

00000858

**BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE :
ESTIMATION ET FACTEURS
LIMITANTS, REVUE ET ANALYSE
BIBLIOGRAPHIQUE**

Par

Itaf DEME GNING

RAPPORT INTERNE

N° 104

CENTRE DE RECHERCHES OcéANOGRAPHIQUES DE DAKAR-THIAROYE

BIOMASSE PHYTOPLANCTONIQUE : ESTIMATION ET FACTEURS
LIMITANTS ,

REVUE ET ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

par

I taf DEME GNING

S O M M A I R E

INTRODUCTION

CHAPITRE 1 : ESTIMATEURS DU PHYTOPLANCTON

1. ESTIMATEUR DIRECT DU PHYTOPLANCTON

1.1. Concentration des échantillons

1.1.1. La centrifugation

1.1.2. La filtration

1.1.2.1. Choix des filtres

1.1.2.2. Conservation des filtres

1.1.3. La sédimentation

1.2. Technique de numération

1.2.1. Microscopie

1.2.2. Holographie

1.2.3. Comptage de particules

1.3. Traitements et interprétation des données de numération

2. ESTIMATEURS INDIRECTS DU PHYTOPLANCTON

2.1. La chlorophylle

2.1.1. Dosage de la chlorophylle

2.1.1.1. Chlorophylle in vivo

2.1.1.2. Chlorophylle extraite

a) Extraction

b) Mesure par fluorimétrie

c) Mesure par spectrophotométrie

d) Acidification

e) Mesure de la chlorophylle par chromatographie

e.1) Chromatographie sur couche mince

e.2) Chromatographie en phase liquide

e.3) Chromatographie sur papier

2.1.2. Résultats et interprétation

2.2. l'ATP

2.2.1. Mesure de l'ATP

2.2.1.1. Extraction

2.2.1.2. Dosage de l'ATP

2.2.2. Interprétation des résultats

2.3. Les matières **particulaires**

2.3.1. Le carbone particulaire

2.3.2. Le phosphore particulaire

2.3.3. L'azote particulaire

2.4. Relation entre les différents estimateurs de biomasse

3. PRODUCTION PRIMAIRE

3.1. Mesure de la production primaire

3.1.1. Méthodes indirectes

3.1.1.1. A partir des variations de la biomasse

3.1.1.2. A partir du bilan des sels nutritifs

3.1.1.3. A partir des variations de la teneur en oxygène

3.1.1.4. A partir des variations du gaz carbonique

3.1.2. Méthodes directes

3.1.2.1. Méthode de l'oxygène

3.1.2.2. Méthode à l'azote 15

3.1.2.3. Méthode au carbone 14

- a) Principe
- b) Mode opératoire
- c) Interprétation des **résultats**

4. CONCLUSION SUR LES ESTIMATEURS DE BIOMASSE

CHAPITRE 2 : FACTEURS LIMITANTS DU PHYTOPLANCTON

1. FACTEURS PHYSIQUES LIMITANTS DU PHYTOPLANCTON

- 1.1. La température
- 1.2. La lumière
- 1.3. Turbulence de l'eau

2. FACTEURS CHIMIQUES LIMITANTS DU PHYTOPLANCTON

- 2.1. Le phosphore
- 2.2. L'azote
- 2.3. La silice
- 2.4. Les éléments en état de trace

3. CONCLUSION SUR LES FACTEURS LIMITANTS

I N T R O D U C T I O N

Le phytoplancton est le premier maillon de la chaîne alimentaire dans les milieux aquatiques, d'où l'intérêt que lui portent les océanographes et limnologues.

Organisme unicellulaire et microscopique existant dans l'eau en très faibles concentrations, le phytoplancton est difficile à estimer. De ce fait plusieurs techniques de détermination ont été utilisées pour la **quantification** et l'identification des espèces. Chacune de ces méthodes donne plus ou moins satisfaction quant à cet objectif. De nombreux travaux y ont été consacrés.

Parce **que** le phytoplancton est l'élément dominant de la production primaire dans les cours d'eau et les océans, la connaissance de son comportement dans ces milieux est importante. L'étude de son évolution a montré que certains facteurs du milieu conditionnent son développement. L'identification précise du ou de ces facteurs dont dépend la productivité a fait l'objet de quelques travaux que nous essaierons de passer en revue.

Cependant, les publications concernant le phytoplancton sont **très** nombreuses et nous ne pouvons faire une revue exhaustive de l'ensemble des travaux, mais seulement d'une partie composée des plus récents dont nous disposons.

CHAPITRE 1 : ESTIMATEURS DU PHYTOPLANCTON

L'hétérogénéité de sa répartition et ses faibles concentrations dans les eaux naturelles font que le phytoplancton est difficile à estimer. Ceci explique également l'**existence** des méthodes d'estimation directes ou indirectes.

1. ESTIMATEUR DIRECT DU PHYTOPLANCTON

L'unique méthode d'estimation directe du phytoplancton est la numération qui consiste à un dénombrement des cellules phytoplanctoniques existantes dans l'eau analysée. Cependant pour les raisons données ci-dessus (notamment la faible concentration), les échantillons doivent subir une préconcentration.

1.1. CONCENTRATION DES ECHANTILLONS

Il existe trois différentes méthodes pour concentrer les échantillons d'eau : la filtration, la centrifugation et la sédimentation.

1.1.1. La centrifugation

Pour la numération des cellules de phytoplancton, la centrifugation a été jugée comme une méthode efficace pour concentrer les échantillons (WOOD, 1962). Cette efficacité a été testée et confirmée par les travaux de KIMBALL et WOOD (1964) par la comparaison des quantités de **chlorophylle** obtenues avec différentes populations après filtration sur filtre Whatman GF/C ou centrifugation en continu. La centrifugation permet de conserver le matériel vivant, et peut ainsi être utilisée avantageusement associée à la microscopie épifluorescente (WOOD, 1962). Pour une centrifugation simple, JACQUES (1978), préconise l'utilisation d'un coagulant pour faciliter la précipitation et une vitesse de 1000 à 1500 tr/mn pendant 20 mn pour un échantillon de 10 ml à 50 ml.

1.1.2. La filtration

C'est la méthode la plus utilisée en océanographie mais moins souvent pour le comptage des cellules phytoplanctoniques (JACQUES, 1978).

La filtration s'effectue sous vide à une dépression qui ne doit pas dépasser 1/10e d'atmosphère (AARONSON, 1978 ; SHARP, 1978 ; HOLM HANSEN et RIEMAN, 1978).

1.1.2.1. Choix des filtres

Elément déterminant pour l'interprétation des résultats, le filtre utilisé revêt une grande importance.

VOLLENWEIDER (1969) a proposé l'utilisation des filtres en fibre de verre à la place des membranes, ce que de nombreux océanographes et **limnologues** ont longtemps hésité à faire, du fait que les filtres ne peuvent

séparer des organismes de différentes **tailles**, **avantage** que donne les membranes (FAUST et CORREL, 1976, VENRICK et al., 1977).

Par comparaison des tailles moyennes des particules retenues **par** les filtres **GF/C** Whatman, HA Millipore, Reeve Angel 984 H et les membranes **nucléopores**, SHELDON (1972) **conclue** qu'en fait, seules les membranes nucléopores sont réellement calibrées.

LONG et COOKE (1971) ainsi que HOLM-HANSEN et **RIEMAN** (1978) ont observé que les filtres en fibre de verre retenaient autant ou même plus **d'organismes** chlorophylliens que les membranes. Par contre MUNAWAR et al. (1982) trouvent que les membranes cellulose **0,45** μ retiennent plus de **chlorophylles** que les filtres en fibre de verre, LENZ et FRITZ (1980) affirment que si les filtres en fibre de verre sont actuellement préférés aux membranes, c'est parce qu'ils donnent plus d'avantages en colmatant moins vite avec une filtration plus rapide, donnant des résultats très reproductibles et constituant d'excellents abrasifs pour un broyage des cellules.

Cependant, tous les filtres en fibre de verre n'ont pas la même efficacité et leur classement fait l'objet de nombreuses discussions.

Les filtres Reeve Angel 984 H qui retiennent beaucoup de bactéries, sont considérés comme efficaces à 100 % pour toutes les cellules **phytoplanktoniques** (HOLM-HANSEN et **RIEMAN**, 1978).

Il semble aussi qu'ils soient plus efficaces que les filtres **GF/C** Whatman (**HOLM-HANSEN**, 1978), ces derniers laissant passer une partie du **phytoplankton** surtout dans les zones oligotrophes (MUNAWAR et al., 1982).

HERBLAND(comm.pers.)trouve les filtres **GF/F** Whatman plus efficaces que les filtres **GF/C** Whatman qui eux aussi retiennent plus de **phytoplankton** que les filtres Gelman type A.

1.1.2.2. Conservation des filtres

STRICKLAND et **PARSONS** (1968) et **BLASCO** (1973) affirment que les filtres doivent subir l'extraction sans délai, toute conservation aboutissant à des pertes, même en cas de lyophilisation (LENZ et FRITSCHE, 1980). Des filtres conservés à -20°C pendant deux à trois semaines avant extraction à l'acétone 90 % n'ont montré aucune perte (**HOLM-HANSEN**, 1969b).

Une bonne conservation (-de 20 % de perte) à -15°C sur gel de silice pendant dix mois a été observée par **DUFOUR** (1972).

On ajoute parfois du **MgCO₃** dans l'eau à filtrer ou sur le filtre pour une meilleure conservation (**HOLM-HANSEN** et **RIEMAN**, 1978).

1.1.3. La sédimentation

Le principe de La méthode repose sur la sédimentation de l'échantillon préalablement fixé. Pour cela on utilise souvent le lugol qui à côté de son rôle fixateur-conservateur favorise la sédimentation des algues (**JACQUES**, 1978).

Les chambres tubulaires employés sont simples pour des volumes inférieurs à 10 ml et **composées de** plaques pour les volumes supérieurs. La gamme d'échantillons observée est limitée (5 à 100 ml) sauf en cas d'adaptation (**JACQUES**, 1978). Cependant, la méthode est très utilisée pour les **communautés** naturelles (**SIEBURTH**, 1978). Elle permet une bonne reproductibilité, une standardisation poussée et une préparation aisée des **échantillons**. Elle nécessite cependant l'utilisation d'un microscope inversé, les pertes étant importantes en cas d'utilisation d'un microscope **simple**(**JACQUES**, 1978).

1.2. TECHNIQUE DE NUMERATION

La numération est une méthode très utilisée pour le phytoplancton (WOOD, 1962 ; SOROKIN, 1977 ; MAESTRINI et KOSSUT, 1981a). Elle peut se faire avec différentes techniques : microscopie et comptage de particules ; **qui** sont les courantes etholographie.

1.2.1. Microscopie

C'est une technique très employée qui outre le dénombrement des cellules permet une détermination qualitative des populations phytoplanctoniques (ROCK, 1976 ; SOROKIN, 1977). La détermination quantitative est basée sur l'autofluorescence de la chlorophylle contenue dans les cellules **phytoplanc-toniques, celle-ci est rouge-brillant** sous lumière bleu violet et verte quand elle est colorée à l'acridine orange chez les chloroplastes vivants (WOOD, 1962). Beaucoup d'espèces peuvent être déterminées par examen direct, mais certaines autres nécessitent des préparations particulières (JACQUES, 1978). Par exemple pour les diatomées, l'examen direct du matériel brut monté dans l'eau suffit pour l'identification de nombreuses espèces, et un montage permanent **avec** la résine Pleurax pour les autres ; pour les **dinofla-gellés** sans thèque, l'identification nécessite l'observation de la ceinture et des sillons grâce à des objectifs à faible (distance focale. Pour les formes à plaques, le microscope électronique à balayage est le plus adapté et l'examen nécessite parfois une coloration des plaques.

En microscopie, la quantité de cellules dénombrée Q est fonction du nombre recensé N , de l'aire explorée S et du facteur de concentration K qui est le rapport du volume initial de l'échantillon sur le volume final.

$$Q = f(N, S, K)$$

1.2.2. L'holographie

C'est une technique qui consiste en un enregistrement tridimensionnel du plancton sur des films. Les images sont obtenues à partir de l'intersection d'une lumière cohérente (laser) et du faisceau laser diffracté (JACQUES, 1978). Cette méthode est réservée aux organismes dont la dimension dépasse **30 μ** (BEERS et al., 1970) mais devrait connaître un bon développement (JACQUES, 1978).

Les données numériques obtenues avec cette méthode permettent après les transformations les plus courantes de donner : la surface, le volume total et le volume plasmique de la cellule. Les résultats sont exprimés en unité de volume ou en unité de poids algal, **1 μ^3** de volume plasmique étant égal à **1 picogramme** de poids algal.

1.2.3. Comptage de particules

Il est basé sur la modification du champ électrique au passage d'une particule par un orifice et permet une étude fine de la distribution en continu du **seston**. Cependant la présence de bulles d'air et les effets de **coincidence** ou le colmatage du trou constituent les limites de la méthode (JACQUES, 1978). Les méthodes de couplage : mesure automatique des cellules - analyse en fluorescence, ou analyse automatique d'images-microordinateurs qui permettent de compter et de reconnaître les formes simples sont en exploitation.

En choisissant correctement le diamètre de l'ouverture et la gamme de **sensibilité**, on peut obtenir par cette méthode des densités réelles sur des cultures axéniques mais **l'opération** est plus délicate dans le cas des communautés naturelles (EL SAYED et LEE, 1963) pour lesquelles le **nanoplancton échappe même à la détection au microscope** (PEARL, 1977).

1.3. TRAITEMENTS ET INTERPRETATION DES DONNEES DE NUMERATION

Pour tirer des conclusions valables à partir des différences. entre échantillons, il faut que les écarts entre le nombre de cellules recensées dépassent les erreurs statistiques de la méthode de dénombrement et la variabilité de la distribution du phytoplancton. Ces erreurs affectent l'exactitude des résultats (GRALL, 1978), alors que les erreurs qui s'échelonnent tout au long de la chaîne des opérations, jouent sur la précision de ces résultats. Par exemple, une erreur sur la distribution sur le fond de cuve à sédimentation conduit à une surdispersion significative pour un seuil compris entre 4000 et 7000 cellules pour 10 ml, alors que si l'erreur est due à l'échantillonnage ou à un sous échantillonnage répétés au même point, la surdispersion apparaît plus vite avec un effectif critique moyen de 300 individus/litre (GRALL, 1978).

Dans les communautés naturelles, il y a une importante source de variation due à la répartition spatiale des individus (DOTY et OGURI, 1958 ; CUSHING, 1962 ; PLATT et al., 1970).

2. ESTIMATEURS INDIRECTS DU PHYTOPLANCTON

L'estimation indirecte du phytoplancton est une détermination basée sur la quantification d'un composant de cette biomasse (chlorophylle, ATP, carbone, phosphore et azote **particulaires**).

2.1. LA CHLOROPHYLLE

Pigment spécifique du règne végétal, la chlorophylle constitue le facteur estimatif du phytoplancton le plus connu et le plus utilisé. Cependant, la transformation des résultats de chlorophylle en biomasse suscite de nombreuses critiques (NEVEUX, 1978), le rapport carbone sur chlorophylle étant très variable (CHAN, 1980) entre 30 et 150 (HERBLAND, **comm.** pers.). Le choix de la chlorophylle est lié à la facilité de son dosage qui ne nécessite pas de séparation d'avec les autres éléments du matériel **particulaire** (NEVEUX, 1978). Son rôle dans la photosynthèse constitue également un critère essentiel (LORENZEN, 1981), de même que la masse de renseignements que peut fournir sa détermination (NEVEUX, 1978, HERBLAND et al., 1985).

Certains auteurs utilisent les proportions relatives de la chlorophylle "a" et de ses dérivés comme indice de broutage du zooplancton herbivore. CURRIE (1962) et JEFFREY (1974) signalent la présence de dérivés chlorophylliens dans les pelotes fécales des Copépodes.

