyenne de production primaire la plus élevée observée dans la région : $34 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ sur un fond sableux, agité par les vagues, à 5 m de profondeur.

Ensuite, à 15 m, la moyenne de $26,17 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ n'est pas significativement différente de la précédente. Par contre les valeurs observées à 15, 25 et 37 m sont significativement différentes les unes des autres (seuil 99,9 %). La tendance générale observée (Fig.26)

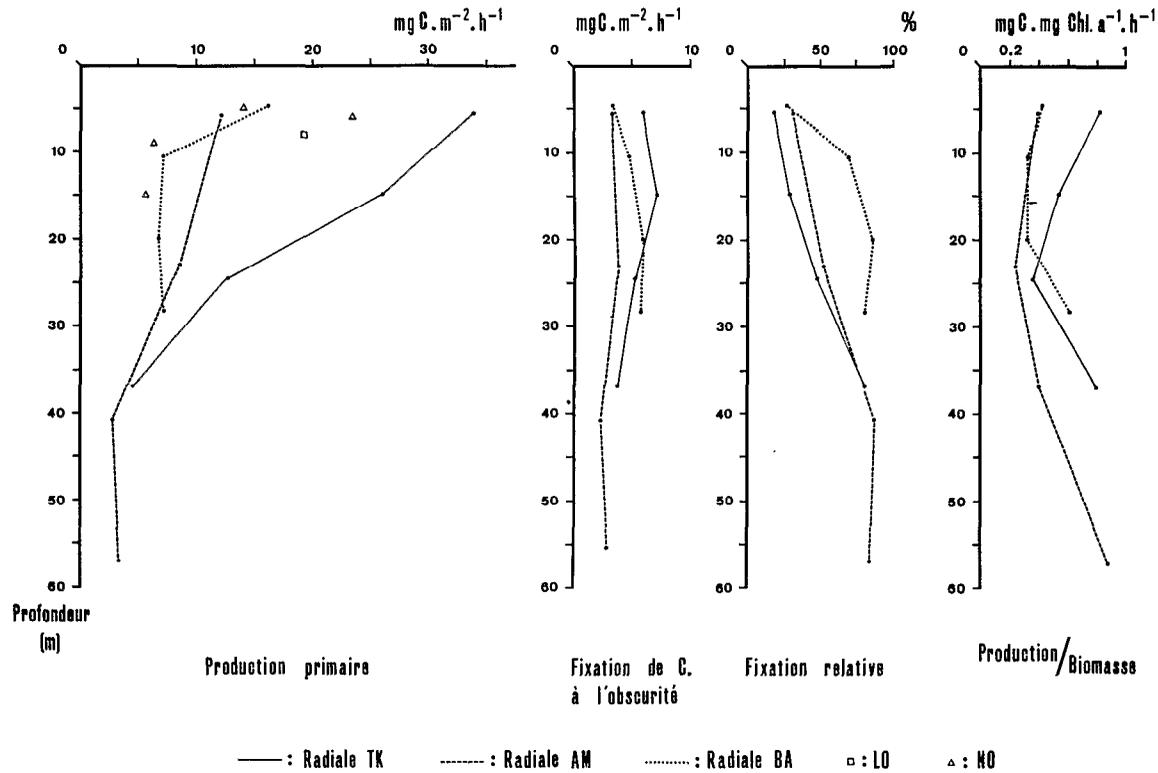


Figure 27 : Distribution selon la profondeur des stations, des valeurs de la production primaire et de la fixation de carbone à l'obscurité, le long des radiales TK, AM, BA (moyennes annuelles) et dans quelques stations isolées (LO, NO).

est donc accentuée en milieu sableux : la production primaire de ces fonds sableux est sensiblement plus élevée que la production moyenne quand la profondeur est réduite ; cet écart décroît progressivement avec la profondeur pour s'annuler à partir de 25 m environ.

4.2.3.3. Variations bathymétriques en milieu vaseux

La production dans la baie d'Ampasindava est un peu supérieure à celle de la baie d'Ambaro entre 10 et 20 m. Vers 25 m, les valeurs obtenues sont identiques et voisines de $8 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

A partir de 35 m environ, les valeurs obtenues sur les sables de TK et les vases de AM sont équivalentes et proches de 3 ou 4 $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$. (Aucune station en baie d'Ambaro n'atteint cette profondeur).

On peut conclure que la différence d'assimilation de carbone à la lumière entre les fonds sableux et les fonds vaseux est surtout perceptible dans les vingt premiers mètres, *les valeurs obtenues sur les sables étant environ doubles de celles observées sur les vases.*

4.2.3.4. Variations de la fixation de carbone à l'obscurité

Les résultats relatifs à ce paramètre peuvent surprendre. La richesse particulière des vasés en bactéries chemolithotrophes est toujours soulignée (SOROKIN, 1970, par exemple). On aurait donc pu s'attendre à une plus forte fixation de carbone à l'obscurité en BA ou AM qu'en TK. Or, jusqu'à 20 m, il n'en est rien et ce sont les sables de Tany Kely qui fixent le plus de carbone à l'obscurité (Fig.27). Cependant, si l'on compare les deux baies, c'est dans la baie d'Ambaro, plus riche que la baie d'Ampasindava en débris d'origine terrigène, que la fixation non photosynthétique de carbone est la plus élevée. Les stations du bord Ouest de la baie d'Ampasindava (radiale AM) sont celles où la fixation de carbone à l'obscurité est la plus faible et qui varie le moins selon la profondeur (pas de différences significatives entre les quatre stations de la radiale ; valeur moyenne : $3,1 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$).

En baie d'Ambaro, la fixation augmente (différences significatives sauf pour les deux dernières stations) avec la profondeur.

A Tany Kely, la seule différence significative (95 %) est entre 7,20 et 5,33 $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ (15 et 25 m) ; peut-être les sables

fixent-ils davantage le carbone parce que l'adsorption sur leurs grains n'est pas suffisamment compensée par les lavages et traitements aux acides.

Quant au résultat de la fixation à l'obscurité par rapport à la fixation à la lumière, il est logique c'est-à-dire *plus élevé sur les vases que sur les sables dans les niveaux les plus productifs* jusqu'à 30 m.

4.2.3.5. Variations du rapport Production / Biomasse

Les variations du rapport Production/Biomasse indiquent que la chlorophylle α a un meilleur rendement en milieu sableux qu'en milieu vaseux. Ce rendement est deux fois supérieur à celui des vases jusqu'à 20-25 m environ.

On notera qu'à partir de 20 m en baie d'Ambaro et 25 m ailleurs la chlorophylle α paraît mieux utilisée pour la photosynthèse que dans les plus hauts niveaux. Ce rendement est maximal (0,88) aux environs de 60 m. Il rejoint la valeur du rendement observé à 5 m sur les sables (0,82), là où la production est maximale sans pour autant que les concentrations en chlorophylle α le soient.

Ce minimum constant à profondeur intermédiaire peut être un artefact dû aux méthodes utilisées qui amplifient les erreurs sur les faibles valeurs obtenues en profondeur.

4.3. VARIATIONS TEMPORELLES DE LA FIXATION DE CARBONE

Les résultats exposés ici s'appuient, comme dans le cas des concentrations pigmentaires, sur des observations effectuées au voisinage de l'îlot de Tany Kely. La terminologie suivie est celle de SOURNIA et FRONTIER (1968) : variations horaires : d'une heure à l'autre ; variations diurnes : au cours de la journée ; variations journalières : d'un jour à l'autre ; variations saisonnières : d'une saison à l'autre.

4.3.1. Variations diurnes

J'ai étudié dans une publication antérieure (P-C, 1973, para-

graphe 3.1.1.3. p.331) les variations de l'assimilation de carbone en TK1, TK2, TK3 (5, 15, 25 m) en comparant la matinée et l'après-midi - (6h15 d'incubation dans les deux cas) le 3 juin 1970 et d'autres variations, au cours des différentes heures d'une journée (le 4 juin 1970) à 5 m (TK1, P-C 1973, pp.332-334).

Les conclusions de ces expériences peuvent être résumées en deux temps : évolution dans la journée (4.6.70), comparaison matinée-après-midi (3.6.70).

Le 4 juin 1970, l'éclairement en surface était de 65 cal.cm^{-2} le matin et de 51 cal.cm^{-2} l'après-midi. La différence était donc relativement faible. Cependant les taux horaires d'assimilation de carbone se sont avérés très variables au cours de la journée :

- la moyenne horaire d'assimilation était maximale entre 11 h et 15 h ($52,5 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) alors que la marée était montante et que l'éclairement diminuait au fond à partir de midi ;
- entre 6h et 11 h : l'assimilation horaire augmentait très progressivement ($34 \text{ à } 38,7 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) . La moyenne pour ces 5 heures était de $36,2 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$: la marée était descendante et l'éclairement au fond augmentait régulièrement jusqu'à midi ;
- entre 15 h et 17 h : la moyenne horaire n'était plus que de $14,8 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, la marée étant haute à 17 h et l'éclairement presque nul au fond dès 16 h.

Pour cette journée d'observation, l'effet de la marée montante se conjuguait avec une diminution de l'éclairement de surface dans l'après-midi produit deux résultats :

- Une inhibition probable de l'assimilation due à un excès de lumière entre 10 h et midi (assimilation horaire plus faible qu'à 12-15 h). L'effet de la lumière serait atténué à partir de 12-13 h par la marée montante.

- Une chute assez brutale de l'éclairement et de l'assimilation en fin de journée.

Malgré ces différences, l'assimilation horaire moyenne de l'après-midi n'est pas très différente de celle du matin : respectivement $31,5$ et $38,6 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, bien que la différence soit significative.

Le 3 juin 1970 la situation paraît inverse à 5 m :

L'état de la marée et de l'éclairement sont très peu différents de ceux de la journée suivante : 64 et 57 cal.cm^{-2} respectivement le matin et l'après-midi (figure 9, P-C 1973).

La production primaire à la première station (TK1) était un

peu plus élevée au cours de l'après-midi ($37,5 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) qu'au cours de la matinée ($34 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; différence juste significative au seuil de 95 %).

Dans les autres stations, les résultats sont contraires : assimilation l'après-midi nettement inférieure à celle du matin (P-C, 1973 : tableau VIII, p.331).

En comparant les moyennes horaires obtenues à la station TK1 pour les matinées ou les après-midi (31,5 ; 38,6 ; 37,5 ; $34 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) on peut dire que ces résultats sont relativement homogènes.

Tandis que dans le cas des stations plus profondes, les assimilations nettement plus faibles l'après-midi (réduite de moitié en TK2) peuvent être attribuées soit à la baisse de l'éclairement l'après-midi en surface et sur le fond à cause de la marée montante ou encore - et cette hypothèse ne doit pas être négligée - aux effets nocifs sur la physiologie des microphytes, de manipulations effectuées aux environs de midi, en particulier pour des organismes provenant de sédiments assez profonds et peu perturbés.

Des faits de cet ordre ont été observés notamment par GOLDMAN *et al.* (1963) sur le phytoplancton d'un lac antarctique.

Ces résultats justifient le choix de la période d'incubation le matin, entre 6 h et midi.

*L'importance des variations horaires donne à penser que le choix d'une courte période intermédiaire d'incubation (durée de 2 heures choisie 1h30 après le lever du soleil ou 1h30 avant son coucher) comme le suggèrent divers auteurs (notamment DOTY *et al.*, 1967), n'est pas plus recommandable que le calcul d'une moyenne à partir de 6 h d'incubation.*

4.3.2. Variations journalières

Un certain nombre d'informations sur ce sujet nous sont fournies par les résultats d'une étude menée du 1er au 6 juin 1970 en 3 stations de la radiale de Tany Kely.

Les résultats obtenus ont été publiés en 1973 (pp.327-330), seront résumés ici.

Les quatre analyses de variance (Tableaux IV, V, VI, VII, P-C 1973) avaient pour but de déterminer l'importance relative à attribuer dans la variabilité des résultats, aux différences entre flacons,

entre jours d'observation et entre stations.

Contrairement à ce qui a été trouvé dans le cas des concentrations en chlorophylle *a* (Tableau XIV), les différences entre stations émergent nettement des différences entre jours (93,5 % de la variance contre 3 % pour les différences entre jours).

Notons à cette occasion que la décroissance de la production primaire avec la profondeur croissante observée à partir de moyennes annuelles dans un paragraphe précédent (4.2.3.), est ici confirmée et une nette différence apparaît à nouveau entre le groupe TK1, TK2 et la station TK3 (25 m) (P-C 1973, tableau III).

Pour chaque station, la variation journalière de la production primaire est comparée à la variation observée entre les quatre flacons utilisés pour une même station (Tableaux V, VI, VII, P-C, 1973). A la saison considérée - saison sèche, relative uniformité de l'éclairement - la variabilité journalière est à peine supérieure à la variabilité entre flacons, avec quelques différences mineures suivant les stations.

Dans l'article cité, on avait cherché une relation entre *l'éclairement de surface* durant chacune des cinq matinées d'expérience, et *l'assimilation de carbone* dans le même temps (Fig. 8 ; P-C, 1973) : la corrélation n'est significative en aucune des trois stations. (Quatre autres paires de mesures - station TK1 du 11 au 14.11. 1969 - avaient montré la même absence de corrélation).

Ne disposant pas d'une mesure continue de l'éclairement sur le fond pendant les périodes d'incubation, j'ai recherché une éventuelle relation entre *l'énergie lumineuse* reçue sur le fond à midi (ou énergie transmise sur le fond en pourcentage de l'énergie de surface) et la production moyenne (Fig. 28).

Le calcul confirme le résultat de l'examen des graphes : *il existe une corrélation positive* ($r = + 0,863$; $p \leq 0,001$) *entre la production primaire et l'éclairement reçu au fond à midi si l'on considère ensemble tous les couples de valeurs.*

A l'examen station par station, la corrélation est significative ($r = + 0,956$; $p \leq 0,05$) à la première station seulement ; dans les deux autres cas elle n'est pas significative aux seuils habituels.

En faisant certaines réserves sur la signification d'expériences sans doute trop limitées dans le temps, on devra conclure à une

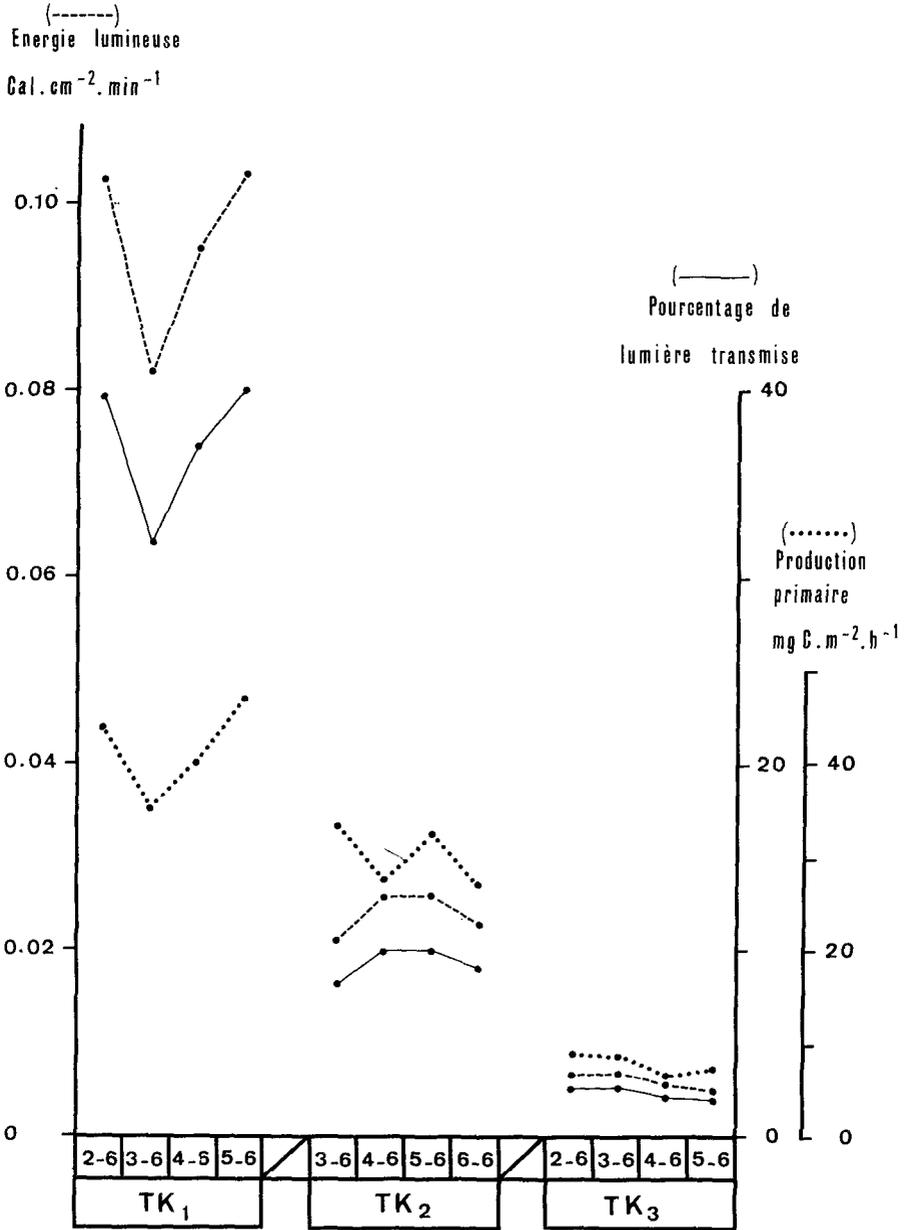


Figure 28 : Variations journalières de la production primaire en relation avec l'éclairement reçu sur le fond à midi.

relative indépendance de la production primaire à l'égard des fluctuations de l'éclairement d'un jour à l'autre, sauf peut-être dans les stations peu profondes ce qui demanderait à être vérifié.

Nous allons voir plus loin qu'il n'en va pas de même à l'échelle des saisons.

Au terme de ces deux paragraphes, il importe de souligner que les variations de la production primaire sont d'amplitude relativement plus forte à l'échelle de l'heure qu'à l'échelle du jour, tout au moins quand une relative uniformité de l'éclairement existe d'un jour à l'autre.

4.3.3. Variations saisonnières

4.3.3.1. Remarques générales

Cette étude est limitée aux quatre stations de la radiale de Tany Kely entre les mois d'avril 1969 et août 1970. Les variations de l'assimilation de carbone, à la lumière ou à l'obscurité, et des valeurs du rapport "Production/Biomasse" sont représentées à la figure 29. Rappelons qu'il n'existe pas, comme dans les régions tempérées par exemple, un cycle annuel bien net de l'éclairement.

Aussi ne peut-on s'étonner d'obtenir un schéma peu clair des variations saisonnières de la production primaire.

En ce qui concerne l'assimilation de carbone à la lumière :

1 - On observe, comme pour la chlorophylle *a* mais de façon plus accusée encore, une nette différence entre l'année 1969 et l'année 1970, cette dernière étant dans l'ensemble moins productive que la première. Cette dissemblance peut être expliquée comme pour la chlorophylle *a* par le fait que, le premier semestre de 1970 ayant été plus sec que celui de 1969 (cf. Fig. 4 b), les eaux étaient plus pauvres en sels minéraux en 1970 (PITON et MAGNIER, 1972).

2 - Entre avril et novembre 1969, la production primaire dans les deux premières stations oscille autour de la valeur assez élevée de $34 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, les valeurs observées à 15 m étant quelquefois supérieures à celles de 5 m. A la troisième station, la valeur moyenne de $21,55 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ pour cette période, est élevée par rapport à la moyenne annuelle (12,78).

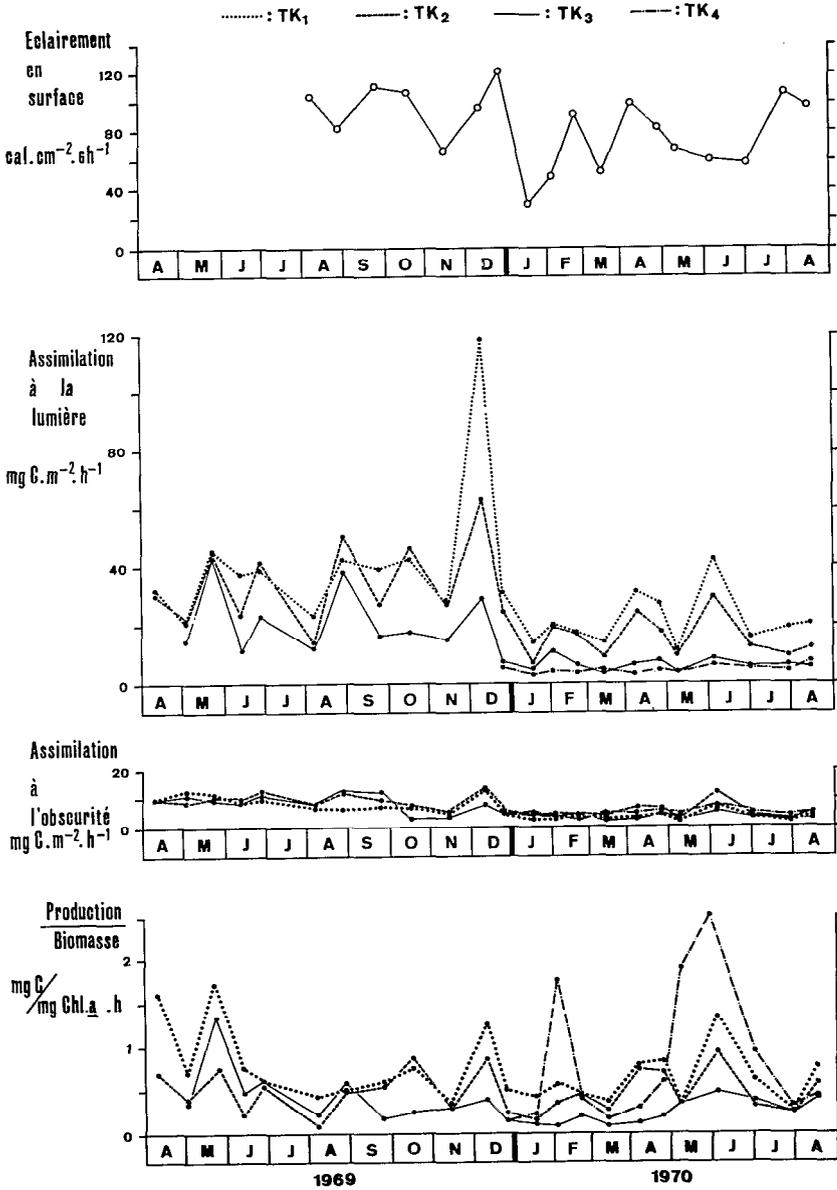


Figure 29 : Variations saisonnières dans les quatre stations de la radiale TK de l'assimilation de carbone à la lumière et à l'obscurité, et des valeurs du rapport Production/Biomasse (les valeurs de 4 jours consécutifs en novembre et de 5 jours consécutifs en juin sont représentés par une valeur moyenne).

3 - Puis on observe le 9 décembre 1969, dans les trois stations, un "pic" dont la valeur à la première station est 3 à 4 fois supérieure aux valeurs ordinairement observées à cet endroit. Ce "pic" ne correspond pas au plus fort éclaircissement de surface observé (le 23 décembre), mais on verra plus loin dans l'étude séparée des stations que l'éclaircissement au fond est maximal le 9 décembre.

4 - Ensuite, la turbidité de l'eau consécutive à la saison des pluies marque son effet sur la production primaire qui diminue dans toutes les stations. Ce bas niveau se maintient jusqu'en août à la troisième station (TK3) alors qu'à 15 m et 5 m se manifestent quelques "poussées" (avril, juin).

5 - Au cours de cette saison des pluies et même au début de la nouvelle saison sèche, la production primaire à 5 m est toujours plus élevée qu'à 15 m.

6 - A 38 m, la production primaire est uniformément faible.

7 - Les corrélations positives entre la production primaire dans chacune des quatre stations et l'éclaircissement de surface ne sont pas significatives au seuil de 95 %.

Les variations saisonnières de la *fixation de carbone à l'obscurité* appellent peu de commentaires. Cette fixation est en général plus élevée d'avril à décembre 1969 qu'en 1970. On constate aussi que les graphes représentant ces variations sont très mêlés pour les quatre stations.

Enfin, le *rapport Production / Chlorophylle a* ($\text{mgC} \cdot \text{mgChl.} a \cdot \text{h}^{-1}$) subit des variations saisonnières apparemment anarchiques. A la première station, cet indice montre que le rendement de la chlorophylle *a* est meilleur en avril-mai 1969, en juin 1970 et surtout lors de la "poussée" de décembre. Dans l'ensemble, les valeurs du rapport se classent dans l'ordre de profondeur croissante des stations sauf pour la dernière station qui souvent se classe en tête ; ceci laisse supposer un meilleur rendement de la chlorophylle *a* sur les sédiments profonds, notamment à la saison des pluies (février) et en mai-juin 1970, époque où se produit une "poussée" assez générale de la production primaire dans les autres stations.

4.3.3.2. Variations saisonnières en chaque station

L'étude des corrélations entre la production primaire et l'éclairement de surface s'étant avérée infructueuse, j'ai tenté une analyse à partir des mesures d'*éclairement sur le fond aux environs de midi* et, accessoirement, de transmission de l'énergie lumineuse à midi.

La figure 30 montre pour chacune des quatre stations l'allure des variations saisonnières de la production primaire et des deux paramètres représentant l'éclairement.

On constate que, en TK1 et TK4 en décembre 1969, en TK2 et TK3 en août et décembre 1969, les maxima d'éclairement au fond à midi coïncident avec des "pics" de production primaire.

A la quatrième station il y a un accroissement progressif de cette production de février à août 1970 qui suit une amélioration très progressive des conditions d'éclairement sur le fond.

Ces constatations, qui frappent à l'examen des graphiques, sont confirmées dans les trois premières stations par l'étude des corrélations : les droites de régression liant les paramètres "production primaire" et "énergie lumineuse au fond à midi" ou "production primaire" et "pourcentage de lumière transmise à midi" sont représentées à la figure 31. Les *coefficients de corrélation* sont positifs et significatifs aux seuils de 0,05, 0,01 et même le plus souvent 0,001, en particulier aux stations TK2 et TK3. En TK4, la corrélation n'est pas significative, probablement du fait du nombre insuffisant de données.

Il apparaît bien (Fig. 30) que les quantités de lumière parvenant au fond à midi entre août et décembre 1969 étaient en moyenne supérieures à celles mesurées entre janvier et août de l'année suivante. On a donné dans la première partie les causes de cette turbidité durant la saison des pluies. Cet effet, s'ajoutant à celui de la plus grande richesse en sels nutritifs de l'année 1969 par rapport à l'année 1970, peut expliquer le "décrochement" observé à partir de janvier sur les graphes représentant les variations des concentrations en chlorophylle α aussi bien que ceux de la production primaire.

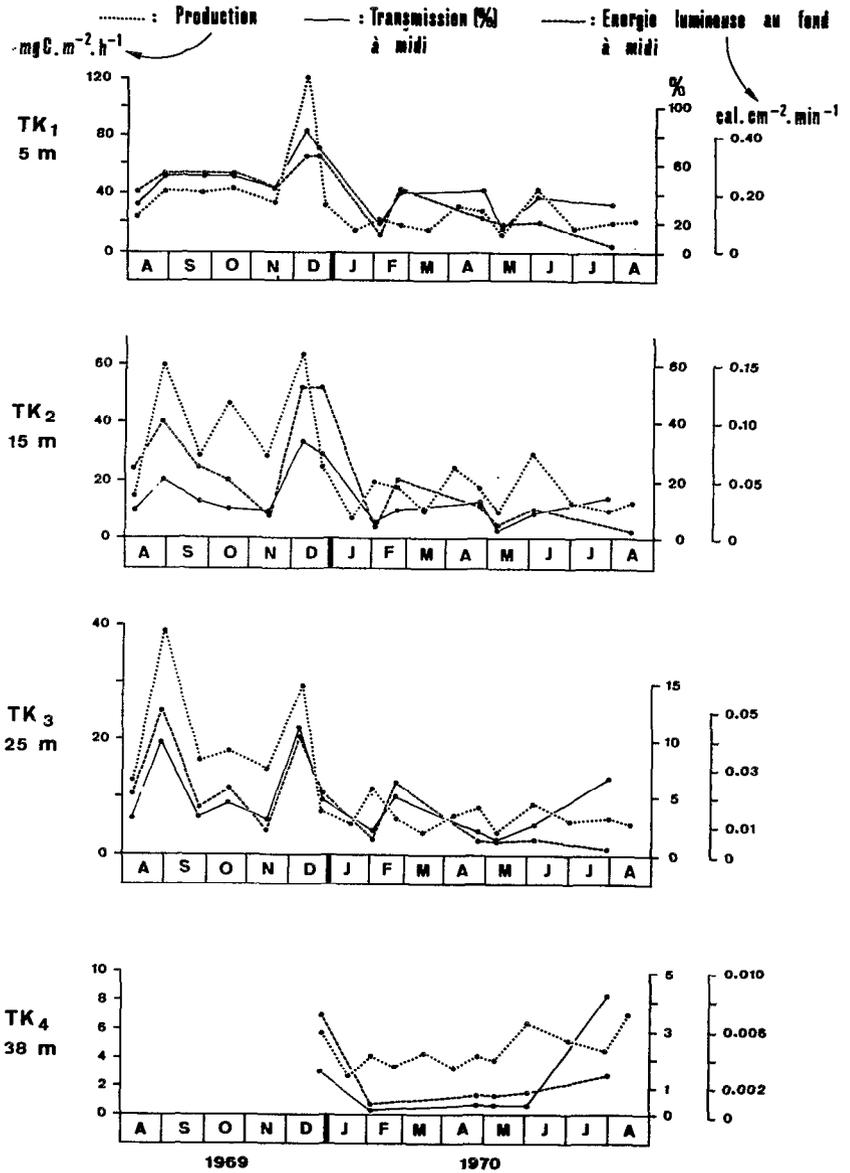


Figure 30 : Variations saisonnières, à chaque station, de la production primaire et de l'éclairement transmis au fond vers midi.

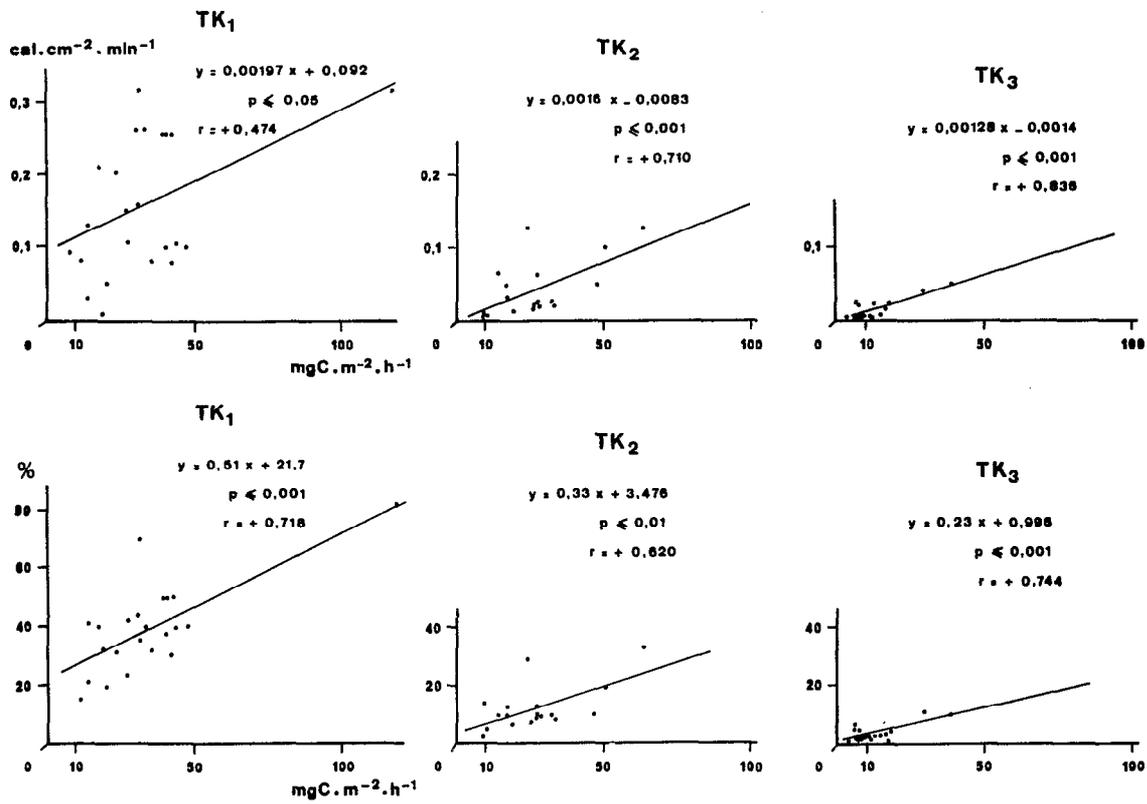


Figure 31 : Droites de régression liant les paramètres "production primaire" et "éclairage au fond à midi" (partie supérieure) et "production primaire" et "% de lumière transmise à midi" (partie inférieure).

5. COMPARAISONS DE LA PRODUCTION PRIMAIRE MICROPHYTOBENTIQUE DE LA RÉGION DE NOSY-BÉ AVEC CELLE D'AUTRES MILIEUX

5.1. COMPARAISONS AVEC D'AUTRES SUBSTRATS MEUBLES

Est-il besoin de préciser que des comparaisons très poussées ne peuvent être faites ici compte tenu des différences méthodologiques, des différences dans la durée des études et parfois des différences dans l'expression des résultats constatées dans les travaux à prendre en considération.

A l'examen de ces travaux (Tableau annexe XV pour la méthode du ^{14}C), on s'aperçoit que la majorité d'entre eux, y compris ceux qui utilisent la méthode de l'oxygène, ont été réalisés dans des lacs peu profonds ou, quand il s'agit de fonds marins, dans des stations de l'extrême frange littorale (quelques mètres de profondeur au maximum).

Aussi semble-t-il nécessaire, avant de tenter des comparaisons, de rappeler quelques valeurs de référence extraites ou déduites de mes propres résultats pour la région de Nosy-Bé (13°S) afin d'isoler de l'ensemble les stations les moins profondes.

1°) Dans les seules stations des environs de 5 m (1969-1970) :

moyenne générale	: 29 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ ; 348 mgC.m ⁻² .jour ⁻¹ ; 127 gC.m ⁻² .an ⁻¹
sables	: 34 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ ; 408 mgC.m ⁻² .jour ⁻¹ ; 149 gC.m ⁻² .an ⁻¹
vases	: 14 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ ; 168 mgC.m ⁻² .jour ⁻¹ ; 61 gC.m ⁻² .an ⁻¹

Une production plus élevée peut raisonnablement être attendue entre 0 et 5 m et dans la zone intertidale.

2°) Dans l'ensemble des stations de 5 à 40 m (profondeur moyenne 18 m) :

sables	: 22 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ ; 264 mgC.m ⁻² .jour ⁻¹ ; 96 gC.m ⁻² .an ⁻¹
vases	: 9 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ ; 108 mgC.m ⁻² .jour ⁻¹ ; 39 gC.m ⁻² .an ⁻¹

3°) Dans l'ensemble des stations jusqu'à 60 m (moyennes générales pondérées) :

	: 15 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ ; 180 mgC.m ⁻² .jour ⁻¹ ; 66 gC.m ⁻² .an ⁻¹
--	---

Les *sédiments lacustres* étudiés dans six travaux différents révèlent des valeurs moyennes de production primaire microphytobenthique variées, allant de quelques grammes à plusieurs centaines de grammes par m² par an.

Ainsi WETZEL (1964) dans le "Grand Lac Borax" (Etats-Unis, 40°N), lac très peu profond -1,45 m au maximum des pluies- indique la moyenne la plus forte des travaux lacustres dont j'ai connaissance : 731 mgC.m⁻².jour⁻¹ (moyenne obtenue entre août 1961 et juillet 1962, 60 mgC.m⁻².h⁻¹) soit 267 gC.m⁻².an⁻¹.

A des latitudes voisines, HICKMAN et ROUND (1970), HICKMAN (1971), dans divers petits étangs de la région de Bristol (51°N Grande-Bretagne), sur des fonds de 0 à 4 m, donnent des moyennes annuelles (sur 2 ans 1/2) différentes pour les algues fixées et libres. La production "potentielle" varie entre un minimum de 0,5 mgC.m⁻².h⁻¹ sur la vase et un maximum de 49 mgC.m⁻².h⁻¹ sur le sable.

Ensuite HUNDING (1971), effectuant des mesures dans la zone littorale d'un lac danois eutrophe (55°30'N) a estimé, toujours par la méthode du ¹⁴C, la production à 143 gC.m⁻².an⁻¹.

HARGRAVE (1969) a obtenu par la méthode de l'oxygène une "production brute des algues épibenthiques" de 40 gC.m⁻².an⁻¹ dans le lac Marion, petit lac de Colombie britannique (56°N), sur des sables puis des vases situés entre 0 et 6 m au maximum.

L'auteur indique une production de 18 gC.m⁻².an⁻¹ pour les macrophytes et de 8 gC.m⁻².an⁻¹ pour le phytoplancton, ces deux dernières valeurs paraissent curieusement faibles.

Le travail de ROMAGOUX (1976) dans le lac Pavin (45°30'N - France) en 1973-1975 est assez difficile à comparer aux autres travaux lacustres, car, contrairement à la pratique courante, l'auteur étudie les vases situées entre 10 et 60 m. Les valeurs moyennes vont de 17 gC.m⁻².an⁻¹ à 10 m, à 1 gC.m⁻².an⁻¹ à 60 m.

Ces valeurs, apparemment plus faibles que celles des précédents auteurs, s'expliquent aisément du fait des profondeurs importantes étudiées. En cela on peut valablement les comparer à mes propres valeurs et constater qu'elles sont nettement plus faibles.

Citons aussi les résultats obtenus en janvier 1962 par GOLDMAN *et al.* (1963) dans la vase de deux petits lacs antarctiques (77°S) à 0,5 m : 28 à 56 mgC.m⁻².h⁻¹, résultats qui prouvent que l'on aurait tort de négliger la production primaire benthique dans des environnements aussi rigoureux soient-ils.

La production primaire dans les sédiments d'estuaires, de marais salants ou de fonds typiquement marins, a aussi été examinée sous des latitudes très variées. Les résultats sont plus ou moins partiels si l'étude est épisodique et ils sont quelquefois exprimés en production potentielle (cf. tableau annexe XV).

Citons pour commencer trois groupes de valeurs obtenues par la méthode de l'oxygène dans des zones tempérées :

POMEROY (1959) obtient dans les sables intertidaux des marais salants de Georgie (32°N ; S-E des U.S.A. ; Sapelo Island) une production nette de $180 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, très proche de celle qui est évaluée par PAMATMAT (1968) dans les sables intertidaux de False Bay (48-49°N ; N-W des U.S.A.) près de Vancouver : 143 à $226 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ suivant les stations.

RIZNYK et PHINNEY enfin (1972 b) obtiennent des résultats de "production potentielle brute" par des mesures manométriques d'oxygène *in situ*, sur des sables et vases intertidaux d'estuaires (Yaquina Bay ; 44°45'N ; Oregon). Ils donnent les valeurs de $125 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ sur les vases et $325 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ sur les sables.

Donc en résumé, ces valeurs peu divergentes avoisinent toutes $200 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, uniquement pour des zones intertidales.

Les valeurs obtenues par la méthode du ^{14}C sont plus nombreuses, plus variées quant aux profondeurs étudiées et donc plus diverses. On examinera les travaux dans l'ordre des latitudes croissantes dans l'hémisphère Nord, pour terminer par les régions tropicales des deux hémisphères.

A 35°N, dans une baie japonaise, quelques mesures éparses effectuées à 8 m de profondeur sur des vases donnent les résultats suivants qui paraissent assez faibles : 20 à $30 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ en février et avril, $200 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ en mai (SEKI, 1968).

Aux environs de 40°N nous trouvons pour les Etats-Unis les résultats de BURKHOLDER *et al.* (1965) sur des sables et vases de la zone intertidale de Long Island Sound (41°N ; N-Y) : 4 à $5 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$. Ces valeurs élevées sont obtenues *in vitro* par dilution d'échantillons et incubation en lumière saturante.

MARSHALL (1970), MARSHALL *et al.* (1971) au Sud de la Nouvelle Angleterre (41°20'N), dans les sables et vases d'estuaire de la zone intertidale, donnent une moyenne annuelle de $30 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ ($164 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en mai), $222 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ et $81 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. L'étude de la vase intertidale des marais salants de Falmouth (41°30'N : Massachusetts) effectués par VAN RAALTE *et al.* (1974) conduit à des valeurs équivalentes : 5 à $80 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, $115 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en mai et $105,5 \pm 12,5 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$.

Les travaux réalisés sur la côte française de Méditerranée (43°N) concernent deux biotopes très différents. CAHET (1974) dans une étude générale sur la matière organique des sédiments de la lagune de Sijean obtient des valeurs d'assimilation de carbone comprises entre 9 et 355 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (moyenne 83 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) à partir de quelques mesures effectuées sur les vases.

Le but de COLOCOLOFF M. (1972) était l'étude détaillée d'un cycle annuel sur quatre fonds sableux situés entre 2,5 et 12 m dans le golfe de Marseille. Il obtient les valeurs moyennes de 120 à 194 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ et de 44 à 71 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ suivant la profondeur décroissante des stations.

Dans la baie de Concarneau (47°50'N), BOUCHER (1975) donne les valeurs de 6 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ à 5 m, 15 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ à 10 m et 4 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ à 18 m dans trois stations de sables fins envasés (maxima au printemps: 50 à 170 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$).

On pourrait donc penser qu'il y a diminution de la production primaire avec les latitudes croissantes. Cependant CADEE et HEGEMAN (1974, 1977) à 53°N, dans la zone intertidale il est vrai (mer de Wadden), obtiennent au terme de cinq années d'observation une moyenne de $100 \pm 40 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Il est très intéressant de noter que durant leur étude, les moyennes annuelles ont pu varier entre 38 et 170 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$.

Dans diverses baies danoises (55°N), les sables plus ou moins vaseux entre 1 et 8 m étudiés par GARGAS (1970, 1972) révèlent au printemps des productions comparables à celles de Concarneau : 50 à 250 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ de 8 à 4 m et 5 à 100 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ mais l'auteur ne donne pas d'estimation annuelle.

Nous arrivons aux résultats fondamentaux de GRØNTVED concernant les années 1956 à 1959 et les sables et sables vaseux de 0,2 à 1,8 m dans les fjords danois du Jutland (55 à 57°N). L'auteur estimait la production réelle à 116 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$. Cette valeur paraît forte au regard de celles qui sont données par LEACH (1970) d'une part et par STEELE et BAIRD (1968) d'autre part. La première étude concerne les vases intertidales de l'estuaire de l'Ythan au Nord d'Aberdeen (57°N, Grande Bretagne). La production est estimée à 31 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ alors qu'au Loch Ewe, situé à 57°50'N (W de l'Ecosse), des sables quartzeux

fins situés entre 0 et 13 m abritent des microphytes responsables d'une production de 1,2 à 2,7 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en moyenne (10 à 30 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) et de 4 à 9 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, les stations les plus productives étant situées entre 0 et 5 m.

On constate ici des différences relativement importantes, probablement dues aux conditions trophiques variables selon les milieux.

A l'extrême nord enfin, MATHEKE et HORNER (1974) ont exploré les vases fines et les sables fins des bords de la mer de Chukchi à 71°20'N. Ils ont appliqué la méthode des chambres de Plexiglas *in situ*, grâce à des plongées sous la glace et ont évalué sur des fonds de 5 m une production de 0,5 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en février et de 57 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ en août 1972.

Cette revue s'achève avec les substrats meubles tropicaux étudiés par BUNT et LEE (1972) et BUNT *et al.* (1972 ; ^{14}C et O_2), par SOROKIN (1973, méthode non précisée), par SOURNIA (1976 a et b, méthode de l'oxygène).

Les résultats de BUNT *et al.* (1972) sont assez fragmentaires. Ils concernent tout d'abord les 30 et 31 août 1971 (BUNT et LEE, 1972), les fonds sableux situés entre 15 et 25 m de profondeur au large de la Floride (Grande Bahama 27°N). A 16 m, la production primaire mesurée sur le sédiment nu était de 20 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, à 25 m de 12 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Lorsque des cyanophycées forment un voile à la surface du sédiment, la production est de 36 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à 18 m, 17 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ à 25 m. Les résultats obtenus au cours d'une croisière entre la Floride (26°N) et la mer des Caraïbes (15°N) dans des stations très diverses situées entre 3 et 60 m de juin à octobre 1971, concernent comme dans le travail précédent, une épaisseur de sédiment de 2,5 cm. Pour 16 mesures "surtout à 10-16 m mais incluant quelques mesures jusqu'à 64 m", les auteurs (BUNT *et al.*, 1972) donnent 1,8 à 18,5 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (21 à 222 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$) et les valeurs moyennes suivantes : 8,1 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (^{14}C) et 11,2 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ (O_2).

SOROKIN (1973), qui ne fournit pas de renseignements méthodologiques, donne les résultats de la "photosynthèse du phytobenthos" des sables fins coralliens de l'Atoll Majuro (Iles Marshall, 7°N). Sur 2,5 cm d'épaisseur, il estime la production à 780 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ (soit environ 65 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et 300 $\text{gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$, "vingt fois supérieure à la production du phytoplancton de l'eau au-dessus du récif". De

plus, la photosynthèse bactérienne, à ajouter à la précédente, serait de $620 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ dans ce milieu hautement productif également par les symbiotes de coraux.

SOURNIA (1976 a) à Moorea (Polynésie française, $17^{\circ}30'S$) a mesuré dans les sables à *Oscillatoria limosa* (0,2 à 0,8 m) une production nette de $1137 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ en août 1975. Dans le lagon de Takapoto (îles Tuamotu $14^{\circ}45'S$) en août-septembre 1975, des sables coralliens situés entre 0,5 et 1 m, étudiés sur 3 cm d'épaisseur produisent 43 à $133 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ et à 0 m (limite du ressac), $107 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. La production planctonique à 1 m est 50 fois moindre ($19 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$; SOURNIA, 1976 b).

Dans cette gamme de communautés mondiales, les fonds de la région de Nosy-Bé, dans la mesure où les résultats peuvent être comparés à certains résultats fragmentaires cités ci-dessus, apparaissent comme très productifs, du moins à l'échelle du jour et surtout de l'année. En effet, des productions horaires relativement peu élevées aboutissent à des productions annuelles élevées grâce à la longueur presque constante du jour et à la régularité de l'éclairement journalier dans l'année.

5.2. COMPARAISONS AVEC LA PRODUCTION PRIMAIRE DU PHYTOPLANCTON NÉRITIQUE LOCAL

Les travaux de SOURNIA (1965, 1968, 1972) et d'ANGOT (1968) sur la production primaire phytoplanctonique de la région de Nosy-Bé permettent des comparaisons, quelquefois laborieuses, entre les productions primaires benthique et planctonique.

Ces deux auteurs et moi-même avons utilisé sinon la même technique, du moins le même principe d'utilisation du ^{14}C .

Les travaux de SOURNIA sont effectués dans la zone "néritique interne" définie par FRONTIER (1966) pour la région de Nosy-Bé, puisqu'il s'agit des baies d'Ambanoro et d'Ampasindava.

Dans le cas de la baie d'Ambanoro, il faut se hasarder à faire quelques calculs pour aboutir à la référence commune à l'unité de surface. Cette baie de l'île de Nosy-Bé étudiée entre février 1963 et juillet 1964 dans trois stations de 4 à 8 m de profondeur a donné lieu

aux évaluations suivantes (SOURNIA, 1968) : à 1 m, la production varie au cours de l'année entre 1 et 7 $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$. Pour 5 m d'eau, on pourrait donc admettre les valeurs de 5 à 35 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$. Dans cette hypothèse, on remarquera que l'amplitude des variations saisonnières benthiques aux stations de 5 m est beaucoup plus grande : 12 à 120 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

Ceci nous amène aux variations saisonnières décrites par SOURNIA (1965, 1968). Cet auteur note que "la période hivernale est peu accentuée mais les valeurs annuelles maximales, comme pour les pigments se situent entre janvier et août". Donc, comme nous l'avons déjà noté pour la chlorophylle *a*, les variations saisonnières benthiques (maxima entre août et décembre, minima à partir de janvier) sont inverses de celles du phytoplancton probablement parce que la transmission de l'éclairement est freinée par les apports terrigènes et par les développements phytoplanctoniques intenses (*Oscillatoria*) de début de saison des pluies.

Dans le sud de la baie d'Ampasindava (station à 35-37 m de profondeur), SOURNIA (1972) observe entre avril et août 1971, une variation "de 33 à 76 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ soit environ 0,4 à 0,9 g par jour" (et j'ajouterai en extrapolant), une production annuelle possible de 146 à 328 gC.m^{-2} pour une couche d'eau de 35 m d'épaisseur.

La production à 1 m de profondeur, à la station considérée, varie dans le temps de 0,4 à 4,5 $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$. Elle décroît en règle générale vers le fond : 0,2 à 2,8 $\text{mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$ à 6 m.

Dans la colonne d'eau 0-6 m, on pourrait admettre une production de 1,8 à 22 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, inférieure à la moyenne générale obtenue sur le fond à 5 m dans la région (29 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ toutes stations confondues).

Il est difficile ici d'estimer à quelle profondeur la production primaire benthique est équivalente à celle de la colonne d'eau sus-jacente ; dans mes stations situées au N-W de la baie d'Ampasindava, entre avril et août 1970, les valeurs moyennes de la production primaire benthique ont été les suivantes :

5 m : 11,5 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$
 20 m : 9,0 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$
 40 m : 3,3 $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$

Selon toute vraisemblance, ce n'est qu'aux stations de profondeur supérieure à 5 ou 10 m que la production primaire planctonique cumulée à partir de la surface est supérieure à la production primaire au fond sur une même surface.

Il manque un point de comparaison phytoplancton-phytobenthos au niveau des fonds sableux. Il est assez probable que l'eau, plus claire, est moins riche en phytoplancton.

On peut encore comparer les valeurs du rapport "Production *in situ* / Chlorophylle *a*" dans les deux milieux. SOURNIA (1965) indique la valeur annuelle moyenne de $7,6 \text{ mgC. h}^{-1} \cdot \text{mg Chl.}a^{-1}$ concernant le phytoplancton des stations peu profondes de la baie d'Ambaroro alors que j'obtiens dans l'ensemble des stations voisines de 5 m la moyenne annuelle de 0,75 (mêmes unités). Ceci confirme une fois de plus le faible rendement propre de la chlorophylle *a* dans les substrats meubles. J'ai déjà souligné ce fait (P-C, 1973, pp.340-341) et analysé les causes possibles ; celles-ci sont essentiellement liées à l'opacité des sédiments, cependant mouvants et peuplés de microphytes parfois mobiles.

ANGOT (1968) étudie trois stations dont deux sont situées dans la zone néritique qui nous occupe : Nord de la baie d'Ambaro (zone néritique interne) et Ouest de Tany Kely (zone néritique externe). Les comparaisons avec les résultats obtenus par cet auteur sont hasardeuses, du fait de l'utilisation de la méthode "*in situ* simulé" et du mode d'expression des résultats.

L'auteur a utilisé des incubateurs à filtres distribuant en principe une énergie lumineuse de 100, 70, 40, 20 et 10 % de l'énergie de surface. La moyenne des 5 mesures donne une valeur caractérisant "un échantillon moyen d'eau". De l'ensemble des moyennes mensuelles j'ai extrait les moyennes annuelles suivantes : $2,39 \text{ mgC.m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$ dans la station d'Ambaro, $2,26 \text{ mgC.m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$ dans la station Ouest-Tany Kely. J'ai intégré ces valeurs sur une épaisseur de 24 m dans le premier cas, 31 m dans l'autre (épaisseurs estimées à partir de quelques données concernant l'éclairement et au terme de diverses approximations). J'obtiens alors les valeurs suivantes : $57 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ pour 24 m d'épaisseur et $70 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ pour 31 m d'épaisseur ; ces valeurs confirment que sur de telles épaisseurs d'eau, la production phyto-

planctonique est supérieure à celle du benthos au même point.

Bien des efforts restent à faire pour que la normalisation des méthodes et des unités rendent ces comparaisons réellement significatives : puisque cette remarque s'applique à chacun des deux domaines planctonique et benthique, elle est plus justifiée encore lorsque les deux domaines sont comparés.

QUATRIÈME PARTIE

DISCUSSION

Il convient à présent d'extraire de l'ensemble des résultats, les traits généraux pouvant permettre de situer l'importance de la "biomasse végétale" et de la production primaire des substrats meubles du plateau continental de la région de Nosy-Bé, dans l'écosystème benthique local et dans le milieu marin régional et mondial.

On examinera tout d'abord les relations existant entre la production primaire et la "biomasse végétale" exprimée en termes de concentrations en chlorophylle a , à l'échelle de la région et de l'année.

Ceci nous conduira à dégager les caractéristiques écologiques des entités locales : baies vaseuses, fonds sableux.

Je donnerai ensuite un bref aperçu, d'une part de la composition qualitative du microphytobenthos responsable de la production primaire et, d'autre part, des rapports possibles, rapports trophiques en particulier, entre les microphytes et le zoobenthos dans ces divers types de fonds.

Une synthèse écologique régionale tiendra compte de l'importance relative de chaque type sédimentologique de substrats meubles et de l'importance relative des fonds de 0 à 30 m et de 30 à 60 m permettant de donner les valeurs moyennes pondérées de la biomasse et de la production à l'échelle régionale.

Enfin, on rapprochera la production primaire de l'écosystème benthique de substrats meubles, de celle de l'écosystème planctonique néritique et océanique régional. A partir de données très générales, à l'échelle mondiale, on tentera des comparaisons avec les autres producteurs benthiques végétaux : les écosystèmes récifaux et les groupements de macrophytes.

1. RELATIONS ENTRE PRODUCTION PRIMAIRE ET CONCENTRATIONS PIGMENTAIRES

Dans quelle mesure la production primaire est-elle liée à la chlorophylle α et aux autres paramètres pigmentaires dans le microphyto-benthos ?

Ces liaisons sont à examiner tout d'abord sur un plan général.

L'étude de 132 couples de valeurs, toutes stations et saisons confondues, fait apparaître une *corrélation positive, très hautement significative, entre production primaire et chlorophylle α* (Tableau XIX, section A).

Cette relation positive est également significative, quoique à des niveaux différents, si l'on considère ensemble tous les résultats acquis sur les fonds sableux d'une part ou sur les fonds vaseux d'autre part.

On avait noté la même corrélation ($r = + 0,568$; $p \leq 0,05$) au cours de l'étude de six demi-journées consécutives dans trois stations TK (P-C 1973, p. 341).

Sur l'ensemble des données, cette corrélation reflète surtout la diminution concomitante des concentrations en chlorophylle α et de la production primaire avec la profondeur, elle-même liée à la granulométrie.

Corrélations production primaire-granulométrie :

On pourra noter que dans les trois groupements de couples donnés en section A du tableau XIX, la corrélation entre médiane granulométrique et production primaire est positive et très hautement significative (négative avec la fraction fine). Mais on a vu que la décroissance de la production primaire avec la profondeur va de pair avec la décroissance de la taille des particules sédimentaires dans chacune des radiales étudiées.

L'examen des corrélations partielles niveau par niveau montre qu'en réalité (Tableau XIX, section B), à une profondeur donnée, la production primaire paraît faiblement corrélée, sauf à 15 m, aux paramètres granulométriques, malgré les différences significatives entre les moyennes. Ceci tient aux raisons déjà évoquées à propos de la chlorophylle α , à savoir le déséquilibre entre sables et vases quant au nombre des données.

Au voisinage de la profondeur de 15 m seule et malgré l'hétérogénéité de distribution des données, se dégage nettement l'influence positive de la taille croissante des particules sur la production pri-

	paramètres pigmentaires			paramètres granulométriques		
	Chlorophylle \underline{a} mg.m ⁻²	Phéopigments mg.m ⁻²	Chl. \underline{a} Chl. \underline{a} + Phéo.	Do 430 Do 665	Médiane μ m	Fraction fine %
A Corrélations générales (n = 132) Corrélations dans les fonds sableux (n = 94) Corrélations dans les fonds vaseux (n = 33)	+ 0,322 ^{***}	- 0,456 ^{***}	+ 0,629 ^{***}	- 0,512 ^{***}	+ 0,506 ^{***}	- 0,448 ^{***}
	+ 0,322 ^{***}	- 0,472 ^{***}	+ 0,570 ^{***}	- 0,564 ^{***}	+ 0,532 ^{***}	- 0,497 ^{***}
	+ 0,384 ^{**}	- 0,446 ^{**}	+ 0,697 ^{***}	- 0,551 ^{***}	+ 0,591 ^{***}	- 0,564 ^{***}
B Corrélations dans les fonds de 5 m (sables et sables vaseux) (n = 39) Corrélations dans les fonds de 15 m (sables et vaseux) (n = 32) Corrélations dans les fonds de 25 m (sables et vaseux) (n = 36) Corrélations dans les fonds > 25 m (sables et vaseux) (n = 25)	+ 0,383 ^{**}	- 0,086	+ 0,211	- 0,188	- 0,256	+ 0,042
	+ 0,202	- 0,468 ^{***}	+ 0,547 ^{***}	- 0,453 ^{***}	+ 0,468 ^{***}	- 0,477 ^{***}
	+ 0,193	- 0,208	+ 0,482 ^{***}	- 0,350 ^{**}	+ 0,202	- 0,220
	+ 0,153	- 0,082	- 0,008	+ 0,464 ^{**}	- 0,132	+ 0,345
C Station TK1 : 5 m (n = 28) Station TK2 : 15 m (n = 27) Station TK3 : 25 m (n = 27) Station TK4 : 38 m (n = 12)	+ 0,397 ^{**}	+ 0,462 ^{**}	- 0,148	- 0,139		
	+ 0,199	+ 0,004	+ 0,323	- 0,102		
	+ 0,262	- 0,004	+ 0,462	- 0,267		
	+ 0,170	- 0,041	+ 0,149	- 0,058		

Tableau XIX : Coefficients de corrélation liant la production primaire micro-phytobenthique (P en $\text{mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) à la concentration en chlorophylle a (biomasse en $\text{mgChl}a.\text{m}^{-2}$) et à certains autres paramètres pigmentaires et granulométriques. ($p \leq 0,001$: *** ; $p \leq 0,01$: ** ; $p \leq 0,05$: *).

maire (ou l'influence négative de l'abondance de la fraction fine) ($r = + 0,468$ et $r = - 0,447$; $p \ll 0,01$). Pour expliquer cette particularité, il faudrait recourir à des analyses multifactorielles.

C'est seulement pour le groupe des stations de 5 m de profondeur environ que la corrélation entre production primaire et chlorophylle a est significative ($r = + 0,383$; $p \ll 0,05$).

Plus profondément (et comme nous l'avions déjà noté au sujet de la microrépartition à l'échelle du mètre carré), il n'y a plus de corrélation significative entre chlorophylle a et production.

Mais il reste à 15 et 25 m une corrélation positive hautement ou très hautement significative entre production primaire et rapport $\text{Chl.}a / \text{Chl.}a + \text{Phéo.}$ qui montre que l'évaluation de ce rapport peut être fort intéressante dans le classement des régions par ordre de productivité croissante. Il pourrait être un indice plus précis que la concentration en chlorophylle a seule. Ceci avait déjà été observé dans l'étude des variations journalières (P-C 1973).

Le problème peut être serré de plus près en examinant aussi les corrélations niveau par niveau dans les seules stations sableuses de Tany Kely, pour lesquelles nous avons le maximum de données dans l'année (Tableau XIX, section C).

Là encore, la seule corrélation significative observée avec la chlorophylle a se situe au niveau le moins profond ($r = + 0,397$; $p \ll 0,05$) et il n'y a plus de corrélation significative au-delà de cette profondeur.

On notera que les corrélations avec les phéopigments sont plus ou moins anarchiques.

On peut interpréter ces résultats en disant que, jusqu'aux environs de 5 m seulement, l'importance de la production primaire dépend plus nettement qu'ailleurs de l'abondance de la chlorophylle a à la surface des sédiments.

Dans les stations plus profondes, la production primaire est plus étroitement liée à l'éclairement qui parvient sur le fond (corrélations les plus significatives en TK2 et TK3, cf. Fig. 31).

Les quantités de chlorophylle a paraissent être toujours suffisantes pour assurer la production primaire, et même, en toute logi-

que, plutôt excédentaires, compte tenu de l'épaisseur de sédiment dans laquelle elles se trouvent et des valeurs très faibles du rapport "Production/Chlorophylle a".

Si l'on met en parallèle les variations saisonnières de la production primaire et de la chlorophylle *a* dans les stations de Tany Kely (Figure 32), on observe qu'en TK1 les six derniers mois de l'année 1969 d'une part, et les six premiers mois de l'année 1970 d'autre part se différencient nettement :

La première période (saison sèche et début des pluies) est caractérisée par une richesse en chlorophylle *a* et une production élevée, et se termine par un "pic" de ces deux paramètres ; la seconde période (saison des pluies) montre une chute parallèle des concentrations en chlorophylle *a* et de la production. En TK2, TK3 et TK4, le parallélisme n'est pas suffisant semble-t-il pour laisser apparaître une corrélation significative bien que le coefficient ait, dans tous les cas, une valeur positive.

Malgré les variations intrinsèques des deux portions de graphes, ce parallélisme, aussi imparfait soit-il, me paraît assez rassurant à l'égard de la validité des deux méthodes employées, pour la mesure des pigments d'une part, pour celle de la production primaire d'autre part.

Les corrélations entre le rapport DO 430/DO 665 et la production primaire sont inverses de celles du rapport Chl.*a*/Chl.*a* + Phéo. ; mais les valeurs absolues des coefficients de corrélation sont en général plus faibles pour les mêmes effectifs. La dernière corrélation (Tableau XIX, section B ; fonds > 25 m) est positive et significative : ou bien il s'agit d'un artefact, ou bien elle indique qu'à ces profondeurs, la production primaire est corrélée positivement à l'abondance des caroténoïdes, ce qui ne serait pas absurde.

On retiendra finalement que :

- La production primaire n'est significativement liée à la concentration en chlorophylle *a* que dans les stations les mieux éclairées (5 m).

- Sur les fonds de 15 m environ, la production primaire est d'autant plus forte que la médiane granulométrique est plus élevée et la fraction fine moins abondante.

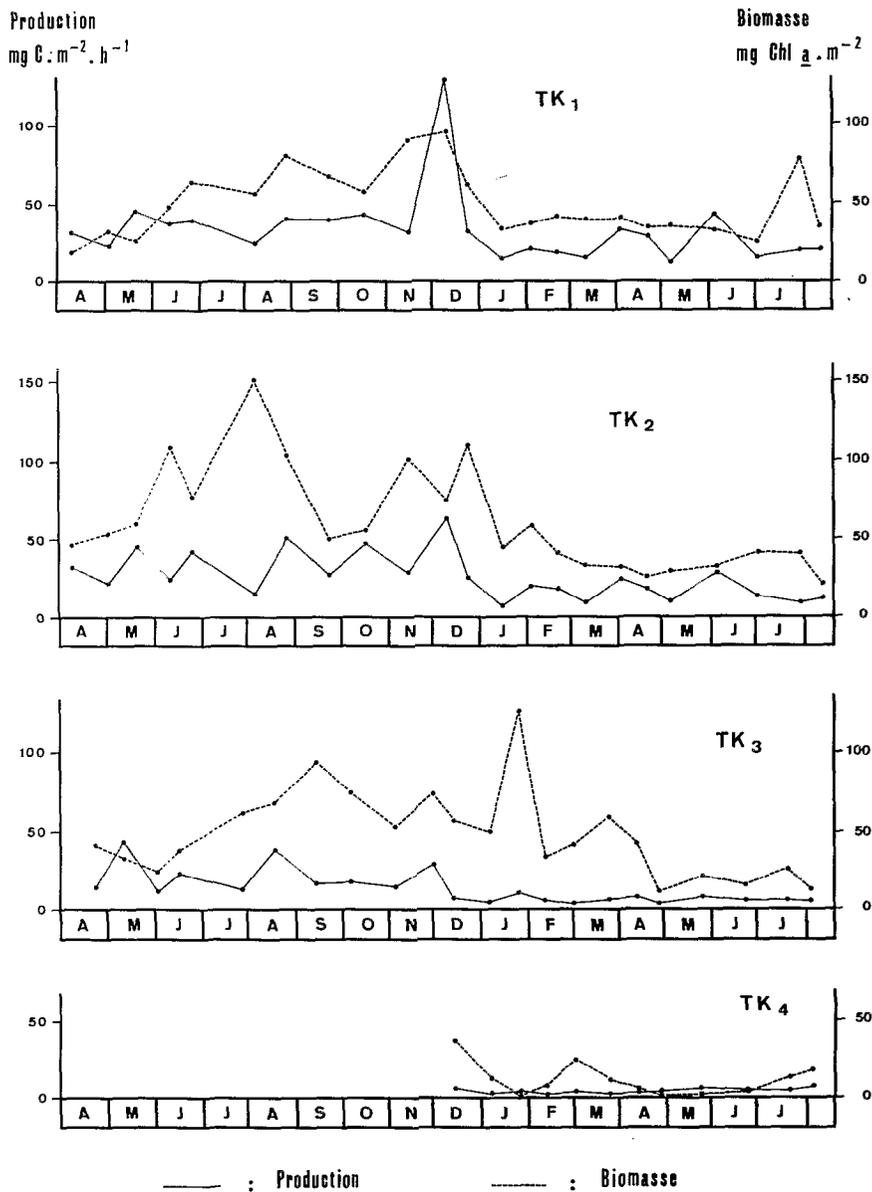


Figure 32 : Variations saisonnières de la production primaire et des concentrations en chlorophylle a (biomasse) dans les stations de Tany Kely.

- La production primaire, à partir d'une vingtaine de mètres de profondeur, ne paraît plus corrélée qu'à la profondeur croissante ($r = -0,522$; $p \leq 0,001$) donc à l'éclairement décroissant.