2.1.1. Dosage de la chlorophylle

2.1.1.1. Chlorophylle in vivo

Le dosage de la chlorophylle par la fluorescence in vivo introduit par LORENZEN (1966), présente l'avantage d'être plus simple et beaucoup plus rapide que le dosage classique de la chlorophylle après extraction. Cette méthode permet ainsi de faire une couverture rapide (cartographie) d'une zone donnée aussi bien en surface qu'en profil selon le choix (ARMSTRONG et al.,

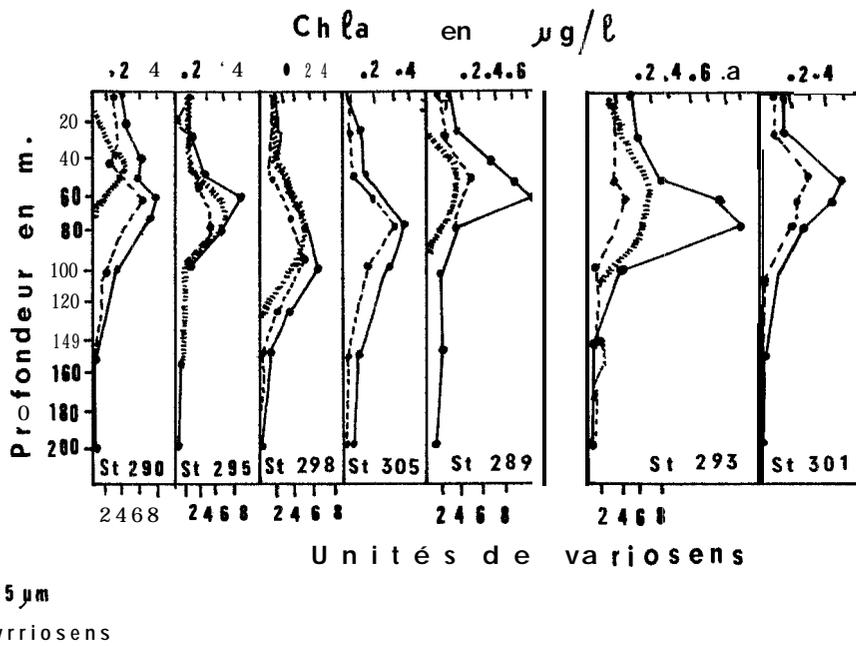


Figure 1.- Profils de chlorophylle "a" (Chl a totale et Chl a de la fraction $15 \mu\text{m}$) composée à la fluorescence in vivo (variouseus) à toutes les stations d'échantillonnage de phytoplancton (d'après JEFFREY et HALLEGRAEFF, 1980).

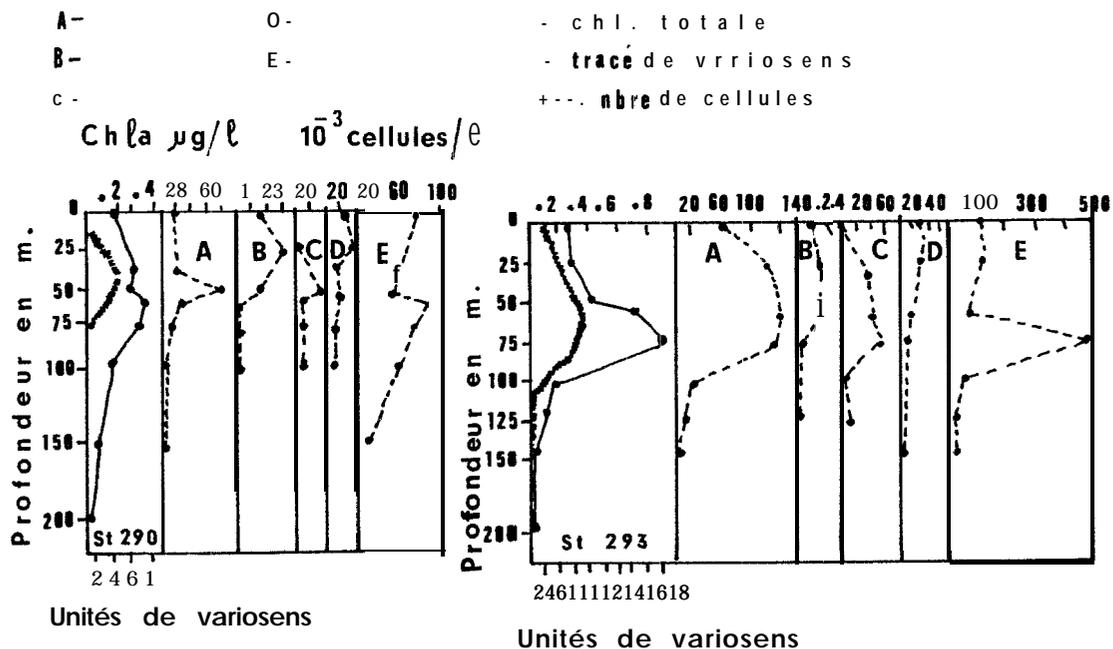


Figure 2.- Nombre d'espèces de phytoplancton dominantes comparé aux profils de Chl a et de la fluorescence in vivo dans les stations 290 et 298 (JEFFREY et HALLEGRAEFF, 1980).

1967 ; FLEMER , 1969 ; KELLEY et al., 1975). CULLEN et EPPLEY (1981) l'ont utilisée pour déterminer les **mécanismes** possibles de la formation et la persistance des maxima de chlorophylle dans la baie sud de la Californie.

HERBLAND et VOITURIER (1977) ont montré que dans les régions tropicales, la fluorescence in vivo peut être utilisée comme mesure de la chlorophylle "a".

Cependant, la fluorescence in vivo est d'une grande **variabilité** : HERMAN et DENHAM (1977), estime la variation de 1 à 5 selon les populations présentes et KARABASHEV et SOLOVYU (1977) ainsi que HEANEY (1978) ont constaté qu'elle diminuait avec l'intensité lumineuse.

JEFFREY et HALLEGRAEF (1980) ont montré que malgré cette **variabilité** liée aux espèces, la fluorescence in vivo donne une bonne approximation de la chlorophylle "a" présente (fig. 1 et 2).

2.1.1.2. Chlorophylle extraite

La mesure de la chlorophylle extraite est la méthode la plus **utilisée** pour la détermination du phytoplancton. Elle nécessite au préalable, la concentration de l'échantillon par filtration (voir chapitre précédent sur numération), étape d'une grande importance pour l'interprétation et la précision du résultat. La chlorophylle est ensuite extraite au moyen d'un solvant et dosée par fluorimétrie ou spectrophotométrie.

a) Extraction

L'extraction des pigments chlorophylliens peut se faire par divers solvants. La plupart des océanographes, limnologues et même écologistes terrestres (LINDER, 1974) utilisent l'acétone pour l'extraction des pigments. Le mélange le plus fréquent est l'acétone 90 % (qui contient 10 % d'eau). Certains auteurs utilisent- des mélanges 85 ou 80 %. BAUDOIN et SCOPPA (1971) utilisent l'acétone 85 % saturée de Mg CO₃. Afin d'améliorer l'efficacité de l'extraction par l'acétone, STAUFFER et al. (1979) préconisent un mélange acétone - DMSO* (50/50).

Cependant, de nombreux auteurs attestent une faible efficacité de l'acétone sur certains groupes phytoplanctoniques comme les chlorophyceae ou cynophyceae (STEEMAN-NIELSEN, 1961 ; SCOR UNESCO, 1966 ; GOLTERMAN, 1969 ; RAI, 1973 ; RIEMAN, 1976 ; SAND JENSEN, 1976). DUFOUR (1972) ajoute que l'acétone augmente la variabilité.

De ce fait beaucoup d'auteurs ont préconisé le méthanol utilisé par les biochimistes et physiologistes des algues. HOLM-HANSEN et RIEMAN (1978) ont montré que le **méthanol** extrait plus rapidement et mieux que l'acétone les pigments du phytoplancton. De plus, ils ont montré qu'il n'y a aucun problème inhérent à l'utilisation du méthanol pour la détermination des concentrations de pigments que ce soit en spectrophotométrie ou en fluorimétrie. Avec une extraction au méthanol le broyage n'est pas nécessaire comme c'est le cas avec l'acétone (HOLM-HANSEN et RIEMAN, 1978). Beaucoup d'auteurs préconisent l'utilisation du méthanol bouillant pendant 30 s (HEANEY, 1978; STAUFFER et al., 1979 ; RIEMAN, 1980). Une utilisation à froid a été préconisée (HOLM-HANSEN et RIEMAN, 1978 ; MARKER et al., 1980 a et b). Cependant le comportement des pigments dans le **méthanol acidifié** peut être à l'origine de certains problèmes (MARKER et al., 1980 a ; NUSCH, 1980). Les vapeurs de **méthanol** sont également toxiques (NUSCH, 1980).

*DMSO : dimethyl sulfoxide

e.3) Chromatographie sur papier

Cette technique a été utilisée pour étudier les pigments dans des eaux riches comme les estuaires et les lacs (JENSEN et LIAAFN-JENSEN, 1959 ; JEFFREY, 1961 ; JENSEN et SACKSHAUG, 1973 ; HALLEGRAFF, 1977), mais requiert l'utilisation d'une importante quantité de pigments (plusieurs microgrammes contre moins de 1 microgramme pour la chromatographie sur couche mince).

2.1.2. Résultats et interprétation

La plupart des méthodes d'analyse de la chlorophylle donnent le résultat en quantité de chlorophylle "a" (STRICKLAND et PARSONS, 1972) qui est quantitativement la plus importante dans le phytoplancton, du fait qu'elle est contenue dans presque toutes les espèces.

Dans l'upwelling de la baie de Gorée (Sénégal), TOURE (1983) a trouvé des valeurs de chlorophylle variant entre 0,5 mg/m³ (au large) et 15 mg/m³ en surface au maximum de l'upwelling. QUDOT (comm. pers.) affirme qu'on a observé des valeurs de plus de 30 mg/m³ dans l'upwelling de Mauritanie. Dans le Pacifique, CULLEN et EPPLEY (1981) ont trouvé des valeurs de chlorophylle "a" entre 0,05 µg/l et 1,2 µg/l. Dans le golfe de Guinée, HERBLAND et VOITURIER (1977) ont trouvé des valeurs inférieures à 0,07 mg/m³.

La transformation des valeurs de chlorophylle en biomasse phytoplanctonique est difficile du fait de l'extrême variabilité des rapports carbone sur chlorophylle "a". CHAN (1980) estime ce rapport à 32,9 et 35,2 pour deux espèces de diatomées à 92,6 et 120,0 pour deux autres de dinoflagelles. CURL et SMALL (1965) ont estimé ce rapport entre 6 et 21 en lumière saturante tandis que EPPLEY (1968) l'estime entre 10 et 230 pour des cultures de phytoplancton analysées en laboratoire.

Toutes ces variations du rapport carbone sur chlorophylle "a" viennent surtout du fait que la détermination de la chlorophylle est influencée par les nombreuses conditions environnementales dont la température, l'intensité lumineuse et la déficience en nutriments (MULLIN et al., 1966).

2.2. L'ATP

2.2.1. Mesure de l'ATP

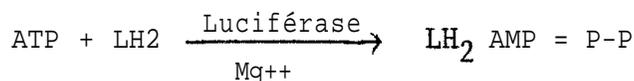
2.2.1.1. Extraction

L'ATP est extraite par éclatement des cellules (FIALA, 1978). L'extraction doit se faire rapidement aussitôt après le prélèvement. Les échantillons sont filtrés sur membranes sous vide. L'assèchement des filtres provoque l'action de l'ATP ase. On peut projeter un jet de gaz FREON pour bloquer la dégradation de l'ATP (LABORDE, 1972). Le filtre est ensuite plongé dans une solution tampon légèrement basique et bouillante. Plusieurs produits d'extraction peuvent être utilisés : alcool, eau distillée, acide perchlorique, acide trichloracétique et butanol. L'extraction se fait en 5 mn et le surnageant congelé (-20°C) peut être ainsi gardé pendant plusieurs mois (STRICKLAND et PARSONS, 1972).

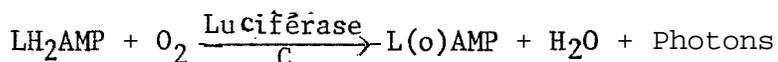
2.2.1.2. Dosage de l'ATP

Des travaux effectués sur les organismes luminescents de la luciole ont mis en évidence l'intervention de l'ATP dans les réactions enzymatiques de l'émission lumineuse (Mc EL ROY, 1947). Le mécanisme de cette bioluminescence fut démontré par la suite par Mc EL ROY et SELTZER (1963). La luciférine symboli-

sé par L(o) ou LH₂ selon son état d'oxydoréduction réagit avec l'ATP en présence d'ions Magnésium Mg⁺⁺ et de l'enzyme luciférase pour donner l'adényl-luciférine LH₂AMP et du pyrophosphate.



En présence d'oxygène l'adényl-luciférine est oxydée avec émission d'un éclair lumineux :



Cette émission lumineuse est proportionnelle à la quantité d'ATP entrant dans la réaction. Sa mesure permet d'évaluer la quantité d'ATP contenu dans un échantillon mis en présence d'extraits de lucioles.

L'émission lumineuse obtenue lors du dosage peut être mesurée par différents appareils comportant un photomultiplicateur d'électrons et ayant un seuil de détection très bas. FIALA (1978), cite un certain nombre d'appareils conçus pour ce dosage. LEMASSON et al., (1981) ont utilisé un compteur à scintillation liquide (Intertechnique SL 30) avec un étalonnage de l'ATP sous forme de sel sodique.

Le dosage peut être perturbé par la présence d'ions monovalents ou par la turbidité et il est alors nécessaire d'employer un étalon interne en ajoutant une quantité connue d'ATP à l'extrait analysé, ce qui permet de déceler toute action inhibitrice (FIALA, 1978).

2.2.2. Interprétation des résultats

L'ATP ou adénosine triphosphate est une substance présente dans tous les organismes vivants et une source d'énergie destinée à entrer dans les différentes réactions chimiques qui ont lieu dans la cellule.

L'ATP possède la particularité d'être présente exclusivement dans la cellule vivante à un taux constant d'où elle disparaît très rapidement à la mort (50 % en 5 mn d'après FIALA, 1978). Ces caractéristiques font de l'ATP un indicateur de la biomasse vivante mais qui ne permet pas de distinguer le phytoplancton des bactéries (PERRY et al., 1979).

Tous les résultats de biomasse **devant** être convertis en carbone., le rapport **C_p/ATP** est très utilisé en mesure de biomasse (LEMASSON et al., 1981 ; PAGES et al., 1981; PAGES et LEMASSON, 1981). Cependant, ce **rapport est** très variable ; il peut représenter la proportion de matière vivante dans des eaux non **carencées**, mais est très sensible aux déficiences surtout à celles en phosphore (LEMASSON et al., 1981). Ce rapport donne des renseignements sur l'état physiologique **du phytoplancton** (MAESTRINI et KOSSUT, 1981).

2.3. LES MATIERES PARTICULAIRES

2.3.1. Le carbone particulaire

Le carbone est un composant de la biomasse tant animale que **végétale**.

Dans une étude sur le phytoplancton, il est indispensable de connaître la part que celui-ci représente dans le **seston** par rapport à la biomasse des hétérotrophes et aux particules détritiques. Le broutage du **seston** par le **macrozooplancton** et le macrobenthos s'effectue uniformément sur **les particu-**

les inertes et vivantes (POULET, 1976) et leur valeur nutritive varie en fonction de leur état physiologique (CHEVRIN, 1978). Le carbone particulaire contient aussi la partie détritique du **seston** qui peut représenter 10 à plus de 50 % du carbone particulaire total (KORRINGA et POSTMA, 1957 ; RILEY, 1959 ; PARSONS et STRICKLAND, 1959 ; BEERS et STEWART, 1969 ; SAUDEPS, 1972 ; LEMASSON et al., 1981). En outre, le carbone vivant représente globalement la **biomasse autotrophe** et hétérotrophe.

Le carbone particulaire peut donner de nombreux renseignements sur la biomasse phytoplanctonique :

- avec son extrême variabilité, (BANSE, 1977 ; BANNISTER et LAWS, 1980 ; GOLDMAN, 1980 ; CHAN, 1980), le rapport carbone particulaire sur chlorophylle "a" indique l'état physiologique du phytoplancton ; un rapport carbone sur chlorophylle entre 25 et 75 est typique d'une population d'algues saine qu'elle soit uniforme ou mélangée (HOBSON, 1971).