Ces conclusions sont valables pour la région de Nosy-Bé, toutes saisons et types granulométriques confondus.

On peut à présent tenter de définir, en fonction des résultats obtenus par l'étude des caractères granulométriques, de l'éclairement reçu sur le fond, des pigments, et de la production primaire, les caractères écologiques des deux baies vaseuses d'une part, et des fonds sableux d'autre part.

2. TRAITS CARACTERISTIQUES DES TROIS ENTITÉS LOCALES ÉTUDIÉES

Ces trois entités sont la baie vaseuse (Ambaro), la baie de vase sableuse (Ampasindava), les fonds de sables coralliens (Tany Kely).

Quelques réserves s'imposent quant à la valeur de l'extrapolation des résultats de l'étude d'une radiale à une baie toute entière, ou de quelques radiales et un certain nombre de stations isolées, à toute une région. Cependant, on peut raisonnablement penser que des valeurs obtenues au cours de diverses saisons en divers points de la région, ont quelque chance d'approcher une "image moyenne" de la réalité seule image que l'on prétende décrire ici.

L'exposé des résultats concernant l'étude granulométrique des substrats, l'éclairement parvenant au fond, les concentrations pigmentaires et la production primaire évaluées sur ces substrats, a permis de dégager un classement des radiales en fonction de ces résultats. Le tableau XX résume les données moyennes sur lesquelles repose ce classement :

1°) Les sédiments des stations de la baie vaseuse d'Ambaro viennent au premier rang pour l'abondance de la fraction fine, l'extinction de la lumière par l'eau, la pauvreté moyenne en chlorophylle *a* sur l'ensemble des stations (compte tenu de la profondeur), la faiblesse relative moyenne de la production primaire.

	Baie vaseuse d'AMBARO (BA)	Baie sablo-vaseuse d'AMPASINDAVA (AM)	Sables de TANY KELY (TK)
Evolution des valeurs moyennes	entre 5 et 28 m	entre 5 et 57 m	entre 5 et 38 m
GRANULOMETRIE Pourcentage de fraction fine	de 6,5 à 82,6 %	de 3,7 à 54,2 %	de 0 à 21,6 %
ECLAIREMENT Transmission de l'énergie lumineuse de surface	de 12 à 0,04 %	de 25 à 0,03 %	de 48 à 2 %
Concentrations en chlorophylle α ($\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$)	de 47 à 10	de 37,5 à 4,2	de 46 à 12
Production primaire ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)	de 16 à 7	de 12 à 3	de 34 à 4,6

Tableau XX : Caractérisation schématique des trois groupes de 4 stations étudiées.

2°) Les sables et vases sableuses des stations de *la radiale d'Amipasindava* donnent des valeurs intermédiaires pour les quatre paramètres.

3°) Les stations de *la radiale de Tany Kely* se caractérisent, à l'opposé de celles d'Ambaro, par une fraction fine peu importante, une bonne transmission de l'éclairement de surface, des concentrations élevées en chlorophylle α , et les plus fortes valeurs de production primaire observées à profondeur égale.

Pour mieux comparer, puis mieux caractériser ces trois groupes de stations, à partir des données granulométriques locales et des graphes concernant l'éclairement (Figure 14 C), les concentrations en chlorophylle α (Figure 20), et la production primaire (Figure 27), j'ai relevé pour trois profondeurs - 5, 15 et 25 m - les valeurs les plus probables à ces niveaux, lorsque l'expérience ne les avait pas fournies. La figure 33 synthétise les résultats concernant ces trois niveaux et ces quatre paramètres.

A 5 m, les trois sédiments TK, AM et BA, diffèrent assez peu par la granulométrie (FF%) et par les concentrations en chlorophylle α (46 ; 38 et 47 mg Chl. α .m⁻²), mais déjà, la diminution d'éclairement due à la turbidité moyenne des eaux dans l'année occasionne dans les baies une assez nette différence de production primaire, réduite de moitié environ par rapport à celle de Tany Kely (34 ; 12 ; 16 mgC.m⁻².h⁻¹).

A 15 m, les quatre paramètres varient de façon concomitante, entraînant la distinction très nette des trois radiales ; TK et AM atteignent leurs maxima de concentration en chlorophylle α (56 et 42 mg.m⁻² contre 25 seulement pour BA). Les productions décroissent de TK à BA (26 ; 10 ; 7 mgC.m⁻².h⁻¹).

A 25 m, on tend vers une certaine homogénéité des trois stations quant à l'éclairement et la production primaire (13 ; 8 ; 7 mgC.m⁻².h⁻¹). La chlorophylle α est prédominante en TK et AM (44 ; 41 mg Chl. α .m⁻² contre 15 mg en BA la plus riche en fraction fine).

Ce schéma montre le rôle primordial de l'éclairement dans la répartition des valeurs de production primaire : si l'on compare "BA 5m" et "TK 25m", on note une certaine similitude dans le pourcentage de fraction fine (6,5 et 7,6 %), ainsi que dans la quantité de

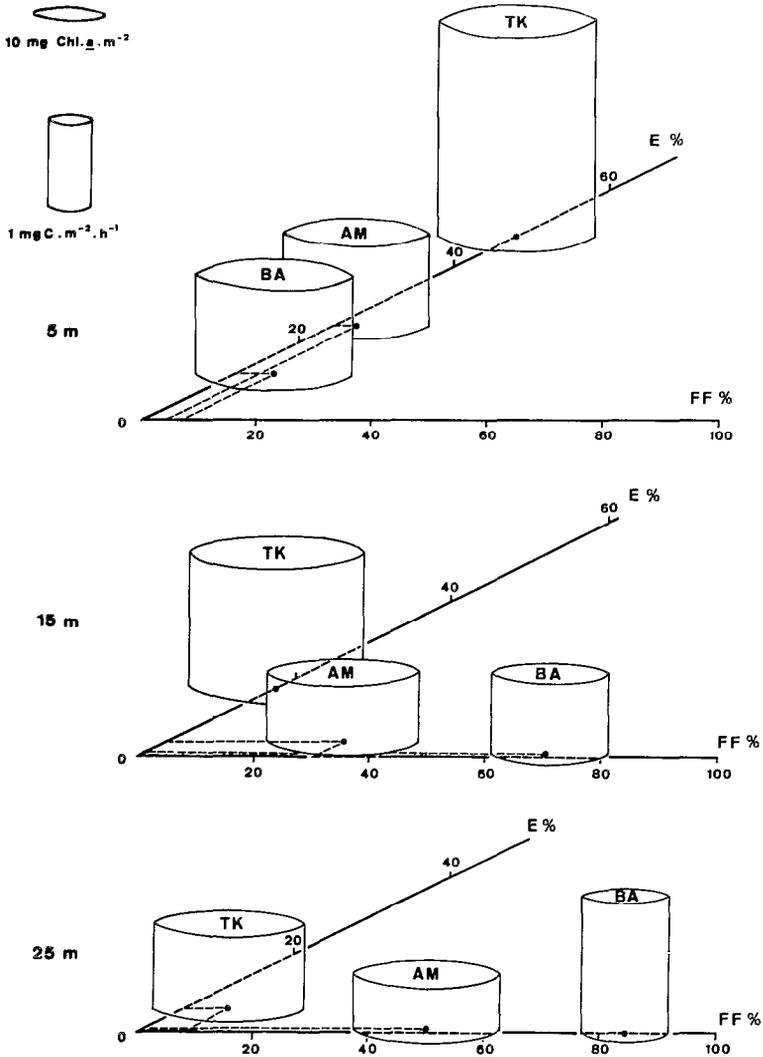


Figure 33 : Schéma représentant l'action conjuguée de la proportion de fraction fine des sédiments (FF%) et du pourcentage d'éclairage parvenant au fond (E%), sur la concentration en chlorophylle *a* (surface de base des cylindres) et sur la production primaire (volumes), dans les trois radiales principales, à trois profondeurs standard (moyennes annuelles).

chlorophylle a (47 et 44 mg Chl. a .m⁻²). C'est l'éclairement réduit (12 %) qui fait qu'à 5 m en BA1, la production primaire est seulement de 16 mgC.m⁻².h⁻¹, de même qu'à 25 m en TK3 où l'éclairement relatif de 6 % conduit à une production primaire de 13 mgC.m⁻².h⁻¹ seulement.

Par contre à 5 m en TK1, la quantité de chlorophylle a est aussi de 46 mg.m⁻² pour une fraction fine nulle, mais un éclairement relatif de 48 % est à l'origine d'une production de 34 mgC.m⁻².h⁻¹.

Aux deux premiers niveaux - 5 et 15 m - les deux baies se distinguent donc nettement de Tany Kely quant à l'éclairement et la production primaire. Ensuite les différences de production primaire s'estompent.

La hauteur des cylindres du schéma représentant le rapport "Production/Chlorophylle a ", on voit que c'est dans les sables de TK 5 m et 15 m que la chlorophylle a est le mieux utilisée pour la production primaire (mgC.mg Chl. a ⁻¹.h⁻¹ : 0,74 ; 0,46), le rendement étant partout ailleurs de 0,3 seulement. En moyenne on note dans les stations BA - surtout BA 25m (0,47) - un meilleur rendement que dans les stations AM. Ce fait laisse supposer une meilleure adaptation des microphytes à l'utilisation de l'énergie lumineuse disponible, dans ce type de fonds franchement vaseux.

Pour décrire complètement ces ensembles, il faut tenir compte des surfaces occupées dans la région par les différents types de sédiments.

PLANIMETRIE DE LA REGION : Figure 21, Figure 34.

On a évalué par planimétrie sur une carte au 1/300 000 ème (carte bathymétrique et sédimentologique : DANIEL *et al.*, 1973), l'aire limitée au nord par le parallèle 13°S, au sud par le parallèle 13°50'S, à l'est par la ligne de rivage et à l'ouest par le méridien 47°40'E puis l'isobathe de 100 m. Cette aire représente environ 5859 km² dont il faut déduire l'aire des îles et îlots (313 km²).

Les fonds marins du plateau continental situés entre le rivage et 100 m de profondeur, entre 13°S et 13°50'S représentent donc environ 5546 km².

On a évalué l'aire des faciès récifaux, environ 629 km², dont la moitié approximativement a été considérée comme faisant partie des substrats meubles (sables coralliens avec et sans macrophytes).

L'ensemble des substrats meubles représente ainsi environ 5231 km² (94 %).

Dans la région considérée, il y a environ :

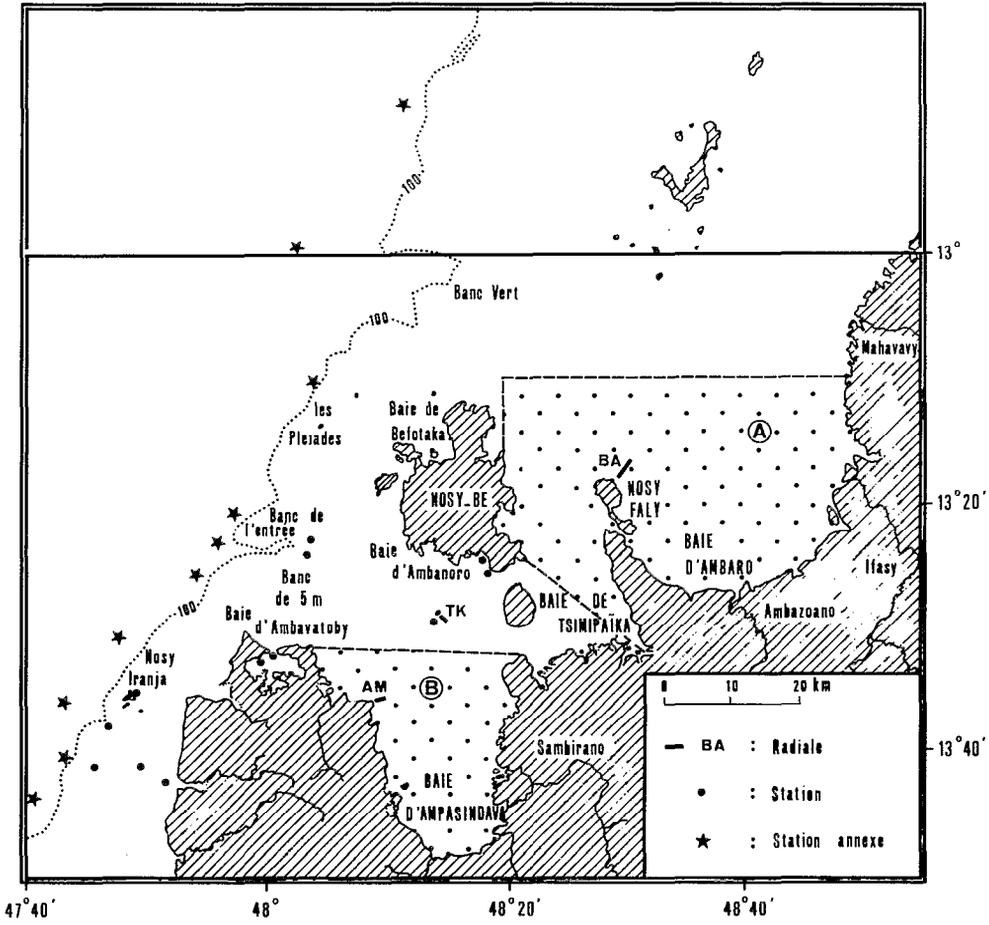


Figure 34 : Schéma de localisation des zones planimétrées (cf. texte).

- 3130 km² de fonds meubles situés entre 0 et 30 m de profondeur, soit 60 % du total des substrats meubles.
- 1949 km² de fonds meubles situés entre 30 et 60 m de profondeur, soit 37 % du total.
- 152 km² de fonds meubles situés entre 60 et 100 m de profondeur, soit 3 % du total.

Sur 5231 km² de fonds meubles, il y a environ 1511 km² de fonds vaseux (29 %) et 3720 km² de fonds sableux (71 %).

On a délimité (Fig. 34) les aires représentant :

- l'ensemble "baie d'Ambaro-baie de Tsimipaika" (A) : 1515 km² dont 809 km² (54 %) sont des fonds vaseux.
- l'ensemble "baie d'Ampasindava" (B) : 619 km² dont 454 km² (73 %) sont des vases ou vases sableuses.

La baie d'Ambaro est une "vraie baie vaseuse" au-delà de 5 m de profondeur : la fraction fine est abondante dans le sédiment, l'eau est trouble, la production faible. Dans les stations de la radiale AM, ces caractères n'apparaissent pas aussi nettement.

L'examen de la carte sédimentologique (Fig. 21) montre que la radiale BA est située au sein d'un ensemble vaseux "baie d'Ambaro-baie de Tsimipaika", alors que la radiale AM, au bord ouest de la baie d'Ampasindava avoisine la zone de contact avec les fonds sableux.

L'ensemble vaseux "baie d'Ambaro-baie de Tsimipaika" a pour origine les apports des fleuves Ifasy et Ambazoana (Fig. 34). La baie de Tsimipaika a été envasée par les apports du Sambirano avant que son delta ne soit presque entièrement détourné dans le bras sud-ouest qui, actuellement, déverse toutes ses alluvions dans la baie d'Ampasindava (DANIEL *et al.*, 1972).

La bordure des baies, cependant, jusqu'aux environs de 5 m de profondeur, est presque toujours sableuse. L'ensemble "baie d'Ambaro-baie de Tsimipaika" est beaucoup moins profond que la baie d'Ampasindava (peu de fonds supérieurs à 30 m) ; il a donc davantage les caractères d'un "estuaire", ce qui explique la plus grande turbidité des eaux.

L'ensemble complet des fonds vaseux de la région de Nosy-Bé comprenant également les baies d'Ambaroro, de Befotaka et d'Ambavatoby (ou baie des Russes) et les fonds en face de l'embouchure de la Mahavavy, représente 29 à 30 % seulement de l'ensemble des fonds meubles planimétrés jusqu'à 100 m.

On peut rappeler que sur ces fonds vaseux, la production pri-

maire est relativement faible (moyenne $9 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$). La chlorophylle α , confinée à la surface des sédiments, atteint une concentration moyenne de $28,5 \text{ mg.m}^{-2}$. Il y a accumulation de phéopigments ($86,4 \text{ mg.m}^{-2}$). La moyenne du rapport Production/Biomasse est de 0,4.

A l'opposé, la radiale de Tany Kely est située dans l'ensemble sableux du plateau continental qui représente 70 à 71 % environ des substrats meubles jusqu'à 100 m.

Les stations de Tany Kely sont assez représentatives des fonds des sables pérorécifaux de la région qui jouissent d'eaux claires, sans apports terrigènes excessifs en saison des pluies, et d'un hydrodynamisme favorisant l'élimination de la fraction fine et l'installation de microphytes dans l'épaisseur des sédiments. L'éclairement, toujours suffisant semble-t-il, permet une production primaire moyenne de $22 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$ pour une concentration moyenne en chlorophylle α de 44 mg.m^{-2} (phéopigments : $36,5 \text{ mg.m}^{-2}$ seulement). La moyenne du rapport Production/Biomasse pour les fonds sableux est de 0,6.

3. APERÇU DE LA COMPOSITION QUALITATIVE DU MICROPHYTOBENTHOS

Le peuplement microphytique des substrats meubles est très riche mais assez mal connu en général. Il comporte essentiellement des bactéries photosynthétiques, des cyanophycées, divers phytoflagellés et des diatomées.

Dans toutes les stations j'ai observé sans les déterminer de nombreuses espèces de cyanophycées (*Oscillatoria*, *Merismopedia*), de dinoflagellés et d'eugléniens.

Cependant, le plus souvent, les diatomées dominent en nombres d'espèces et d'individus.

La composition des peuplements de diatomées sera seule abordée ici ; encore ne le sera-t-elle que dans ses grands traits car l'étude taxinomique, à elle seule, constitue un nouveau sujet de travail (au

moins 30 % des espèces dénombrées dans les prélèvements sont des espèces nouvelles).

Il existe sur les substrats meubles de la région de Nosy-Bé divers peuplements de *macrophytes* : phanérogames d'une part (herbiers de *Thalassodendron ciliatum* au voisinage des récifs ou dans d'autres zones infralittorales, d'*Enhalus acoroides* dans les zones infralittorales dessalées par exemple), algues pluricellulaires d'autre part (formations périrécifales à *Halimeda* spp. et fonds sableux divers à *Caulerpa* spp.).

Dans l'ensemble, ces peuplements sont assez strictement inféodés aux faciès récifaux ou à la frange côtière de certaines baies. En l'absence d'une cartographie précise, il a été impossible d'évaluer leur extension ; celle-ci entre pour partie dans la fraction planimétrée sous la rubrique "faciès récifaux" (11 % des fonds entre 0 et 100 m).

Ces peuplements, non étudiés ici, contribuent évidemment à la productivité primaire de la région dans une proportion non négligeable.

3.1. BAIE D'AMBARO

Sur les sédiments vaseux de la baie d'Ambaro, on a observé une richesse qualitative et quantitative croissante des populations de diatomées, depuis la vase terrigène de la partie est, jusqu'à la vase calcaire de l'ouest de la baie (Fig. 21) (PLANTE et PLANTE-CUNY, 1971).

Dans la bande côtière (0 à 10 m de profondeur environ), les stations les plus pauvres quantitativement sont celles qui sont situées à l'embouchure de l'Ifasy (42.10^6 à 6.10^6 cellules.m⁻²). Dans les plus riches - vase calcaire du sud de la baie et station BA2 de notre étude - on a obtenu les valeurs de 128 à 173.10^6 cellules.m⁻². Toujours à l'ouest de la baie, mais dans la partie la plus profonde (BA4 ; 29 m), on a estimé la population de diatomées à 62.10^6 cellules.m⁻².

Les stations les plus littorales et les plus proches des estuaires se sont révélées les plus pauvres en espèces. Il y a parfois prolifération de quelques espèces cosmopolites vasicoles et euryhali-nes, sans doute plus tolérantes à l'égard de conditions écologiques variables ; ce pourrait être le cas de *Surirella fastuosa*, *Pleurosigma*

angulatum, *Gyrosigma balticum* et *Bacillaria paradoxa*, espèces quelquefois très abondantes (8300 cellules de *Pleurosigma angulatum* par cm²) alors que la diversité spécifique est faible (22 espèces différentes en moyenne par station, dont quelques espèces tropicales comme *Navicula robertsiana*, *N. zanzibarica*, *Tropidoneis kinkeriana*).

Dans les stations de vases calcaires plus éloignées des embouchures de fleuves, j'ai dénombré plus de 40 espèces par station, dont les espèces cosmopolites, *Melosira sulcata*, *Trachyneis aspera*, *Caloneis liber*, beaucoup de grandes *Nitzschia* : *N. sigma*, *N. intercedens*, *N. panduriformis*, *N. distans*, *N. jelineckii* ; divers *Pleurosigma* : *P. naviculaceum*, *P. formosum*, et des espèces tropicales parmi les *Diploneis* (groupe des *Didymae*), les *Navicula* (section des *Lineolatae*), les *Pleurosigma* (groupe des *Angulati*), les *Nitzschia* de divers sous-groupes.

Ces diatomées, appartenant presque toutes au groupe des Pennées, sont en général d'assez grande taille (600 µm pour certaines *Nitzschia*).

3.2. BAIE D'AMPASINDAVA

Les peuplements de diatomées de la baie d'Ampasindava, contrairement à ceux de la baie d'Ambaro, n'avaient pas été étudiés avant le début du programme "Production primaire benthique". Ils sont, de ce fait, moins bien connus. En particulier, je ne dispose pas de résultats quantitatifs.

On a pu constater une certaine similitude entre les peuplements des deux baies sur le plan qualitatif.

Parmi les espèces propres à la première station d'Ampasindava (5 m), citons *Nitzschia spathulata*, *Amphora ocellata* et diverses *Navicula* du groupe des *Retusae*.

A partir de la deuxième station (20 m), on retrouve des espèces plus vasicoles telles que *Pleurosigma angulatum* souvent dominant, *P. aestuarii*, *P. naviculaceum* et diverses longues *Nitzschia* sigmoïdes telles que *N. longissima*, *N. sigma*, *N. intercedens* (une grande *Nitzschia* de ce groupe atteignait 684 µm), *Nitzschia spatulées* (*N. distans*,

N. angularis), *Tropidoneis elegans*, *Navicula robertsiana*, *Diploneis crabro*, *Diploneis splendida*, *Navicula* spp. (du groupe des *Retusae* et de la section des *Lyratae*) et très peu d'*Amphora*.

A la dernière station (58 à 60 m) on a observé des *Navicula* (section des *Lineolatae*, groupe des *Retusae*, individus de grande taille jusqu'à 122 μm), beaucoup de *Navicula* (section des *Lyratae*), de petits *Diploneis* du groupe des *Didymae* (20 à 30 μm), *Diploneis smithii*, *Bacillaria paradoxa* et diverses espèces indéterminées de *Pleurosigma*, *Gyrosigma*, *Nitzschia* et *Hantzschia*.

3.3. TANY KELY

L'examen des populations de diatomées des stations sableuses de Tany Kely m'avait inspiré une étude sur la *dimension* des cellules, celle-ci augmentant en général lorsque la dimension des grains de sable diminue (PLANTE-CUNY, 1974 a).

En effet, lorsqu'on aborde l'étude des *fonds sableux*, on est souvent frappé de la petite taille des cellules par rapport à ce que l'on a coutume de voir sur les fonds vaseux (SIMONSEN, 1959, 1960 ; ROUND, 1965 a, b). Ce caractère dimensionnel ajouté au fait que ces espèces sont étroitement attachées aux grains de sable (probablement pour résister à un hydrodynamisme parfois puissant), rend les évaluations quantitatives très difficiles sur ces substrats. Il devient pratiquement nécessaire d'utiliser la technique des ultra-sons pour détacher les cellules de leur substrat (HICKMAN, 1969 ; COLOCOLOFF M. et COLOCOLOFF C., 1970).

D'un point de vue qualitatif, la diversité spécifique à Tany Kely est en général très grande et s'accroît avec la profondeur des stations.

A la station TK1, les espèces fixées des genres *Achnanthes* et *Cocconeis* (longueur moyenne des frustules : 10 μm) sont nettement dominantes par rapport aux espèces mobiles. La famille des *Achnanthaceae* comprend 59 % des individus en TK1 alors qu'elle ne compte plus que 12 % de l'effectif en TK4. Les espèces sessiles de grande taille telles que celles de la famille des *Fragilariaceae*, souvent épiphytes,

sont très faiblement représentées en TK1 (4 %).

Le genre *Amphora*, assez rare en milieu vaseux, est ici le plus important après l'ensemble *Achnanthes-Cocconeis*. Il représente 27 % des effectifs en TK2 et TK3. La longueur des frustules varie entre 18 et 80 µm chez les diverses espèces. Parmi celles qui ont pu être déterminées citons, *Amphora bigibba*, *A. turgida*, *A. ocellata*, *A. ostrea-ria*, *A. arcus*, *A. lineolata*, *A. arenaria*, *A. cymbifera* dans la première station, auxquelles s'ajoutent *A. proteus*, *A. binodis*, *A. eunotia*, *A. costata*, *A. angusta*, *A. ovalis*, *A. laevis*, *A. hyalina*, *A. arcus*, *A. salina*, *A. coffeaeformis*, *A. macilenta* dans les autres stations.

Les autres genres bien représentés jusqu'à 25 m, puis prédominants ensuite à la quatrième station sont : *Navicula*, *Diploneis* et *Nitzschia*. *Diploneis*, notamment, passe de 6 % de l'effectif à 5 m, à 18 % à 38 m. La longueur moyenne des frustules passe de 13,6 µm en TK1 à 29 µm (*Didymae*) et 48 µm (*Ellipticae*) en TK4. Beaucoup d'espèces très petites (dans les genre *Navicula* et *Nitzschia* en particulier) sont restées indéterminées. On peut néanmoins citer *Diploneis smithii*, *D. vacillans*, *D. weissflogii*, *D. chersonensis*, *D. bombus*, *D. crabro*.

Parmi les espèces à petits individus (TK1, 17 à 30 µm) citons une *Navicula* proche de *N. cancellata*.

Les individus de l'espèce *Navicula forcipata* ont une longueur moyenne de 17 µm en TK1, 19 µm en TK2, 22,6 µm en TK3, 27 µm en TK4. Citons encore *Navicula normaloides*, *N. lyra* avec de nombreuses formes typiquement tropicales et *N. spectabilis*. Dans le genre *Nitzschia*, les espèces de petite taille (*N. ruda*, *N. constricta*) pullulent en TK1 et l'on trouve de petits individus de *N. angularis* ou de *N. clostrium*. A partir de TK3, on retrouve les grandes espèces observées également sur les vases telles que *N. sigma*, *N. intercedens*, *N. longissima*, *N. distans*, *N. spathulata*, *N. punctata* et les groupements caractéristiques d'individus de *Bacillaria paradoxa*.

Certains genres sont rares à 5 m et deviennent abondants avec l'accroissement de la fraction fine. Ainsi en est-il de *Pleurosigma* (*P. naviculaceum*, *P. strigosum*, *P. normanii*), *Gyrosigma* (*G. balticum*), *Rhoicosigma*, *Donkinia* (*D. recta*), *Toxonidea* (*T. challengeriensis*), *Tropidoneis* (*T. elegans*, *T. lepidoptera* var. *delicatula*) et les grands individus de *Trachyneis aspera*, *T. clepsydra*, *T. debyi*, *Synedra* spp., *Caloneis*, *Mastogloia*.

Notons qu'à la station TK3 en particulier, une population permanente de grands foraminifères constituée principalement de l'espèce *Amphisorus hemprichi* apporte sa contribution à la photosynthèse : les cellules de foraminifères sont très nettement colorées en vert par des zooxanthelles symbiotiques. Divers auteurs (DIETZ-ELBRÄCHTER, 1971 ; ROSS, 1972 ; SOURNIA, 1976 b et sous-pressé) ont étudié de telles populations dans d'autres mers tropicales. ROSS (1972) indique comme symbiontes les plus communs d'*Amphisorus hemprichi* dans les peuplements de la Grande Barrière d'Australie, les dinoflagellés *Gymnodinium obesum* et *G. rotundatum*. En TK3, j'ai trouvé 200 à 250 µg de chlorophylle *a* par gramme de foraminifères secs.

Quelques observations ont été effectuées à partir de carottes prélevées plus profondément que TK4 dans les milieux sableux. Dans le canyon du Banc de l'Entrée, à 62 et 65 m, on a récolté diverses *Mastogloia*, *Navicula* (groupe des *Retusae*, section des *Lyratae*), *Diploneis*, *Amphora* (sections des *Oxyamphora* et *Cymbamphora*), *Pleurosigma* cf. *stri-gosum*, *Nitzschia* (section des *Spathulatae* ou des *Sigmatae*), *Tropidoneis*, *Trachyneis*. L'aspect des contenus cellulaires et les mouvements éventuels témoignaient de la parfaite vitalité des individus récoltés. A 79 m ont été observées des espèces de tous les genres cités précédemment, une espèce d'*Amphiprora* et des groupes de *Bacillaria paradoxa*. A 83 m enfin, on retrouve plusieurs espèces de *Navicula* d'assez petite taille (30 µm) se déplaçant activement, plusieurs espèces de la section des *Lyratae* et des *Lineolatae*, beaucoup de petits individus de *Diploneis* divers (groupe des *Didymae*), des *Amphora* cf. *ocellata*, de petits individus de *Nitzschia* (section des *Spathulatae*) et quelques individus de *Surirella* sp.. La diversité spécifique est encore très élevée à cette profondeur.

4. ZOOBENTHOS DES SUBSTRATS MEUBLES ETUDIÉS. RELATIONS TROPHIQUES POSSIBLES.

Je voudrais tracer ici une esquisse sommaire des rapports pouvant exister entre le zoobenthos et le microphytobenthos de la région de Nosy-Bé : relations trophiques et similitudes des adaptations,

temporaires ou permanentes, à des conditions du milieu.

4.1. MACROBENTHOS

Le macrobenthos de la région de Nosy-Bé est connu par les travaux de PLANTE (1967), CHABANNE et PLANTE (1969), PLANTE et PLANTE-CUNY (1971). J'ajouterai ici des communications personnelles de R. PLANTE.

4.1.1. Fonds vaseux

4.1.1.1. Relations trophiques éventuelles

D'une façon générale, dans la région de Nosy-Bé comme dans de nombreuses autres régions tropicales, l'endofaune des fonds vaseux est pauvre, constituée d'espèces "limivores" (mangeuses de vase), qui consomment essentiellement le film superficiel du sédiment (bactéries photosynthétiques ou non, microphytes vivants ou morts, végétaux dégradés) et, à un moindre degré, d'espèces "suspensivores" qui captent les particules en suspension dans l'eau.

Dans la première catégorie on trouve, dans l'ensemble des baies de la région de Nosy-Bé, des polychètes *Maldanidae* et *Chaetopteridae* et, parmi les suspensivores, les polychètes *Terebellidae* sp. et *Diopatra neapolitana* (polychètes tributaires de l'existence de courants de fonds qui leur fournissent du matériel benthique mis en suspension).

L'épifaune vagile, elle aussi, exploite la pellicule superficielle des vases dans les baies. Certains poissons *Leiognathidae* et *Mullidae* (*Upeneus* spp. par exemple) se nourrissent en mettant en suspension le film superficiel et en filtrant le tout, ou au contraire en triant des proies par fouissage (action des barbillons des *Mullidae*). Ces poissons accompagnent habituellement les bancs de *Penaeidae*. Les stations de la radiale BA avaient été choisies intentionnellement dans la zone de pêche crevettière de la pêcherie de Nosy-Bé (environs de l'île de Nosy Faly, baie de Tsimipaika). Les contenus digestifs de crevettes adultes comportent toujours une fraction importante de sédiments renfermant des microphytes et divers débris végétaux, mais il est difficile de quantifier le rôle des microphytes dans l'alimentation d'un animal benthophage, omnivore comme la crevette adulte. Sur

ces fonds chalutables, les concentrations en phéopigments - indice de matériel végétal dégradé - sont particulièrement élevées. Il est probable que cette forme de matière organique est utilisée par certains organismes.

4.1.1.2. Adaptation au milieu

L'écologie des espèces du zoobenthos des vases est caractérisée, dans les baies de la région de Nosy-Bé, comme ailleurs, par la stricte limitation des espèces aux premiers centimètres d'épaisseur du sédiment. Il y a donc, comme pour les microphytes, une entrave à la pénétration verticale des peuplements qui est liée à la présence d'une couche réduite plus ou moins profondément sous la surface des sédiments.

CHABANNE et PLANTE (1969) soulignent la pauvreté toute particulière de la macrofaune des vases terrigènes dans la partie orientale de la baie d'Ambaro, zone dans laquelle ils signalent une forte turbidité et d'importantes baisses de salinité et de concentration en oxygène dissous au niveau du fond durant les périodes de pluies abondantes. Ces conditions extrêmes pourraient être la cause de la mort brutale de petits mollusques qui pullulent, à certaines époques, tout comme certaines espèces de diatomées, nous l'avons vu. Ainsi en est-il de petits *Veneridae* : *Anomalocardia malonei*, et de l'huître perlière *Meleagrina occa*, qui donnent des valeurs temporairement élevées de la biomasse. Les vases de l'ouest de la baie sont parfois intensément peuplées par la polychète sédentaire *Phyllochaetopterus socialis*, mangeuse de film.