STRATHMAN, (1967) a donné diverses équations de conversion du carbone phytoplanctonique à partir des volumes de cellule ou de plasma. Cependant, pour certaines espèces comme les diatomées, qui ont une grande vacuole, il est préférable de les traiter séparément des autres espèces de phytoplancton. MULLIN et al. (1966) suggèrent que même la chlorophylle "a" doit donner une meilleure estimation du carbone organique si des facteurs appropriés sont utilisés pour tenir compte de la lumière, de la température et des nutriments. ANTIA et al. (1963) ont constaté une baisse de plus de 50 % du carbone par unité de **volume** cellulaire avec la baisse du nitrate dans l'eau. Ces baisses ne peuvent être expliquées par le seul changement de la composition des espèces pendant l'expérience.

L'estimation du carbone à partir du plasma donne de meilleurs résultats avec les diatomées. Les différences entre espèces constituent une importante source d'erreur quand on estime le carbone des cellules à partir du volume (STRATHMAN, 1967).

2.3.2. Le phosphore particulaire

Il est plus rarement utilisé comme indicateur de biomasse. Cependant, il peut être intéressant de l'utiliser dans les eaux tropicales où il est rapidement reminéralisé et où les concentrations en phosphore dans les détritiques sont faibles ou nulles (HERBLAND et LEBOUTEILLER, 1981). Le phosphore particulaire comporte les mêmes inconvénients que le carbone particulaire, les biomasses autotrophe et hétérotrophe ne pouvant être séparées (LEMASSON et al., 1981).

HERBLAND et LEBOUTEILLER (1981) ont montré que le rapport carbone **particulaire** sur phosphore particulaire est très dépendant des conditions du milieu. De même, LEMASSON et al. (1981), ont constaté que ce rapport pouvait être de 300 atome sur atome en cas de déficience en nutriments.

2.3.3. L'azote particulaire

L'azote est un composant du phytoplancton, son dosage est pour cela intéressant surtout associé à celui du **carbone**. Comme les autres matières **particulaires**, l'azote ne peut être caractéristique du seul phytoplancton. SLAWYK et al. (1978) ont trouvé que les rapports **Cp/Np** élevés correspondent à des eaux froides et riches en nutriments. Par contre, LEMASSON et al. (1981) trouvent que cet accroissement du rapport **Cp/Np** vers les extrémités de **Ta** lagune Ebrié pouvait indiquer un déséquilibre nutritionnel du phytoplancton, une sénescence des populations et ou une partie détritique croissante vers les extrémités.

2.4. RELATION ENTRE LES DIFFERENTS ESTIMATEURS DE BIOMASSE

L'estimation d'une biomasse comprend la détermination quantitative mais aussi qualitative (groupe taxonomique, état physiologique) des populations présentes. Cependant, aucun des estimateurs indirects ne peut donner isolément une réponse satisfaisante à toutes ces questions. Pour **celà**, les rapports entre estimateurs sont de plus en plus utilisés.

- Les rapports carbone particulaire sur ATP nous renseignent sur l'état physiologique. Quand ils sont faibles, le carbone particulaire détritique est moins élevé et quand ils sont élevés, cela **correspond à** un changement dans la composition du **seston** ou à une augmentation de la charge détritique, ou à une forte carence du milieu en éléments nutritifs particulièrement en phosphore.

- Les rapports chlorophylle "a" sur ATP nous informent sur certaines caractéristiques du milieu ; quand ils sont forts on a une forte déficience en sels nutritifs surtout en phosphore. Par contre, un rapport faible indique que le milieu est très riche en phosphore (LEMASSON et al., 1981).

- Les rapports carbone particulaire sur chlorophylle "a" augmentent en cas de carence en azote **et/ou** en phosphore.

- L'ATP et le phosphore particulaire sont interdépendants. Les rapports ATP sur phosphore particulaire sont d'environ 1,37 par $\mu\text{g}/1$ d'ATP (LEMASSON et al., 1981). En dessous de 0,05 $\mu\text{g}/1$ d'ATP il n'y a plus de phosphore particulaire détritique.

- Dans les eaux pauvres ou moyennement riches en sels nutritifs, les relations chlorophylle "a" et phosphore particulaire sont linéaires.

- Quand les rapports carbone particulaire sur azote **particulaire augmentent** fortement, cela correspond à un apport de détritiques de végétaux supérieurs dont le rapport C/N dépasse 20 (LEMASSON et al., 1981). Quand ce rapport est faible, on a une proportion importante de **matière** vivante par rapport aux détritiques.

Les rapports C/N/P élevés indiquent une matière organique fortement dégradée donc beaucoup plus réfractaire (LEMASSON et al., 1981).

3. PRODUCTION PRIMAIRE

La production primaire n'est pas un estimateur du phytoplancton mais un indicateur du flux de biomasse. Sa présence dans ce chapitre, s'explique par le fait qu'elle est souvent associée aux estimateurs dans l'étude du phytoplancton.

3.1. MESURE DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

Toutes les méthodes de mesure de la production primaire découlent du processus photosynthétique de la biomasse phytoplanctonique (STEEMAN NIELSEN, 1975).

3.1.1. Méthodes indirectes

3.1.1.1. A partir des variations de biomasse

Il est possible d'apprécier la production primaire par des mesures répétées de la biomasse avec les techniques d'estimation que nous venons de passer en revue, afin de suivre son évolution au cours du temps. Cependant dans...

cas, les erreurs, en dehors de celles liées aux méthodes d'estimation ont des causes multiples, liées aux déplacements des masses d'eau, à la consommation par le zooplancton et à la sédimentation du phytoplancton.

STEEMAN NIELSEN (1975) signale que les variations de la chlorophylle ne doivent pas être utilisées du fait de la grande variabilité du rapport chlorophylle sur biomasse qui peut être d'un facteur de 5 à 10. De même, pour l'ATP, la variabilité par rapport à la biomasse est à peu près la même que pour la chlorophylle. Cependant, BANNISTER (1974) ainsi que RYTHER et YENTSCH (1957) supportent une autre version, donnant des équations de production en fonction des variations de chlorophylle et de la lumière qui peuvent être valables malgré certaines faiblesses.

3.1.1.2. A partir du bilan des sels nutritifs

Du fait de leur faible concentration dans l'eau, les sels nutritifs limitent la taille des cellules (STEEMAN NIELSEN, 1975). De ce fait, il existe une relation entre la production du phytoplancton et l'assimilation des sels nutritifs, d'où l'utilisation possible de ces derniers pour apprécier la production.

Cette méthode repose sur trois conditions indispensables (JACQUES, 1978) :

- connaître les taux d'échange de l'élément avec le milieu (recyclage ou sédimentation);
- connaître le taux d'absorption des formes organiques du composé qui doit être faible ;
- la faible importance du recyclage de cet élément.

COSTE et al. (1972) ont trouvé ces circonstances favorables en Méditerranée nord-occidentale lors du mélange vertical d'hiver. En effet, l'apport d'éléments minéraux dans la couche euphotique et la consommation de ces éléments par le phytoplancton ont lieu successivement; la première phase (apport) étant liée aux mouvements verticaux, la seconde à l'établissement d'une stratification thermique. Ils ont travaillé pendant un mois avec les variations des quantités de phosphates en déterminant la superficie et l'épaisseur d'eau considérées. Le calcul de la production a été basé sur les rapports atomiques habituels dans le plancton ($P/N/C = 1/16/106$). Comparant cette valeur à celle au ^{14}C , ils ont constaté que 28 % de la photosynthèse s'est effectuée à partir d'éléments minéraux recyclés et 72 % correspondent à la production de base qui donne une idée juste de la fertilité. Ce type de calcul s'applique bien en cas de mélange d'eau comme c'est le cas en upwelling.

3.1.1.3. A partir des variations de la teneur en oxygène

La croissance du phytoplancton par photosynthèse conduit à la production d'un volume d'oxygène similaire à celui du gaz carbonique assimilé. Cependant, le rapport gaz carbonique sur oxygène est variable selon la source d'éléments nutritifs utilisée (par exemple pour l'azote, il change selon qu'on utilise le nitrate ou l'ammoniac) (HARVEY et CAPERON, 1976). Ainsi, la production primaire s'accompagne de celle d'oxygène qui augmente dans le milieu de façon proportionnelle et à la disparition du gaz carbonique.

La production moyenne dans les océans est de 150 mg C/m^2 et par jour dans la zone euphotique, la production journalière moyenne est de 2 mgC par litre et par jour correspondant à 6 ug d'oxygène. Cela veut dire que $1/10000$ de gaz carbonique total est assimilé par jour correspondant à $1/1000$ d'oxygène produit (STEEMAN NIELSEN, 1975).

De ce fait, la mesure de la production primaire par l'intermédiaire de l'oxygène est souvent utilisée, soit par incubation à la lumière et à l'obscurité et moins souvent par la mesure de la production brute d'oxygène. PAGES

des résultats comparables pour les deux. En Méditerranée, RILEY (1956) et MINAS (1970) ont utilisé conjointement les données d'oxygène et de sels nutritifs pour dériver des bilans de production.

Par contre JACQUES (1978) affirme que sauf pour des cas simples comme celui des Fjords, il est difficile d'utiliser les variations de la teneur en oxygène pour établir des bilans de production.

3.1.1.4. A partir des variations du gaz carbonique

Pour les raisons données dans le paragraphe précédent, STEEMAN NIELSEN (1975) affirme que du fait des faibles quantités de gaz carbonique assimilé, il est impossible d'utiliser les variations de gaz carbonique dans l'eau pour mesurer la production primaire sauf dans des cas extrêmes.

JACQUES (1978) soutient que la méthode ne peut donner des résultats que dans les aires de haute production où le système tampon des carbonates ne peut totalement rétablir l'équilibre.

3.1.2. Méthodes directes

Ce sont des techniques qui nécessitent des temps beaucoup plus courts que les premières, de l'ordre de la journée solaire (JACQUES, 1978). Ceci permet d'éliminer partiellement les problèmes liés aux mouvements des masses d'eau, au broutage et à la sédimentation.

3.1.2.1. Méthode de l'oxygène

L'eau prélevée à la bouteille est placée dans les flacons en verre mis en incubation aux immersions mêmes du prélèvement ou à un éclairage simulé de ces immersions. La différence de teneur en oxygène entre les flacons clairs et les flacons obscurs, correspond à la production brute. Cette méthode est basée sur la respiration du phytoplancton et la photosynthèse. JONES (1977) a utilisé cette méthode pour évaluer les parts de la production et de la respiration dans la production d'oxygène par le phytoplancton. Ses résultats ont montré que 85 % de l'oxygène produit correspond à la production primaire. Cette méthode donne de bons résultats dans les zones de hautes productions mais est substituée de plus en plus par la méthode au carbone 14.

3.1.2.2. Méthode à l'azote 15

L'emploi de l'azote 15 comme traceur (DUGDALE et GOERING, 1967 ; LAWS, 1984) suppose une technique voisine de celle du carbone 14 mais nécessite des dispositions supplémentaires dont un travail sur de grands volumes (5 à 10 l), la disponibilité d'un spectrographe de masse (isotope stable), la transformation de l'azote organique en azote gazeux et le dosage indispensable de l'azote **particulaire**.

Contrairement au CO₂, l'azote minéral est fréquemment limitant en mer. Pour cela, il doit être mesuré avant la production afin de ne pas ajouter avec l'isotope plus de 10 % de la teneur naturelle (JACQUES, 1978). En mer, l'azote organique vient de l'oxydation progressive de l'azote gazeux en nitrite NO₂ puis en nitrate NO₃. La fraction de la production primaire supportée par les sels nutritifs recyclés au sein même de la couche euphotique, constitue la production par recyclage, **qui n'est pas un gain réel de** matière organique pour le réseau trophique.

Quand, il y a utilisation des réserves minérales par le phytoplancton dans les eaux profondes, il y a une production nouvelle qui est un bon indice de fertilité des océans. La méthode à l'azote 15 permet de mesurer les deux différents types de production. Les résultats donnés par un spectrographe de masse sont exprimés en milligrammes d'azote assimilé par milligramme

d'azote particulaire. Cette méthode est souvent utilisée pour déterminer les taux d'assimilation ou de régénération des éléments nutritifs azotés (SLAWYK, 1979 ; G'LIBERT et al., 1982 ; LAWS, 1984). Cependant, l'interprétation des résultats obtenus pose parfois des problèmes liés le plus souvent aux pertes d'azote 15 inhérentes au cycle de l'azote (GLIBERT et al., 1982 ; LAWS, 1984).

3.1.2.3. Méthode au carbone 14

Cette méthode introduite par STEEMAN NIELSEN (1952) est actuellement la plus utilisée en production primaire. Ce succès est lié en partie aux difficultés de détermination du carbone naturel du phytoplancton (STRICKLAND, 1960 ; EPPLEY, 1968, 1980 ; BANSE, 1977), mais aussi à la facilité de mise en œuvre de la méthode (JACQUES, 1978).

a) Principe

La méthode repose sur le marquage du dioxyde de carbone assimilé lors de la production d'où le marquage des cellules produites. Le taux de marquage sur le carbone particulaire au bout d'un certain temps apprécié par comptage de la radio activité correspond à la production primaire pendant cette durée.

b) Mode opératoire

Le mode opératoire le plus proche de la technique standard consiste à introduire une quantité de carbone 14 connue dans un échantillon d'eau qu'on incube à la lumière pendant un temps donné.

- Marquage : WELSCHMEYER et LORENZEN (1984) ont montré que quand le phytoplancton subit des dédoublements dans un milieu marqué au carbone 14, le carbone cellulaire devient uniformément marqué. L'activité spécifique augmente avec les dédoublements (87,5 % de celle du carbone inorganique au bout de trois dédoublements).

- Incubation : L'incubation se fait soit au soleil soit en lumière artificielle. La méthode de référence est l'incubation in situ qui est cependant irréalisable dans la plupart des cas du fait de la fragilité du matériel (bouteilles en verre), du confinement du phytoplancton, du maintien artificiel à une profondeur donnée et surtout du temps d'incubation qui est souvent long (entre 12 et 24 h) (JACQUES, 1978).

L'incubation in situ simulé qui essaie de restituer à l'échantillon les conditions thermiques et lumineuses d'origine par une exposition au soleil pendant une demi-journée solaire au maximum, est la plus utilisée (PETERSON, 1980). L'incubation en lumière artificielle permet de déterminer la capacité de photosynthèse à lumière saturante. Les productions calculées par cette méthode sont similaires à celles obtenues par in situ réel (JITTS et al., 1976).

- Filtration et conservation des filtres : après incubation, les échantillons sont filtrés sur des filtres en fibre de verre. Pour minimiser les risques dus à la filtration, JACQUES (1978) recommande d'utiliser un vide léger inférieur à 400 mm ou même à 150 mm de mercure, de rincer l'appareil à l'eau de mer filtrée, de peindre les appareils de filtration en noir et de placer quelques pastilles de soude dans l'erlenmeyer à vide pour absorber le CO₂ dégagé. La filtration doit se faire dès la fin de l'incubation et si elle doit impérieusement être différée, l'échantillon doit être fixé. Pour cela,

LEHMUSLUOTO et NIEMI (1977) préconisent le formol (0,5 ml à 40 %) ou le lugol (2 à 5 gouttes) qui conduisent à une perte de radioactivité de seulement 10 % si la filtration est faite dans les six heures alors que $HgCl_2$ conduit à des pertes beaucoup plus grandes. ARTHUR et RIGLER (1967) ont montré que l'activité spécifique diminue quand le volume filtré augmente. L'éclatement des cellules provoque également une diminution de l'activité spécifique (STEEMAN NIELSEN, 1975).