4.1.2. Fonds sableux

De manière générale, la macrofaune des fonds sableux est beaucoup plus dense et plus diversifiée que celle des vases.

4.1.2.1. Relations trophiques éventuelles

Sous l'angle de l'éthologie alimentaire, les deux catégories de benthontes tributaires des sédiments pour leur nourriture et qui caractérisent ces fonds sableux sont :

A - Les suspensivores

Ces espèces dépendent étroitement pour leur subsistance de la mise en suspension au-dessus du fond, du micro- et du méiobenthos dissociés du sédiment par l'action de courants, sans qu'on puisse exclure le rôle de la fraction planctonique dans cette suspension. On trouve les :

- *suspensivores sessiles*, le plus souvent passifs, Spongiaires, Hydraires, Alcyonnaires, Zoanthaires ;

- *suspensivores libres* sur le fond : Madréporaires (*Heteropsammia* et *Heterocyathus*), Bryozoaires (*Discoporella*), Cténaïres (*Platytenididae*) ;

- *suspensivores endobiontes actifs*, comme la plupart des mollusques (*Tellinidae*, *Veneridae*, *Solenidae*), beaucoup de polychètes (*Sabellidae*, *Eunicidae*).

B - Les limivores microphages

Ils se nourrissent aux dépens de la "couverture" des grains de sable (bactéries, diatomées). C'est le cas de nombreux amphipodes (HARGRAVE, 1970 a, b) ou autres petits crustacés *Callianassidae*. Il faut citer aussi les grands foraminifères, *Amphisorus hemprichi* surtout, qui, mise à part la symbiose avec des zooxanthelles, se nourrissent surtout de diatomées (LEE et BOCK, 1976).

Parmi les espèces vagiles se nourrissant aux dépens des sédiments, existent des limivores sélectifs tels que certains poissons *Carangidae* et *Acanthuridae*.

4.1.2.2. Adaptation au milieu

Les sables tropicaux sont des milieux reconnus comme particulièrement riches en individus et en espèces, d'éthologies très variées de surcroît.

A la station TK1 (5 m) de "sables blancs périrécifaux infralittoraux", la biomasse animale est assez réduite mais la diversité spécifique élevée. On assiste à des "explosions" occasionnelles de *Siphonocetes* spp. (petit amphipode *Corophiidae*). Ces amphipodes sont des consommateurs de diatomées (R. PLANTE, observations de contenus digestifs) ou de bactéries (THOMASSIN, 1974). Les autres groupes fréquents sont des gastropodes prédateurs (*Olividae*, *Conidae*), ou pélécy-podes filtreurs endobiontes (*Veneridae*) et limivores (*Tellinidae* et *Lucinidae*). Ce type de sédiment brassé par les vagues est colonisé, comme dans le cas des diatomées fortement accrochées aux grains, par des espèces rhéophiles.

Quant aux autres stations de sable, on y reconnaît l'influence d'un facteur très constant dans ces régions à fortes marées, l'existence de courants accentués à certains endroits par l'abondance des appareils récifaux qui canalisent et parfois intensifient ces courants. De tels sables grossiers sont habités par des espèces apparentées à celles de la biocénose des "Sables et graviers sous influence des courants de fond" à savoir, prochordés : *Branchiostoma* spp. et *Assymetron* spp. accompagnés de *Venus castina*, *Dentalium torquatum* par exemple.

Un des caractères essentiels de ces types de peuplements est de se répartir dans une épaisseur importante du sédiment (40 à 50 cm); rappelons que l'extension verticale de la chlorophylle *a* est maximale dans ces stations.

C'est dans cette catégorie de peuplements que se classent les grands foraminifères déjà cités, constamment présents entre 10 et 80 m et particulièrement florissants vers 25 m (cf. station TK3), avec *Amphisorus hemprichi* comme espèce dominante (MASSE, 1970).

Notons enfin qu'entre 10 et 70 m environ se développent occasionnellement sur le sable, des algues macroscopiques telles que *Halimeda* spp., *Caulerpa* spp. et diverses Lithothamniées qui, au nord de la baie d'Ambaro constituent de véritables fonds de "maërl".

4.2. RELATIONS TROPHIQUES POSSIBLES

Dans la région de Nosy-Bé, l'étude des maillons "microfaune" et "méiofaune" des sédiments fait défaut et les conclusions sur le fonctionnement des chaînes alimentaires ne peuvent être qu'hypothétiques et inspirées d'exemples empruntés à d'autres régions.

Dans un travail fondamental, MARE (1942) a étudié l'ensemble du fonctionnement d'une communauté benthique située à une profondeur de 45 m aux environs de Plymouth. L'intérêt particulier porté au microbenthos l'a poussée à souligner le rôle des diatomées benthiques comme producteurs primaires et source de nourriture, surtout pour les protozoaires.

Il est assez connu que la diversité spécifique du micro- et du méio-benthos est plus élevée sur les fonds sableux que sur les fonds

vaseux. Ainsi FENCHEL (1967, 1968), qui a étudié plus particulièrement l'écologie des populations de *ciliés marins*, observe leur particulière abondance dans les sables fins : ces ciliés consomment en quantité les microphytes collés aux grains de sable. L'auteur a pu observer des diatomées réparties en quatre classes de tailles différentes (entre 0 et 60 μm) consommées par quatre espèces différentes de *Remanella* de taille croissante coexistant dans un même sable fin. Cette observation montre l'utilisation complète des microphytes de toute taille par les divers "broueteurs".

HARGRAVE (1970 a) a montré que l'amphipode *Hyalella azteca*, récolté dans des sédiments lacustres, et élevé sur ces mêmes sédiments, consommait des bactéries, diatomées, algues vertes unicellulaires et des cyanophycées. Il digère toute cette microflore avec une grande efficacité sauf les cyanophycées.

Dans l'étude d'un écosystème de sable marin *in vitro*, MC INTYRE *et al.* (1970) citent huit composants majeurs de la méiofaune (copépodes, nématodes, turbellariés, gastrotriches, tardigrades, polychètes, archi-annélides et coelentérés) parmi lesquels les copépodes sont de loin les plus nombreux (copépodes + nématodes = 90 % du total des individus). De nombreuses espèces de copépodes harpacticoïdes sont connus pour "lécher" les grains de sable sur lesquels ils consomment les diatomées et les bactéries (FENCHEL et RIEDL, 1970 ; DINET, 1971). Il est certain que les microphytes, producteurs primaires, peuvent constituer une nourriture pour de nombreux groupes du micro- et du méiobenthos. C'est aussi l'opinion de THOMASSIN *et al.* (1976) qui, dans un travail sur la macro- et la méiofaune de la région de Tuléar (Sud de Madagascar), soulignent la présence de copépodes harpacticoïdes mangeurs de diatomées dans des sables grossiers non colmatés par la fraction fine, répartition analogue à celle de l'amphipode *Siphonocetes erythraeus* dans les mêmes sédiments.

Dans le macrobenthos, le rôle des microphytes a été observé surtout chez les mollusques :

- *Huitres* (GAILLON, 1820 ; CALVET, 1910 ; HINARD, 1923 ; RANSON, 1926 ; IKARI, 1929 ; BACHRACH, 1935).

LEROUX (1956) note que les espèces de diatomées à longues épines, purement planctoniques, sont moins bien acceptées par les

huîtres que les petites formes pennées benthiques. TAKANO (1960) au Japon, aboutit aux mêmes conclusions.

- *Autres mollusques divers* (GAEVSKAIA, 1954, 1956). BODEANU et GOMOIU (1964), étudiant la composition des contenus stomacaux de dix espèces différentes de mollusques, pélécy-podes essentiellement, notent une certaine sélectivité pour le groupe des diatomées *Pennatae* (70 %).

D'autres benthontes, consommateurs de microphytes benthiques, ont été étudiés dans divers travaux plus généraux : ascidies, crustacés, échinodermes, polychètes (HUNT, 1925 ; SANDERS *et al.*, 1962) et enfin poissons : LÉBOUR (1919), VINOGRADOV (1949), CHIRINA (1950), ESGUERRA (1953), ODUM (1970), ALBERTINI-BERHAUT (1973).

Les deux derniers travaux concernent la présence en abondance de microphytes dans les tractus digestifs de *Mugilidae* adultes.

La présence de détritus végétaux d'origine terrigène ou autochtone, attestée dans notre étude par l'abondance de phéopigments surtout sur les fonds vaseux ou dans les stations profondes, est une autre source de nourriture pour de nombreux animaux limivores : polychètes, pélécy-podes et certains poissons (ODUM, 1970).

5. SYNTHÈSE ÉCOLOGIQUE RÉGIONALE

Sur le plateau continental de la région Nord-Ouest de Madagascar aux environs de l'île de Nosy-Bé, entre 0 et 100 m de profondeur et entre 13° et 13°50'S, les *substrats meubles* occupent 88 % de la surface des fonds marins ; le reste est couvert par des formations récifales - récifs frangeants et bancs de la bordure du plateau continental (Banc Vert, Banc des Pléiades, Banc Nord de Nosy-Bé, Banc de l'Entrée, Banc de 5 m et Banc de Nosy Iranja d'après les dénominations de la carte sédimentologique de DANIEL *et al.* (1973).

Les *formations vaseuses* ou *sablo-vaseuses*, c'est-à-dire celles

où le poids de la fraction fine ($< 50 \mu\text{m}$) dépasse 30 %, représentent environ 29 % de l'ensemble des substrats meubles dont la majorité (71 %) est constituée par des sables de plus en plus fins avec la profondeur croissante ou l'hydrodynamisme décroissant.

Les vases *terrigènes* sont localisées à l'embouchure du fleuve Ifasy et du fleuve Sambirano ; elles ont peu d'extension par rapport à l'ensemble du plateau continental.

Les vases et vases sableuses plus ou moins calcaires dans lesquelles ont été étudiées les radiales BA et AM constituent la majeure partie des fonds de la baie d'Ambaro et de Tsimipaika (BA), et d'Ampasindava (AM), baies qui "festonnent" la côte malgache à cette latitude et constituent les principales zones de pêche de crevettes *Penaeidae*.

Sur ces fonds de vases, les concentrations en chlorophylle *a* (37 et 47 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) et la production primaire (12 et 16 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) sont assez fortes dans les petits fonds (5 m), mais confinées à la pellicule superficielle. Elles décroissent très rapidement à partir de 5 m, surtout dans la baie d'Ambaro (à 28 m : 10 $\text{mg Chl.}a\cdot\text{m}^{-2}$ et 7 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$). Ceci est dû à une forte turbidité des eaux durant la saison des pluies (janvier à avril), turbidité qui diminue la transmission de l'énergie lumineuse jusqu'au fond. Cette turbidité des eaux est elle-même provoquée par les apports des fleuves Ifasy et Sambirano qui occasionnent un accroissement de la fraction fine dans les sédiments et favorisent l'accumulation de pigments dégradés (phéopigments).

Les formations sableuses, étudiées essentiellement à partir d'une radiale située près de l'îlot de Tany Kely, sont des substrats recouverts d'eaux très transparentes favorables au développement en surface et au sein du sédiment de fortes populations microphytiques. Leur importance a été évaluée par les concentrations en chlorophylle *a* à la surface du sédiment. Ces concentrations sont maximales à 15 m de profondeur (moyenne annuelle 56 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) et dans le sédiment jusqu'à une vingtaine de centimètres de profondeur (à 5 m, 600 $\text{mg de Chl.}a\cdot\text{m}^{-2}$ sur 8 cm d'épaisseur).

La production primaire est maximale dans les hauts niveaux (5 m) et décroît assez rapidement à partir de 25 ou 30 m de profondeur. Les concentrations en chlorophylle *a* sont encore de 3 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ à 83 m.

Les variations saisonnières observées sur les fonds de sables montrent un maximum pour la chlorophylle *a* et la production primaire à la fin de la saison sèche et jusqu'en décembre. La saison des pluies cause une chute des valeurs des deux paramètres. Pendant la saison sèche (de mai à novembre) il existe d'assez fortes fluctuations, variables avec les profondeurs considérées. Les variations saisonnières globales sont donc inverses de celles du phytoplancton néritique de la région, pour lequel les maxima ont lieu en saison des pluies (SOURNIA, 1969).

Dans l'évaluation globale de la biomasse végétale (chlorophylle *a*) et de la production primaire des substrats meubles de cette région, on utilise des moyennes annuelles calculées pour des groupes de stations situées entre 0 et 30 m d'une part et entre 30 et 60 m d'autre part (sables et vases). Après pondération en fonction des aires relatives représentées par ces substrats meubles - toutes caractéristiques granulométriques confondues (62 % environ de substrats entre 0 et 30 m, 38 % entre 30 et 60 m) - on retiendra les valeurs de 32 mg de Chl.*a*.m⁻² et de 180 mgC.m⁻².jour⁻¹ pour la bande côtière située entre 0 et 60 m, bande qui représente 97 % des substrats meubles de la totalité du plateau continental dans cette région.

6. PRODUCTIONS PRIMAIRES COMPARÉES DANS LA RÉGION ET DANS LE MILIEU MARIN

6.1. RÉGION DE NOSY-BÉ

Un bilan de la production primaire benthique de cette région devrait comprendre une évaluation de la production primaire des macrophytes de substrats meubles (herbiers de phanérogames au fond des baies et à proximité des récifs de coraux et algues pluricellulaires éparses, ne formant jamais comme sous d'autres latitudes, de ceintures continues) ainsi qu'une estimation de la production primaire des complexes récifaux : récifs bordant la côte ou bancs coralliens situés plus au large, au bord du plateau continental.

La première de ces évaluations est impossible en l'absence de cartographie des herbiers infralittoraux.

En ce qui concerne le milieu récifal, j'ai estimé à la moitié environ (315 km²) la surface occupée par les passées sableuses et autres substrats meubles du récif susceptibles de production primaire à attribuer au microphytobenthos et aux symbiotes des foraminifères.

Il reste l'énorme masse des producteurs primaires extrêmement diversifiés spécifiquement, et récemment recensés par SOURNIA (1977) : zooxanthelles associées aux coraux hermatypiques et à divers invertébrés, chlorophycées filamenteuses des squelettes coralliens, algues libres diverses (*Halimeda*, *Turbinaria*, *Sargassum*, etc...), corallinacées encroûtantes, phanérogames.

L'analyse des données disponibles concernant les écosystèmes récifaux conduit l'auteur à une valeur globale de la production brute de 2 à 10 gC.m⁻².jour⁻¹. Cependant la consommation d'oxygène est telle dans ces milieux luxuriants que la production nette est relativement très modeste sinon négligeable.

Si la méthode du ¹⁴C telle que je l'ai utilisée sur les *substrats meubles* conduit à une évaluation intermédiaire entre production brute et production nette, les moyennes pondérées obtenues pour la région - 15 mgC.m⁻².h⁻¹, 180 mgC.m⁻².jour⁻¹, 66 gC.m⁻².an⁻¹ entre 0 et 60 m - ne sont, elles, pas négligeables en comparaison de celles qui concernent le *phytoplancton néritique* comme nous l'avons souligné dans le chapitre consacré à la production primaire (5.2. troisième partie) : rappelons que vers 10 à 15 m de profondeur environ, la production rapportée à l'unité de surface peut être considérée comme équivalente sur le fond et dans la colonne d'eau.

Dans la frange littorale (0 à 10-15 m) la production benthique est supérieure à la production planctonique par unité de surface. Cette déduction n'a probablement pas une valeur générale ni même régionale. Elle est donnée à partir de quelques évaluations pour le phytoplancton dans la baie d'Ampasindava et la baie d'Ambanoro. Il est probable que cette "profondeur d'équilibre" varie au cours de l'année suivant les conditions de fertilisation des eaux et de pénétration de la lumière.

Les *eaux océaniques* proches de la région de Nosy-Bé ont été

étudiées par différentes méthodes au cours de diverses croisières dans l'Océan Indien, passant par le canal de Mozambique (cf. SOURNIA, 1973 a) et au départ, du Centre ORSTOM de Nosy-Bé par ANGOT (1968). Ce dernier, par la méthode du ^{14}C "*in situ* simulé", obtient dans une station située au large de Nosy Iranja ($13^{\circ}30\text{S}$), au-dessus de fonds de 1500 m, une moyenne annuelle de $0,6 \text{ mgC.m}^{-3}.\text{h}^{-1}$. L'estimation par unité de surface n'est pas donnée.

STEEMANN NIELSEN et AABYE JENSEN (1957) ont mesuré en février et mars 1951, au cours de l'expédition de la "Galathea" de passage dans le canal de Mozambique, des valeurs de production primaire allant de 430 à $730 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ en milieu néritique et de 110 à $240 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ en milieu océanique (éclairage artificiel + corrections). La croisière de l'"Anton Brunn" de septembre à novembre 1964 dans le canal de Mozambique a fourni des résultats compris entre 230 et $3180 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ (RYTHER *et al.*, 1966 ; "*in situ* simulé"). La carte dressée par les auteurs à la suite de cette croisière dans l'Océan Indien fait ressortir la richesse particulière des zones néritiques des environs de Durban, Lourenço Marquês, Beira, Nosy-Bé, Dar-es-Salam, du Cap Guardafui et de la Mer d'Oman.

Notons que KREY (1973), dans une synthèse groupant les résultats de divers travaux, établit une carte de "production primaire *in situ*" du phytoplancton de l'Océan Indien. La région de Nosy-Bé est située sur l'isoline " $300 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ " de décembre à février et dans la zone " $> 500 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ " de juin à août. (La couche d'eau concernée est évidemment supérieure à 60 m).

Compte tenu des méthodes utilisées, tous ces résultats sont probablement surestimés. Cependant, *il conviendrait d'ajouter à de telles évaluations planctoniques, une production de 100 à 200 mgC.m⁻².jour⁻¹ au moins, pour le domaine benthique dans la zone néritique.*

6.2. OCÉAN MONDIAL

Afin de mieux replacer dans le contexte marin en général les valeurs obtenues sur les substrats meubles à Nosy-Bé, je rappellerai quelques valeurs de production primaire citées récemment par BUNT (1975) dans un article de synthèse sur la productivité des écosystèmes

marins, article qui reprend certaines conclusions de travaux antérieurs tels que ceux de RYHER (1969) et KOBLENTZ-MISHKE *et al.* (1970) : la production primaire planctonique est la plus élevée dans les zones d'upwelling ($300 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$), mais la surface concernée est seulement de 0,1 % de l'ensemble de la surface des océans ce qui donne finalement 0,5 % de la production planctonique totale de l'océan. Les zones côtières ont un taux assez élevé de $100 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ sur 9 à 10 % de la surface totale des océans (soit 18 % de la production planctonique totale).

Quant à la production primaire benthique, BUNT (*ibid.*) souligne le fait que les données sont obtenues par des méthodes très diverses dans des milieux disparates.

Il cite des taux de 1 à $8 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ pour diverses laminaires, de $20 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ pour des algues pluricellulaires intertidales (KANWISHER, 1966), $10,5 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ pour des populations de *Cystoseira* (JOHNSTON, 1969, aux Canaries), $5,80 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$, production due à des macrophytes, aux Laccadives (QASIM et BHATTATHIRI, 1971), $12,9 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ production de *Codium fragile* à Long Island Sound (WASSMAN et RAMUS, 1973) et enfin 0,65 à $2,15 \text{ gC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ pour des cyanophycées intertidales à Eniwetok (BAKUS, 1967). Sont ensuite citées les valeurs nettement plus faibles des études sur la "microflore benthique" dont nous avons parlé dans la troisième partie : vases d'estuaire (MARSHALL *et al.*, 1973), 80 à $530 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$; divers sédiments tropicaux (BUNT *et al.*, 1972), 20 à $220 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$; sables d'Ecosse (STEELE et BAIRD, 1968), 10 à $30 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$.

Je rappelle les taux journaliers évalués dans le présent travail (moyennes annuelles) :

- 348 mgC.m^{-2} à 5 m (408 mgC.m^{-2} sur les sables seuls)
- 180 mgC.m^{-2} si l'on considère l'ensemble des fonds de 0 à 60 m

(soit 66 à $150 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$).

Dans les "zones néritiques", où seront faites des mesures de production primaire, l'apport de la production primaire benthique en général et celle des substrats meubles en particulier, ne devra plus être négligé. En milieu tropical, dans la frange littorale de 0 à 100m de profondeur, on peut dire que cet apport double la production primaire évaluée généralement à partir du phytoplancton.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Le *microphytobenthos* étant défini comme l'ensemble des microphytes benthiques de substrats meubles, on a cherché à déterminer, par l'étude des pigments chlorophylliens et de l'assimilation photosynthétique du carbone sur ces substrats, l'importance du rôle joué par ce peuplement végétal dans l'ensemble de la production primaire marine de la partie Nord-Ouest du plateau continental malgache où se situe l'île de Nosy-Bé (13°20'S - 48°20'E).

On a décrit les *facteurs écologiques* qui, au cours des 17 mois de l'étude, ont caractérisé les stations choisies (12 stations majeures, réparties en 3 radiales, et 13 stations complémentaires).

L'étude sédimentologique a permis de distinguer :

- une radiale de 4 stations de sables calcaires, à Tany Kely, entre 5 et 38 m ;
- deux radiales de 4 stations dans les grandes baies vaseuses d'Ambaro (entre 5 et 28 m) et d'Ampasindava (entre 5 et 58m).

Le *climat de la région*, marqué par l'alternance d'une saison chaude et pluvieuse et d'une saison fraîche et sèche s'est caractérisé, lors de la période étudiée, par un été (novembre à avril) moins pluvieux en 1969-1970 que l'année précédente. L'hiver 1970 fut également plus sec que l'hiver 1969.

Les *pluies* de l'été jouent un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème benthique ; elles provoquent les crues des grands fleuves côtiers (Sambirano, Ifasy), entraînant un accroissement

des apports terrigènes, donc de la fraction fine des sédiments, ainsi qu'un accroissement des teneurs en sels minéraux et de la turbidité de l'eau, d'où une diminution de l'éclairement reçu sur le fond.

Les conditions hydrologiques suivent les lois de l'alternance climatologique. Les eaux sont relativement fraîches (25° - 26° C) et salées (35 ‰) de juillet à octobre. La température est ensuite en hausse jusqu'à 30° C (janvier-avril) et la salinité en baisse (34-33 ‰ en janvier).

La teneur en oxygène dissous a atteint ses valeurs maximales (4 à 5 ml.l^{-1}) en saison sèche, tandis que les concentrations en anions azotés augmentaient au début de la saison des pluies pour atteindre en février des valeurs élevées (11 $\mu\text{atg.l}^{-1}$ en baie d'Ampasindava).

Dans les baies, la circulation des eaux est de type "estuaire" ; ce régime s'installe en saison des pluies du fait de l'arrivée des eaux douces des fleuves : courant supérieur d'eau douce de la côte vers le large, courant inférieur d'eau salée du large vers la côte avec accumulation de sels nutritifs dans des "poches" au niveau du fond. En saison sèche, se produisent une homogénéisation des eaux et une répartition plus uniforme des sels nutritifs.

L'amplitude moyenne des marées en vives-eaux était toujours supérieure à 3,8 m durant les périodes de grandes marées (mars à mai, septembre-octobre 1969, février à avril 1970) et voisine de 3 m en période de faibles marées (juin à août et novembre à janvier). La répartition des matinées d'étude de la production primaire est telle que la majorité des expériences d'incubation *in situ* s'est trouvée être lors de marées descendantes (épaisseur d'eau minimale aux environs de midi).

Les résultats des mesures de l'éclairement incident et de l'énergie transmise jusqu'au fond (valeurs absolues ou valeurs relatives) sont les suivantes :

- En ce qui concerne l'énergie incidente,

1°) les valeurs de l'énergie lumineuse journalière reçue dans cette zone tropicale ne sont pas très élevées (moyenne annuelle : $161 \text{ cal.cm}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ pour la gamme 450 à 750 nm) ;

2°) les variations saisonnières de l'énergie reçue sont peu importantes du fait de l'atténuation des maxima de rayonnement solaire par la nébulosité qui est maximale dans la région de Nosy-Bé durant l'été austral.

- En ce qui concerne l'énergie transmise,

1°) les variations saisonnières sont influencées par celles de l'énergie incidente, mais surtout par la turbidité de l'eau. La période la mieux éclairée au fond coïncide avec la fin de la saison sèche et le début de la saison des pluies (décembre 1969). En février 1970, une énergie incidente élevée est dispensée sur une longue durée dans la journée ; mais la transmission est moins bonne qu'en décembre où les eaux ne sont pas encore troubles cette année-là. En juin 1970, le rayonnement incident est faible et conduit à de faibles énergies au fond, malgré une transmission améliorée durant la saison sèche.

2°) les variations locales et saisonnières de l'éclairage au fond aux environs de midi, ont permis de classer les eaux des trois secteurs considérés selon les types définis par JERLOV (1968) :

- eaux de la baie d'Ambaro (les moins transparentes) = entre eaux côtières de type 7 et de type 3 ;
- eaux de la baie d'Ampasindava = entre eaux côtières de type 4 et de type 1 ;
- eaux de Tany Kely (les plus transparentes) = entre eau côtière de type 2 et eau océanique de type II.

L'étude des pigments chlorophylliens, par extraction à l'acétone et lectures spectrophotométriques avant et après acidification des extraits, a permis d'estimer les concentrations en chlorophylle α fonctionnelle, en phéopigments, et les rapports pigmentaires : $\text{Chl.}\alpha / \text{Chl.}\alpha + \text{Phéo.}$ et $\text{D0430} / \text{D0665}$, (ce dernier considéré comme un indice de diversité pigmentaire).

Le séchage du sédiment avant action de l'acétone conduit à une perte dans toutes les catégories de pigments, perte d'importance différente suivant les pigments et les sédiments considérés. Aucun effet constant ne se dégage qui aurait pu permettre une correction systématique.

La principale recommandation méthodologique au stade de l'extraction est donc d'effectuer cette extraction par un solvant sur du sable humide.

On a estimé, au sujet de *l'expression des résultats*, que les concentrations pigmentaires pouvaient être référées à l'unité de poids de sédiment sec dans les cas de comparaisons internes, ou à l'unité de surface - à condition d'indiquer l'épaisseur de sédiment considérée - dans le cas de comparaisons avec d'autres biotopes.

En termes globaux, entre 3 et 60 m de profondeur sur 0,5 cm d'épaisseur, la quantité de chlorophylle *a* par unité de surface est en moyenne plus grande (44 mg.m^{-2}) sur les fonds sableux que sur les fonds vaseux ($28,5 \text{ mg.m}^{-2}$).

Le cas des *phéopigments* est inverse : $36,5 \text{ mg.m}^{-2}$ sur les sables ; $86,5 \text{ mg.m}^{-2}$ sur les vases.

Le rapport *DO 430 / DO 665* est en moyenne de 2,86 sur les sables et de 3,31 sur les vases.

La *variabilité horizontale* de répartition des concentrations pigmentaires à l'échelle du mètre carré est telle que :

- à profondeur égale, l'hétérogénéité de répartition des concentrations pigmentaires est plus grande dans un sable agité que dans un sable envasé de mode calme ;

- sur l'ensemble des fonds sableux entre 5 et 25 m, l'hétérogénéité est plus grande sur les sables les plus profonds, les plus fins, agités épisodiquement aux grandes marées, que sur les sables peu profonds, plus grossiers, souvent remaniés - donc homogénéisés - par les vagues.

De l'analyse détaillée des variations locales et saisonnières de la microrépartition, on conclut que le nombre d'échantillons destiné à l'étude des pigments doit être d'autant plus important que les stations sont plus exposées à l'hydrodynamisme surtout lorsque celui-ci est épisodique.

La *variabilité verticale* de répartition des concentrations pigmentaires a été étudiée à partir des résultats obtenus sur 26 carottes, récoltées à la main en plongée entre 5 et 83 m, sur des fonds sableux et vaseux.

Dans 4 stations sableuses situées entre 5 et 38 m, la quantité

de chlorophylle a diminue en épaisseur quand la profondeur des stations augmente. La quantité de phéopigments augmente avec la profondeur, à la surface et dans l'épaisseur des carottes. Au fur et à mesure que le pourcentage de fraction fine augmente dans les sédiments, la chlorophylle a se confine de plus en plus dans la pellicule superficielle des sédiments. Les concentrations en phéopigments tendent à augmenter quand les sédiments deviennent plus vaseux. Il en est de même pour le rapport DO 430 / DO 665.

La couche qui contient de la chlorophylle a fonctionnelle représente plus de 10 cm d'épaisseur dans les sables agités de hauts niveaux (5 m). L'épaisseur de cette couche décroît au fur et à mesure que la profondeur des stations augmente ou que l'hydrodynamisme diminue.

Par référence à l'unité de surface et sur toute l'épaisseur concernée, on conclut que les plus fortes concentrations en chlorophylle a sont trouvées dans les sédiments de mode agité. La répartition des phéopigments est inverse.

D'après l'étude comparative de quelques carottes sur plusieurs centimètres d'épaisseur, le *potentiel photosynthétique* représenté par la présence de chlorophylle a fonctionnelle est plus grand dans les sédiments grossiers et agités que dans les sédiments fins et de mode calme, même si, en surface, la biomasse végétale est parfois nettement supérieure sur les vases.

En conclusion de l'étude de ces deux types de variabilité spatiale, on recommande un *échantillonnage* qui tienne compte de la présence de pigments en épaisseur (carottages), mais aussi des variations horizontales à petite échelle (raclage de surface).

Les *variations des concentrations pigmentaires à la surface des sédiments* ont été étudiées dans l'espace à l'échelle de la région.

L'ensemble des fonds sableux et vaseux situés entre 0 et 30 m de profondeur est caractérisé par une moyenne de $45 \text{ mg Chl.}a.m^{-2}$.

Entre 5 et 60 m, on a obtenu une moyenne pondérée de $32 \text{ mg Chl.}a.m^{-2}$.

A 83 m de profondeur on trouve encore $3 \text{ mg Chl.}a.m^{-2}$. Les

concentrations en phéopigments croissent régulièrement de 5 m (18 mg.m⁻²) à 40 m (94 mg.m⁻²) et décroissent ensuite régulièrement. La valeur du rapport Chl.a / Chl.a + Phéo. devient inférieure à 0,5 à partir de 18 m de profondeur en moyenne. C'est également la profondeur à laquelle le rapport DO 430 / DO 665 prend des valeurs supérieures à 3.

La comparaison des résultats obtenus sur les radiales vaseuses et sableuses et dans les stations isolées, montre que les différences entre biotopes commencent à apparaître au-delà de la profondeur de 5m. Les stations les plus pauvres en chlorophylle α sont les plus riches en fraction fine et les moins éclairées.

Les radiales se classent comme suit, de la plus riche à la moins riche en chlorophylle α : Tany Kely (fonds sableux), Ampasindava (fonds sablo-vaseux), Ambaro (fonds vaseux). A partir de 25 m de profondeur, les concentrations observées à Tany Kely, jusque-là toujours supérieures aux autres, tendent à rejoindre celles qui sont obtenues dans la baie d'Ampasindava et ceci jusqu'à 40 m de profondeur environ (10 mg Chl.a.m⁻²). Dans les sables plus profonds (65 m) soumis à des courants de fond (canyon), les concentrations peuvent être plus élevées (37 mg.m⁻²).

Au voisinage des profondeurs de 20 à 25 m, la comparaison des valeurs obtenues dans les trois radiales montre que l'éclairement joue un rôle plus important que la granulométrie dans la répartition des concentrations en chlorophylle α : dans le cas des deux baies vaseuses, la chlorophylle α est plus abondante dans la baie d'Ampasindava en moyenne mieux éclairée que la baie d'Ambaro (en moyenne 46 mg.m⁻² à 23 m dans le premier cas et 23 mg.m⁻² à 20 m dans le second).

La répartition des phéopigments suit un classement inverse de celui de la chlorophylle α : la baie d'Ambaro est donc la plus riche en pigments dégradés d'origine terrigène ou autochtone.

L'indice de diversité pigmentaire (D0430/D0665) atteint la valeur de 3 à 6 m en baie d'Ambaro, à 16 m en baie d'Ampasindava, à 22 m au voisinage de Tany Kely.

Dans les sables de canyons soumis aux courants de fond, la chlorophylle α prédomine nettement sur les phéopigments.

On a examiné les corrélations globales et partielles entre

paramètres pigmentaires et données granulométriques (médiane, fraction fine) :

- les sédiments sont d'autant plus riches en chlorophylle α que la fraction fine est moins abondante ;
- les phéopigments sont, à tous les niveaux, corrélés positivement et très étroitement à la fraction fine ;
- l'indice de diversité pigmentaire, à 15 et 25 m seulement, est corrélé positivement et de façon significative à la fraction fine.

Les *variations temporelles des concentrations pigmentaires* étudiées à partir des résultats obtenus à Tany Kely, ont été examinées à l'échelle journalière et à l'échelle annuelle.

Les *variations journalières* ont été analysées à 5,15 et 25 m sur fonds sableux durant 6 jours de la saison sèche : en ce qui concerne la chlorophylle α , il n'y a pas plus de différence entre les concentrations trouvées à trois profondeurs différentes qu'entre les valeurs trouvées d'un jour à l'autre. En une saison donnée, il n'y a pas de corrélation entre les concentrations en chlorophylle α et l'éclairement incident.