- Comptage : pendant longtemps, le comptage de la radioactivité a été faite au compteur GEIGER MULLER. Cependant du fait de la difficulté de son étalonnage et de son faible rendement (30 %) (JACQUES, 1978) il est de plus en plus remplacé par les compteurs à scintillation liquide.

c) Interprétation des résultats

L'interprétation des résultats obtenus par la méthode au carbone 14 soulève de nombreuses discussions (STEEMAN NIELSEN, 1960 ; ARTHUR et RIGLER, 1967 ; JACQUES, 1978 ; GIESKES et al., 1979 ; PETERSON, 1980 ; WELSCHMEYER et LORENZEN, 1984).

En effet, de nombreuses sources d'erreurs ont été mises en évidence liées au pH, à la conservation des filtres, à la filtration, au comptage, au séchage, etc...

D'autre part, de nombreux auteurs ont discuté la signification de la mesure au ^{14}C (STEEMAN NIELSEN, 1960, 1975 ; GIESKES et al., 1979 ; PETERSON, 1980). Certains auteurs trouvent que la méthode surestime la production primaire et les autres soutiennent le contraire. De ce fait, la durée d'incubation devrait être choisie selon le taux de croissance, la respiration et l'excrétion des cellules algales.

Cependant, cette durée est variable selon les auteurs (entre 2 et 48 heures).

4. C O N C L U S I O N S U R L E S E S T I M A T E U R S D E B I O M A S S E

La plupart des travaux dans lesquels on estime la biomasse d'une population naturelle, notamment de façon quantitative se résument à l'évaluation de la biomasse chlorophyllienne. Pour ce qui concerne la détermination qualitative, la numération est la méthode la plus fréquente, surtout pour l'identification des espèces.

Actuellement, les océanographes utilisent de plus en plus l'association de plusieurs estimateurs indirects pour la détermination complète des populations phytoplanctoniques ; les rapports et corrélations entre estimateurs fournissent beaucoup plus de renseignements que la numération.

Les travaux sur la détermination de la chlorophylle dans les eaux sont très nombreux. Cependant peu de publications font part de la signification de cette mesure qui ne correspond pas exactement à la quantité de biomasse mais varie selon certaines conditions.

La chlorophylle "a" est le pigment le plus représentatif pour le phytoplancton ; cependant, les autres chlorophylles et les phaeopigments interfèrent souvent dans sa mesure introduisant des erreurs dans le résultat, C'est la raison pour laquelle on essaie de les déterminer pour avoir un résultat de chlorophylle "a" précis, ce qui réduira en partie les variabilités du rapport carbone sur chlorophylle "a", caractéristique de la biomasse.

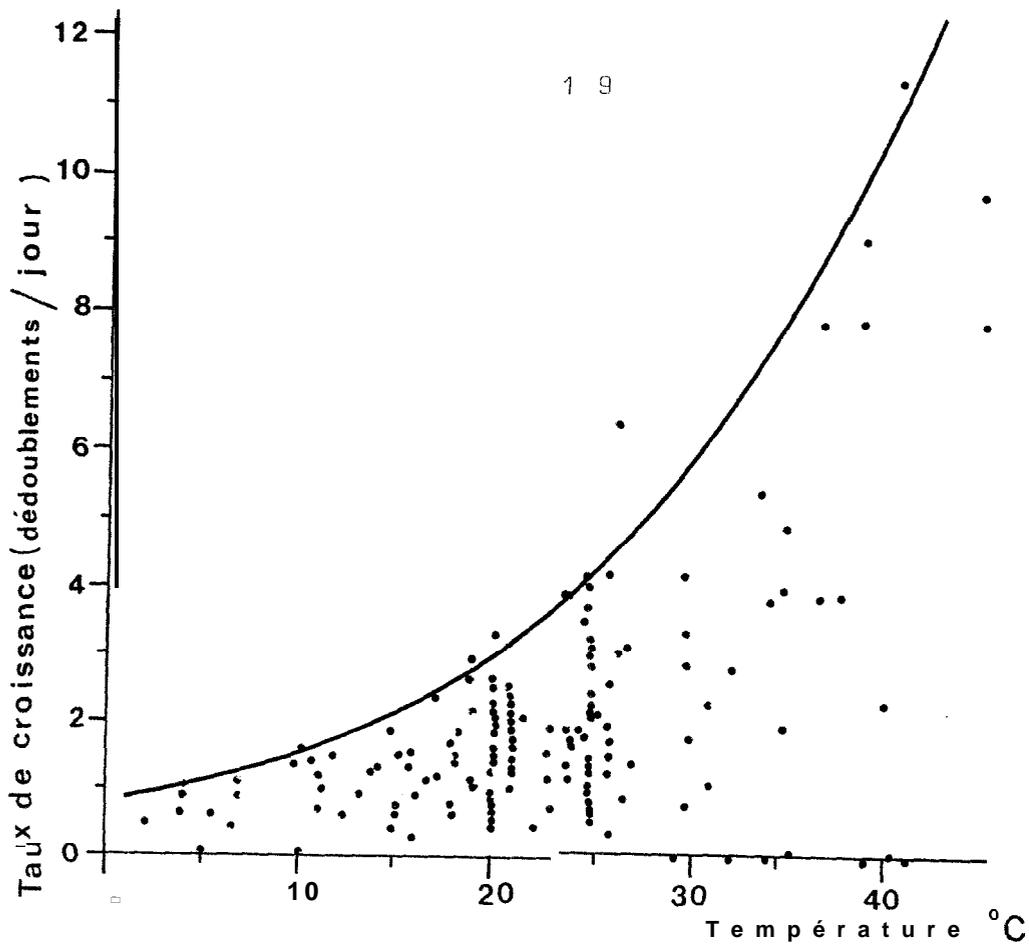


Figure 3.- Variation dans le taux de croissance spécifique (μ) d'une algue unicellulaire photoautotrophe avec la température (EPPLEY, 1972).

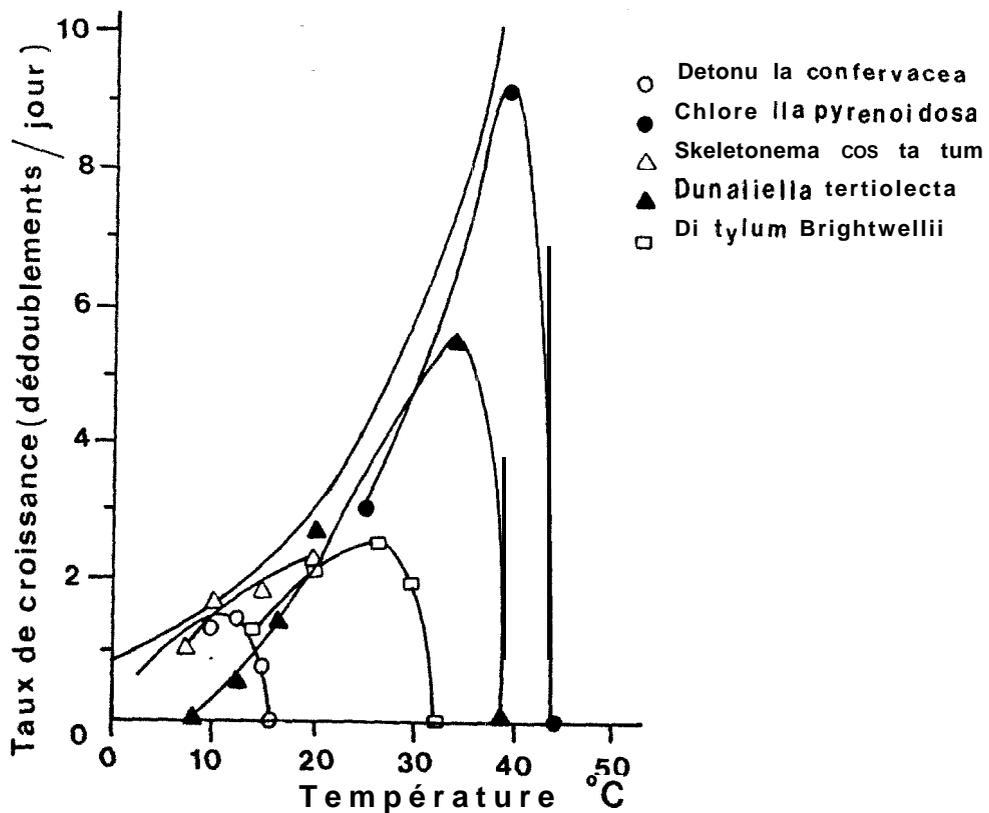


Figure 4.- Courbes des taux de croissance sur la température pour cinq algues unicellulaires à différentes températures optimales (EPPLEY, 1972).

CHAPITRE 2 : FACTEURS LIMITANT~ DU PHYTOPLANCTON

Les milieux aquatiques sont le siège de (divers phénomènes physiques, chimiques et biologiques d'où leur complexité. Les organismes vivants dans cet environnement suivent la loi biologique de la chaîne alimentaire, dont le premier maillon ici est le phytoplancton. Constitué de cellules vivantes, le phytoplancton est sensible à son environnement notamment à certains facteurs physiques et chimiques qui contrôlent sa croissance selon leur disponibilité.

I . F A C T E U R S P H Y S I Q U E S L I M I T A N T S D U P H Y T O P L A N C T O N

1.1. LA TEMPERATURE

L'idée que la température revêt peu d'importance pour la croissance du phytoplancton était très répandue parmi les océanographes (HARRISON et PLATT, 1983 ; EPPLEY, 1972). Cependant, sans énoncer clairement l'importance de son influence de nombreux auteurs ont signalé une certaine relation existant entre la température et la production du phytoplancton (LORENZEN, 1967 ; PLATT et al., 1970 ; TONT, 1981 ; FALKOWSKI, 1981).

EPPLEY (1972) en passant en revue beaucoup de travaux sur la relation température-phytoplancton a montré que la température peut limiter la croissance du phytoplancton (fig. 3 et 4).

FALKOWSKI (1981) note l'influence de la température sur le nombre d'assimilation (taux d'assimilation du carbone photosynthétique par poids de chlorophylle "a"), phénomène qu'il attribue à son effet sur l'action enzymatique de la fixation du carbone ou sur le temps d'adaptation aux variations lumineuses.

Ses observations confirment les travaux d'EPPLEY (1972).

HARRISON et PLATT (1988) mettent en évidence un gradient latidunal de la production primaire qui covarie partiellement avec la température dans l'arctique. Ils **concluent** alors que la température est aussi importante que la lumière ou les sels nutritifs dans la production primaire.

1.2. LA LUMIERE

L'influence de la lumière sur la production primaire est une notion admise et connue des océanographes et limnologues depuis bien longtemps. Mais, elle n'en demeure pas moins une préoccupation actuelle du fait de la méconnaissance de la nature des relations qui existent entre elles (BARBER et al., 1971 ; FALKOWSKI, 1981 ; LEWIS et SMITH, 1983 ; WELSCHMEYER et LORENZEN, 1984).

Cependant il est connu que de la relation lumière-phytoplancton vient de celle empirique, existant entre la photosynthèse et l'irradiation (STEEMAN-NIELSEN et KOLM HANSEN, 1959 ; RYTHER et MENZEL, 1959 ; STEEMAN-NIELSEN et PARK, 1964 ; BEARDALL et MORRIS, 1976 ; MARRA, 1978 ; FALKOWSKI, 1980 ; CHAN, 1980).

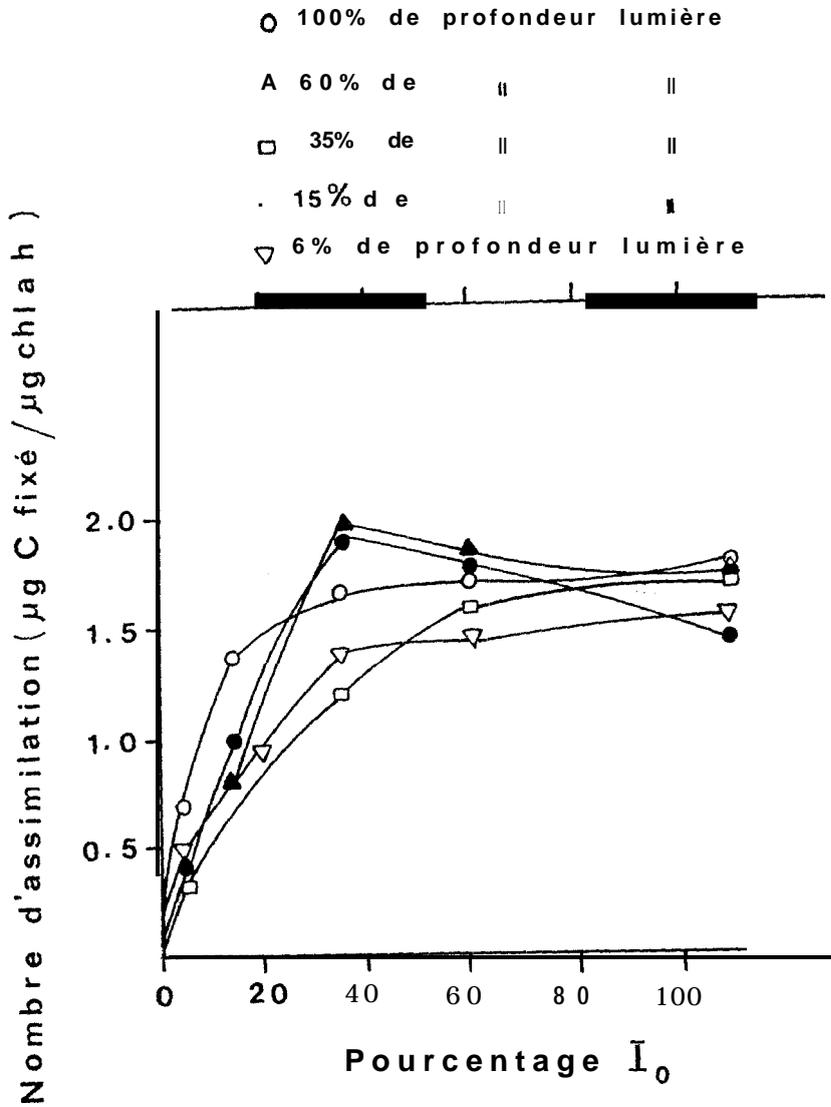
LEGE NO E

Figure 5.- Courbe P vs I pour du phytoplancton pris à différentes profondeurs de lumière pendant le début de l'hiver à New York Bight (FALKOWSKI, 1981).

Par la mise en évidence de la relation de proportionalité entre les variations diurnes de la lumière et la périodicité journalière du rapport carbone sur chlorophylle ou du nombre d'assimilation, FALKOWSKI (1975) a montré la limitation de la production du phytoplancton par l'intensité lumineuse.

Ses travaux dans le "New York Bight" (FALKOWSKI, 1981) révèlent que le nombre d'assimilation est maximal à 40 % de lumière (fig. 5a) et diminue ou se stabilise au-delà, quelle que soit la profondeur à laquelle l'échantillon a été prélevé. Ce résultat met en évidence deux propriétés importantes de la relation lumière-assimilation du carbone dans une eau mélangée :

- le comportement d'un échantillon soumis à la lumière est indépendant de son origine ;
- une très grande intensité lumineuse n'est pas bénéfique à la croissance du phytoplancton.

Cette dernière remarque a été appuyée par les travaux de LEWIS et SMITH (1983) qui montrent que la relation lumière-photosynthèse n'est pas linéaire et que la photosynthèse n'augmente plus au-delà d'une certaine irradianse.

Par contre dans les eaux stratifiées, les échantillons provenant des zones de faible luminosité sont caractérisés par une faible assimilation du carbone et une inhibition par les fortes intensités lumineuses tandis que les échantillons de surface ont des caractéristiques opposées (fig. 5b).

La photoadaptabilité du phytoplancton est directement liée aux taux de mélange des eaux (LEWIS et al., 1984), d'où le comportement identique des organismes phytoplanctoniques dans l'ensemble de la couche d'eau mélangée. Malgré un bon comportement à des intensités lumineuses supérieures, ces organismes ont le même maximum d'assimilation du carbone que ceux des zones mal éclairées dans les eaux stratifiées lequel est plus faible (PLATT et JASSBY, 1976). La plupart des travaux sur le rôle de la lumière comme facteur limitant de la croissance du phytoplancton mettent, en cause la forte illumination (BANNISTER, 1974 ; PLATT et JASSBY, 1976 ; FALKOWSKI, 1981), la faible luminosité n'étant presque jamais l'objet d'un tel phénomène.