On conclut à une certaine uniformité de répartition de la chlorophylle α d'un jour à l'autre en saison sèche.

Quant aux phéopigments, leur répartition est nettement liée à la profondeur des stations alors que les différences entre jours sont insignifiantes. Il en va de même pour l'indice de diversité pigmentaire. Un échantillonnage très fréquent n'est donc pas nécessaire, dans ces deux derniers cas.

Les *variations saisonnières* des concentrations en chlorophylle α sont seules apparentes.

Globalement (entre 0 et 38 m) les concentrations augmentent de juin à septembre (saison sèche). Une diminution passagère (probablement due à des pluies épisodiques en 1969, entraînant une certaine turbidité de l'eau), se produit en septembre et octobre. Ensuite a lieu un accroissement qui, aux diverses stations, aboutit courant décembre à des maxima coïncidant d'une part avec le début de la saison des pluies, d'autre part avec les maxima d'éclairement en surface. Des valeurs plus ou moins stationnaires et assez basses s'observent ensuite durant toute la saison des pluies.

A la station de 15 m, en moyenne la plus riche en chlorophylle α , les concentrations sont élevées en juin (109 mg.m^{-2}), août (152 mg.m^{-2}), novembre (101 mg.m^{-2}) et décembre (110 mg.m^{-2}).

A 5 m, les valeurs augmentent plus régulièrement jusqu'aux maxima de début de saison des pluies (91, 90, 95 mg.m^{-2}).

Après intégration des valeurs obtenues en baie d'Amipasindava et en baie d'Ambaro, on peut dire que, au cours de la période considérée, les concentrations en chlorophylle α dans l'ensemble, ont augmenté jusqu'en décembre 1969, puis ont décru jusqu'en août 1970 sans que l'on puisse observer les indices nets d'un accroissement en saison sèche 1970.

Comparer les résultats obtenus à Nosy-Bé aux résultats de divers auteurs ayant étudié les substrats meubles lacustres ou marins est une entreprise difficile ; si l'on parvient à se limiter aux travaux dont la référence est l'unité de surface, il faut encore tenir compte de l'épaisseur de sédiment considérée et de la profondeur des stations où fut effectuée l'étude. Aussi, à première vue, il semble que les valeurs obtenues à Nosy-Bé (de l'ordre de quelques dizaines de mg.m^{-2} de chlorophylle α dépassant quelquefois 100 mg.m^{-2}) soient assez faibles au regard de certaines concentrations de plusieurs centaines de mg.m^{-2} obtenues dans des lacs, marais salants, ou même sur des côtes marines. Cependant, ces travaux concernent en général la zone intertidale ou des fonds très peu profonds alors que la présente étude couvre des fonds de 5 à 83 m. D'autre part, les concentrations très élevées sont obtenues à partir de tranches de carottes représentant parfois plusieurs centimètres d'épaisseur.

Malgré ces divergences, il semble que les concentrations en chlorophylle α mesurées sur des sédiments lacustres ou marins ne dépassent pas la valeur de 1 g.m^{-2} , valeur assez faible comparée à celles que l'on peut obtenir dans des communautés plus densément peuplées (tapis d'algues pluricellulaires marines par exemple).

Je soulignerai également que les quelques auteurs qui ont étudié la répartition de la chlorophylle α au sein des sédiments observent, tout comme moi-même, des concentrations notables sur une épaisseur souvent supérieure à 10 cm, épaisseur nettement plus importante sur les sables soumis à un certain hydrodynamisme que sur les vases.

La comparaison des concentrations en chlorophylle a benthique et planctonique a été limitée aux travaux de SOURNIA (1972) bien localisés en baie d'Ampasindava, et dont les résultats se réfèrent à l'unité de surface.

Les concentrations en chlorophylle α des sédiments sont supérieures à celles de la colonne d'eau sus-jacente dans les fonds de 0 à 15 m. En effet, un équilibre entre les valeurs s'établit au voisinage de cette profondeur dans la baie d'Ampasindava. Toutefois, à certaines époques, il est probable que ce "seuil" est situé bien plus profondément (en août 1970 et 1971, à 40 m, la concentration en chlorophylle α était de 12 à 15 mg.m^{-2} dans le phytoplancton aussi bien que dans le microphytobenthos).

De telles comparaisons entre les deux milieux appellent de nouvelles recherches qui pourraient peut-être révéler une certaine complémentarité entre les deux domaines. Cette complémentarité s'observe au niveau des variations saisonnières qui sont approximativement, dans le phytoplancton, inverses de celles du benthos.

La production primaire du microphytobenthos a été étudiée par la méthode du ^{14}C : incubations *in situ* de microphytes non séparés de leur substrat, durant des matinées de 6 h ; filtrations, séchage, mesure de la radioactivité dans un compteur de type Geiger-Müller ; application d'un facteur de correction évalué expérimentalement pour chaque type de sédiment (BAIRD et WETZEL, 1968).

La production primaire est définie ici comme le résultat, exprimé par unité de temps et de surface, de la fixation de carbone dans un flacon exposé à la lumière.

La fixation de carbone à l'obscurité a été considérée séparément comme une estimation des possibilités de fixation non photosynthétique du carbone inorganique, et n'a pas été soustraite du résultat précédent. On a considéré également les variations du rapport Production / Chlorophylle α appelé aussi "Production / Biomasse".

L'analyse critique des travaux utilisant la méthode du ^{14}C sur les substrats meubles lacustres ou marins, a montré que les modalités d'application du principe de marquage des végétaux au ^{14}C durant

une certaine période d'incubation vont du respect optimal des conditions naturelles (méthodes des chambres enfoncées dans le sédiment avec inoculation *in situ*), jusqu'à une perturbation complète des substrats et des microphytes (méthodes d'isolement des microphytes de leur substrat et d'incubation en flacons cf. phytoplancton), en passant par diverses solutions intermédiaires. On peut dire que chaque auteur "compose" au mieux avec le type de substrat considéré, plus ou moins vaseux, plus ou moins profond, et les moyens matériels dont il dispose.

Il apparaît préférable d'étudier *les substrats vaseux par la méthode des chambres* (ou des cloches), dans la mesure où peuvent être effectuées des inoculations en plongée à l'aide de seringues.

Les substrats sableux, naturellement agités par un certain hydrodynamisme, n'ont que peu à souffrir, semble-t-il, des quelques manipulations destinées à reconstituer plus ou moins parfaitement, *en flacons*, une "portion de fond" tel qu'il se trouve dans le milieu naturel (étalement dans un couvercle ou microcarottes à surfaces intactes, en flacons).

Mon propre choix d'une méthode reconstituant la stratification en flacons fut guidé par une observation visuelle de la réalité de cette "reconstitution" du milieu naturel. Cette technique d'incubation n'en reste pas moins assez imparfaite (chocs physiologiques inévitables lors de la récolte, de l'égouttage et des pesées, reconstitution plus lente du substrat en milieu vaseux). La méthode de MARSHALL *et al.* (1973), qui propose l'incubation d'une petite carotte intacte dans un conteneur laissant libre sa surface et en contact avec l'eau du flacon, est limitée dans son application, si le sédiment ne possède pas les qualités de cohésion nécessaires à son transfert et au remplissage du flacon sans perturbation.

On ne peut actuellement recommander une méthode unique d'incubation, applicable sans inconvénients à tous les types de sédiments et à toutes les profondeurs.

Il découle de cette remarque que la comparaison des résultats obtenus par les divers auteurs est hasardeuse : certains évaluent une "production potentielle", d'autres une "production optimale", d'autres encore une production dite "réelle" mais qui l'est plus ou moins.

Notons que les techniques de comptage de la radioactivité en

scintillation liquide, si elles sont convenablement appliquées au cas d'échantillons hétérogènes, apporteront de sensibles améliorations.

Globalement, entre 5 et 40 m environ, la production primaire est plus forte sur les fonds sableux ($22 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) que sur les fonds vaseux ($9 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$), alors que la fixation de carbone à l'obscurité est équivalente dans les deux types de sédiments.

Cette conclusion sur la production primaire confirme celle qui concernait la biomasse végétale.

Le rapport Production/Chlorophylle *a* est plus élevé en moyenne sur les sables (0,61) que sur les vases (0,39). En d'autres termes, le rendement de la chlorophylle *a* est meilleur sur les fonds sableux que sur les fonds vaseux.

La variabilité horizontale de la production primaire à l'échelle du mètre carré, sur les sables de 5, 15 et 25 m est plus accusée que dans le cas de la chlorophylle a ; la dispersion des valeurs diminue quand la profondeur des stations augmente. En principe, on pourrait donc diminuer le nombre de flacons d'expérience en profondeur.

Les variations de la production primaire à l'échelle régionale sont étudiées en fonction de la profondeur. On retiendra, pour l'ensemble des fonds sableux et vaseux situés entre 0 et 30 m une valeur moyenne de $21 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

Entre 5 et 60 m, la moyenne pondérée est de $15 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$.

A partir de 35 m environ, la fixation de carbone à l'obscurité qui jusque-là était de l'ordre de 5 à $6 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$, diminue sensiblement (4 et $3 \text{ mgC.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) et tend à égaler la fixation de carbone à la lumière.

Le rendement apparent de la chlorophylle *a* est meilleur dans les plus hauts niveaux (0,74) que vers 25 m (0,34) mais il tend à augmenter plus profondément.

A l'échelle locale (comparaison des radiales), on note que, contrairement à la similitude observée pour les concentrations en chlorophylle *a* entre les diverses stations situées à 5 m, la production

primaire de la station sableuse peu profonde de Tany Kely ($34 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) est nettement supérieure à celles des baies ($12 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ à Ampasindava et $16 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ à Ambaro). Les fonds sableux restent plus productifs que les vases jusqu'aux environs de 30-35 m.

Les valeurs obtenues sur les sables sont environ 2 fois supérieures à celles observées sur les vases dans les vingt premières mètres.

De même, le rapport Production/Chlorophylle *a* est deux fois supérieur dans les sables, à celui des vases, jusqu'à 20-25 m environ.

L'ensemble des *variations temporelles* de la production primaire a donné lieu à une analyse des variations horaires, journalières et saisonnières.

Au cours d'une journée de la saison sèche, la moyenne horaire d'assimilation de carbone a évolué de 34 à $39 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ entre 6 et 11 h. Elle était maximale entre 11 h et 15 h ($52,5 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) ; la diminution était assez brutale à la fin du jour ($15 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) entre 15 h et 17 h. Une inhibition est donc probable entre 10 h et midi, résultant d'un excès de lumière (action conjuguée ce jour-là de l'effet de la marée basse et de l'éclairement incident).

Comme une autre expérience l'a montré durant deux jours consécutifs, la moyenne horaire de l'assimilation à cette époque variait assez peu entre le matin et l'après-midi et d'un jour à l'autre (31 à $38 \text{ mgC.m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$).

Ceci confirme l'intérêt du choix d'une période d'incubation suffisamment longue (6 h), et de préférence le matin, pour éviter des manipulations préparatoires, alors que l'éclairement incident est intense (matinée, midi).

La production primaire au cours de 5 jours consécutifs (juin 1970) affecte une relative indépendance à l'égard des fluctuations de l'éclairement d'un jour à l'autre.

Les variations saisonnières globales de la production primaire dans les quatre stations sableuses sont marquées par la succession d'une période relativement productive (saison sèche 1969) se terminant par un "pic" très important en décembre, et d'une période de production

plus faible durant la saison des pluies.

Je n'ai pas trouvé de corrélation significative entre production primaire et éclairage incident. Par contre, il existe dans les stations sableuses de 5, 15 et 25 m une corrélation positive significative entre production primaire et éclairage au fond à midi. En particulier, les maxima de production en décembre coïncident avec les maxima d'énergie reçue au fond à midi.

Cette évaluation de la production primaire des fonds meubles de la région de Nosy-Bé a été comparée aux résultats provenant de substrats meubles lacustres ou marins, de latitudes très variées, en général peu profonds.

L'ensemble des mesures à Nosy-Bé conduit à la valeur de référence de $66 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (moyenne pondérée pour toutes stations jusqu'à 60 m). Il faut cependant tenir compte du large éventail des profondeurs étudiées : à ne considérer que les sables de l'horizon 5 m, le bilan s'élève à $149 \text{ gC.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$.

Aussi les fonds meubles de la région de Nosy-Bé peuvent-ils être considérés comme très productifs.

L'état actuel des données mondiales laisse entrevoir un accroissement de la production primaire annuelle des substrats meubles, des hautes latitudes vers les basses latitudes, du fait de la longueur presque constante du jour et de la régularité de l'éclairage journalier dans l'année dans les régions tropicales.

Les comparaisons entre ces divers travaux, utilisant des variantes méthodologiques qui ne donnent pas des résultats équivalents, sont souvent peu aisées. Mais plus difficiles encore sont les comparaisons avec la production primaire du phytoplancton néritique local puisqu'alors, méthodes et unités sont différentes.

Ma conclusion provisoire à ce sujet concerne la seule baie d'Ampasindava : ce n'est qu'à partir de 5 à 10 m de profondeur que la production primaire de la colonne d'eau est supérieure à la production benthique sur une même surface.

Quant aux variations saisonnières, elles sont, tout comme pour la chlorophylle α , inverses de celles du phytoplancton : valeurs maximales entre janvier et août pour le phytoplancton, entre juin et

décembre pour le microphytobenthos.

Il pourrait donc exister aussi bien dans le temps que dans l'espace, une sorte de complémentarité ou de "relais", entre les deux types de production : au début de la saison des pluies, les premiers bénéficiaires des apports de sels nutritifs drainés par les fleuves seraient les microphytes benthiques (décembre) quand les eaux sont encore suffisamment claires pour permettre une transmission suffisante de l'énergie lumineuse. Ensuite, les eaux devenant troubles du fait de l'abondance des apports terrigènes et de la prolifération du phytoplancton, le microphytobenthos produirait moins. Puis, lors de la stabilisation des masses d'eau, de la formation des poches de sels nutritifs au niveau du fond et de la clarification des eaux à la fin de la saison des pluies, les poussées phytoplanctoniques s'atténuant, les populations microphytiques (chlorophylle α et production primaire en hausse) s'accroîtraient à nouveau jusqu'au maximum de décembre.

Les relais pourraient aussi fonctionner à plus petite échelle dans le temps.

Il faut également concevoir une alternance spatiale ; les fonds peu profonds (entre 0 et 15-20 m) seraient les premiers bénéficiaires d'un éclaircissement favorable, constituant peut-être un frein au développement du phytoplancton qui trouverait son plein épanouissement un peu plus au large, lorsque les conditions lumineuses sont moins bonnes pour les microphytes benthiques (50-80 m par exemple).

Ces diverses hypothèses montrent tout l'intérêt qu'auraient des recherches simultanées, dans les domaines benthique et planctonique, sur la production primaire des régions néritiques.

Au cours de la *discussion*, on a examiné tout d'abord les relations entre production primaire et concentrations pigmentaires. Sur l'ensemble des données, la corrélation entre production primaire et chlorophylle α est positive et très hautement significative.

Considérant chaque niveau séparément, on voit que, jusqu'aux environs de 5 m seulement, l'importance de la production primaire dépend plus nettement qu'ailleurs de l'abondance de la chlorophylle α . Plus profondément, les quantités de chlorophylle α paraissent être toujours suffisantes et c'est alors l'éclaircissement qui limite les

possibilités de photosynthèse.

Notons enfin que sur les fonds de 15 m environ la production primaire est d'autant plus élevée que la fraction fine des sédiments est plus faible.

La synthèse des résultats de l'analyse granulométrique des sédiments, des mesures d'éclairement au fond, des mesures de chlorophylle α et de production primaire, a permis de classer les trois groupes de stations principales dans le même ordre pour les quatre paramètres:

- baie d'Ambaro : sédiment le plus vaseux, le moins bien éclairé en moyenne, le moins riche en chlorophylle α en moyenne, le moins productif en moyenne compte tenu des profondeurs considérées ;
- baie d'Ampasindava : plus ouverte vers le large, position intermédiaire pour tous les paramètres ;
- radiale de Tany Kely : fonds sableux, eaux claires en moyenne, fonds riches en chlorophylle α et les plus productifs.

De tous ces éléments se dégage le rôle primordial de l'éclairement dans la répartition des valeurs de production primaire. Mais on constate aussi à quel point tous ces paramètres sont dépendants les uns des autres (fraction fine, indice de turbidité donc de diminution de la lumière, de la chlorophylle α , de la production primaire).

Les *microphytes* responsables de cette production primaire n'ont pas été étudiés sur le plan taxinomique. Seules les diatomées font l'objet de quelques développements : les peuplements de fonds vaseux et de fonds sableux ont pu être caractérisés sous cet aspect.

Les groupements d'espèces animales des substrats meubles sont sommairement décrits lorsqu'il peut exister des *relations trophiques avec le microphytobenthos* (polychètes limivores, poissons se nourrissant aux dépens du film superficiel, amphipodes, foraminifères).

On a pu remarquer qu'en milieu vaseux les espèces animales sont, tout comme les diatomées, confinées à la surface des sédiments alors que dans les sables soumis au brassage des vagues ou aux courants, les invertébrés benthiques, comme les microphytes, colonisent

les sédiments sur plusieurs dizaines de centimètres d'épaisseur.

Les chaînes trophiques n'ont pu être décrites en détail, faute de données sur la microfaune et la méiofaune. Par analogie avec d'autres régions (région de Tuléar par exemple), on peut envisager une consommation des microphytes par les ciliés, les copépodes, les amphipodes et probablement par de nombreux mollusques en milieu sableux. En milieu vaseux, les microphytes et les produits de dégradation de végétaux divers sont une source de matière organique importante pour les polychètes, pélécytopodes et peut-être crevettes.

L'importance de la production primaire du microphytobenthos dans une région à vaste plateau continental telle que la région de Nosy-Bé est incontestable.

Sur la côte Nord-Ouest de Madagascar, les substrats meubles occupent 94 % de la surface totale des fonds situés entre 0 et 100 m (5231 km² entre 13°S et 13°50'S).

Dans cet ensemble de substrats meubles, les fonds vaseux représentent 30 % du total. Les concentrations en chlorophylle *a* et la production primaire sont fortes dans les horizons supérieurs mais décroissent très rapidement quand la profondeur croît. Les moyennes obtenues sur l'ensemble de ces fonds vaseux sont les suivantes : 29 mg Chl.*a*.m⁻², 86 mg Phéo.m⁻², 9 mgC.m⁻².h⁻¹.

Les fonds sableux sont, dans cette région, beaucoup plus étendus (70 % du total) et caractérisés par les moyennes suivantes : 44 mg Chl.*a*.m⁻², 37 mg Phéo.m⁻², 22 mgC.m⁻².h⁻¹. Les concentrations en chlorophylle *a* sont maximales à 15 m et non pas dans les horizons supérieurs. La production primaire, élevée à 5 m, décroît très progressivement en profondeur.

Sur l'ensemble des fonds de 0 à 60 m, les fonds de 0 à 30 m représentent 62 % du total et les fonds de 30 à 60 m, 38 %. Ces estimations ont permis de donner les moyennes pondérées de 32 mg Chl.*a*.m⁻² et de 180 mgC.m⁻².jour⁻¹ (66 gC.m⁻².an⁻¹) pour la bande côtière située entre 0 et 60 m de profondeur.

Cette biomasse et cette production sont assez faibles, comparées à certaines communautés très localisées de macrophytes de diverses

latitudes, mais importantes par rapport à de nombreuses étendues océaniques.

On peut raisonnablement penser que, *en région néritique et sauf cas particulier, la production du microphytobenthos est égale ou un peu inférieure à celle du phytoplancton.*

Il paraît donc essentiel d'en poursuivre l'étude dans toute région jouissant d'un plateau continental important, et urgent d'entreprendre des recherches taxinomiques, physiologiques et biochimiques sur les microphytes, si peu connus, qui sont responsables d'une telle contribution à la productivité mondiale.

ANNEXE

Tableau XV

Travaux traitant en tout ou partie
de la production primaire due
aux microphytes benthiques de
substrats meubles
(méthode du ^{14}C)

G.M. : compteur à tube de Geiger-Müller

C1-N : fixation de carbone à l'obscurité (N)
déduite de la fixation à la lumière (C1).

(1) AUTEURS	(2) DATE	(3) RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	(4) PROFONDEUR DES STATIONS
GRØNTVED, J.	1960	<ul style="list-style-type: none"> - fjords danois (Jutland) [±] saumâtres (55 - 57°N) - 7 stations accessibles à pied, sables et sables vaseux [±] agités par les vagues. - productivité planctonique et microbenthique. 	0,2 à 1,8 m
	1962	<ul style="list-style-type: none"> - Mer de Wadden (Lister Dyb) (55° N) - sables exposés et sables protégés. - productivité planctonique et microbenthique 	zone intertidale
	1966	<p>mêmes stations</p> <p>étude du taux potentiel de production dans l'épaisseur du sédiment.</p>	id.

(5) MICROPHYTES RESPONSABLES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(6) PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	(7) CONDITIONS D'INOCULATION DU ¹⁴ C
<p>"végétation microbenthique" diatomées pennées attachées aux grains ou libres sur le fond. flagellés.</p>	<p><i>méthode originale</i> carottages : Ø 1,5 cm (1 cm de sédiment et 3 cm d'eau) mélange de 2 carottes (3,5 cm³ de sédiment + 10,5 cm³ d'eau)</p>	<p>inoculation du ¹⁴C dans 3 flacons dans le but affirmé de séparer : 1- eau surnageante diluée 2- suspension de microphytes obtenue par lavages du sé- diment ("pseudobenthos") 3- 1/50^e de sédiment + 125 ml d'eau de mer filtrée (<i>psam- mophytic microvegetation</i>).</p>
id.	id.	id.
diatomées	id.	incubation de plusieurs tranches de carottes.

(8) AUTEURS	(9) CONDITIONS D'INCUBATION	(10) ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ^{14}C NON ASSIMILÉ	(11) TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ
GRØNTVED, J.	<p>non <i>in situ</i></p> <ul style="list-style-type: none"> - bain à température comparable à celle du fond - lumière du jour - 2 heures au milieu du jour - flacons agités à la main tous les 1/4 h. 	<ul style="list-style-type: none"> - fractionnement des sous-échantillons - rinçage à l'eau sur filtres - séchage des filtres 	<p>G.M.</p> <p>fractions 1 et 2 : comptage des filtres comme pour du phyto-plancton</p> <p>fraction 3 : grattage, répartition des grains sur une seule couche</p>
	id.	id.	id.
	id.	id.	id.

(12) CORRECTIONS	(13) EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(14) RÉSULTATS MOYENS RAPPORTÉS AU M ² DE LA COUCHE SUPERFICIELLE												
<p>corrections pour auto-absorption</p> <p>multiplication du nombre de coups par 2 : face cachée des grains.</p>	<p>"productivité"</p> <p>"taux potentiel de photosynthèse"</p> <p>"production potentielle brute" par unité de surface du fond sur 1 cm d'épaisseur après soustraction de la production de l'eau surnageante.</p> <p>"taux réel estimé"</p> <p>"taux potentiel"/2</p>	<p>"taux potentiel" (1956-1959)</p> <p>sables (prof. moyenne 0,85 m) : 71 mgC.m⁻².h⁻¹</p> <p>sables ± vaseux (prof. moyenne 1,11 m) : 69 mgC.m⁻².h⁻¹</p> <p>pour 245 jours bien éclairés :</p> <p>"taux potentiel"</p> <p>- microbenthos : 231 gC.m⁻².an⁻¹</p> <p>- phytoplancton : 4 à 124 gC.m⁻².an⁻¹ (1 à 3 m)</p> <p>taux réel estimé pour 1'année :</p> <p>microbenthos : <u>116 gC.m⁻².an⁻¹</u></p> <p>"taux potentiel" en gC.m⁻².an⁻¹ (1960-1961)</p> <table border="1" data-bbox="560 1155 1027 1319"> <thead> <tr> <th></th> <th>végétaux libres</th> <th>v. attachés</th> <th>total</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>sables abrités</td> <td>293</td> <td>278</td> <td>571</td> </tr> <tr> <td>sables exposés</td> <td>59</td> <td>833</td> <td>892</td> </tr> </tbody> </table>		végétaux libres	v. attachés	total	sables abrités	293	278	571	sables exposés	59	833	892
	végétaux libres	v. attachés	total											
sables abrités	293	278	571											
sables exposés	59	833	892											
id.	"taux potentiel de photosynthèse"	<p>jusqu'à 5 cm d'épaisseur (sables agités) : 300 à 150 mgC.m⁻².h⁻¹</p> <p>jusqu'à 5 mm d'épaisseur (sables protégés) : 100 à 40 mgC.m⁻².h⁻¹</p>												

(1) AUTEURS	(2) DATE	(3) RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	(4) PROFONDEUR DES STATIONS
WETZEL, R.G.	1963 1964	note préliminaire - Grand Lac Borax (N Californie) lac salé (40° N) - petits galets et vase - productivité des macrophytes du periphyton et du phytoplancton du lac	1,45 m au maximum des pluies.
WETZEL, R.G.	1965	Méthodologie macrophytes et periphyton	
WETZEL, R.G. & WESTLAKE, D.F.	1969	méthodologie <i>in</i> Vollenweider, R.A. IBP Handbook n° 12	
GOLDMAN, C.R. MASON, D.T. WOOD, B.J.B.	1963	2 petits lacs antarctiques (Ross Island, Cap Evans) (77° S) vase étude sur l'inhibition de la photo- synthèse par la lumière (phyto- plancton et microphytobenthos)	0,50 m
TAYLOR, W.R. et PALMER, J.D.	1963	Barnstable Harbor (Mass.) (41°43' N) sables exondés à basse mer expérimentation <i>in vitro</i> sur 2 espèces de diatomées benthiques	zone intertidale
TAYLOR, W.R.	1964	récoltées <i>in situ</i> (1963) relations entre lumière et photosynthèse	

(5) MICROPHYTES RESPONSABLES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(6) PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	(7) CONDITIONS D'INOCULATION DU ^{14}C
<p>"periphyton"</p> <p>"periphyton" = microphytes des sédiments</p> <p>Chlorophycées</p> <p>Cyanophycées</p> <p>(<i>Coccochloris</i> <i>Oscillatoria</i>)</p>	<p><i>méthode originale</i></p> <p>pas de prélèvement avant incubation</p> <p>sédiment non perturbé</p> <p>chambres cylindriques en Plexiglas, transparentes ou opaques, enfoncées dans le sédiment</p> <p>une ouverture supérieure facilitant l'enfoncement</p> <p>une ouverture latérale à bouchon de caoutchouc pour inoculation</p> <p>∅ et hauteur variables</p> <p>id.</p> <p>id.</p>	<p>10 à 20 $\mu\text{Ci.l}^{-1}$ de ^{14}C</p> <p>($\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$)</p> <p>inoculé par seringue</p> <p><i>in situ</i></p>
<p>Cyanophycées</p>	<p>référence à la méthode phyto-planctonique (GOLDMAN 1963)</p> <p><i>dilution</i></p> <p>carottes de 2,4 cm^2 diluées ensuite dans des flacons</p>	<p>1 ml de solution de carbonate de sodium ^{14}C pour 125 ml bouteilles noires et claires</p>
<p>diatomées benthiques migrantes</p> <p><i>Tropidoneis</i> sp.</p> <p><i>Hantzschia amphioxys</i> var. <i>major</i></p>	<p><i>méthode originale</i></p> <p>référence phytoplancton, filet de nylon maille 200 μm posé sur le sable</p> <p>migration des diatomées (1/2h)</p> <p>rinçage du filet</p> <p>3 à 7.10⁴ cellules.ml⁻¹</p>	<p>cellules dispersées en flacons de 30 ml + carbonate de sodium ^{14}C</p> <p>flacons noirs et clairs</p>

(8) AUTEURS	(9) CONDITIONS D'INCUBATION	(10) ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ¹⁴ C NON ASSIMILÉ	(11) TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ
WETZEL, R.G.	<i>in situ</i> - 4 à 6 heures - enlèvement des chambres à l'aide d'une lame d'acier. - enlèvement par seringue de l'eau surnageante.	prélèvement et congé- lation du premier cm superficiel desséché sous vide exposé 10 à 15 mm à des fumées de HCl	- combustion humide de Van Slyke - ¹⁴ CO ₂ libéré éva- cué dans une cham- bre d'ionisation - radioanalyse en phase gazeuse (electromètre Dyna- con 6000 Nuclear Chicago).
WETZEL, R.G.			
WETZEL, R.G. & WESTLAKE, D.F.			
GOLDMAN, C.R. MASON, D.T. WOOD, B.J.B.	<i>in situ</i> 4 heures au milieu du jour	- filtrations - rinçages - fumées de HCl si nécessaire	G.M. à courant de gaz
TAYLOR, W.R. et PALMER, J.D.	<i>in vitro</i> incubateurs à dif- férents filtres	arrêt de la photosyn- thèse par addition de IK filtration (Millipore)	G.M. "comme filtres phy- toplanktoniques"
TAYLOR, W.R.			