Les travaux de SOURNIA (1981) mettent en évidence l'existence de certaines espèces de phytoplancton qui se développent à l'ombre, ce qui explique probablement qu'il n'y ait presque pas de limitation aux faibles luminosités.

Cependant, POST et al. (1984) signalent que la cinétique de photoadaptation du phytoplancton est fonction de l'espèce présente, donc la résistance à de très fortes ou de très faibles luminosités dépendrait aussi de l'espèce. La lumière peut agir également par voies indirectes pour limiter le phytoplancton. HIPKIN et al. (1983) ont constaté que dans certaines conditions, le nitrate devient limitant sous l'influence de la lumière.

1. 3. TURBULENCE DE L'EAU

Dans les lacs et les océans, les populations phytoplanctoniques sont soumises à divers mouvements dus aux déplacements verticaux ou horizontaux de la colonne d'eau, induits par la turbulence du fluide.

Cette situation conditionne la structure hydrologique du milieu aboutissant à une stratification ou un mélange des couches d'eau.

Les mouvements de l'eau limitent la croissance du phytoplancton en agissant sur la distribution de la lumière ou/et des nutriments (PERRY et al., 1983 ; FALKOWSKI, 1983 ; VENRICK, 1984 ; LEWIS et al., 1984 ; POST et al., 1984 ; ABBOTT et al., 1984).

Les travaux sur les relations entre la photoadaptabilité du phytoplancton et le mélange vertical (FALKOWSKI, 1983), ont mis en évidence l'import-

tance du rôle que joue ce phénomène dans la régulation de la production primaire. Ce rôle se traduit surtout par l'effet produit par les mouvements verticaux sur la répartition de l'intensité lumineuse le long de la couche d'eau et le comportement du phytoplancton vis-à-vis de ces variations induites.

Cette théorie est confirmée par les travaux de LEWIS et al. (1984) qui donnent un modèle définissant la relation photoadaptabilité du phytoplancton et mélange vertical, laquelle traduit l'importance des mouvements verticaux.

Ce modèle définit le coefficient de la diffusion verticale de la turbulence

$$K_v = l^2 (1 - e^{-ksl})$$

à partir du taux de photoadaptabilité de la profondeur de la couche homogène l et du taux d'atténuation de l'irradiance s .

FALKOWSKI (1983) a également montré qu'à petite échelle, on peut comprendre le phénomène de turbulence à partir des caractéristiques physiologiques du phytoplancton. Ainsi l'état physiologique agirait aussi sur la photoadaptabilité selon la relation définie par le modèle de LEWIS et al. (1984). Il est à noter que cette conclusion met en évidence une insuffisance du modèle de LEWIS et al. (1984) qui se focalise sur la seule distribution des propriétés photoadaptatives et néglige les variations des paramètres qui conditionnent la production primaire, comme l'état physiologique des cellules.

La structure hydrologique, principalement le phénomène de mélange, diminue le taux d'adaptation du phytoplancton aux fortes intensités lumineuses en le faisant passer de façon cyclique de l'ombre à la lumière (POST et al. 1984). Cette interprétation de la diminution de la photoadaptabilité du phytoplancton est en accord avec les résultats de FALKOWSKI (1981) qui montrent que les organismes de la couche mélangée ont des nombres d'assimilation inférieurs à ceux des couches superficielles dans les eaux stratifiées. Outre la limitation par la lumière, le phytoplancton des couches mélangées peut être perturbé dans sa croissance par la déficience en nutriments (PERRY et al., 1984), ces derniers étant peu concentrés dans cette zone (VENRICK, 1984).

Les travaux de ABBOT et al. (1984) ont montré que ces deux théories de la limitation du phytoplancton par la structure hydrologique sont valables. Ils en conclurent que le maximum profond de chlorophylle est régulé par la lumière et les flux de nitrate dépendants des mouvements de l'eau, lesquels mouvements agissent sur leur disponibilité.

2. FACTEURS CHIMIQUES LIMITANTS DU PHYTOPLANCTON

Certains composés chimiques, naturels du milieu aquatique peuvent limiter les populations phytoplanctoniques par leur concentration.

Tous les auteurs qui se sont penchés sur l'étude des facteurs chimiques des eaux naturelles, ont défini un certain nombre d'éléments qui sont déterminants pour le phytoplancton. THOMAS (1966) affirme que parmi les nutriments des plantes, le phosphore, l'azote et probablement la silice, les métaux et les vitamines à l'état de trace sont les plus importants pour la production du phytoplancton marin.

Dans les lacs arctiques de l'Alaska, les facteurs chimiques limitants du phytoplancton ont été définis comme étant : la nitrate, le magnésium et dans une moindre mesure le phosphate (GOLDMAN, 1960, 1972).

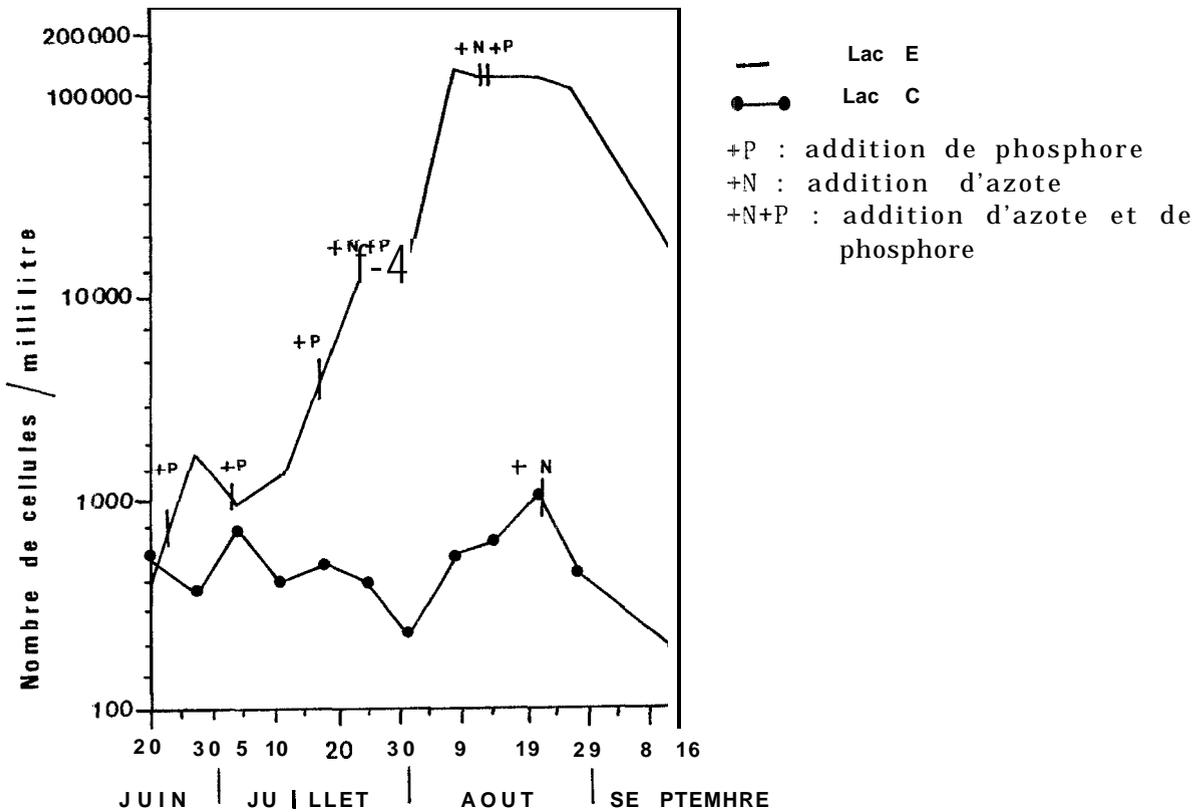


Figure 6. - Concentration en phytoplancton pendant juin, juillet, août et septembre 1980 (Mc COY, 1983).



Figure 7.- *Dunaliella primolecta* (A) et *Chlorella stigmatophora* B : effet du manque d'azote sur l'activité de la nitrate réductase.

KALFF (1971) a défini les mêmes facteurs limitants que GOLDMAN (1960, 1972) ainsi que certains éléments à l'état de trace et les facteurs de croissance comme la vitamine B12.

2.1. LE PHOSPHORE

THOMAS (1966) estime que le phosphore est étudié dans toutes les campagnes océanographiques pour la facilité de dosage de sa forme inorganique mais aussi pour servir comme index de la disponibilité des éléments nutritifs des masses d'eau.

A certaines concentrations le phosphore limite la croissance du phytoplancton : la diatomée *Asterionella japonica* est limitée à 0,25 $\mu\text{atg/l}$ de phosphore (GOLDBERG et al., 1951) ; la dinoflagellée *Gymnodium simplex* ne croît plus à 0,05 $\mu\text{atg/l}$ de phosphore (Mc COY, 1983).

Ainsi, on observe que la concentration limite de la production du phytoplancton varie selon l'espèce en présence, chaque population ayant ses besoins propres.

De ce fait, il serait utopique de vouloir généraliser la concentration limite d'un facteur chimique (Mc ALLISTER et al., 1960). La limitation de la production du phytoplancton par le phosphore a été démontrée dans de nombreux lacs (Mc COY, 1983 ; CHOW-FRASER et DUTHIE, 1983 ; STOCKNER et SHORTREED, 1985). Ces auteurs ont abordé le problème avec différentes méthodes :

- CHOW-FRASER et DUTHIE (1983) ont utilisé l'absorption du $^{32}\text{Phosphore}$ qui mieux que le phosphore ambiant a permis la mise en évidence de la période de limitation. En effet, par l'absorption du $^{32}\text{Phosphore}$ on arrive à démontrer que la limitation par le phosphore s'effectue pendant la majeure partie de l'été, alors qu'avec les analyses du phosphore total et du phosphore réactif soluble, on n'arrive qu'à déterminer des périodes probables de limitation vers la fin de l'été. Cette différence vient du fait que la détermination de la demande en phosphore par l'assimilation du phosphore 32 augmente la sensibilité alors qu'il est plutôt difficile d'interpréter les résultats obtenus à partir des analyses du phosphore surtout quand il y a une grande concentration dans le milieu comme c'est le cas en mi-juillet.

- Mc COY (1983) ainsi que STOCKNER et SHORTREED (1985) ont utilisé les bio-essais d'abord sur cultures d'algues pures, ensuite dans les lacs pour déterminer la limitation par le phosphore. L'avantage de leur méthode est qu'elle donne des résultats *in situ*. Leurs travaux ont démontré que le phosphore conditionne la production primaire dans ces lacs : son addition permet d'augmenter la croissance du phytoplancton. Ils ont également montré que l'accessibilité de l'azote détermine cette augmentation (fig. 6).

RILEY et PREPAS (1985) indiquent que le phosphore est généralement limitant dans les lacs tempérés.

La limitation par le phosphore augmente le rapport azote sur phosphore qui devient supérieur à 10/1 valeur maximale en eau naturelle (MYERS et IVERSON, 1981). Cette augmentation du rapport correspond à une inhibition de l'assimilation du nitrate par le phosphate (TERRY, 1982).

STOCKNER et SHORTREED (1985) ont observé un rapport carbone sur azote sur phosphore (C/N/P) de 152/20/1 dans les lacs, ce qui indique une grande déficience en phosphore. BIENFANG et HARRISSON (1984) ont montré que la limitation par le phosphore entraîne une augmentation du taux de sédimentation dans les eaux tempérées surtout pour les diatomées centriques ; dans les eaux

tropicales, l'augmentation du taux de sédimentation est moindre. Une telle situation provoque une diminution de la population phytoplanctonique de la masse d'eau. Ces résultats concordent avec ceux de **PARSLOW et al. (1984)** qui ont observé la cessation de la division cellulaire après 48 heures de manque en phosphore dans le Nord-Est Pacifique. Dans les eaux oligotrophes, le phosphate est rapidement recyclé (**PARSLOW et al., 1984**). Dans les eaux mélangées des lacs, le phosphore total **recyclé augmente** la concentration en phosphore dans le milieu et évite la limitation par ce dernier (**RILEY et PREPAS, 1985**).

2.2. L'AZOTE

Dans les eaux naturelles, on retrouve l'azote sous quatre formes : l'urée, le nitrite, le nitrate et l'ammoniac.

Le phytoplancton utilise outre l'azote gazeux [algues bleue-vertes), ces quatre sources azotées selon leur **disponibilité et la facilité de leur assimilation**.

L'assimilation des nutriments azotés a fait l'objet de nombreux travaux (**FALKOWSKI et STONE, 1975 ; SLAWYK et al., 1978 ; TERRY, 1982 ; PARSLOW et al., 1984 ; HARRISON et al., 1983 ; CARPENTER et DUNHAM, 1985**). Certains d'entre eux ont montré que l'ammoniac est **absorbé préférentiellement** par le phytoplancton (**HARRISON et al., 1983 ; CARPENTER et DUNHAM, 1985**).

L'urée est une source azotée de remplacement qu'utilise le phytoplancton dans les eaux profondes, sombres où l'activité de la nitrate réductase est réduite.

Le nitrite est présent dans l'eau en faible quantité (**THOMAS, 1966**). De ce fait, il représente une source azotée mineure. Des maxima de nitrites ont été observés dans les couches subsurface. Ainsi, en dehors de l'ammoniac, le nitrate est la source azotée la plus utilisée par le phytoplancton. En outre, c'est la source azotée la plus représentative (**78 % de l'azote** annuellement disponible d'après **CARPENTER et DUNHAM, 1985**).

De ce fait, le nitrate joue un rôle de premier ordre dans la production primaire et peut même limiter la croissance du phytoplancton dans certaines conditions. Cette limitation s'effectue par **blocage** de la production primaire. L'assimilation du nitrate par le phytoplancton présente certaines difficultés : il a été démontré qu'il existe une certaine compétition entre l'assimilation du nitrate et la fixation du carbone **particulaire** pour l'utilisation de l'ATP comme source d'énergie (**FALKOWSKI, 1975 ; SLAWYK et al., 1978**).

TERRY (1982) a mis en évidence une **interinhibition** entre le nitrate et le phosphate dans leur cinétique d'assimilation. De même, **CARPENTER et DUNHAM (1985)** ont montré qu'il y a une inhibition de l'assimilation du nitrate par l'ammoniac.

Ainsi, outre sa disponibilité quantitative dans le milieu, le nitrate peut devenir limitant du fait d'une inhibition de son assimilation.

La limitation par le nitrate est un phénomène courant (**BERLAND et al., 1980**) que de nombreux auteurs ont essayé de démontrer. Certains ont **utilisé des tests biologiques** qui consistent à évaluer la croissance des algues dans des eaux enrichies en comparaison avec celle des mêmes **algues** dans leur milieu initial (**MAESTRINI et KOSSUT, 1981 ; Mc COY, 1983 ; WURSTBAUGH et HORNE 1983 ; STOCKNER et SHORTREED, 1985**). Cette méthode permet de déterminer la limitation par l'élément en éliminant les autres dont les concentrations ne peuvent être limitantes. D'autres utilisent des méthodes descriptives avec des modèles mathématiques permettant de déterminer la limitation (**HARRISON et DAVIS, 1977 ; PARSLOW et al., 1984**). Ces méthodes descriptives utilisent les

variations temporelles des éléments et de la biomasse et les taux d'assimilation pour déterminer l'élément limitant.

BERLAND et al. (1980) ont passé en revue de nombreux travaux qui ont démontré que le nitrate est le premier élément limitant de la production primaire surtout en mer et dans les eaux océaniques.

Mc COY (1983) ainsi que STOCKNER et SHORTREED (1985) ont démontré la limitation du phytoplancton par le nitrate dans les lacs de l'Alaska et en Colombie britannique (fig. 6 et 7).

WURTSBAUGH et HORNE (1983) ont montré la limitation des algues bleu-vertes par le nitrate dont la présence empêche la fixation de l'azote atmosphérique, ce qui bloque ainsi la principale source azotée pour ces organismes.

MAESTRINI et KOSSUT (1981) ont démontré la limitation de la production primaire par le nitrate en Méditerranée en utilisant des sacs à dialyse et les bioessais. PARLOW et al. (1984) ont démontré la même chose avec la diatomée *Thalassiosira pseudonana* provenant du Pacifique.

De même HARRISON et DAVIS (1977) ont observé le même phénomène à partir des taux d'assimilation du nitrate par les organismes phytoplanctoniques. Les travaux de BIENFANG et HARRISON (1984) ainsi que ceux de HYPKIN et al. (1983) sur les effets de la limitation par les nitrates respectivement sur les taux de sédimentation du phytoplancton et sur l'activité de la nitrate réductase confirment l'existence de ce phénomène.

2.3. LA SILICE

Le silicium n'est pas un composant de la matière vivante mais un constituant essentiel des squelettes de divers organismes marins dont une partie du phytoplancton notamment les diatomées dont il forme les frustules (IVANOFF, 1972).

La silice est contenue en faibles quantités dans les eaux océaniques normales (SCHINK et GUINASSO, 1975) ; ceci, combiné à leur faible solubilité, fait que cet élément est parfois limitatif de la croissance du phytoplancton. Ce dernier critère semble la principale cause de déficience et le nombre de travaux qui y ont été consacrés est édifiant quant à l'importance de son rôle. La solubilité de la silice contenue dans les frustules des diatomées varie selon l'espèce, l'âge de l'organisme et la concentration des sels de sodium, calcium et magnésium présents (KAMATANI, 1971). Mc CORMICK et TARAPCHAK (1984) attribuent aux facteurs physiques de transport des masses d'eau le rôle principal dans la variabilité de la régénération des nutriments notamment de celle des silicates. De même SCHINK et GUINASSO (1975) jugent la structure hydrologique, comme responsable de la distribution des silicates le long des couches d'eau.

Ainsi, pour plusieurs raisons, la concentration en silicium dissout peut devenir trop faible en mer et ainsi bloquer la croissance du phytoplancton, notamment celle des diatomées (KATAMANI et TAKANO, 1984). Le phénomène de limitation de la croissance des diatomées par le silicium dissout a été démontré par de nombreux auteurs et à différents endroits : THOMAS et DODSON (1975) l'ont prouvé dans le Nord-Est de l'océan Pacifique en utilisant la méthode de perturbation et la comparaison des vitesses d'assimilation du silicium dissout dans les cultures de diatomées.

PARLOW et al., (1984) ont également démontré ce phénomène au même endroit après enrichissement des milieux de culture et comparaison des taux d'assimilation en cas de manque et après enrichissement.

HARRISON et DAVIS (1977) ont utilisé la même méthode dans l'upwelling du Nord-Ouest africain.

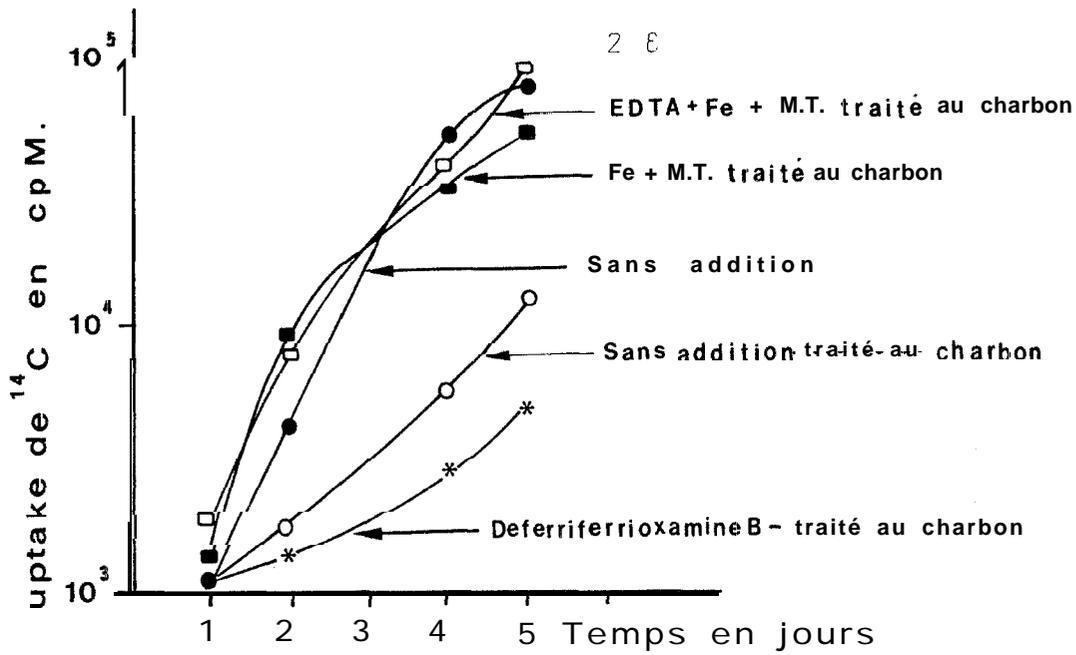


Figure 8.- Effet des métaux et chelators dans la croissance du phyto-
plancton dans de l'eau de 15 m filtré sur charbon de bois
(BARBER et. al., 1971).

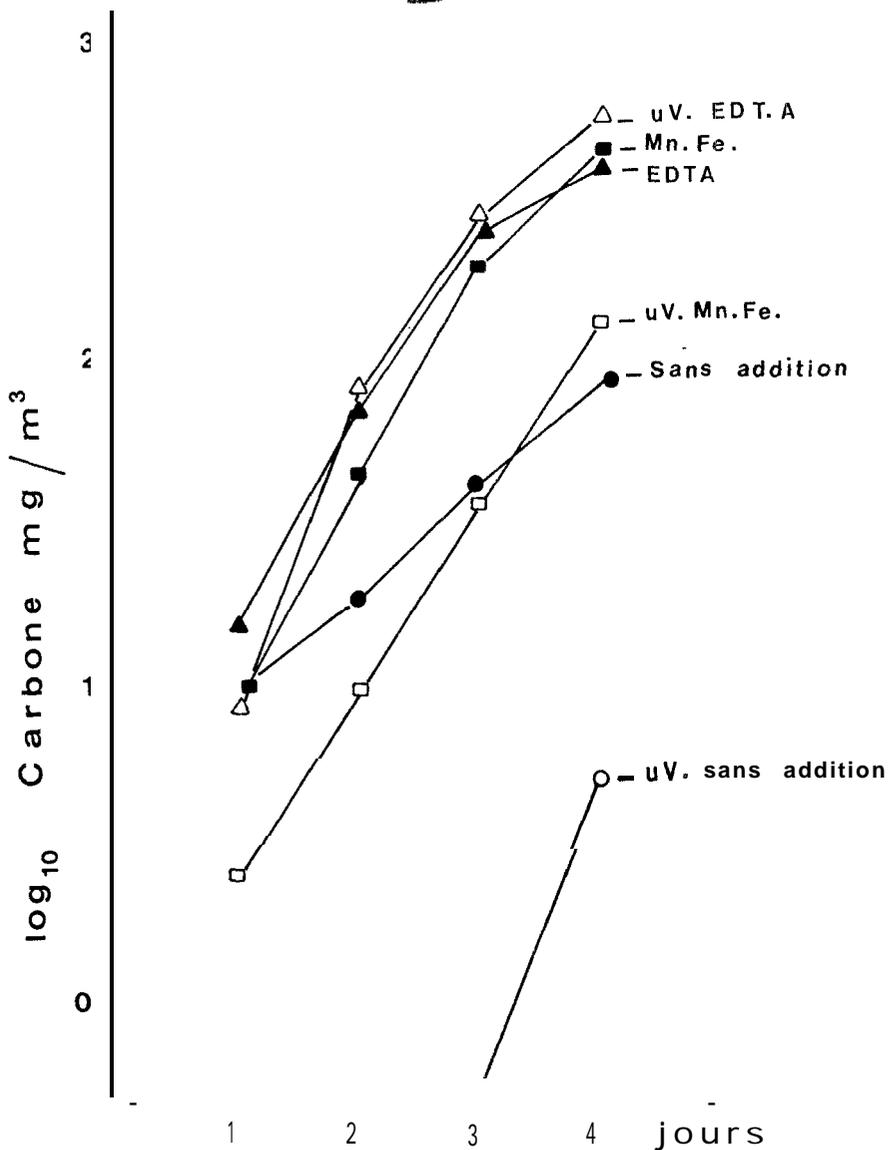


Figure 9.- L'effet du transport organique via la photoxydation UV
et l'enrichissement en EDTA, Fe et Mn sur la croissance
du phyto- plancton (BARBER, 1973).

KAMATANI et TAKANO (1984) ont observé une limitation des diatomées par les silicates dans la baie de TOKYO en étudiant le recyclage et la distribution de cet élément dans cette zone à différentes périodes de l'année. De même, BAKKER et DEVRIES (1984) ont mis en évidence la limitation des diatomées par les silicates dans le lac Grevelingen en étudiant la disponibilité de cet élément selon différentes structures hydrologiques.

Selon WERNER (1977), la limitation des diatomées par la silice s'explique par la cessation de la division cellulaire, les frustules ne pouvant être complétées.

Les travaux de BIENFANG et HARRISON (1984) font état d'une stabilisation du nombre de cellules en cas de manque en silicates et appuient ainsi la théorie de WERNER (1977). De plus, ils ont constaté une forte augmentation du taux de sédimentation des diatomées, ce qui contribue à aggraver l'effet sur la croissance en diminuant encore la concentration en diatomées de la couche d'eau considérée.

2.4. LES ELEMENTS EN ETAT DE TRACE

Les milieux marins contiennent différents métaux à des concentrations variant entre 1 mg par kilogramme et 10^{-10} mg par kilogramme d'eau (IVANOFF, 1972). Mais malgré leur faible concentration dans l'eau naturelle, ces métaux jouent un rôle important dans la production primaire et certains d'entre eux arrivent même à limiter la croissance du phytoplancton. En outre, les eaux naturelles contiennent des complexants organiques qui semblent jouer un rôle important dans la disponibilité et la toxicité de ces métaux (BARBER et al., 1971 ; BARBER, 1973). BARBER et RYTHER (1969) ont mis en évidence l'importance des complexants organiques en montrant qu'ils limitent la croissance du phytoplancton dans les eaux nouvellement upwellées du Nord-Est de l'océan Pacifique. En utilisant la technique des enrichissements, BARBER et al., (1971) ont montré que les métaux sont responsables de la réduction de la **croissance** du phytoplancton dans l'upwelling côtier du Pérou (fig. 8). Leurs résultats ont montré également que l'addition du charbon de bois pour éliminer les solutés organiques ne diminue pas la production, ce qui indique que les complexants ne sont pas limitants dans ce cas.

Les travaux de BARBER (1973) ont éclairci certains points liés à la limitation du phytoplancton par les complexants organiques. Ils ont montré que si l'ajout de métaux sans complexant augmente la croissance, c'est parce que le phytoplancton substitue les métaux présents par ceux **ajoutés** qui sont plus disponibles du fait que les métaux nouvellement dissous sont plus disponibles que ceux d'une vieille solution. Ceci explique l'augmentation de la croissance du phytoplancton en cas d'addition de **complexant EDTA*** car ce dernier augmente la disponibilité des métaux (fig. 9).

Dans le lac Clear de Californie, WLJRSTBAUGH et HORNE (1983) ont mis en évidence le blocage de la fixation de l'azote atmosphérique par les algues bleu-vertes dû à un manque de **fer**. Ils ont utilisé les bioessais et la méthode par enrichissements pour montrer l'effet limitant du fer qui agit par aggravation de l'effet de l'azote et diminue ainsi la croissance du phytoplancton.

Outre la limitation par absence de certains métaux, le phytoplancton peut également être bloqué dans sa croissance par un effet toxique des **métaux**.

*EDTA :

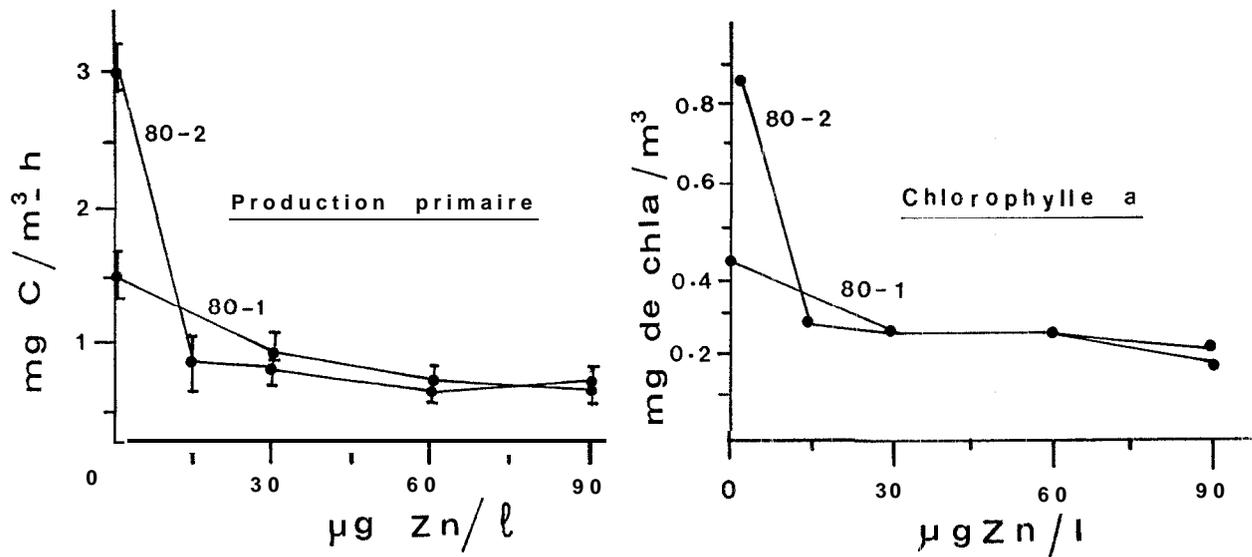


Figure 10.- Production primaire et concentration de chlorophylle "a" en relation avec les concentrations de zinc ajoutées dans l'eau: première expérience dose-réponse (80-1) et deuxième (80-2). D'après MARSHALL et al. (1983).

EIDE et al., (1979) ont montré que les métaux lourds sont toxiques pour le **phytoplancton**, réduisant la production pour les organismes les plus tolérants et tuant les plus sensibles. Ces résultats sont en accord avec ceux de MARSHALL et al., (1983) qui ont montré que le zinc est très toxique pour le **phytoplancton** et qu'une faible concentration en zinc réduit significativement la production primaire (fig. 10).

C O N C L U S I O N G É N É R A L E

Comme premier maillon de la chaîne alimentaire des milieux aquatiques, le phytoplancton constitue la base de tout l'écosystème.

En production primaire, le phytoplancton est l'unique constituant. Au niveau du zooplancton, son rôle d'aliment explique son importance, d'où également son intérêt pour les poissons.

De ce fait, apparaît l'importance du développement phytoplanctonique pour la compréhension de l'ensemble des mécanismes de production qui ont lieu en mer.

La revue bibliographique sur les facteurs estimatifs de la biomasse phytoplanctonique a permis de désigner la chlorophylle comme meilleur estimateur de cette biomasse :

- d'une part par la facilité et la rapidité de son dosage par rapport aux autres estimateurs

- d'autre part, grâce au nombre de renseignements qu'elle peut fournir, seule ou combinée avec d'autres estimateurs sur la quantité et l'état physiologique du phytoplancton.

De plus, comparée aux autres estimateurs, comme l'ATP ou les matières particulaires, la chlorophylle est plus spécifique du phytoplancton, les autres étant des composants de la plupart des organismes vivants végétaux ou animaux,

Cependant, les rapports entre estimateurs sont très intéressants, d'où l'utilisation des matières particulaires en dehors de la chlorophylle.

Organisme autotrophe, le phytoplancton utilise les éléments naturels de l'eau et la lumière pour synthétiser ce dont il a besoin. De ce fait, il épuise les éléments nutritifs de l'eau par laquelle il est approvisionné en partie par les phénomènes d'enrichissement et pour le reste par la reminéralisation des matières organiques.