(1) AUTEURS	(2) DATE	(3) RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	(4) PROFONDEUR DES STATIONS
BURKHOLDER, P.R. REPAK, A. et SIBERT, J.	1965	Long Island Sound (N.-Y.) (41°) sables et vases étude totale de communautés de microorganismes animaux et végétaux	zone intertidale
STEELE, J.H. STEELE, J.H. et BAIRD, I.E.	1965 1968	- résumé préliminaire Loch Ewe (W. Ecosse) (57°50'N) - sables quartzeux fins bien calibrés, agités par les vagues - production primaire d'une plage de sable	0 à 13 m
BAIRD, I.E. et WETZEL, A.G.	1968	méthode seule (calcul des facteurs de correction)	
ANONYME (UNESCO)	1973	méthode seule + notes additionnelles de BAIRD, I.E. et STEPHENS, K.	
SEKI, H. et ZOBELL, C.E.	1967	vases de la fosse du Japon (9500 m) assimilation de CO ₂	
SEKI, H.	1968	anse de Aburatsubo (Japon) (35°N) vases relation entre production et minéralisation de la matière organique (phytoplancton et phytobenthos)	8 m

(5) MICROPHYTES RESPONSABLES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(6) PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	(7) CONDITIONS D'INOCULATION DU ^{14}C
Dinoflagellés Eugléniens Cyanophycées Diatomées (listes d'espèces)	<p>référence phytoplancton, <i>dilution</i>, carottages (3 à 4 mm), raclages</p> <p>10 g de sable humide sont dilués dans l'eau de mer et lavés pour obtenir : "<i>clean suspension of organisms resembling in appearance a rich phytoplankton bloom</i>"</p> <p><i>méthode originale</i></p> <ul style="list-style-type: none"> - carottages de 2,2 cm de \emptyset, 20 cm de long - au delà de 1 m par benne ou en plongée - prélèvement d'eau de mer du fond <p><i>méthode de référence</i></p> <p>référence phytoplancton : <i>dilution</i></p> <p>carottier Phleger qui collecte la surface de la vase</p>	<p>5 à 10 μCi de $\text{Na}^{14}\text{CO}_3$ dans 200 ml de suspension</p> <p>flacons noirs et clairs</p> <p>15 g de sable égoutté placé en flacons de 120 ml + eau de mer filtrée + 5 μCi de $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$</p> <p>flacons fermés retournés sur le couvercle (2 noirs, 2 clairs)</p> <p>1 g de vase humide de surface en flacons de 100 ml + 2 μCi de $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$</p> <p>flacons noirs, clairs + 1 témoin formolé (10 %) avant incubation</p>

(8) AUTEURS	(9) CONDITIONS D'INCUBATION	(10) ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ^{14}C NON ASSIMILÉ	(11) TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ
BURKHOLDER, P.R. REPAK, A. et SIBERT, J.	<i>in vitro</i> incubateur à lumière fluorescente 20° C 5 heures	filtration (Millipore) aliquotes de 10 ml par filtre	1- G.M. à courant de gaz 2- si trop épais : combustion en flacons d'oxygène comptages en scin- tillation liquide
STEELE, J.H. STEELE, J.H. et BAIRD, I.E. BAIRD, I.E. et WETZEL, A.G.	<i>in situ</i> immersion d'un pla- teau à encoches portant les flacons renversés - une demi-journée - quelquefois en incubateur <i>in situ</i> simulé (6 heures)	- filtration (Whatman GF/C fibres de verre) - rinçages - sable marqué réparti dans des coupelles d'aluminium - séché (silicagel)	G.M. comptage sur coupelles de sable Ø 23 mm, 2 mm d'é- paisseur
ANONYME (UNESCO)		pesées d'aliquotes de 1 g de sable humide	scintillation liqui- de 20 ml de PPO, POPOP + 2 ethoxye- thanol toluène
SEKI, H. et ZOBELL, C.E. SEKI, H.	<i>in situ</i> de 11h30 au crépus- cule	- filtration (Milli- pore 0,45 µm) - lavage par solutions 3 % NaCl, 1 % HCl dans 3 % NaCl, puis 3 % NaCl - séchage des filtres 10 jours (chaux sodée) - pesées	G.M. à gaz

(12) CORRECTIONS	(13) EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(14) RÉSULTATS MOYENS RAPPORTÉS AU M ² DE LA COUCHE SUPERFICIELLE
<p>contrôle de la première mesure par la seconde</p> <p>correction pour le "quenching" de couleur</p> <p>Cl - N</p>	<p>"productivité primaire"</p> <p>mgC.kg⁻¹ de sédiment humide.h⁻¹</p>	<p>en lumière saturante</p> <p>4,32 gC.m⁻².jour⁻¹ comm.Cyanophycées</p> <p>5,29 " " Flagel. + Diat.</p> <p>4,05 " " Diatomées</p> <p>moyenne : <u>4 à 5 gC.m⁻².jour⁻¹</u></p> <p>(Août-Septembre 1964)</p>
<p>calcul d'un facteur F de correction (activité à l'épaisseur 0) par incorporation d'une culture de diatomées marquées à des quantités croissantes de sable séché F= 20 à 32 suivant la taille des grains</p> <p>Cl - N</p>	<p>"production primaire"</p> <p>ou production primaire par unité de chlorophylle</p>	<p>1,2 à 2,7 mgC.m⁻².h⁻¹ en moyenne</p> <p>0 m : 4,3 et 7,3 gC.m⁻².an⁻¹</p> <p>5 m : 7,8 et 9,2 " "</p> <p>10 m : 4,9 " "</p> <p>13 m : (8,3) " "</p> <p>soit <u>4 à 9 gC.m⁻².an⁻¹</u></p>
<p>effet isotopique</p> <p>1,05</p>		
<p>facteur de correction tenant compte de radioactivité réelle</p> <p>- radioactivité apparente</p> <p>- épaisseur d'échantillon</p> <p>- radioactivité réelle par unité d'épaisseur</p> <p>- coefficient d'absorption de masse</p> <p>- effet isotopique</p> <p>1,06</p>	<p>assimilation de carbone par gramme de sédiment humide ou par m²</p>	<p>25-2 et 25-4 1967 20 à 30 mgC.m⁻².jour⁻¹</p> <p>26-5 1967 200 mgC.m⁻².jour⁻¹</p>

(1) AUTEURS	(2) DATE	(3) RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	(4) PROFONDEUR DES STATIONS
HICKMAN, M.	1969	exposé des méthodes	
HICKMAN, M. et ROUND, F.E.	1970	Shear Water-Wiltshire (G.B.) petit lac (51° N) sables de la zone littorale plus ou moins vaseux	accessibles à pied
HICKMAN, M.	1971	- Abbots Pond North Somerset (G.B.) (51°15' N) étangs vases	0 à 4 m
ROUND, F.E. et HICKMAN, M.	1971	article méthodologique dans manuel IBP du benthos marin n° 16	
LEACH, J.H.	1970	Ythan Estuaire (Ecosse N) (57° N) vase intertidale production de la vase	0,6 m maximum
MARSHALL, N.	1970	(production primaire microbenthique traitée dans un article général sur les chaînes trophiques)	
MARSHALL, N. OVIATT, C.A. et SKAUEN, D.M.	1971	Sud Nouvelle Angleterre (41° N) sables mélangés et vases d'estuaires productivité de la microflore ben- thique	zone intertidale 0,3 m

(12) CORRECTIONS	(13) EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(14) RÉSULTATS MOYENS RAPPORTÉS AU M ² DE LA COUCHE SUPERFICIELLE
<p>courbe au Ba¹⁴CO₃ (cf. plancton Strickland & Parsons 1968)</p> <p>Cl - N</p>	<p>"production primaire potentielle"</p>	<p>1970 : moyenne annuelle (1967, 1968, 1/2 1969)</p> <p>0,5 à 1,7 mgC.m⁻².h⁻¹ epipelon 20 à 49 " episammon</p> <p>1971 : moyenne 1967, 1968</p> <p>0 à 1 m : 5,5 mgC.m⁻².h⁻¹] 1 à 2,5 m : 2,5 " vases 2,5 à 4 m : 0,56 "]</p>
<p>calcul d'un facteur F</p> <p>F ~ 50 à 54</p> <p>Cl - N</p>	<p>production annuelle de la microflore benthique</p>	<p>moyenne mensuelle pour 1968 :</p> <p>10 mgC.m⁻².h⁻¹ <u>31 gC.m⁻².an⁻¹</u></p>
<p>standard externe ou rapport des canaux</p> <p>Cl - N</p>	<p>"productivité ¹⁴C de la microflore benthique"</p>	<p>moyenne : 30 mgC.m⁻².h⁻¹ (1970)</p> <p>janvier/février : 1,2 mgC.m⁻².h⁻¹ mai : 164,9 " 1971 moyenne : 222 mgC.m⁻².jour⁻¹ <u>81 gC.m⁻².an⁻¹</u> (de juillet 1967 à décembre 1968)</p>

(1) AUTEURS	(2) DATE	(3) RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	(4) PROFONDEUR DES STATIONS
SKAUVEN, D.M. MARSHALL, N. FRAGALA, R.J.	1971	méthode seule	
MARSHALL, N. SKAUVEN, D.M. LAMPE, H.C. OVIATT, C.A.	1973	méthode seule dans le fascicule UNESCO Monographs n° 3	
GARGAS, E.	1970	Nivå Bay Øresund (Danemark) (55° 56' N) sable grossier de plus en plus vaseux production primaire des algues microbenthiques	1 à 15 m
	1971	expérimentation sur l'adaptation des algues microbenthiques aux fai- bles éclaircissements	
	1972	diverses baies (Danemark) (55° N) sables et vases	1 à 8 m
HUNDING, C.	1971	Lac eutrophique Furesø (Dk) (55° 30' N) zone littorale, sable	1 m

(5) MICROPHYTES RESPONSABLES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(6) PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	(7) CONDITIONS D'INOCULATION DU ^{14}C
algues microbenthiques	référence méthode Grøntved 1960 - carottages en plongée - 2 mm d'épaisseur	3 fractions en flacons différents 1 ml de $4 \mu\text{Ci NaH}^{14}\text{CO}_3$ dans 100 ml 1 clair et 1 noir
Cyanophycées	- 3 mm d'épaisseur	id.
toute l'année : Diatomées sessiles de 7 - 20 μm : <i>Cocconeis</i> , <i>Achnanthes</i> <i>Rhoicosphenia</i> <i>Fragilaria</i> Diatomées libres : <i>Navicula</i> , <i>Nitzschia</i> en été : Cyanophycées algues vertes palmelloïdes	référence méthode Grøntved 1960 - carottes de 1,6 ϕ <small>cm</small> 3 mm d'épaisseur	cf. Grøntved 3 fractions

(12) CORRECTIONS	(13) EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(14) RÉSULTATS MOYENS RAPPORTÉS AU M ² DE LA COUCHE SUPERFICIELLE
<p>courbe de correction à l'épaisseur zéro (Steeman Nielsen 1963)</p> <p>C1 - N</p>	<p>"production brute réelle" obtenue par corrections de l'effet d'incubation sous lumière constante</p>	<p>de juin à novembre :</p> <p>5 à 100 mgC.m⁻².h⁻¹</p> <p>en juin : 1 m - 650 mgC.m⁻².jour⁻¹ 15 m - 10 mgC.m⁻².jour⁻¹</p>
<p>id.</p>	<p>id.</p>	<p>1 m : jusqu'à 1100 mgC.m⁻².jour⁻¹ (août) 4 m : " 250 " (juillet) 8 m : " 50 " (juin à octobre)</p>
	<p>"production potentielle"</p>	<p>297 gC.m⁻².an⁻¹ (juillet 2 200 mgC.m⁻².jour⁻¹)</p> <p>production réelle estimée :</p> <p><u>143 gC.m⁻².an⁻¹</u> (avril - novembre 1969)</p>

(1) AUTEURS	(2) DATE	(3) RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	(4) PROFONDEUR DES STATIONS
PLANTE-CUNY, M.R.	1971 1973	Note préliminaire côte NW Madagascar (13° S) sables marins variations journalières de la production primaire sur les fonds sableux.	5 à 38 m
BUNT, J.S. et LEE, C.C.	1972	article méthodologique côte Floride (Hydrolab) (26-27° N) chenaux de sable entre coraux	entre 15 et 25 m
BUNT, J.S. LEE, C.C. et LEE, E.	1972	Sud Floride (26° N) W mer des Caraïbes (15-20° N) sédiments divers productivité primaire de sédiments marins tropicaux et subtropicaux et données connexes	3 à 60 m
COLOCOLOFF, M.	1972	côte Méditerranée (France) (43° N) sables soumis à hydrodynamisme biomasse et production d'un fond sableux	2,5 à 12 m
COLOCOLOFF, M. et COLOCOLOFF, C.	1973	article méthodologique	

(5) MICROPHYTES RESPONSABLES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(6) PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	(7) CONDITIONS D'INOCULATION DU ¹⁴ C
Cyanophycées Diatomées (liste) Dinoflagellés sym- biontes de Forami- nifères	<i>référence méthode Steele & Baird, 1968</i> raclages et carottages en plon- gée, 0,5 cm d'épaisseur eau de mer du lieu	sable égoutté pesé en flacons de 250 ml (surface $28,10^{-4} \text{ m}^2$) épaisseur 0,5 cm + eau filtrée du lieu + 1 ml $4\mu\text{Ci NaH}^{14}\text{CO}_3$ (4 clairs, 2 noirs)
id.	id.	id.
microphytobenthos du sable ou tapis de <i>Schizothrix</i>	<i>méthode originale</i> chambres cylindriques en poly- butyrate transparent enfoncées à la main (scaphandre autonome) \emptyset 3,5 cm, 2,5 cm d'épaisseur partie inférieure bouchée au départ ouverture latérale bouchon à sérum et aiguille hypodermique <i>référence Steele & Baird, Marshall + expérimentations</i> carottages en plongée \emptyset 2,6 cm 1- 1 cm complètement étalé 2- 1 cm non perturbé transféré dans un anneau opaque (cf. Marshall)	inoculation <i>in situ</i> par se- ringue de 2 ml de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ 1 clair, 1 noir - récipients de 400 ml - surface d'incubation $1-70 \text{ cm}^2$ épaisseur: 1 grain de sable $2-6,28 \text{ cm}^2$ (carotte transfé- rée) épaisseur 1 cm 2 ml $4\mu\text{Ci Na}_2^{14}\text{CO}_3$, injection dans l'eau ou à la surface du sable 1 clair, 1 noir

(8) AUTEURS	(9) CONDITIONS D'INCUBATION	(10) ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ^{14}C NON ASSIMILÉ	(11) TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ
PLANTE-CUNY, M.R.	<i>in situ</i> plateaux lestés 6 heures le matin	- filtration (Whatman GF/C fibre de verre) - rinçages - vapeurs HCl - chaux sodée - silicagel - coupelles aluminium	G.M. courant de gaz sans fenêtre
	id.	id.	id.
BUNT, J.S. et LEE, C.C.	<i>in situ</i> 4 heures (10-14 h) ramassage en boites noires	- eau surnageante re- cueillie à part et traitée comme du phy- toplankton - sédiment en sac t° léthale ou congéla- tion - séchage infra-rouge 70°C - pesée - pulvérisation - parties aliquotes traitées à HCl - neutralité (NaOH)	<i>scintillation liqui-</i> <i>de parties aliquotes</i> 0,1 ml transférées dans le mélange, 2 parties de toluène 1 partie de déter- gent (Triton X.100) + 7 g PPO et 0,35 g POPOP.1 ⁻¹
COLOCOLOFF, M.	<i>in situ</i> sur plateaux lestés 6 heures	- enlèvement de l'eau surnageante - formol - filtration, lavage (GF/C fibre de verre)	G.M. courant de gaz sans fenêtre
COLOCOLOFF, M. et COLOCOLOFF, C.		- mise en coupelles aluminium - séchage	

(12) CORRECTIONS	(13) EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(14) RÉSULTATS MOYENS RAPPORTÉS AU M ² DE LA COUCHE SUPERFICIELLE
(Steele & Baird) facteur F de 17 à 33 C1 - N facteur F de 16 à 48 C1	production primaire du microphytobenthos	février : de 151 mgC.m ⁻² .jour ⁻¹ à 5 m 1970 à 8 " à 38 m juin : de 410 " à 5 m 1970 : à 9 " à 38 m mars 1969 à août 1970 5 à 40 m fonds sableux 22 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ fonds vaseux 9 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ fonds sableux 5 m <u>150 gC.m⁻².an⁻¹</u> moyenne tous sédiments 5 à 60 m <u>66 gC.m⁻².an⁻¹</u>
C1 - N déconseillé	"production primaire benthique"	30-31 août 1971 au large de la Floride 16 m sédiment nu : 20 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ 25 m : 12 " " Cyanophycées : 18 m : 36 " " 25 m : 17 " " mer des Caraïbes, juin-octobre 1971 sur 2,5 cm d'épaisseur ; 16 mesures "surtout à 10-16 m mais incluant quelques mesures jusqu'à 64 m" : 1,8 à 18,5 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ noirs : 0,6 à 6,5 " " valeur moyenne : 8,1 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ (¹⁴ C) 11,2 " (O ₂)
facteur F (Steele & Baird) 19 et 40 C1 - N	1: "assimilation po- tentielle optimale" 2: "production réelle"	production optimale ramenée à une produc- tion réelle estimée par l'expérience. moyennes annuelles : 120 à 194 mgC.m ⁻² .jour ⁻¹ <u>44 à 71 gC.m⁻².an⁻¹</u> (juillet 1970 à juin 1971)

(1) AUTEURS	(2) DATE	(3) RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	(4) PROFONDEUR DES STATIONS
BOUCHER, D.	1972 1975	note préliminaire baie de Concarneau (France) (47° 50' N) sables fins envasés production primaire du microphyto- benthos	5 à 18 m
VAN RAALTE, C. STEWART, W.C. VALIELA, I.	1974	note méthodologique	
VAN RAALTE, C. et VALIELA, I.	1976	Falmouth (Mass.) (41° 30' N) vase de marais salants production des algues épibenthiques d'un marais salant	très faible
MATHEKE, G.E.M. et HORNER, R.	1974	Chuchki-Sea Alaska (U.S.A.) (71° 20' N) vases fines et sables fins productivité primaire des algues microbenthiques	5 m
CADEE, G.C. et HEGEMAN, J.	1974 1977	mer de Wadden (Hollande) (53° N) "bancs intertidaux" id.	faible
CAHET, G.	1974	lagunes Méditerranée (France) (43° N) vase dans une étude géochimique très générale	

(5) MICROPHYTES RESPONSABLES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(6) PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	(7) CONDITIONS D'INOCULATION DU ^{14}C
Diatomées (liste) Euglénophycées	<i>référence Seki (dilution)</i> <i>Steele & Baird</i> carottages en plongée, \varnothing 2,1 cm 1 cm d'épaisseur	1 g de sédiment mis en sus- pension dans 40 ml d'eau 1 ml $4\mu\text{Ci Na}_2^{14}\text{CO}_3$, flacons 50 ml 1 clair, 1 noir, 1 clair fixé formol
	<i>référence Marshall</i> carottes \varnothing 2,5 cm, épaisseur 5 mm intactes placées en fla- cons de 50 ml, légèrement re- couvertes d'eau	+ 10 ml d'eau filtrée + 3 à $4\mu\text{Ci NaH}^{14}\text{CO}_3$ 1 clair, 1 noir
	<i>référence Wetzel, Leach</i> chambres Plexiglas \varnothing 3,4 cm plongée sous la glace	inoculation <i>in situ</i> $5\mu\text{Ci NaH}^{14}\text{CO}_3$ par seringue 3 clairs, 1 noir
	<i>référence Grøntved, Marshall</i> 1 cm ² , 1 cm d'épaisseur <i>référence Seki, Zobell</i> <i>dilution</i>	flacons de 50 ml + $5\mu\text{Ci}$ $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ 171 cm^3 étalé sur 4 cm^2 27 carottes intactes

(8) AUTEURS	(9) CONDITIONS D'INCUBATION	(10) ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ^{14}C NON ASSIMILÉ	(11) TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ
BOUCHER, D.	<i>in situ</i> de 13 h au coucher du soleil	- + 1 ml de formol - filtration (Whatman GF/C) - rinçage réf. Seki - séchage - pesée - broyage	<i>scintillation liqui-</i> <i>de; toluène</i> PPO, POPOP + Cab-o-sil (gel)
VAN RAALTE, C. STEWART, W.C. VALIELA, I.	<i>in situ</i> 3 à 6 heures	+ formol 3 % lavage par 50 ml de HCl 2 % filtration (Millipore 0,45 μm)	<i>scintillation liquide</i> "digestion" de la va- se à t° ambiante par 10 ml d'acide nitri- que - centrifugation pour séparer la partie du ^{14}C solubilisée
VAN RAALTE, C. et VALIELA, I.			- 1 ml de surnageant supposé contenir le ^{14}C est dilué avec 9 ml de 0,75M Tris ba- sic (tampon) - 1 ml ajouté à 100ml gel (Aquasol)
MATHEKE, G.E.M. et HORNER, R.	<i>in situ</i> 5 heures (9 à 14h)	- 1 goutte H_3PO_4 - 1er cm prélevé, lavé par centrifugation avec 0,005 N HCl	<i>scintillation liquide</i> - combustion humide (H_2SO_4 bouillant + dichromate de K) - $^{14}\text{CO}_2$ piégé dans un mélange scintillant au phénethylamine
CADEE, G.C. et HEGEMAN, J.	<i>in situ</i>	- 1 goutte de I-KI	G.M.
CAHET, G.		élimination totale du sédiment : traitement acide (HCl 1 à 5N au bain-marie)	<i>scintillation liquide</i> - combustion (pyrolyse) $^{14}\text{CO}_2$ dans éthanolami- ne/éthylène glycol mono- éthylether

(12) CORRECTIONS	(13) EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(14) RÉSULTATS MOYENS RAPPORTÉS AU M ² DE LA COUCHE SUPERFICIELLE
standard interne Cl - N fixé au formol	production primaire aussi $\mu\text{g Cg}^{-1}$ sédi- ment.h ⁻¹	sept. 1971 <u>5 m 6 gC.m⁻².an⁻¹</u> à <u>10 m 15 "</u> sept. 1972 <u>18 m 4 "</u> maxima au printemps : 5 m 170 mgC.m ⁻² .jour ⁻¹ 10 m 130 mgC.m ⁻² .jour ⁻¹ 18 m 50 mgC.m ⁻² .jour ⁻¹
correction de "quen- ching" pour la cou- leur - standard externe - calibration avec une culture de Diatomées Cl - N	"production primaire"	moyennes annuelles : 5 à 80 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ (avril 72 - avril 74) maximum mai : 115 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ <u>105,5 ± 12,5 gC.m⁻².an⁻¹</u>
standard externe Cl - N	"production primaire"	0,5 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ en février sous la glace 57 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ en août (1972)
correction pour auto absorption (sable d'épaisseur infinie) réf. Seki, Zobell	"production potentielle" production corrigée	38 à 170 gC.m ⁻² .an ⁻¹ sur 5 ans : <u>100 ± 40 gC.m⁻².an⁻¹</u> (de 1968 à 1972) "productions claires" 9 à 355 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ moyenne : 83 mgC.m ⁻² .h ⁻¹ "productions sombres" 3 à 205 mgC.m ⁻² .h ⁻¹

(1) AUTEURS	(2) DATE	(3) RÉGION ÉTUDIÉE (LATITUDE) NATURE DES SÉDIMENTS SUJET DES ARTICLES	(4) PROFONDEUR DES STATIONS
COLIJN, F. et VAN BUURT, G.	1975	mer de Wadden (Hollande) (53° N) vase expériences sur l'influence de la t° et de la lumière sur des diato- mées benthiques	zone intertidale
ROMAGOUX, J.C.	1976	lac Pavin (France) (45° 30' N) vase étude générale des populations mi- crophytobenthiques	10 à 60 m
DARLEY, W.M. et al.	1976	article méthodologique	zones exondées
LACAZE, J.C. LE PEMP, X. VILLEDON de NAIDE, O.	1976	estuaire de la Rance (France) (48° 30' N) sédiments divers étude des pollutions pétrolières (écotoxicologie)	zone intertidale et 2 à 5 m
LACAZE, J.C. et VILLEDON de NAIDE, O.	1977	méthodologie	

(5) MICROPHYTES RESPONSABLES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(6) PRÉLÈVEMENTS D'ÉCHANTILLONS	(7) CONDITIONS D'INOCULATION DU ^{14}C
<p>Diatomées benthiques</p> <p>algues diverses (listes)</p>	<p>référence Marshall, Hickman carottes de 7,7 cm de \emptyset et de 1 cm d'épaisseur</p> <p>référence Marshall, Steele et Baird carottier Mortimer \emptyset 2,7 cm 1,5 cm d'épaisseur carottes intactes transférées dans un récepteur</p> <p>référence Marshall carottes intactes</p> <p>référence Steele et Baird, Marshall, Colocoloff marée basse : grattage ou carot- tage ; benne "Orange Peel" épaisseur 3 mm</p>	<p>1- 5,8 cm² dans 200 ml 2- carotte étalée (cf. Colocoloff) 2 clairs, 1 noir</p> <p>inoculation de $^{14}\text{CO}_2$</p> <p>- flacons retournés - carottes intactes dans des récepteurs - carottes étalées</p>

(8) AUTEURS	(9) CONDITIONS D'INCUBATION	(10) ARRÊT DE L'INCUBATION ÉLIMINATION DU ^{14}C NON ASSIMILÉ	(11) TRAITEMENTS ÉVENTUELS COMPTAGE DE LA RADIOACTIVITÉ
COLIJN, F. et VAN BUURT, G.	<i>in vitro</i> , expériences	- filtration (GF/C)	scintillation liquide - sédiments brûlés (Packard-Tri-Carb Sample Oxidizer 306) - $^{14}\text{CO}_2$ absorbé par, une base (carbosorb) - mélange scintillant: (Permafluor):toluène, méthanol, Permablend.
ROMAGOUX, J.C.	<i>in situ</i> plateau lesté 6 heures autour de midi	- filtration (GF/C) - coupelles aluminium - séchage	G.M.
DARLEY, W.M. et al.	<i>in vitro</i> incubateur à bras- seur d'air		scintillation liquide - combustion humide (H_2SO_4) - $^{14}\text{CO}_2$ piégé dans de l'éthanolamine - PPO toluène + Triton X-100
LACAZE, J.C. LE PEMP, X. VILLEDON de NAIDE, O.	<i>in vitro</i> 4 heures 10 000 lux ou <i>in situ</i> simulé	- filtration (Milli- pore)	scintillation liquide - combustion en présen- ce d' O_2 à haute t° (four) - $^{14}\text{CO}_2$ piégé dans le mélange : toluène, phénéthylamine, mé- thanol, butyl PBD
LACAZE, J.C. et VILLEDON de NAIDE, O.			

(12) CORRECTIONS	(13) EXPRESSION DE LA PRODUCTION PRIMAIRE	(14) RÉSULTATS MOYENS RAPPORTÉS AU M ² DE LA COUCHE SUPERFICIELLE
- courbe de "quenching" par combustion de filtres marqués au sucre ¹⁴ C - standard externe	$\text{mgC} \cdot \text{mgChl} \cdot \text{h}^{-1}$	
facteur F Steele et Baird 52	"production optimale" "production réelle"	production réelle (mai 1973 à avril 1975) $\frac{10 \text{ m} : 17 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}}{20 \text{ m} : 5,5 \quad " \quad 40 \text{ m} : 0,5 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}}$ $30 \text{ m} : 2,2 \quad " \quad 60 \text{ m} : 1,1 \quad "$
effet isotopique 1,05	"production primaire" quelquefois en $\mu\text{gC} \cdot \text{g} \text{ sédiment}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$	le 17 octobre 1972 : $10 \text{ à } 100 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ de l'estuaire vers le large

BIBLIOGRAPHIE

Seuls sont répertoriés ici les travaux cités dans le corpus de la thèse, sans que soient repris tous ceux qui figurent dans les articles méthodologiques de référence (PLANTE-CUNY, 1971, 1973, 1974b).

- AGARDH C.A., 1830-32. *Conspectus Criticus Diatomacearum*. Lundae.
- ALBERTINI-BERHAUT J., 1973. Biologie des stades juvéniles de téléostéens mugilidae *Mugil auratus* Risso, 1810, *Mugil capito* Cuvier, 1829 et *Mugil saliens* Risso, 1810. I. Régime alimentaire. *Aquaculture*, 2 : 251-266.
- ALEEM A.A., 1950. The diatom community inhabiting the mud-flats at Whitstable (Kent). *New Phytol.*, 49 (2) : 174-188.
- ANDERSON O.R., 1975. The ultrastructure and cytochemistry of resting cell formation in *Amphora coffeaeformis* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.*, 11 (3) : 272-281.
- 1976. Respiration and photosynthesis during resting cell formation in *Amphora coffeaeformis* (Ag.) Kütz. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (3) : 452-456.
- ANGOT M., 1964 a. Production primaire de la région de Nosy-Bé, août à novembre 1963. *Cañ. O.R.S.T.O.M. (Sér. Oceanogr.)*, 2 (4) : 27-53.
- 1964 b. Phytoplancton et production primaire de la région de Nosy-Bé, décembre 1963 à mars 1964. *Cañ. O.R.S.T.O.M. (Sér. Océanogr.)*, 2 (4) : 99-125.
 - 1967. Rapports entre la concentration en chlorophylle *a*, le taux d'assimilation du carbone et la valeur de l'énergie lumi-

- neuse en eau tropicale littorale. *Cah. O.R.S.T.O.M. (Sér. Océanogr.)* 5 (1) : 39-45.
- 1968. Variations de la production primaire aux environs de Nosy-Bé (Madagascar) en 1965. *Cah. O.R.S.T.O.M. (Sér. Océanogr.)*, 6 (2) : 3-31.
- ANONYME, 1951. Smithsonian meteorological tables (6th revised edition). *Smithsonian miscell. Coll.*, 114.
- 1966. Determination of photosynthetic pigments in seawater. Report of SCOR/UNESCO. Working Group 17. *Monogr. oceanogr. Methodology*, 1 : 69 pp.
 - 1969. Technical report of sea trials conducted by the working group on photosynthetic radiant energy. SCOR/UNESCO. Working Group 15. *UNESCO tech. Pap. mar. Sci.*, n° 13, 53 pp.
 - 1970. La mesure de l'énergie solaire dans les eaux océaniques et la mesure de la productivité des océans. *Rapport multigr.* A.F.E.D.E.S. 23 mai 1970.
 - 1973. A guide to the measurement of marine primary production under some special conditions. *Monogr. oceanogr. Methodology*, UNESCO, Paris, 3 : 73 pp.
- BAIRD I.E. et WETZEL R.G., 1968. A method for the determination of zero thickness activity of ^{14}C labeled benthic diatoms in sand. *Limnol. Oceanogr.*, 13 (2) : 379-382.
- BACHRACH E., 1935. Le bleuissement des Diatomées et le verdissement des Huîtres. *Rev. Trav. Off. Pêches mar.*, 8 : 1-2.
- BAKUS G.J., 1967. The feeding habits of fishes and primary production at Eniwetok, Marshall Islands. *Micronesica*, 3 : 135-149.
- BEHNING A.L., 1924. Zur Erforschung der am Flussboden der Wolga lebenden Organismen. *Monogr. Biol. Wolga. Stat.*, 1. 198 pp.
- BERLIAND T.G., 1960. Méthode de calcul climatologique de la radiation totale (en Russe). *Meteorologia i Hydrologia*, 6 : 9-12.
- BERVALD E.A., 1939. Etude expérimentale de la conversion des substances organiques dans une masse d'eau douce (en Russe). *Sb. Nauk Stud. Rabot. MGU (Biologiya)*, 4, *vide* WINBERG 1960.
- BLACK J.N., 1956. The distribution of solar radiation over the earth's

- surface. *Arch. Meteorol. Geophys. Bioklimat.*, (Ser. B), 7 (2) : 165-189.
- BLINKS L.R., 1954. The photosynthetic function of pigments other than chlorophyll. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 5 : 93-114.
- 1955. Photosynthesis and productivity of littoral marine algae. *J. mar. Res.*, 14 (4) : 363-373.
- BODEANU N., 1961. Contribution à l'étude des diatomées benthiques du littoral roumain et prébosphorique. *Rapp. et P.V. C.I.E.S.M.M.*, 16 (2) : 441-446.
- 1964. Contribution à l'étude quantitative du microphytobenthos du littoral roumain de la Mer Noire. *Rev. roum. Biol.*, (Zool.), 9 (6) : 433-445.
 - 1968. Recherches sur le microphytobenthos du littoral roumain de la Mer Noire. *Rapp. Comm. Int. Mer Médit.*, 19 (2) : 205-207.
 - 1971. Données qualitatives et quantitatives sur le microphytobenthos des fonds sablonneux et vaseux du littoral roumain de la Mer Noire. *Cercetari marine*, Constanta, 1 : 27-58.
- BODEANU N. et GOMOIU M.T., 1964. Données sur l'importance des microphytes dans la nourriture des mollusques. *Rev. roum. Biol.* (Zool.), 9 (3) : 211-220.
- BOUCHER D., 1972. Evaluation de la production primaire benthique en Baie de Concarneau. *C.R. Acad.Sc. Paris*, 275 (D) : 1911-1914.
- 1975. Production primaire saisonnière du microphytobenthos des sables envasés en Baie de Concarneau. *Thèse spécialité*. Brest, 113 pp.
- BOUGIS P., 1974. Ecologie du plancton marin. 1. Le Phytoplancton. Masson. Collection d'écologie. 204 pp.
- BOURRELLY P., 1968. Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. 3 tomes. Boubée et Cie. Paris.
- BROUARDEL J., 1971. Production primaire et fixation à l'obscurité mesurées par la méthode du ^{14}C , en Méditerranée, à proximité de Monaco. *Vie et Milieu*, 22 (2B) : 247-256.
1973. Influence de la température sur la fixation du carbone à l'obscurité par le plancton. Etude expérimentale. *Mémoires Inst.*

- oceanogr.*, Monaco, 6 : 1-10.
- BROWN S.R. et COLMAN B., 1963. Oscillaxanthin in lake sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 8 (3) : 352-353.
- BUCHANAN J.B., 1971. Sediments. Measurement of the Physical and Chemical Environment, pp. 30-51, *in* : HOLME N.A. and MC INTYRE A.D. *Methods for the study of Marine Benthos*. I.B.P. Handbook n° 16. Blackwell, Oxford and Edinburgh.
- BUNT J.S., 1975. Primary Productivity of Marine Ecosystems, pp. 169-189, *in* : *Primary Productivity of the Biosphere*. LIETH H., WITTACKER R.H., ed., Springer Verlag Publ.
- BUNT J.S. and LEE C.C., 1972. An exploratory study of benthic primary production. *Perry Foundation* : 7-10.
- BUNT J.S., LEE C.C. and LEE E., 1972. Primary productivity and related data from tropical and subtropical marine sediments. *Mar. Biol.*, 16 (1) : 28-36.
- BURKHOLDER P.R., REPAK A. et SIBERT J., 1965. Studies on some Long Island Sound littoral communities of microorganisms and their primary productivity. *Bull. Torrey bot. Club*, 92 (5) : 378-402.
- CADEE G.C. et HEGEMAN J., 1974. Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 8 (2-3) : 260-291.
- CADEE G.C. et HEGEMAN J., 1977. Distribution of primary production of the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand, Dutch Wadden Sea. *Neth. J. Sea Res.*, 11 (1) : 24-41.
- CAHET G., 1974. Evolution de la matière organique à l'interface eau-sédiment de milieux margino-littoraux méditerranéens. (Golfe du Lion). *Thèse de Doctorat*. Paris VI : 148 pp.
- CALLAME B. et DEBYSER J., 1954. Observations sur les mouvements des diatomées à la surface des sédiments marins de la zone intercotidale. *Vie et Milieu*, 5 (2) : 242-249.
- CALVET L., 1910. Sur la vitalité de la Diatomée bleue et la possibilité de l'ensemencement de cette Navicule à l'aide d'Huîtres vertes. *C.R. s. Soc. Biol.*, 68 : 466-68.

- CASSIE R.M., 1963. Statistical and sampling problems in primary production, pp. 163-171, *in* : DOTY M.S., ed., *Proc. Conf. Primary Productivity Measurement Marine Freshwater*. Hawai 1961. U.S. atomic Energy Commission T.I.D. 7633.
- CASTENHOLZ R.W., 1961. An evaluation of a submerged glass method of estimating production of attached algae. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 14 : 155-159.
- CHABANNE J. et PLANTE R., 1969. Les populations benthiques (endofaune, crevettes penaeides, poissons) d'une baie de la côte nord-ouest de Madagascar : écologie, biologie et pêche. *Cah.O.R.S.T.O.M., sér.Océanogr.*, 7 (1) : 41-71.
- CHICHESTER C.O. et NAKAYAMA T.O.M., 1965. Pigment changes in senescent and stored tissue, pp. 439-457, *in* : GODWIN T.W., ed., *Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments*. Academic Press.
- CHIRINA B.A., 1950. Matériel alimentaire de quelques poissons benthiques dans la zone côtière de la Mer Noire à Karadaga (en Russe). *Trudy Karad. Biol. Stan.*, 10 : 29-34.
- CHOLNOKY B.J., 1955. Diatomeen aus salzhaltigen Binnengewässern der westlichen Kaap-Provinz in Südafrika. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.*, Bd. 68 : 11-23.
- 1963. Beiträge zur Kenntnis des marinen Litorals von Südafrika. *Bot. Mar.*, 5 (2/3) : 38-83.
 - 1968. Die Diatomeenassoziationen der Santa-Lucia-Lagune in Natal (Südafrika). *Bot. Mar.*, 11. Suppl. : 1-121.
- COLLIJN F., 1975. Primary production, biomass and species composition of epipelagic diatoms in the eastern part of the Dutch shallows. *Brit. Phyc. J.*, 9 (2) : 217.
- COLLIJN V.F. et KOEMAN R., 1975. Das Mikrophytobenthos der Watten, Strände und Riffe um den Hohen Knechtsand in der Wesermündung. *Forschungsstelle für Insel und Küstenschutz*, 26 : 53-83.
- COLLIJN V.F. et VAN BUURT G., 1975. Influence of light and temperature on the photosynthetic rate of marine benthic diatoms. *Mar.Biol.*, 31 (3) : 209-214.
- COLOCOLOFF C., 1972. Recherches sur la production primaire d'un fond

- sableux. 1. Ecologie qualitative des Diatomées. *Téthys*, 4 (3) : 559-582.
- 1975. Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. 3. Ecologie quantitative des Diatomées. *Téthys*, 6 (4) : 667-680.
- COLOCOLOFF M., 1972. Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. 2. Biomasse et production. *Thèse de spécialité*. Aix-Marseille. 98 pp.
- COLOCOLOFF M. et COLOCOLOFF C., 1970. Mise en évidence de conditions optimales d'utilisation des ultrasons pour la séparation des Diatomées benthiques des sables. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 271 (D) : 1794-1797.
- COLOCOLOFF M. et COLOCOLOFF C., 1973. Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. 2. Méthodes. *Téthys*, 4 (4) : 779-800.
- COOKE W.B., 1956. Colonization of artificial bare areas by microorganisms. *Bot. Rev.*, 22 : 613-638.
- DALEY R.J., GRAY C.B.J., BROWN S.R., 1973 a. A quantitative semiroutine method for determining algal and sedimentary chlorophyll derivatives. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 30 (3) : 345-356.
- DALEY R.J., GRAY C.B.J., BROWN S.R., 1973 b. Reversed-phase thin-layer chromatography of chlorophyll derivatives. *J. Chromatogr.*, 76 : 175-183.
- DANIEL J., 1972. Etude bathymétrique et sédimentologique d'une baie tropicale : la baie d'Ambaro. *Thèse spécialité*, géologie marine. Paris VI. 76 pp.
- DANIEL J., DUPONT J. et JOUANNIC C., 1971. Sur la bathymétrie et la sédimentologie d'une portion de plateau continental de la côte nord-ouest de Madagascar : de Nosy Mitsio à Nosy Faly. *C. R. Semaine géol. Madagascar 1970* : 9-13.
- DANIEL J., DUPONT J. et JOUANNIC C., 1972. Bathymétrie et sédimentologie de la baie d'Ambaro. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol.*, 4 (1) : 3-24.
- DANIEL J., DUPONT J. et JOUANNIC C., 1973. Marge continentale du nord-ouest de Madagascar : bathymétrie et sédimentologie. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol.*, 5 (2) : 115-154.

- DARLEY W.M., DUNN E.L., HOLMES K.S. et LAREW H.G., 1976. A ^{14}C method for measuring epibenthic microalgal productivity in air. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 25 (3) : 207-217.
- DAVIS C.C., 1963. On questions of production and productivity in ecology. *Arch. Hydrobiol.*, 59 (2) : 145-161.
- DIETZ-ELBRÄCHTER G., 1971. Untersuchungen über die Zooxanthellen der Foraminifere *Heterostegina depressa* Orbigny, 1926. *Meteor Forsch. Ergebn. (C)*. 6 : 41-47.
- DINET A., 1971. Etude écologique des variations quantitatives annuelles d'un peuplement de Copépodes Harpacticoïdes psammiques. *Téthys*, 4 (1) : 95-112.
- DOUGHERTY E.C. et ALLEN M.B., 1960. Is pigmentation a clue to protistan phylogeny ? pp. 129-144, in : ALLEN M.B., ed., *Comparative biochemistry of photoreactive systems*. Academic Press.
- DOUGLAS B., 1958. The ecology of the attached diatoms and other algae in a small stony stream. *J. Ecol.*, 46 : 295-322.
- DUMONT H.J., 1969. A quantitative method for the study of Periphyton. *Limnol. Oceanogr.*, 14 (2) : 303-307.
- DUSSART B.M., 1966. Limnologie. L'étude des eaux continentales. Gauthiers-Villars. Paris. XXIV + 678 pp.
- DUTTON H.J., MANNING W.M. et DUGGAR B.M., 1943. Chlorophyll fluorescence and energy transfer in the diatom *Nitzschia closterium*. *J. phys. chem.*, 47 : 308-313.
- EATON J.W. et MOSS B., 1966. The estimation of numbers and pigment content in epipelagic algal populations. *Limnol. Oceanogr.*, 11 (4) : 584-595.
- ENGELMANN T.W., 1882. Ueber Sauerstoffausscheidung von Pflanzenzellen im Mikrospectrum. *Botan. Z.*, 40 (26) : 419-426.
- 1883. Farbe und Assimilation. *Botan. Z.*, 41 (1) : 1-29.
- ERTL M., 1970. Zunahme der Abundanz der Periphyton-Mikrofauna aus der Donau bei Besiedlung der Substrate. *Biologische Prace*, 16 (3) : 1-102.
- ERTL M. et TOMAJKA J., 1973. Primary production of the periphyton in the littoral of the Danube. *Hydrobiologia*, 42 (4) : 429-444.

- ESGUERRA R.S., 1953. Enumeration of algae in Philippine bangos fish-ponds and in the digestive tract of the fish with notes on conditions favourable for their growth. *Phil. J. Fish.*, 1 (2) : 171-192.
- ESTRADA M., VALIELA I. et TEAL J.M., 1974. Concentration and distribution of chlorophyll in fertilized plots in a Massachusetts salt marsh. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 14 (1) : 47-56.
- FELDMANN J., 1963. Les Algues. In : Botanique Anatomie. Cycles évolutifs. Systématique. Masson. Paris : 83-249.
- 1968. Algues. In : Encyclopaedia Universalis. Paris : 654-660.
- FELFÖLDY L.J.M., 1961. On the chlorophyll content and biological productivity of periphytic diatom communities on the stony shores of Lake Balaton. *Annal. Biol. Tihany*, 28 : 99-104.
- FENCHEL T., 1967. The ecology of marine microbenthos. I. The quantitative importance of ciliates as compared with metazoans in various types of sediments. *Ophelia*, 4 (2) : 121-137.
- 1968. The ecology of marine microbenthos. II. The food of marine benthic ciliates. *Ophelia*, 5 (1) : 73-121.
- FENCHEL T. et RIEDL R.J., 1970. The sulfide system : a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. *Mar. Biol.*, 7 (3) : 255-268.
- FENCHEL T. et STRAARUP B.J., 1971. Vertical distribution of photosynthetic pigments and the penetration of light in marine sediments. *Oikos*, 22 (2) : 172-182.
- FIGUERAS A., 1955. Les pigments des plages comme indice de leur production. *Comunicacionnum 55. Shellfish Committee 43, C.I.E. M.* : 1 pr. multigr.
- 1956. Moluscos de las playas de la Ría de Vigo. I. Ecología y distribución. *Inv. pesq.*, 5 : 51-87.
- 1960. Ecología de moluscos y producción de la playa de Areino. *Bol. real Soc. Esp. Hist. nat.*, 58 (2) : 259-274.
- FOGG G.E. et BELCHER J.H., 1961. Pigments from the bottom deposits of an english lake. *New Phytol.*, 60 (2) : 129-142.
- FOX D.L., 1944. Biochemical fossils. *Science*, 100 (2589) : 111-113.

- FOX D.L., UPDEGRAFF D.M. et NOVELLI D.G., 1944. Carotenoid pigments in the ocean floor. *Arch. Biochem.*, 5 : 1-23.
- FRONTIER S., 1966. Zooplancton de la région de Nosy Bé. I. Programme des récoltes et techniques d'études. II. Plancton de surface aux stations 5 et 10. *Cah. O.R.S.T.O.M. (Sér. Océanogr.)*, 4 : 3-36.
- 1974. Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical : étude descriptive et statistique du zooplancton de la région de Nosy Bé (Madagascar). *Thèse de Doctorat*. Aix-Marseille : 268 pp.
- GAEVSKAIA S.N., 1954. Alimentation et rapports nutritionnels des animaux habitant la végétation benthique et les laisses littorales de la Mer Noire. I. Alimentation du mollusque gastéropode *Rissoa splendida* (Eichw.). *Trudy Inst. okeanologii Akad. Nauk. SSSR*, 8 : 269-290. (en russe).
- 1956. II. Alimentation du mollusque gastéropode *Cerithiolum reticulatum* (Da Costa). *Biol. Mosk. Obsh. Inst. Prirod. Otd. Biologii*, 51 (5) : 31-45. (en russe).
- GAILLON B., 1820. Des huîtres vertes, et des causes de cette coloration. *Ann. gén. Sci. phys.*, 7 : 89-94.
- GALLAGHER J.L. et DAIBER F.C., 1974. Primary production of edaphic algal communities in a Delaware salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, 19 (3) : 390-395.
- GANF G.G., 1974. Incident solar irradiance and underwater light penetration as factors controlling the chlorophyll *a* content of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *J. Ecol.*, 62 : 593-609.
- GARGAS E., 1970. Measurements of primary production, dark fixation and vertical distribution of the microbenthic algae in the Øresund. *Ophelia*, 8 : 231-253.
- 1971. "Sun-shade" adaptation in microbenthic algae from the Øresund. *Ophelia*, 9 : 107-112.
 - 1972. Measurements of microalgal primary production (phytoplankton and microbenthos) in the Smålandshavet (Denmark). *Ophelia*, 10 (1) : 75-89.

- GIFFEN M.H., 1963. Contributions to the diatom flora of South Africa. I. Diatoms of the estuaries of the eastern Cape Province. *Hydrobiologia*, 21 (3-4) : 201-265.
- 1967. Contributions to the diatom flora of South Africa. III. Diatoms of the marine littoral regions at Kidd's Beach, near East London, Cape Province, South Africa. *Nova Hedwigia*, 13 (1/2) : 245-292.
 - 1970 a. Contributions to the diatom flora of South Africa. IV. The marine littoral diatoms of the estuary of the Kowie River, Port Alfred, Cape Province. *Beih-Nova Hedwigia*, 31 : 259-312.
 - 1970 b. New and Interesting Marine and Littoral diatoms from Sea Point, near Capetown, South Africa. *Bot. Mar.*, 13 (2) : 87-99.
 - 1971. Marine littoral diatoms from the Gordon's Bay, region of False Bay Cape Province, South Africa. *Bot. Mar.*, 14, Suppl.-1 : 1-16.
 - 1973. Diatoms of the marine littoral of Steenberg's Cove, St Helena Bay, Cape Province, South Africa. *Bot. Mar.*, 16 (1) : 32-48.
 - 1975. An Account of the littoral diatoms from Langebaan, Saldanha Bay, Cape Province, South Africa. *Bot. Mar.*, 18 (2) : 71-95.
- GOLDMAN C.R., MASON D.T. et WOOD B.J.B., 1963. Light injury and inhibition in Antarctic freshwater phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 8 (3) : 313-322.
- GOLTERMANN H.L., 1969. Methods for chemical analysis of freshwaters. I.B.P. Handbook, Blackwell, n° 8: 166 pp.
- GOMOIU M.T., 1967. Some quantitative data on light penetration in sediments. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 15 (1-4) : 120-127.
- GOODWIN T.W., 1955. Carotenoids. *In* : Modern Methods of Plant Analysis. PAECH K. et TRACEY M.V., ed., 3 : 272-311.
- 1965. Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments. Academic Press. 488 pp.
- GORHAM E., 1960. Chlorophyll derivatives in surface muds from the english lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 5 (1) : 29-33.

- GOULEAU D., 1975. Les premiers stades de la sédimentation sur les vasières littorales atlantiques. Rôle de l'émersion. *Thèse Doctorat*. Nantes. 241 pp.
- GRALL J.R., 1972. Recherches quantitatives sur la production primaire du phytoplancton dans les parages de Roscoff. *Thèse Doctorat*. Paris VI. 229 pp.
- GRØNTVED J., 1960. On the productivity of microbenthos and phytoplankton in some danish fjords. *Medd. Danm. Fiskeri. Havunders* N.S. 3 (3) : 55-92.
- 1962. Preliminary report on the productivity of microbenthos and phytoplankton in the danish Wadden Sea. *Medd. Danm. Fiskeri. Havunders*. N.S. 3 (12) : 347-378.
 - 1966. Productivity of the microbenthic vegetation in the danish Wadden Sea (Abstract). *Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven*, 2 : 275-276.
- GRZENDA A.R. et BREHMER M.L., 1960. A quantitative method for the collection and measurement of stream periphyton. *Limnol. Oceanogr.*, 5 (2) : 190-194.
- HALLDAL P., 1962. Taxes, pp. 583-593, in : LEWIN R.A., ed. *Physiology and Biochemistry of Algae*. Academic Press.
- 1968. Photosynthetic capacities and photosynthetic action spectra of endozoic algae of the massive coral *Favia*. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 134 (3) : 411-424.
 - 1970. The photosynthetic apparatus of microalgae and its adaptation to environmental factor, pp. 17-55, in : HALLDAL P., ed. *Photobiology of Microorganisms*. Wiley Interscience.
 - 1974. Light and photosynthesis of different marine algal groups, pp. 345-360, in : JERLOV N.G. et STEEMANN NIELSEN E., ed. *Optical Aspects of Oceanography*. Academic Press.
- HARGRAVE B.T., 1969. Epibenthic algal production and community respiration in the sediments of Marion Lake. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 26 (8) : 2003-2026.
- 1970 a. The utilization of benthic microflora by *Hyalella azteca* (Amphipoda). *J. anim. Ecol.*, 39 : 427-437.

- HARGRAVE B.T., 1970 b. Distribution, growth, and seasonal abundance of *Hyalella azteca* (Amphipoda) in relation to sediment microflora. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 27 : 685-699.
- HARPER M.A., 1969. Movement and migration of diatoms on sand grains. *Br. Phycol. J.*, 4 (1) : 97-103.
- HARPER M.A. et HARPER J.F., 1967. Measurements of diatom adhesion and their relationship with movement. *Br. phycol. Bull.*, 3 (2) : 195-207.
- HARVEY H.W., 1934. Measurement of phytoplankton population. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 19 (2) : 761-773.
- HAXØ F.T., 1960. The wavelength dependence of photosynthesis and the role of accessory pigments, pp. 339-360, in : ALLEN M.B., ed., *Comparative Biochemistry of photoreactive systems*.
- HENDEY N.I., 1964. An introductory account of the smaller algae of british coastal waters. Part V. Bacillariophyceae (Diatoms). *Fish. Invest. Ser. IV*, London : 298 pp.
- HENTSCHEL E., 1915. Biologische Untersuchungen über den tierischen und pflanzlichen Bewuchs im Hamburger Hafen. *Mitt. Zool. Museum Hamburg*, 33 : 1-172.
- HICKMAN M., 1969. Methods for determining the primary productivity of epipelagic and epipsammic algal associations. *Limnol. Oceanogr.*, 14 (6) : 936-941.
- 1971. Standing crops and primary productivity of the epipelagic of two small ponds in North Somerset, U.K. *Oecologia*, 6 : 238-253.
- HICKMAN M. et ROUND F.E., 1970. Primary production and standing crops of epipsammic and epipelagic algae. *Br. Phycol. J.*, 5 (2) : 247-255.
- HINARD G., 1923. Les fonds ostréicoles de la Seudre et du Belon. *Notes et mémoires n° 31. Off. Scient. Techn. Pêches Mar.*, 3-27.
- HOLDEN M., 1965. Analytical methods. Chlorophylls, pp. 461-488, in : GOODWIN T.W., ed. *Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments*. Academic Press.

- HUNDING C., 1971. Production of benthic microalgae in the littoral zone of a eutrophic lake. *Oikos*, 22 (3) : 389-397.
- HUNDING C. et HARGRAVE B.T., 1973. A comparison of benthic microalgal production measured by ^{14}C and oxygen methods. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 30 : 309-312.
- HUNT O.D., 1925. The food of the bottom fauna of the Plymouth fishing grounds. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 13 (3) : 560-590.
- HUSTEDT F., 1939. Die Diatomeenflora des Küstengebietes der Nordsee vom Dollart bis zur Elbemündung. I. Die Diatomeenflora in den Sedimenten der unteren Ems sowie auf den Watten in der Leybucht des Memmert und bei der Insel Juist. *Sonder. Abh. Nat. Ver. Bremen*, 31 (3) : 572-677.
- 1955. Marine littoral diatoms of Beaufort, North Carolina. *Duke Univ. Mar. Stat. Bull.*, 6 : 1-67.
 - 1957. Die Diatomeenflora des Flusssystemes der Weser im Gebiet der Hansestadt Bremen. *Abh. naturw. Ver. Bremen*, 34 (3) : 181-440.
- HUSTEDT F. et ALEEM A.A., 1951. Littoral diatoms from the Salstone near Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 30 (2) : 177-196.
- IIZUKA S., SIMIZU T., KAZIHARA T. et IRIE H., 1960. Spectrophotometric investigation of the plankton pigments. I. Spectral absorption curves of absolute acetone extracts of natural plankton collections. *Bull. Fac. Fish. Nagasaki Univ.*, 9 : 52-55.
- IKARI J., 1929. Notes on the diatoms found in the stomach contents of Japanese oysters. *Proc. fourth Pac. Sci. Cong. Java*, : 239-244.
- IVANOFF A., 1975. Introduction à l'océanographie. Propriétés physiques et chimiques des eaux de mer. II. Vuibert. Paris. 340 pp.
- JACQUES G., 1970. Sur les concepts de production et de productivité. (Exemples au niveau du phytoplancton). *Vie et Milieu*, 21 (2B) : 513-516.
- JEFFREY S.W., 1965. Paper chromatographic separation of pigments in marine phytoplankton. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 16 (3) : 307-313.
- 1969. Properties of two spectrally different components in chlorophyll *c* preparations. *Biochim. Biophys. Acta*, 177 (3) : 456-457.

- JENKIN M.A.P., 1937. Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus eccentricus* Ehr. in relation to submarine illumination in the English Channel. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 22 (1) : 301-342.
- JERLOV N.G., 1968. Optical Oceanography. Elsevier Oceanography Series 5. Elsevier, Amsterdam. 194 pp.
- JERLOV N.G. et STEEMANN NIELSEN E., 1974. Optical Aspects of Oceanography. Academic Press. 494 pp.
- JOHNSTON C.S., 1969. The ecological distribution and primary production of macrophytic marine algae in the Eastern Canaries. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 54 : 473-490.
- JONES G.E., THOMAS W.H. et HAXO F.T., 1958. Preliminary studies of bacterial growth in relation to dark and light fixation of $C^{14}O_2$ during productivity determinations. *U.S. Fish. Wildlife Serv., Spec. scient. Rep. Fish.*, 279 : 79-86.
- JOUANNIC C., 1972. Contribution à l'étude bathymétrique et sédimentologique du plateau continental du nord-ouest de Madagascar. *Thèse spécialité. Géologie sous-marine. Paris VI.* 82 pp.
- KAJAK K. et RYBAK J.I., 1966. Production and some trophic dependences in benthos against primary production and zooplankton production of several Masurian lakes. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 16 : 441-451.
- KANWISHER J.W., 1966. Photosynthesis and respiration in some seaweeds, pp. 407-420, in : BARNES H., ed. *Some Contemporary Studies in Marine Science*, Allen and Unwin. London.
- KEVERN N.R., WILHM J.L. et VAN DYNE G.M., 1966. Use of artificial substrata to estimate the productivity of periphyton. *Limnol. Oceanogr.*, 11 (4) : 499-502.
- KIMBALL H.H., 1928. Amount of solar radiation that reaches the surface of the earth on the land and on the sea, and the methods by which it is measured. *Mon. Weath. Rev.*, 56 (10) : 393-398.
- KIMBALL H.H., CORCORAN J.R.E.F. et WOOD E.J.F., 1963. Chlorophyll-containing micro-organisms in the aphotic zone of the oceans. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribbean*, 13 (4) : 574-577.
- KOBLENTZ-MISHKE O.I., VOLKOVINSKY V.V. et KABANOVA I.G., 1970. Plankton primary production of the world ocean, pp. 183-193, in :

- WOOSTER W.S., ed. *Scientific exploration of the South Pacific*, Washington D.C. Nation. Acad. Sci.
- KREPS E. et VERJBINSKAYA N., 1930. Seasonal changes in the phosphate and nitrate content and in hydrogen-ion concentration in the Barents Sea. *J. Cons. perm. Explor. Mer*, 5 : 326-346.
- KREY J., 1973. Primary Production in the Indian Ocean, pp. 115-126, in : ZEITSCHER B., ed. *The Biology of the Indian Ocean*. Ecological Studies 3.
- KROUT J.E., 1971. Pigment and pigment ratio (430 nm / 665 nm) distributions in several marine environments. *M. Sc. Thesis*. Graduate School of Oceanography. University of Rhode Islands. Kingston. 120 pp.
- KÜTZING F.T., 1833. Synopsis Diatomearum. *Linnaea*, 8, 529-620.
- LACAZE J.C. et VILLEDON DE NAÏDE O., 1977. Mesure de la production primaire du microphytobenthos par la méthode du carbone 14, application aux recherches écotoxicologiques. *J. Rech. Oceanogr.*, 2 (2) : 21-27.
- LACAZE J.C., LE PEMP X. et VILLEDON DE NAÏDE O., 1976. Recherches hydrobiologiques liées à la réalisation de pollutions expérimentales à une grande échelle dans l'estuaire de la Rance. Production primaire en relation avec certains paramètres physico-chimiques. *Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris*, 386 (32) : 71-105.
- LAEVASTU T., 1958. The occurrence of pigments in marine sediments. *J. Mar. Res.*, 17 : 325-334.
- LEACH J.H., 1970. Epibenthic algal production in an intertidal mudflat. *Limnol. Oceanogr.*, 15 (4) : 514-521.
- LEBOUR M.V., 1919. The food of young fish. III. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 12 : 261-324.
- LEE J.J. et BOCK W.D., 1976. The importance of feeding in two species of soritid foraminifera with algal symbionts. *Bull. Mar. Science*, 26 (4) : 530-537.
- LEHMAN P.W. et PLATT T. (sous presse). The variation between measured and estimated phytoplankton production within predictive equations attributable to the role of accessory pigments in photo-

- synthesis . 40e annual meeting. Amer. Soc. Limnol. Oceanogr., 20-23 juin 1977.
- LENZ F., 1928. Einführung in die Biologie der Süßwasserseen. *Biologische Studienbücher*, 9 : 1-221.
- LE RESTE L., 1977. Biologie et dynamique des populations de la crevette *Penaeus indicus* H. Milne-Edwards 1837 au Nord-Ouest de Madagascar. *Thèse de doctorat*. Aix-Marseille. 248 pp.
- LE ROUX S., 1956. Phytoplancton et contenus stomacaux d'huîtres portugaises (*Gryphaea angulata* Lamarck) dans le bassin d'Arcachon. *Rec. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 20 (2) : 163-169.
- LORENZEN C.J., 1967. Determination of chlorophyll and Pheo-pigments : Spectrophotometric Equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (2) : 343-346.
- LUBIMENKO V.N. et RAUSER-CERNOUSSOVA M., 1930. Sur les restes fossiles de la chlorophylle dans les sédiments limoneux marins. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 190 : 813-815.
- LUCHINI L., 1972. Etude qualitative et quantitative d'une population de diatomées du microphytobenthos épilithe (Anse des Cuivres, Marseille). *Téthys*, 3 (3) : 459-505.
- MAGNIER Y. et PITON B., 1971. Observations physico-chimiques faites par le "Vauban" le long de la côte nord-ouest de Madagascar de janvier à septembre 1970. *Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, Doc. n° 21. multigr. 8 pp. 118 pl.h.t.
- MAGNIER Y. et PITON B., 1972. La circulation en Baie d'Ampasindava (Madagascar) et ses implications biochimiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 10 (1) : 75-97.
- MAGNIER Y., PITON B., TERAY A. et AH-KAM D., 1970. Résultats des observations physiques et chimiques en baie d'Ambaro et d'Ampasindava de juin 1969 à février 1970. *Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, Doc. n° 17. multigr. 66 pp.
- MALONE T.C., GARSIDE C., ANDERSON R. et ROELS O.A., 1973. The possible occurrence of photosynthetic microorganisms in deep-sea sediments of the North Atlantic. *J. Phycol.*, 9 : 482-488.
- MANEA V. et SKOLKA H., 1961. Observations sur le microphytobenthos

marin, en regard du bourrelet littoral de Chituc (en Roumain).
Communic. Acad. Rep. popul. române., 5 (11) : 535-538.

- MARE M.F., 1942. A study of a marine benthic community with special reference to the microorganisms. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 25 (3) : 517-554.
- MARGALEF R., 1960 a. Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. *Rapp. Proc. Verb. C.I.E.S.M.M.*, 15 (1) : 277-281.
- 1960 b. Méthode d'extraction des pigments dans l'étude de la végétation benthique. *Ann. St. centrale Hydrobiol. Appl.*, 8 : 99-104.
 - 1961. Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations de phytoplancton. *Hydrobiologia*, 18 (1-2) : 155-164.
 - 1963. Ecologie marine ; nouvelles vues sur de vieux problèmes. *Année biol.*, 2 : 3-16.
 - 1967. Some concepts relative to the organization of plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. ann. Rev.*, 5 : 257-289.
- MARGALEF R. et HERRERA J., 1966. La producción primaria en las aguas del puerto de Barcelona. *Inv. pesq.*, 30 (1) : 45-48.
- MARGALEF R. et RYTHER J.H., 1960. Pigment composition and productivity as related to succession in experimental populations of phytoplankton. *Biol. Bull.*, 119 : 326-327.
- MARKER A.F.H., 1972. The use of acetone and methanol in the estimation of chlorophyll in the presence of phaeophytin. *Freshwat. Biol.*, (2/4) : 361-385.
- MARSHALL N., 1970. Food transfer through the lower trophic levels of the benthic environment, pp. 52-66, *in* : STEELE J.H., ed. *Marine food chains*. Oliver et Boyd, Edinburgh.
- MARSHALL N., OVIATT A. et SKAUVEN D.M., 1971. Productivity of the benthic microflora of shoal estuarine environments in southern New England. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 56 (6) : 947-956.
- MARSHALL N., SKAUVEN D.M., LAMPE H.C. et OVIATT C.A., 1973. Primary production of benthic microflora, pp. 37-44, *in* : A guide to

- the measurement of marine production under some special conditions. *Monographs on Oceanographic Methodology*, 3, UNESCO.
- MASSE J.P., 1970. Contribution à l'étude des sédiments bioclastiques actuels du complexe récifal de l'île de Nosy-Bé (nord-ouest de Madagascar). *Rec. Trav. St. mar. Endoume* (Fasc. hors-série) suppl. 10 : 229-251.
- MATHEKE G.E.M. et HORNER R., 1974. Primary Productivity of the Benthic Microalgae in the Chukchi Sea near Barrow, Alaska. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 31 (11) : 1779-1786.
- MATHIS B.J., 1972. Chlorophyll and the Margalef Pigment ratio in a Mountain Lake. *Amer. Midland Naturalist*, 88 (1) : 232-235.
- MC INTYRE A.D., MUNRO A.L.S. et STEELE J.H., 1970. Energy flow in a sand ecosystem, pp; 19-44, in : STEELE J.H., ed. *Marine food chains*. Oliver et Boyd, Edinburgh.
- MC KINLEY K.R. et WETZEL R.G., 1977. Tritium oxide uptake by algae : an independent measure of phytoplankton photosynthesis. *Limnol. Oceanogr.*, 22 (2) : 377-380.
- MEADOWS P.S. et ANDERSON J.G., 1966. Microorganisms attached to marine and freshwater sand grains. *Nature*, 212, n° 5066 : 1059-1060.
- MORRIS I., YENTSCH C.M., YENTSCH C.S., 1971. Relationship between light carbon dioxide fixation and dark carbon dioxide fixation by marine algae. *Limnol. Oceanogr.*, 16 (6) : 854-858.
- MOSBY H., 1932. *Norwegian North Polar Expedition with the Maud, 1918-25, Scientific Results*, 1 (7), *vide* Anon. 1951.
- MOSS B., 1967. A note on the estimation of chlorophyll *a* in freshwater algal communities. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (2) : 340-342.
- 1968. The chlorophyll *a* content of some benthic algal communities. *Arch. Hydrobiol.*, 65 : 51-62.
 - 1969. Algae of two Somersetshire pools : standing crops of phytoplankton and epipelagic algae as measured by cell numbers and chlorophyll *a*. *J. Phycol.*, 5 (2) : 158-168.
- MOUL E.T. et MASON D., 1957. Study of diatom populations on sand and mud flats in the Woods Hole area. *Biol. Bull.*, 113 : 351.
- MUNRO A.L.S. et BROCK T.D., 1968. Distinction between Bacterial and

Algal Utilization of Soluble Substances in the Sea. *J. gen. Microbiol.*, 51 : 35-42.

- NAUMANN E., 1931. Limnologische Terminologie. *Abderhalden, Handb. d-biol. Arbeitsmeth.*, Abt.9, Teil 8, Heft 1-5 : 1-776.
- ODUM H.T., 1952, 1953, 1954. Productivity in Florida Springs. First, Second and Third. *Progress Reports to the Office of naval Research*. Unpublished reports.
- 1956. Primary production in flowing waters. *Limnol. Oceanogr.*, 1 (2) : 102-117.
 - 1957 a. Primary production measurements in eleven Florida springs and a marine turtle-grass community. *Limnol. Oceanogr.*, 2 (2) : 85-97.
 - 1957 b. Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. *Ecol. Monogr.*, 27 : 55-112.
- ODUM H.T. et ODUM E.P., 1955. Trophic structure and productivity at a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. *Ecol. Monogr.*, 25 (3) : 291-320.
- ODUM H.T., MC CONNELL W. et ABBOTT W., 1958. The chlorophyll "A" of communities. *Publ. Inst. mar. Sci. Univ. Texas*, 5 : 65-96.
- ODUM W.E., 1970. Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus*, pp. 222-240, in : STEELE J.H., ed. *Marine food chains*. Oliver et Boyd. Edinburgh.
- O'HEOCHA C., 1965. Phycobilins, pp. 175-196, in : GOODWIN T.W., ed. *Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments*. Academic Press.
- OLÁH J., 1972. Studies on the photosynthetic pigments and their decomposition in the sediment of Lake Balaton and Lake Belsö. *Annual. Biol. Tihany*, 39 : 115-121.
- ORR W.L. et GRADY J.R., 1957. Determination of chlorophyll derivatives in marine sediments. *Deep Sea Res.*, 4 (4) : 263-271.
- ORR W.L., EMERY K.O. et GRADY J.R., 1958. Preservations of chlorophyll derivatives in sediments of Southern California. *Bull. amer. Ass. Petrol. Geol.*, 42 (5) : 925-962.
- PAMATMAT M.M., 1968. Ecology and metabolism of a benthic community on

- an intertidal sandflat. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 53 (2) : 211-298.
- PARSONS T.R., STEPHENS K. et TAKAHASHI M., 1972. The fertilization of great central lake. I. Effect of primary production. *Fish.Bull.*, 70 (1) : 13-23.
- PATRICK R. et REIMER C.W., 1966. The diatoms of the United States. *Acad. Nat. Sci. Monographs*, 13.
- PETIT P., 1903. Catalogue de diatomées provenant de Madagascar. *Assoc. fr. Avanc. Sci. 31e session, Montauban 1902* : 590-599.
- PETRUSEWICZ K. et MACFADYEN A., 1970. Productivity of terrestrial animals. Principles and methods. I.B.P. Handbook, Blackwell, n° 13: 190 pp.
- PHILLIPS J., 1973. The Winkler method and primary production studies under special conditions, pp. 48-54, *in* : A guide to the measurement of marine production under some special conditions. *Monographs on oceanographic Methodology*, 3, UNESCO.
- PHINNEY H.K. et MC INTYRE C.D., 1965. Effect of temperature on metabolism of periphyton communities developed in laboratory streams. *Limnol. Oceanogr.*, 10 (3) : 341-344.
- PITON B. et MAGNIER Y., 1970. Distributions horizontales et verticales de quelques propriétés physiques et chimiques en baie d'Ambaro. *Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé, Doc. n° 19. multigr. 3 p. 26 p.h.t.*
- PITON B. et MAGNIER Y., 1971. Les régimes hydrologiques de la baie d'Ambaro (nord-ouest de Madagascar). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 9 (2) : 149-166.
- PITON B. et MAGNIER Y., 1972. Le cycle annuel des sels nutritifs et des pigments dans les baies de la côte nord-ouest de Madagascar. *Ann. Univ. Madagascar, sér. Math. et Sci. Nature*, 9 : 93-104.
- PITON B., MAGNIER Y. et CITEAU J., 1973. Une période de poussée phyto-planctonique près de Nosy-Bé (Madagascar) en 1971. III. Conditions hydrologiques. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 11 (2) : 191-200.
- PITON B., PRIVÉ M. et TERAY A., 1969 a. Résultats des observations physico-chimiques en Baie d'Ambaro de janvier 1968 à juin 1969. *Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé, Doc. n° 5, multigr. 6 p. 71 p.h.t.*

- PITON B., PRIVÉ M. et TERAY A., 1969 b. Résultats des observations physico-chimiques en Baie d'Ampasindava, sur le plateau continental et au large de la côte nord-ouest de Madagascar de décembre 1967 à juin 1969. *Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, Doc. n° 6, multigr. 6 p. 50 p.h.t.
- PLANTE R., 1967. Etude quantitative du benthos dans la région de Nosy-Bé : Note préliminaire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 5 (2) : 95-108.
- PLANTE-CUNY M.-R., 1969. Recherches sur la distribution qualitative et quantitative des diatomées benthiques de certains fonds meubles du golfe de Marseille. *Rec. Trav. St. mar. Endoume*, 45 (61) : 87-197.
- 1970. Données méthodologiques pour aborder l'étude de la production primaire dans les sédiments marins. *Centre O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, Doc. n° 10. multigr. 1-36.
 - 1971. Utilisation du ^{14}C pour l'évaluation de la production primaire dans les sédiments marins, pp. 269-283, in : "L'énergie nucléaire et ses applications biologiques à Madagascar". Colloque Tananarive. *Terre malg.* N.spéc. 12.
 - 1973. Recherches sur la production primaire benthique en milieu marin tropical. 1. Variations de la production primaire et des teneurs en pigments photosynthétiques sur quelques fonds sableux. Valeur des résultats obtenus par la méthode du ^{14}C . *Cah. O.R.S.T.O.M. sér. Océanogr.*, 11 (3) : 317-348.
 - 1974 a. The size of diatoms living in submerged tropical marine sands. *Nova Hedvigia*, 45 : 279-289.
 - 1974 b. Evaluation par spectrophotométrie des teneurs en chlorophylle *a* fonctionnelle et en phéopigments des substrats meubles marins. *Doc. Sci. Mission O.R.S.T.O.M. Nosy-Bé*, n° 45 : 1-76.
 - 1975. Distribution selon la profondeur de la chlorophylle *a* fonctionnelle et des phéopigments sur les sédiments de la lagune Ebrié (Abidjan). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 281 (18 D) : 1325-1328.
 - 1977 a. Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ebrié (Abidjan, Côte d'Ivoire). *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 15 (1) : 3-25.