En général, la limitation du phytoplancton résulte de l'action combinée de deux ou plusieurs facteurs physico-chimiques qui l'obligent à trouver un endroit optimum pour sa croissance (voir fig. 2).

Cependant, des phénomènes biologiques comme le broutage ou la sédimentation peuvent également intervenir dans ce processus.

Ainsi, la connaissance des facteurs limitants d'une biomasse phytoplanctonique devraient permettre de prévoir le gradient spatio-temporel des populations présentes.

Le travail effectué dans ce mémoire nous permet donc d'avoir une meilleure approche pour le programme "mécanismes de production dans les eaux sénégalaises", en nous orientant :

- d'une part sur les éléments physico-chimiques limitants de la production primaire que nous devons étudier notamment les sels nutritifs majeurs (nitrate, phosphate, silicate),

- d'autre part sur les méthodes à utiliser pour la détermination de cette biomasse.

B I B L I O G R A P H I E

- AARONSON (S.), 1978.- Excretion of organic matter by phytoplankton in vitro
Limnol.Oceanogr. 23/4 : 838.
- ABBOT, MARK (R.), KENNETH (L.D.), THOMAS (M.P.), PETER (J.R.), ROBERT (C.R.)
and GOLDMAN (C.R.), 1984.- Mixing and the dynamics of the deep chloro-
phyll maximum in Lake TAHOE. Limnol. Oceanogr. 29/4 : 862-872.
- ANTIA (N.J.), Mc ALLISTER , PARSONS (T.R.), STEPHENS (K.), STRICKLAND (J.D.H.),
1963.- Further measurements of primary production using a large plastic
sphere. Limnol. Oceanogr. 8 : 166-183.
- ARMSTRONG (F.A.), STEARNS (C.R.) and STRICKLAND (J.D.H.), 1967.- The measure-
ment of upwelling and subsequent biological processes by means of a tech-
nicon autoanalyser and associated equipment. Deep Sea Res. 14 : 381-389.
- ARTHUR (C.R.) and RIGLER (F.H.), 1967.- A possible source of error in ¹⁴C me-
thod for measuring primary productivity. Limnol. Oceanogr. 12 : 121-124.
- BAKKER (C.), DE VRIES (I.), 1984.- Phytoplankton and nutrient dynamics in
saline lake Grevelingen (S W.Netherlands) under difierent hydrodynamical
conditions in 1978-1980.
- BANNISTER (I.T.), 1974.- Production equations in terms of chlorophylle concen-
tration quantum yield and upper limit to production. Limnol Oceanogr.
. 19/1 : 1-12.
- BANNISTER (I.T.) and LAWS (E.A.), 1980.- Modeling phytoplankton carbon metabo-
lism. In: Primary Productivity in the Sea : 243-246. Ed. by P.G. FALKOWSKI
New York : Plenum-Press.
- BANSE (K.), 1977.- Determining the carbon to chlorophyll ratio of natural
phytoplankton. Mar.Biol. 41/3 : 199.
- BARBER (R.T.) and RYTHER (J.H.), 1969.- Factors affecting primary production
in the Cromwell Current upwelling. J. exp. mar. Biol. Ecol. 3/2 : 191-199.
- BARBER (R.T.), DUGDALE (R.C.), MacISAAC (J.J.) and SMITH (R.L.), 1971.- Varia-
tions in phytoplankton growth associated with the source and conditioning
of upwelling water. Inv. Pesq. 35/1 : 171-193.
- BARBER (R.T.), 1973.- Organic ligands and phytoplankton growth in nutrient-rich
Sea water. In: Trace Metals and Metal-Organic interactions in Natural Waters.
Copyright. Ann Arbor Sci. Publishers.
- BAUNDOIN (M.F.) and SCOPPA (P.).- 1971.- Fluorometric determination of chlo-
rophyll "a" in the presence of pheopigments : effect of the half value
width of the excitation beam. Mar. Biol. 10/1 : 66-69.
- BEARDALL (J.) and MORRIS (I.), 1976.- The concept of light intensity adapta-
tion in marine phytoplankton : some experiments with *phaedactylum tricor-
nutum* Mar. Biol. 37 : 377-387.
- BEERS (J.R.) and STEWART , 1969.- The vertical distribution of microzooplank-
ton and some ecological observations. J. Cons. perm. int. explor. Mer.
33/1 : 30-44.

- BEERS (J.R.), KNOX (C.) and STRICKLAND (J.D.H.), 1970.- Permanent records of plankton samples using holography. *Limnol. Oceanogr.* 15 : 987-990.
- BERLAND (B.R.), BONIN (D.J.) et MAESTRINI (S.Y.), 1980.- Azote on phosphore ? Considerations sur le "Paradoxe nutritionnel" de la Mer Méditerranée-
Oceano Acta 3 : 135-141.
- BIENFANG (P.K.) and HARRISON (P.-J.), 1984.- Sinking; rate response of natural assemblages of temperate and subtropical phytoplankton to nutrient depletion. *Mar. Biol.* 83/3 : 293-300.
- BLASCO (D.), 1973.- Estudios de las variaciones de la relación fluorescencia in vivo - clorofila "a", y su aplicación en oceanografía. *Inv. pesq.* 37/3 : 533-556.
- BLASCO (D.), PACKARD (T.T.) and GARFIELD (P.C.), 1982.- Size dependence of growth rate, respiratory electron transport system activity and chemical composition in marine diatoms in the laboratory. *J. Phycol.* 18/1 : 58-63.
- BOTO (K.G.), BUNT (J.S.), 1978.- Selective excitation fluorometry for the determination of chlorophyll and pheophytins. *Anal. Chem.* 50/3 : 392-395.
- BROCK (T.D.), 1976.- Use of fluorescence microscopy for quantifying phytoplankton, especially filamentous blue green algae. *Notes* : 158-161.
- CARPENTER (E.J.) and DUNHAM (S.), 1985.- Nitrogenous nutrient uptake, primary production and species composition of phytoplankton in the Carmans River estuary. Long Island. New York. *Limnol. Oceanogr.* 30/3 : 513-526.
- CHAN (A.T.), 1980.- Comparative physiological study of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. 2. Relationship between photosynthesis, growth and carbon/chlorophyll "a" ratio. *J. Phycol.* 16 : 428-432.
- CHEVRIN (M.B.), 1978.- Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coastal copepods. *Mar. Biol.* 49 : 265-275.
- CHOW-FRASER (P.) and DUTHIE (H.C.), 1983.- Assessment of phosphorus limitation in an oligotrophic lake using radio phosphorus uptake kinetics. *Can. J. Fish. aquat. sci.* 40/6 : 817-821.
- COLEBROOK (J.M.), 1984.- Continuous plankton records : relationships between species of phytoplankton and zooplankton in the seasonal cycle. *Mar. Biol.* 83 : 313-323.
- COSTE (B.), GOSTAN (J.) et MINAS (H.J.), 1972.- Influence des conditions hivernales sur les productions phyto et zooplanctoniques en Méditerranée Nord-occidentale. 1. Structures hydrologiques et distribution des sels nutritifs. *Mar. Biol.* 16 : 320-348.
- CULLEN (J.J.) and EPPLEY (R.W.), 1981.- Chlorophyll maximum layers of the southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanol. Acta* 4/1 : 23-32.
- CURL (J.H.) and SMALL (L.F.), 1965.- Variations in photosynthetic assimilation ratios in natural marine phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.* 10(suppl.) : R67-R73.

- CURRIE (R.I.), 1962.- Pigments in zooplankton **faeces**. Nature 193 : 956-957.
- CUSHING (D.M.), 1962.- Patchiness. In. Rapp. p,v. Reuni Cons. Perm. Int. Expl. Mer, 153 : 152-164.
- DOTY, OGURI, 1958.- Primary production patterns in enriched **areas**. Proc. 9th Pac. Sci. Congr. : 94-97.
- DUFOUR (P.), 1972.- Contribution à la connaissance des possibilités et limites de la méthode de dosage des pigments du phytoplancton. ORSTOM, Doc. Sci. Centre de Pointe Noire 24 : 1-25.
- DUGDALE (R.C.) and GOERING (J.J.), 1967.- Uptake of new and regenerated forms of **nitrogen** in primary productivity. Limnol. Oceanogr. 12 : 196-206.
- EIDE (T.), JENSEN (A.) and MELSOM (S.), 1979.- Application of in **situ** cage cultures of phytoplankton for monitoring heavy metal pollution in two Norwegian fjords. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 37 : 271-226.
- EL-SAYED (S.Z.) and LEE (B.D.), 1963.- Evaluation of an automatic technique for counting unicellular organisms. J. Mar. Res. 21 : 51-73.
- EPPLEY (R.W.), 1968.- An incubation method for estimating the **carbon** content of phytoplankton in natural samples. Limnol. Oceanogr. 13/4 : 574-582.
- EPPLEY (R.W.), 1972.- Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fish. Bull. 70/4 : 1063-1085.
- EPPLEY (R.W.), 1980.- Estimating phytoplankton growth rates in the central oligotrophic **oceans**. In: **Primary Productivity in the sea** : 231-242. ed. by P.G. FALKOWSKI New York. Plenum Press.
- ESKINS (K.), SCHOFIELD (C.R.) and DUTTON (H.J.), 1977.- High-performance liquid chromatography of plant pigments. J. chromatogr. 135 : 217-220.
- EVANS (N.), GAMES (D.E.), JACKSON (A.K.) and MATLIN (S.A.), 1975.- Applications of high-pressure liquid chromatography and field desorption mass **spectrometry** in studies of natural porphyrins and **chlorophyll** derivatives. J. chromatogr. 115 : 333-345.
- FALKOWSKI (P.G.), 1975.- Nitrate uptake in marine phytoplankton : **comparison** of half saturation constants from seven species. Limnol. Oceanogr. 20/3 : 412.
- FALKOWSKI (P.G.) and STONE (D.P.), 1975.- Nitrate uptake in Marine **Phytoplankton** : Energie sources and the interaction with **carbon** fixation. Mar. Biol. 32/1 : 77-84.
- FALKOWSKI (P.G.), 1980.- Light-shade adaptation in marine phytoplankton. In : Primary productivity in the **sea**. P.G. FALKOWSKI, ed. Plenum-Press. New York 513 P
- FALKOWSKI (P.G.), 1981.- Light-shade adaptation and assimilation numbers. J. Plankton Res. 3/2 : 203-216.
- FALKOWSKI (P.G.), 1983.- Light-shade adaptation and vertical mixing of marine plankton : A comparative **field** study. J. Mar. Res. 41/2 : 215-237.

- FAUST (M.A.) and CORREL (D.L.), 1976.- Comparison of bacterial and algal utilization of orthophosphate in an estuarine environment. *Mar. Biol.* 34/2: 151-162.
- FIALA, 1978.- A.T.P. In : *Phytoplankton : biomasse, production, numération et culture* ed. par Guy Jacques : 35-41.
- FLEMER (D.A.), 1969.- Continuous measurement of in vivo chlorophyll of a dinoflagellate bloom in Chesapeake Bay. *Ches. Sci.* 10 : 99-103.
- GIBBS (C.F.), 1979.- Chlorophyll "b" interference in the fluorometric determination of chlorophyll "a" and pheopigments. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 30 : 597-606.
- GIESKES (V.B.), 1973.- Unreliability of ^{14}C method-Limnol. Oceanogr. 18/3 : 494-495.
- GIESKES (W.W.C.), KRAAY (G.W.) and BAARS (M.A.), 1979.- Current ^{14}C methods for measuring primary production gross underestimates in oceanic waters *Neth. J. Sea. Res.* 13 : 58-78.
- GIESKES (W.W.), KRAAY (G.W.), 1983.- Unknown chlorophyll derivatives in the North Sea and the tropical Atlantic Ocean revealed by HPLC analysis. *Limnol. Oceanogr.* 28/4 : 757-786.
- GLIBERT (P.M.), GOLDMAN (J.C.) and CARPENTER (E.J.), 1982.- Seasonal variations in the utilization of ammonium and nitrate by phytoplankton in Vineyard sound. Massachusetts U.S.A. *Mar. Biol.* 70 : 237-249.
- GLIBERT (P.M.), LIPSCHULTZ (F.), McCARTHY (J.U.) and ALTABET (M.A.), 1982.- Isotope dilution models of uptake and remineralisation of ammonium by marine plankton. *Limnol. Oceanogr.* 27 : 639-650.
- GOLDBERG (E.D.), WALKER (T.J.) and WHISENAND (A.), 1951.- Phosphate utilization by diatoms. *Biol. Bull.* 101 : 274-284.
- GOLDMAN (C.R.), 1960.- Primary productivity and limiting factors in three lakes of Alaska Peninsula. *Ecol. Monogr.* 30 : 210-230.
- GOLDMAN (C.R.), 1972.- The role of minor nutrients in limiting the productivity of aquatic ecosystems. In : *Nutrients and Eutrophication*, Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp. 1 : 21-38.
- GOLDMAN (J.C.), 1980.- Physiological processes, nutrient availability and the concept of relative growth rate in marine phytoplankton ecology. In : *Primary Productivity in the sea*, P.G. FALKOWSKI. Plenum- Press. New York : 179-193.
- GOLTERMAN (H.L.), 1969.- Methods for chemical analyses of freshwaters IBP. Handbook n° 8 Blackwell, Oxford.
- GRALL (J.R.), 1978.- Traitement et interpretation des données. In : *Phytoplankton : biomasse, production, numération et culture* ed. Par Guy Jacques : 11-19.
- HALLEGRAEFF (G.M.), 1977.- Pigment diversity in freshwater phytoplankton. 2 : Summer succession in three Deutch lakes with different trophic character-

- HARRISON (P.J.), DAVIS (C.O.), 1977.- Use of the perturbation technique to measure **nutrient** uptake rates of natural phytoplankton populations. *Deep Sea Res.* 24/3 : 247-255.
- HARRISON (W.G.), PLATT (T.) and IRWIN (B.), 1982.- Primary production and **nutrient** assimilation by natural phytoplankton populations of the eastern Canadian Arctic. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39/2 : 335-345.
- HARRISON (W.G.) and PLATT (T.), 1980.- Variations in assimilation number of **coastal** marine phytoplankton : **effects** of environmental covariates. *J. plankton Res.* 2 : 249-260.
- HARRISON (W.G.), DOUGLAS (D.), FALKOWSKI (P.), ROWE (G.) and VIDAL (J.), 1983.- Summer **nutrient** dynamics of the Middle Atlantic Bight : **nitrogen** uptake and regeneration. *J. Plankton Res.* 5/4 : 539-556.
- HARVEY (W.A.) and CAPERON (J.), 1976.- The rate of utilization of urea, **ammo-** nium and nitrate by natural populations of marine phytoplankton in an eutrophic environment. *Pac. Sci.* 30 : 329-340.
- HEANEY (S.I.), 1978.- Some observations on the use of the in vivo fluorescence technique to determine chlorophyll "a" in natural population cultures of freshwater phytoplankton. *Freshwater Biol.* 8/2 : 115-126.
- HERBLAND (A.) and VOITURIEZ (B.), 1977.- Relation chlorophylle "a" fluorescence in vivo dans l'Atlantique tropical. Influence de la structure hydrologique. *Cah. ORSTOM (ser. oceanogr.)* 1511 : 67-77.
- HERBLAND (A.) and LEBOUTEILLER (A.), 1981.- Size distribution of **phytoplank-** ton and particulate organic **matter** in the equatorial Atlantic **Ocean** : importance of ultraseston and **consequences**. *J. Plankton Res.* 4 : 659-673.
- HERBLAND (A.), LE BOUTEILLER (A.) and RAIMBAULT (P.), 1985.- Size structure of phytoplankton biomass in the equatorial Atlantic **Ocean**. *Deep sea Res.* 29/8 A : 953-956.
- HERMAN (A.W.), DENHAM (K.L.), 1977.- Rapid underway profiling of chlorophyll with an in **situ fluorometer** mounted on a "Battish" vehicle. *Deep sea Res.* 24 : 385-397.
- HIPKIN (C.R.), THOMAS (R.J.) and SYRETT (P.J.), 1983.- **Effects** of **nitrogen** deficiency on nitrate reductase, nitrate assimilation and **photosynthe-** sis in unicellular marine algal. *Mar. Biol.* 77/2 : 101-105.
- HOBSON, 1971.- Relationships between particulate organic **carbon** and **microorga-** nisms in upwelling **areas** of S.W. Africa. *Inv. Pesq.* 35/1 : 195-208.
- HOLM-HANSEN (O.), 1969.- Determination of microbial biomass in **ocean** profiles. *Limnol. Oceanogr.* 14 : 740-747.
- HOLM-HANSEN (O.) and RIEMANN (B.), 1978.- Chlorophyll "a" determination : improvements in methodology. *OIKOS* 30/3 : 438-447.
- IVANOFF (A.), 1972.- Eléments nutritifs. In : *De l'Enseignement à la recherche Océanographique : introduction à l'océanographie. I. Propriétés physiques et chimiques des eaux de mer* chapitre 6 : 99-115.