- PLANTE-CUNY M.-R., 1977 b. Répartition à la surface et au sein du sédiment de la chlorophylle *a* et des phéopigments de quelques substrats meubles tropicaux immergés. *J. Rech. Oceanogr.*, 2 (2) : 1-11.
- PLANTE R. et PLANTE-CUNY M.-R., 1971. Premiers résultats de l'étude des populations du macrobenthos et des diatomées benthiques dans une baie en milieu tropical (Madagascar). *Ann. Univ. Madagascar*, 8 : 245-253.
- POMEROY L.R., 1959. Algal Productivity in Salt Marshes of Georgia. *Limnol. Oceanogr.*, 4 (4) : 386-397.
- 1963. Isotopic and other methods for measuring benthic primary production. pp. 97-102, in : DOTY M.S., ed. *Proc. Conf. Primary Productivity Measurement, Marine and Freshwater.*, Hawaï, 1961. U.S. Atomic Energy Commission T.I.D. 7633.
- POMEROY W.M. et STOCKNER J.G., 1973. Distribution and Primary Production of Benthic Algae on the Squamish River Delta. *Fish. Res. Bd. Canada Manuscript Report Series n° 1215*. 45 pp.
- POOLE H.H. et ATKINS W.R.G., 1929. Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 16 : 297-324.
- PROSHKINA-LAVRENKO A., 1963. Diatomées du benthos de la Mer Noire (en Russe). *Izdatel. Akad. Nauk. SSSR*, : 1-227.
- QASIM S.Z. et BHATTATHIRI P.M.A., 1971. Primary production of a sea-grass bed on Kavaratti atoll (Laccadives). *Hydrobiologia*, 38 (1) : 29-38.
- RANSON G., 1926. Observations sur la *Navicula ostrearia* Bory, origine du verdissement des huîtres. *Revue algologique*, 3 : 11-16.
- REYS J.P., 1972. Analyses statistiques de la microdistribution des espèces benthiques de la région de Marseille. *Téthys*, 3 (2) : 381-403.
- RILEY G.A., STOMMEL H. et BUMPUS D.F., 1949. Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 12 (3) : 1-169.
- RIZNYK R.Z., 1973. Interstitial diatoms from two tidal flats in Yaquina Estuary, Oregon, U.S.A. *Bot. Mar.*, 16 (3) : 113-138.

- RIZNYK R.Z. et PHINNEY H.K., 1972 a. The distribution of intertidal phytosammon in an Oregon estuary. *Mar. Biol.*, 13 (4) : 318-324.
- RIZNYK R.Z. et PHINNEY H.K., 1972 b. Manometric assessment of intertidal microalgae production in two estuarine sediments. *Oecologia*, 10 (3) : 193-203.
- ROMAGOUX J.C., 1976. Contribution à l'étude des populations microphytobenthiques du lac Pavin (Puy de Dôme). *Thèse spécialité*. Clermont-Ferrand. 90 pp.
- ROSS C.A., 1972. Biology and Ecology of *Marginopora vertebralis* (Foraminifera) Great Barrier Reef. *J. Protozool.*, 19 (1) : 181-192.
- ROUND F.E., 1964. The ecology of benthic algae. pp. 138-184, in : JACKSON D.F., ed. *Algae and Man*. Plenum Press. N-Y.
- 1965 a. The biology of the Algae. Edwards Arnold. London : 1-269.
 - 1965 b. The epipsammon : a relatively unknown freshwater algal association. *Brit. Phycol. Bull.*, 2 : 456-462.
 - 1971. Benthic Marine diatoms. *Oceanogr. mar. biol. ann. Rev.* BARNES H., ed. 9 : 83-139.
- ROUND F.E. et HICKMAN M., 1971. Phytobenthos sampling and estimation of primary production. pp. 169-196, in : HOLME N.A. et MC INTYRE A.D., ed. I.B.P. Handbook, Blackwell, n° 16 : Oxford and Edinburgh.
- RYTHER J.H., 1956. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnol. Oceanogr.*, 1 (1) : 61-70.
- 1963. Geographic variations in productivity. pp. 347-380, in : HILL J., ed. *The Sea*. 2.
 - 1969. Photosynthesis and Fish Production in the Sea. *Science N.Y.*, 166 (3901) : 72-76.
- RYTHER J.H., HALL J.R., PEASE A.K., BAKUN A. et JONES M.M., 1966. Primary organic production in relation to the chemistry and hydrography of the western Indian Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 11 (3) : 371-380.
- SANDERS H.L., GOUDSMIT E.M., MILLS E.L. et HAMPSON G.E., 1962. A study of the intertidal fauna of Barnstable Harbor, Massachusetts.

- Limnol. Oceanogr.*, 7 (1) : 63-79.
- SANGER J.E. et GORHAM E., 1972. Stratigraphy of fossil pigments as a guide to the postglacial history of Kirchner Marsh, Minnesota. *Limnol. Oceanogr.*, 17 (6) : 840-854.
- SEELY G.R. et JENSEN R.G., 1965. Effect of solvent on the spectrum of chlorophyll. *Spectrochim. Acta*, 21 (10) : 1835-1845.
- SEKI H., 1967 a. Effect of organic nutrients on dark assimilation of carbon dioxide in the sea. *Inf. Bull. Planktol. Jap. Com. Number Dr Matsue* : 201-205.
- 1967 b. Effect of organic nutrients on dark assimilation of carbon dioxide in the sea. II. Dark assimilation of marine Diatoms. *Inf. Bull. Planktol. Jap.*, 14 : 22-25.
- 1968. Relation between production and mineralization of organic matter in Aburatsubo Inlet, Japan. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 25 (4) : 625-637.
- SEKI H. et ZOBELL C.E., 1967. Microbial assimilation of carbone dioxide in the Japan Trench. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 23 (4) : 182-188.
- SELIGO A., 1905. Über den Ursprung der Fischnahrung. *Mitt. westpr. Fisch. V. Danzig, Mitt.*, 17 : 52-56.
- SIMONSEN R., 1959. Neue Diatomeen aus der Ostsee I. *Kieler Meeresforsch.*, 15 (1) : 74-83.
- 1960. Neue Diatomeen aus der Ostsee II. *Kieler Meeresforsch.*, 16 (1) : 126-130.
- 1962. Untersuchungen zur Systematik and Ökologie der Bodendiatomeen der Westlichen Ostsee. *Int.Rev.ges.Hydrobiol.*, 1 : 1-145.
- SKAUVEN D.M., MARSHALL N. et FRAGALA R.J., 1971. A liquid scintillation method for assaying ¹⁴C labelled benthic microflora. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 28 (5) : 769-770.
- SLADECKOVÁ A., 1962. Limnological investigation methods for the periphyton ("Aufwuchs") community. *Bot. Rev.*, 28 : 286-350.
- SMITH J.H.C. et BENITEZ A., 1955. Chlorophylls : Analysis in Plant Materials. pp. 142-196, in : PAECH K. et TRACEY M.V., eds. *Modern. Pflanzenanalyse*, 4.

- SMYTH J.C., 1955. A study of the benthic diatoms of Loch Sween (Argyll).
J. Ecol., 43 (1) : 149-171.
- SOROKIN Y.I., 1959. Determination of isotopic discrimination by photosynthesis. *Bull. Inst. Biol. Vodokhranil. Ac. Sci. USSR*, 4 : 7-9.
- 1970. Numbers, activity and production of bacteria in bottom sediments of the central Pacific. *Okeanologiya*, 10 (6) : 1055-1065.
 - 1973. Production characteristics of the microflora, periphyton, and phytoplankton of coral biocoenoses on Majuro Atoll (Marshall Islands). *Oceanology*, 13 (3) : 404-408.
- SOURNIA A., 1965. Phytoplankton et productivité primaire dans une baie de Nossi-Bé (Madagascar). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 261 (11) : 2245-2248.
- 1968. Variations saisonnières et nyctémérales du phytoplankton marin et de la production primaire dans une baie tropicale, à Nosy-Bé (Madagascar). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 53 (1) : 1-76.
 - 1969. Cycle annuel du phytoplankton et de la production primaire dans les mers tropicales. *Mar. Biol.*, 3 (4) : 287-303.
 - 1971. Mesure de la productivité primaire des océans par la méthode du ^{14}C . pp. 251-267, in : "L'énergie nucléaire et ses applications à Madagascar". Colloque Tananarive. *Terre malg.* N° spéc. 12.
 - 1972. Une période de poussée phytoplanktonique près de Nosy-Bé (Madagascar) en 1971. II. Production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M.* 10 (3) : 289-300.
 - 1973 a. Productivité primaire dans le Canal de Mozambique. *J.mar. biol. Ass. India*, 14 (1) : 139-147.
 - 1973 b. La production primaire planctonique en Méditerranée. Essai de mise à jour. *Bull. Etude Com. Médit.*, N° spécial 5. 128 pp.
 - 1974. Circadian periodicities in natural populations of marine phytoplankton. *Adv. mar. Biol.*, 12 : 325-389.
 - 1976 a. Ecologie et productivité d'une Cyanophycée en milieu corallien : *Oscillatoria limosa* Agardh. *Phycologia*, 15 (3/4) : 363-366.

- SOURNIA A., 1976 b. Primary production of sands in the lagoon of an atoll and the role of foraminiferan symbionts. *Mar. Biol.*, 37 (1) : 29-32.
- 1977. Analyse et bilan de la production primaire dans les récifs coralliens. *Ann. Inst. Oceanogr. Paris*, 53 (1) : 47-74.
 - (sous-presse). Notes on primary productivity of coastal waters in the Gulf of Eilat. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 62 (6).
- SOURNIA A. et FRONTIER S., 1968. Terminologie des phénomènes liés au temps en écologie. *Bull. Mus. nat. Hist. Nat.*, 39 (5) : 1001-1002.
- STEELE J.H., 1965. Sublittoral benthic production on a sandy beach (Abstract). p.227, in : GOLDMAN C.R., ed. Primary Productivity in Aquatic Environments. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 Suppl. University of California Press. Berkeley.
- STEELE J.H. et BAIRD I.E., 1968. Production ecology of a sandy beach. *Limnol. Oceanogr.*, 13 (1) : 14-25.
- STEELE J.H., MUNRO A.L.S. et GIESE G.S., 1970. Environmental factors controlling the epipsammic flora on beach and sublittoral sands. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 : 907-918.
- STEEMANN NIELSEN E., 1951. Measurement of production of organic matter in the sea by means of carbon 14. *Nature*, London, 167 (4252) : 684-685.
- 1952. The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 18 (2) : 117-140.
 - 1965. On the terminology concerning production in aquatic ecology with a note about excess production. *Arch. Hydrobiol.*, 61 (2) : 184-189.
- STEEMANN NIELSEN E. et AABYE JENSEN E., 1957. Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea Rep.*, 1 : 49-136.
- STEEMANN NIELSEN E. et HANSEN V.K., 1959. Light adaptation in marine phytoplankton and its interrelation with temperature. *Physiol. Plant.*, 12 : 353-370.

- STEEEMANN NIELSEN E. et HANSEN V.K., 1961. Influence of surface illumination on plankton photosynthesis in Danish waters (56°N) throughout the year. *Physiol. Plant.*, 14 : 595-613.
- STEEEMANN NIELSEN E., BATTAGLIA B. et MINAS H.J., 1969. Mediterranean productivity project. *NATO Subcom. oceanogr. Res., techn. Rep.*, 47 : 1-16.
- STRICKLAND J.D.H., 1958. Solar radiation penetrating the ocean. A review of requirements, data and methods of measurement, with particular reference to photosynthetic productivity. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 15 (3) : 453-493.
- STRICKLAND J.D.H. et PARSONS T.R., 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Fish. Res. Bd. Canada*, Bull. 167. 310 pp.
- TAKANO H., 1960. Diatoms in Pearl Shell Fishing ground in the Arafura Sea. *Bull. Tokai Reg. fish. Res. Lab.*, 27 : 1-6.
- TAMÁS G., 1968. Quantitative Untersuchungen des Mikrophytobenthos aus dem Eprofundal des Balaton-Sees auf Grund der Sammlung des Jahres 1967. *Annal. Biol. Tihany*, 35 : 227-246.
- 1971. Quantitative investigations on microphytobenthos in 25 transversal sections of Lake Balaton. *Annal. Biol. Tihany*, 38 : 269-283.
 - 1974. The biomass changes of microphytobenthos in Lake Balaton during the 1960 S. *Annal. Biol. Tihany*, 41 : 343-356.
- TANADA T., 1951. The photosynthetic efficiency of carotenoid pigments in *Navicula minima*. *Amer. J. Bot.*, 38 : 276-283.
- TAYLOR W.R., 1964. Light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms. *Helgol. Wiss. Meeresunters*, 10 (1-4) : 29-37.
- TAYLOR W.R. et GEBELEIN C.D., 1964. Chromatography analyses of plant pigments in intertidal sediments. *Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole*, 127 : 393.
- TAYLOR W.R. et GEBELEIN C.D., 1966. Plant pigments and light penetration in intertidal sediments. *Helgol. Wiss. Meeresunters*, 13 (3) : 229-237.
- TAYLOR W.R. et PALMER J.D., 1963. The relationship between light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms. *Biol. Bull.*, 125 : 395.

- TEMPERE J. et PERAGALLO H., 1907. Diatomées du monde entier. Col-
lection Tempère et Peragallo. Texte et tables. J. Tempère. Paris.
480 pp.
- TETT P., KELLY M.G. et, HORNBERGER G.M., 1975. A method for the spec-
trophotometric measurement of chlorophyll *a* and pheophytin *a*
in benthic microalgae. *Limnol. Oceanogr.*, 20 (5) : 887-896.
- THOMASSIN B.A., 1974. Soft bottom carcinological fauna *sensu lato* in
Tuléar coral reef complex (S.W. of Madagascar) : Distribution,
Importance, Roles played in trophic food chains and deposit-
sedimentation. pp. 297-320, *in* : *Proc. 2nd. intern. Coral reef
symp., Great Barrier Reef, Australia.* June-July, 1973. ed. CAME-
RON A.M. et al., Great Barrier Reef. Committee, 1.
- THOMASSIN B.A., VIVIER M.-H. et VITIELLO P., 1976. Distribution de la
méiofaune et de la macrofaune des sables coralliens de la rete-
nue d'eau épircifale du grand récif de Tuléar (Madagascar).
J. exp. mar. Biol. Ecol., 22 : 31-53.
- TIETJEN J.H., 1968. Chlorophyll and Pheopigments in estuarine sedi-
ments. *Limnol. Oceanogr.*, 13 (1) : 189-192.
- TRAVERS M., 1971 a. Le microplancton du Golfe de Marseille : études
quantitative, structurale et synécologique ; variations spatio-
temporelles. *Thèse Doctorat.* Aix-Marseille. 595 pp.
- 1971 b. Diversité du microplancton du Golfe de Marseille en
1964. *Mar. Biol.*, 8 (4) : 308-343.
- VALLENTYNE J.R., 1954. Biochemical limnology. *Science*, 119 : 605-606.
- 1955. Sedimentary chlorophyll determinations as a paleobotani-
cal method. *Can. J. Botany*, 33 : 304-313.
- 1956. Epiphasic carotenoids in postglacial lake sediments.
Limnol. Oceanogr., 1 (4) : 252-262.
- 1960. Fossil pigments. pp. 83-105, *in* : ALLEN M.B., ed. *Compa-
rative biochemistry of photoreactive systems.* Academic Press.
- VAN RAALTE C.D., STEWART W.C., VALIELA I. et CARPENTER E.J., 1974.
A ¹⁴C technique for measuring algal productivity in salt marsh
muds. (Short comm.). *Bot. Mar.*, 17 (3) : 186-188.
- VAN RAALTE C.D., VALIELA I. et TEAL J.M., 1976. Production of epibenthic

- salt marsh algae : Light and nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (6) : 862-872.
- VERNON L.P., 1960. Spectrophotometric determination of chlorophylls and pheophytins in plant extracts. *Anal. Chem.*, 32 : 1144-1150.
- VINOGRADOV K.A., 1949. Liste de poissons de Mer Noire rencontrés dans la région de la station biologique de Karadaga, et observations sur leur biologie (en Russe). *Trudy Karadag. Biol. Stant.*, 7 : 168-183.
- VOLLENWEIDER R.A., 1969. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments, including a chapter on bacteria. I.B.P. Handbook, Blackwell, n° 12 : Oxford and Edinburgh. 213 pp.
- WASSMAN E.R. et RAMUS J., 1973. Primary production measurements for the green seaweed *Codium fragile* in Long Island Sound. *Mar. Biol.*, 21 : 289-298.
- WATT W.D., 1966. Release of dissolved organic material from the cells of phytoplankton populations. *Proc. R. Soc.*, B, 164 (997) : 521-551.
- WEIGL J.W. et CALVIN M., 1949. An Isotope Effect in Photosynthesis. *J. Chem. Phys.*, 17 : 210.
- WEISS C.M. et WILKES F.G., 1966. Productivity of an impounded reservoir as determined by periphyton accumulation on glass surfaces. *Ass. internat. Hydrol. sci. Publ. Belg.*, 70 (1) : 489-501.
- WELCH H.E. et KALFF J., 1974. Benthic photosynthesis and respiration in Char Lake. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 31 (5) : 609-620.
- WELLS J.M. (sous presse). The metabolism of tropical benthic communities : *In situ* determinations and their implications. *Journ. Mar. Techn. Soc.*
- WERNER D., 1970. Productivity studies on diatom cultures. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 20 (1-4) : 97-103.
- WETZEL R.G., 1963. Primary productivity of periphyton. *Nature*, 197 : 1026-1027.
- 1964. A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large, shallow lake. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 49 (1) : 1-61.

- WETZEL R.G., 1965. Techniques and problems of primary productivity measurements in higher aquatic plants and periphyton. pp. 249-267, *in* : GOLDMAN C.R., ed. Primary Productivity in Aquatic Environments. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 Suppl. University of California Press, Berkeley.
- WETZEL R.G. et WESTLAKE D.F., 1969. Periphyton. pp. 33-40, *in* : VOLLENWEIDER R.A., ed. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. I.B.P. Handbook, Blackwell, n° 12 : Oxford and Edinburgh.
- WIESER W., 1960. Benthic studies in Buzzards Bay. The meiofauna. *Limnol. Oceanogr.*, 5 (2) : 121-137.
- WILLER A., 1920. Über den Aufwuchs der Unterwasserpflanzen. *Schrift. Physik. ökonom. Gesellschaft. Königsberg i. Pr.*, 61/62 : 55-65.
- WINBERG G.G., 1960. Production primaire des masses d'eau (en Russe). *Minsk. Izdatel. Akadem. Nauk. SSSR.* 329 p. (Traduction en anglais : WINBERG G.G. 1963. The primary production of bodies of water. U.S. Atomic Energy Commission Div. Tech. Inf. AEC 5692).
- WITTINGHAM C.P., 1965. Function in photosynthesis. pp. 357-380, *in* : GOODWIN T.W., ed. *Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments.* Academic Press.
- WOOD E.J.F., 1956. Diatoms in the ocean deeps. *Pacific Science*, 10 (4) : 377-381.
- 1965. Marine Microbial Ecology. CHAPMAN et HALL, eds., London. Reinbold Pub. Corpor. 12. 243 pp.
- WOOD E.J.F. et OPPENHEIMER C.H., 1962. Note on fluorescence microscopy in marine microbiology. *Zeitschrift. Allg. Mikrobiol.*, 2 (2) : 164-165.
- WOOD B.J.B., TETT P.B. et EDWARDS A., 1973. An introduction to the phytoplankton, primary production and relevant hydrography of Loch Etive. *J. Ecol.*, 61 (2) : 569-585.
- YABLONSKAYA E.A., 1964. The problem of the importance of the phytoplankton and phytobenthos in the food chain of organisms of the Aral Sea. (en Russe). pp. 71-91, *in* : The stocks of marine plants and their use. Moskva Nauka.

- YENTSCH C.S., 1966. The measurement of chloroplastic pigments. Thirty years of progress. pp. 255-270, in : GOLTERMAN H.L. et CLYMO R.S., eds. *Chemical environment in the aquatic habitat*. N.V. Noord. Hollandsche Uitgevers. Maatschappy. Amsterdam.
- YENTSCH C.S. et MENZEL D.W., 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep Sea Res.*, 10 (3) : 221-231.
- YOUNG O.W., 1945. A limnological investigation of periphyton in Douglas Lake, Michigan. *Trans. Amer. microscopical Soc.*, 64 (1) : 1-20.

TABLE DES MATIÈRES

RESUME	5
ABSTRACT	8
AVANT-PROPOS	11
INTRODUCTION	15
PREMIERE PARTIE : ETUDE DU MILIEU	
1. Choix des stations	29
2. Données sédimentologiques	35
2.1. Stations de Tany Kely	36
2.2. Autres stations	40
3. Climatologie de la région	43
4. Conditions hydrologiques	46
4.1. Température des eaux	47
4.2. Salinité	50
4.3. Oxygène dissous et sels nutritifs	51
5. Conditions hydrodynamiques, marées	52
5.1. Fluctuations temporelles de la circulation des eaux et des courants	52
5.2. Marées	53
6. Conditions d'éclairement	57
6.1. Méthodologie	58
6.1.1. Cellule photo-électrique utilisée	
6.1.2. Expression des résultats	
6.2. Résultats	62
6.2.1. Energie incidente	

6.2.1.1. Energie incidente instantanée	
6.2.1.2. Energie incidente journalière ; variations saisonnières	
6.2.2. Transmission de l'énergie lumineuse jusqu'au fond	69
6.2.2.1. Aspects quantitatifs de la transmis- sion de l'énergie lumineuse	
6.2.2.2. Aspects qualitatifs de la transmis- sion de l'énergie lumineuse	
6.2.3. Quantité et qualité de la lumière transmise dans le sédiment	84
6.3. Conclusions	85
7. Conclusions sur le milieu	85

DEUXIEME PARTIE : PIGMENTS CHLOROPHYLLIENS DES SEDIMENTS

Chlorophylle α , phéopigments, diversité pigmentaire.

1. Introduction	89
2. Paramètres mesurés, terminologie, abréviations	93
2.1. Chlorophylle α fonctionnelle : Biomasse	94
2.2. Phéopigments	95
2.3. Rapports pigmentaires	96
3. Méthodologie et expression des résultats	99
3.1. Introduction	99
3.2. Résumé du protocole	100
3.3. Conservation du sédiment à l'état frais, congélation	103
3.4. Effets du séchage	103
3.5. Autres remarques méthodologiques	110
3.6. Expression des résultats	111
4. Résultats	115
4.1. Ordres de grandeur, valeurs extrêmes	115
4.2. Variabilité de la répartition des concentrations pigmentaires	117
4.2.1. Variabilité horizontale	117
4.2.2. Variabilité verticale au sein du sédiment	128
4.3. Variations des concentrations pigmentaires à la surface des sédiments	145
4.3.1. Variations spatiales	145

4.3.1.1. Variations selon la profondeur des stations	
4.3.1.2. Variations locales : sables, vases, stations profondes	
4.3.2. Variations temporelles	157
4.3.2.1. Variations journalières	
4.3.2.2. Variations saisonnières	
5. Comparaisons avec d'autres milieux marins ou lacustres	168
5.1. Comparaisons avec d'autres substrats meubles	168
5.2. Comparaisons avec le phytoplancton marin tropical	172

TROISIEME PARTIE : PRODUCTION PRIMAIRE DU MICROPHYTOBENTHOS

1. Introduction	177
2. Paramètres mesurés, terminologie	179
2.1. Fixation de carbone à la lumière : production primaire	180
2.2. Fixation de carbone à l'obscurité	180
2.3. Rétention de ^{14}C	181
2.4. Rapport "Production/Chlorophylle α "	182
3. Méthodologie	183
3.1. Méthode utilisée, expression des résultats	183
3.1.1. Résumé du protocole	183
3.1.2. Calcul de la production primaire	184
3.1.3. Expression des résultats	189
3.2. Discussion critique sur la méthodologie	190
3.2.1. Différentes approches de la mesure de la production primaire dans les substrats meubles : méthode de l'oxygène, méthode du ^{14}C .	190
3.2.2. Diverses modalités d'application de la méthode du ^{14}C dans les sédiments	192
3.2.2.1. Problèmes de l'incubation avec le ^{14}C	
3.2.2.2. Traitement des échantillons au terme de l'incubation	
3.2.2.3. Mesure de la radioactivité fixée par les microphytes	
3.3. Conclusion	204
4. Résultats	205
4.1. Ordres de grandeur, valeurs extrêmes	205

4.2. Variations spatiales de la fixation de carbone	207
4.2.1. Variations horizontales à petite échelle	207
4.2.2. Variations de la fixation de carbone selon la profondeur des stations	211
4.2.3. Variations locales : sablés, vases	216
4.2.3.1. Comparaisons des stations de 5 m	
4.2.3.2. Variations bathymétriques en milieu sableux	
4.2.3.3. Variations bathymétriques en milieu vaseux	
4.2.3.4. Variations de la fixation de carbone à l'obécuité	
4.2.3.5. Variations du rapport Production/Biomasse	
4.3. Variations temporelles de la fixation de carbone	219
4.3.1. Variations diurnes	219
4.3.2. Variations journalières	221
4.3.3. Variations saisonnières	224
4.3.3.1. Remarques générales	
4.3.3.2. Variations saisonnières en chaque station	
5. Comparaisons de la production primaire microphytobenthique de la région de Nosy-Bé avec celle d'autres milieux	230
5.1. Comparaisons avec d'autres substrats meubles	230
5.2. Comparaisons avec la production primaire du phytoplancton néritique local	235

QUATRIEME PARTIE : DISCUSSION

1. Relations entre production primaire et concentrations pigmentaires	242
2. Traits caractéristiques des trois entités locales étudiées	247
3. Aperçu de la composition qualitative du microphytobenthos	254
3.1. Baie d'Ambaro	255
3.2. Baie d'Ampasindava	256
3.3. Tany Kely	257
4. Zoobenthos des substrats meubles étudiés. Relations trophiques possibles	259
4.1. Macrophytobenthos	260
4.2. Relations trophiques possibles	263

5. Synthèse écologique régionale	265
6. Productions primaires comparées dans la région et dans le milieu marin	267
6.1. Région de Nosy Bé	267
6.2. Océan mondial	269
CONCLUSIONS GENERALES	271
ANNEXE	289
BIBLIOGRAPHIE	323
TABLE DES MATIERES	355

Les Editions de l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer tendent à constituer une documentation scientifique de base sur les zones intertropicales et méditerranéennes, les pays qui en font partie et sur les problèmes posés par leur développement.

CAHIERS ORSTOM (séries périodiques)

- **biologie**: études consacrées à diverses branches de la biologie végétale et animale: agronomie, biologie et amélioration des plantes utiles, entomologie agricole, nématologie.
- **entomologie médicale et parasitologie**: systématique et biologie des arthropodes d'intérêt médical et vétérinaire, parasitologie, épidémiologie des grandes endémies tropicales, méthodes de lutte contre les vecteurs et les nuisances.
- **géologie**: pétrologie et cycles des éléments (géochimie) - hydrogéologie - altération et érosion - sédimentologie - stratigraphie - orogénèse continentale - métallogénèse - paléogéographie - structure et évolution des fonds océaniques.
- **hydrologie**: études, méthodes d'observation et d'exploitation des données concernant les cours d'eau intertropicaux et leurs régimes.
- **océanographie**: hydrologie, physico-chimie, hydrodynamique, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, niveaux de production, dynamique des stocks, prospection faunistique (Sud-ouest Pacifique, Canal de Mozambique et environs, Atlantique Tropical Est).
- **hydrobiologie**: physico-chimie, écologie, caractérisation des chaînes alimentaires, dynamique des stocks, action des insecticides sur la faune (Bassin Tchadien, Côte d'Ivoire).
- **pédologie**: problèmes soulevés par l'étude des sols: morphologie, caractérisation physico-chimique et minéralogique, classification, relations entre sols et géomorphologie, problèmes liés aux sels, à l'eau, à l'érosion, à la fertilité.
- **sciences humaines**: études géographiques, sociologiques, économiques, démographiques et ethnologiques.

MÉMOIRES ORSTOM: consacrés aux études approfondies (synthèses régionales, thèses...) dans les diverses disciplines scientifiques (87 titres parus).

ANNALES HYDROLOGIQUES: depuis 1959, deux séries sont consacrées: l'une, aux Etats africains d'expression française et à Madagascar, l'autre aux Territoires et Départements français d'Outre-Mer.

FAUNE TROPICALE: collection d'ouvrages principalement de systématique, pouvant couvrir tous les domaines géographiques où l'ORSTOM exerce ses activités (35 titres parus).

INITIATIONS/DOCUMENTATIONS TECHNIQUES: mises au point et synthèses au niveau, soit de l'enseignement supérieur, soit d'une vulgarisation scientifiquement sûre (82 titres parus).

TRAVAUX ET DOCUMENTS DE L'ORSTOM: cette collection, diverse dans ses aspects et ses possibilités de diffusion, a été conçue pour s'adapter à des textes scientifiques ou techniques très variés quant à leur origine, leur nature, leur portée dans le temps ou l'espace, ou par leur degré de spécialisation (66 titres parus).

Les études en matière de géophysique (gravimétrie, sismologie, magnétisme...) sont publiées, ainsi que certaines données (magnétisme) dans des séries spéciales: **GÉOPHYSIQUE** et **OBSERVATIONS MAGNÉTIQUES**.

L'HOMME D'OUTRE-MER: cette collection, exclusivement consacrée aux sciences de l'homme, est réservée à des textes d'auteurs n'appartenant pas à l'ORSTOM, mais dont celui-ci assure la valeur scientifique (co-édition Berger-Levrault) (10 ouvrages parus).

De nombreuses **CARTES THÉMATIQUES**, accompagnées de **NOTICES**, sont éditées chaque année, intéressant des domaines scientifiques ou des régions géographiques très variées.

BULLETIN ANALYTIQUE D'ENTOMOLOGIE MÉDICALE ET VÉTÉRINAIRE (périodicité mensuelle; ancienne dénomination jusqu'en 1970: Bulletin signalétique d'entomologie médicale et vétérinaire) (XXV^e année).

OFFICE DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
ET TECHNIQUE OUTRE MER

Direction générale :

24, rue Bayard - 75008 PARIS

Service des Publications :

70-74, route d'Aulnay - 93140 BONDY

O.R.S.T.O.M. Éditeur
Dépôt légal : 4^e trim. 1978
I.S.B.N. : 2-7099-0517-5