- IVANOFF (A.), 1972.- Azote et oxygène dissout. Rapports UAO/C/N/P In : De l'Enseignement à la recherche océanographique : introduction à l'océanographie 1. Propriétés physiques et chimiques des eaux de mer. Chapitre 7 : 117-135.
- JACQUES (G.), 1978.- Numération, In: **Phytoplankton** : biomasse, production, numération et culture. ed. par Guy Jacques : I-10.
- JEFFREY (S.W.), 1961.- Paper chromatographic separation of chlorophylls and carotensids from marine algae. *Biochem J.* 80 : 336-342.
- JEFFREY (S.W.), 1974.- Profiles of photosynthetic pigments in the ocean using thin-layer chromatography. *Mar. Biol.* 263 : 109-140.
- JEFFREY (S.W.) and HUMPHREY (G.F.), 1975.- New spectrophotometric for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in Higher plants algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physic Planzen (BPF)*, Bd., 1675 : 191-194.
- JEFFREY (S.W.) and HALLGRAEFF (G.M.), 1980.- Studies of phytoplankton species and photosynthetic pigments in a warm core eddy of the East Australian Current : 1. Summer populations. II A note of pigment methodology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 3 : 285-294.
- JEFFREY (S.W.), 1981.- An improved thin-layer chromatographic technique for marine phytoplankton pigments. *Limnol oceanogr.* 26/1 : 191-197.
- JENSEN (A.) and LIAN-JENSEN (S.), 1959.- Quantitative paper chromatography of carotenoids. *Acta chim. Scand.* 13 : 1863-1368.
- JENSEN (A.) and SACKSHAUG (E.), 1973.- Studies on the phytoplankton ecology of the Trondheim fjord. 3. Chloroplast pigments in relation to abundance and physiological state of the phytoplankton. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.* 11 : 137-155.
- JENSEN (A.), 1978.- Chlorophylls and carotensids. In : Hand book of physiological methods. Physiological and biochemical methods. Ed. by J.A. Hellebust and J. Craigie. Cambridge University Press : 59-70.
- JITS (M.R.), MOREL (A.) and SAIJO (Y.), 1976.- The relation of oceanic primary production to available photosynthetic irradiance. *Aust. J. Mar. fresh-water Res.* 27 : 441-454.
- JONES (R.I.), 1977.- Factors controlling phytoplankton production and succession in a highly eutrophic lake (Kinnego Bay,, Lough Neagj). *J. Ecol.* 65/2: 561-577.
- KALFF, 1971.- Nutrient limiting factors in an arctic tundra pond. *Ecol.* 52 : 655-659.
- KAMATANI(A), 1971.- Physiological and chemical characteristics of biogenous silica. *Mar. Biol.* 8/2 : 89-95.
- KAMATANI (A.) and TAKANO (M.), 1984.- The behaviour of dissolved silica during the mixing of river and sea waters in Tokyo Bay. *Estuar. Coast. Shel. Sci.* 1915 : 505-512.

- KARABASHEV (G.S.) and SOLOVYEV (A.N.), 1977.- Spatial and temporal variability of pigment fluorescence in living phytoplankton **cells**. Polokie archivum Hydrobiologii 24 : 201-213.
- KELLEY (J.C.), WHITLEDGE (T.E.) and BARBER (R.T.), 1975.- Primary production and **carbon** flux in the Cap Blanc region of Northwest Africa **CUEA News-letter** 4 : 33-41.
- KIMBALL and WOOD (F.), 1964.- A simple centrifuge for phytoplankton studies. Bull. Mar. Sci. of Gulf and Caribbean 14/4 : 539-544.
- KORRINGA (P.) and POSTMA (H.), 1957.- Investigations in the fertility of the gulf of Naples and adjacent salt water lakes with **special reference** to shellfish cultivation. Publ. staz. **zool. Napoli** 29 : 46-71.
- LABORDE (P.), 1972.- L'adenosine triphosphate des **organismes marins planctoniques**. Rapport avec la biomasse et la productivité primaire. Thèse 3ème cycle Université Aix-Marseille : 100 p.
- LAWS (E.), 1984.- Isotope dilution models and the mystery of the vanishing ¹⁵N. Limnol. Oceanogr. 29/2 : 379-386.
- LEHMUSLUOTO (P.O.) and NIEMI (A.), 1977.- Effect of fixation with formalin and lugol's solution in ¹⁴C measurements of phytoplankton production. Meeren-tritkin kimuslait julk 24 : 97-100.
- LEMASSON (L.), PAGES (J.), DUFOUR (P.) et CREMOUS (J.L.), 1981.- Matière organique **particulaire** et biomasse dans une lagune tropicale. Rev. Hydrobiol. 14/3 : 191-212.
- LENZ (J.) and FRITZ (P.), 1980.- The estimation of **chlorophyll "a"** water samples : a comparative study on retention in a glass-fiber and membrane **filter** and on the reliability of two storage methods. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 14 : 46-51.
- LEWIS (M.R.), CULLEN (J.J.) and PLATT (T.), 1983.- Phytoplankton and thermal structure in the **upper ocean** : consequences of nonuniformity in **chlorophyll** profile. J. Geophys. Res. 88/C4 : 2565-2570.
- LEWIS (M.R.) and SMITH (J.C.), 1983.- A small volume short-incubation time method for measurement of photosynthesis as a **function** of incident **irradiance**. Mar. Ecol. Progr.
- LEWIS (M.R.), CULLEN (J.J.) and PLATT (T.), 1984.- Relationships between vertical mixing and photoadaptation of phytoplankton : similarity criteria. Mar. Ecol. Progr. Ser. 15 : 141-149.
- LINDER (S.A.), 1974.- A proposal for the use of standardized methods for, **chlorophyll** determinations in **ecological** and eco-physiological investigations. Physiol. Plant. 32 : 154-156.
- LOFTUS (M.E.) and CARPENTER (J.H.), 1971.- A fluorometric method for **determining chlorophylls** a, b and c. J. Mar. Res. T 29/3 : 319-338.
- LONG (E.B.) and COOKE (G.D.), 1971.- A quantitative **comparison** of pigment extraction by membrane and glass-fiber filters. Limnol. Oceanogr. 16 : 990-992.

- LORENZEN (C.J.), 1966.- A method for the **continuous** measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep sea Res.* 13/2 : 223-227.
- LORENZEN (C.J.), 1967.- Determination of chlorophyll and pheopigments : spectrometric equations. *Limnol. Oceanogr.* 12 : 343-346.
- LORENZEN (C.J.), 1967.- Vertical distribution of chlorophyll and pheopigments : Baja California. *Deep sea Res.* 14 : 735-745.
- LORENZEN (C.J.), 1981.- Chlorophyll "b" in the eastern-north Pacific. *Deep Sea Res.* 28A/9 : 1049-1056.
- MAESTRINI (S.Y.) and KOSSUT (M.G.), 1981.- *In situ* cell depletion of some marine algae enclosed in dialysis sacks and their use for the determination of **nutrient** limiting growth in Ligurian Coastal waters. (**Mediterranean sea**). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 50 : 1-19.
- MARKER (A.F.H.), CROWTHER (C.A.) and GUNN (R.J.M.), 1980a.- Methanol and acetone as **solvents** for estimating chlorophyll "a" and pheopigments by spectrophotometry. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 14 : 52-69.
- MARKER (A.F.H.), NUSCH (E.A.), RAI (H.) and RIEMANN (B.), 1980b.- The measurement of photosynthetic pigments in freshwaters and standardisation of methods : conclusions and recommendations. *Arch. Hydro. Biol. Beih. Ergebn. Limnol.* 14 : 91-106.
- MARRA (J.), 1978.- Phytoplankton **photosynthesis response** to vertical movement in a mixed-layer. *Mar. Biol.* 46/3 : 203-208.
- MARSHALL (J.S.), PARKER (J.I.) MELLINGER (D.L.) and LEI (C.), 1983.- Bioaccumulation and **effects** of cadmium and zinc in a Lake Michigan plankton community. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40/9 : 1469-1479.
- McALLISTER (C.D.), PARSONS (T.R.) and STRICKLAND (J.D.H.), 1960.- Primary productivity at station "P" in the north-east Pacific Ocean. *J. Conseil, Conseil Perm. Intern. Expl. Mer* , 15 : 240-259.
- McCORMICK (M.J.) and TARAPCHAK (S.J.), Uncertainty analysis of **calculated nutrient** regeneration rate in Lake Michigan. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41/1 : 206-211.
- McCOY (G.A.), 1983.- **Nutrient** limitation in two Lakes ,Alaska. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40/8 : 1195-1202.
- McELROY (W.D.), 1947.- The energy source for **bioluminescence** in an isolated system. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 33 : 342-346.
- McELROY (W.D.) and SELIGER (H.M.), 1963.- The **chemistry** of light **emission**. *Adv. Ezymol.* 25 : 119-166.
- MINAS (H.J.), 1968.- A propos d'une remontée d'eaux "profondes" dans les parages du Golfe de Marseille. Thèse de doctorat **es-Sci. nat.** Université de Aix-Marseille. Enregistrement manuscrit n° A01916.
- MINAS (H.J.), 1970.- La distribution de l'oxygène en relation avec la production primaire en Méditerranée **nord-occidentale**. *Mar. Biol.* 7 : 181-204.

- MOED (J.R.) and HALLEGRAEFF (G.M.), 1978.- Some problems in the estimation of chlorophyll "a" and pheopigments from pre and post acidification in spectrophotometric measurements. *Int. Revue. Ges. Hydrobiol.* 63/6 : 787-800.
- MULLIN (M.M.), SLOAN and EPPLEY (R.W.), 1966.- Relationship between carbone content, cell volume and area in phytoplankton. *Limnol, Oceanogr.* 11/2 : 307-311.
- MULLIN (M.M.), PERRP (M.J.) RENGER (E.H.) and EVANS (P.M.), 1975.- Nutrient regeneration by oceanic zooplankton : a comparison of methods. *Mar. Sci. Com.* 1/1 : 1-13.
- MUNAWAR (M.), MUNAWAR (I.F.), ROSS (P.E.) and DAGENAIS (A.), 1982.- Microscopic evidence of phytoplankton passing through glass fiber filter and its implications for chlorophyll analysis. *Arch. Hydrobiol.* 94/4 : 520-528.
- MYERS (V.B.) and IVERSON (R.), 1981.- Phosphorus and nitrogen limited phytoplankton in northeastern Gulf of Mexico Coastal Estuaries. In : *Estuaries and Nutrients* ed. by Bruce J. Neilson and L. Eugène Cronin.
- NEVEUX, 1978.- Pigments chlorophylliens. In : *Phytoplankton : biomasse, production, numération et culture* ed. par Guy. Jacques : 21-34.
- MUSCH (E.A.), 1980.- Comparison of different methods for chlorophyll and pheopigment determination. *Arch. Hydrobiol. Beih. Erybn. Limnol.*, 14 : 14-36.
- :PAGES (J.), 1981.- Mesure des pigments chlorophylliens : essai de revue des modalités techniques. *Arch. CRO. Dakar-Thiaroye (Sénégal)* 96 : 1-15.
- PAGES (J.) et LEMASSON (L.), 1981.- Production et utilisation du carbone organique dissous dans une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.* 14/2 : 83-101.
- PAGES (J.) et LEMASSON (L.), 1981.- Mesure de la production primaire dans une lagune tropicale : Bilan de la production par la méthode au ^{14}C *Rev. Hydrobiol. trop.* 14/3 : 213-222.
- :PAGES (J.), LEMASSON (L.) et DUFOUR (P.) (1981).- Variabilité des évaluations du seston dans la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. trop.* 14/1 : 17-30.
- PARSLOW (J.S.), HARRISON (P.J.) and THOMPSON (P.A.), 1984.- Use of self-cleaning in line filter to continuously monitor phytoplankton nutrient uptake rates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41/3 : 540-544.
- PARSLOW (J.S.), HARRISON (P.J.) and THOMPSON (P.A.), 1984.- Saturated uptake kinetics : transient response of the marine diatom. "Thalassiosira Pseudonana" to NH_4 , NO_3 , Si_2O_3H or PO_4 starvation. *Mar. Biol.* 83/1 : 51-59.
- PARSONS (T.R.) and STRICKLAND (J.D.H.), 1959.- Proximate analysis of marine standing crop. *Nature. Lond.* 184 : 2038-2039.
- PARSONS (T.R.) and STRICKLAND (J.D.H.), 1963.- Discussions of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. *J. Mar. Res.* 21 : 155-163.

- PEARL (H.W.), 1977.- Ultraphytoplankton biomass and production in some New Zealand Lakes. N.Z.J. of Mar. and Freshwater. Res., 11/2 : 297-305.
- PERRY (W.B.), BOSWELL (J.T.) and STANFORD (J.A.), 1979.- Critical problems with extraction of A.T.P. for bioluminescence assay of plankton biomass. Hydrobiologica , 65/2 : 155-163.
- PERRY (R.I.), DILKE (B.R.) and PARSONS (T.R.), 1983.- Tidal mixing and summer plankton distributions in Hecate Strait, British Columbia. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40/7 : 871-887.
- PETERSON (B.J.), 1980.- Aquatic primary productivity and the $^{14}\text{C-CO}_2$ method : a history of the productivity problem. Ann. Rev. Ecol. syst. 11 : 359-385.
- PLATT (T.), DICKIE (L.M.) and TRITES (R.W.), 1970.- Spatial heterogeneity of phytoplankton in a nearshore environment. J. Fish. Res. :Bd. Canada 27 : 1453-1473.
- PLATT (T.) and JASSBY (A.D.), 1976.- The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. J. phycol. 12 : 421-430.
- POST (A.F.), DUBINSKY (Z.) WYMAN (K.) and FALKOWSKI (P.G.), 1984.- Kinetics of light intensity adaptation in a marine plankton diatom. Mar. Biol. 83 : 231-238.
- POULET (S.), 1976.- Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and non living particles. Mar. Biol. 34/2 : 117-125.
- RAI (H.), 1973.- Methods involving the determination of photosynthetic pigments using spectrophotometry. Verh. Int. Verein. Limnol., 18 : 1964-1975.
- RICHARDS (F.A.) and THOMPSON (T.G.), 1952.- The estimation and characterization of plankton populations by pigment analysis II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments., J. Mar. Res. 11 : 156-172.
- RIEMAN (B.), 1976.- Studies on the biomass of the phytoplankton. Ph. D. Thesis. Rep. Bot. . Inst. Univ. Aarhus 1 : ISBN 87-87600-005- 186 p.
- RILEY (G.A.), 1956.- Oceanography and Long Island Sound, 1952-1954. IX. Production and utilization of organic matter. Bull. Bingham oceanogr. coll., 15 : 325-344.
- RILEY (G.A.) and PREPAS, 1985.- Comparison of PO_4 -Chl. relationships in mixed and stratified lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42/4 : 831-835.
- RYTHER (J.H.) and YENTSCH (C.S.), 1957.- The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. Nation. Sci. Found. Contr. 902 : 281-286.
- RYTHER (J.H.) and MENZEL (D.W.), 1959.- Light adaptation by marine phytoplankton. Limnol. Oceanogr. 4 : 492-497.
- SAND-JENSEN (K.), 1976.- A comparison of chlorophyll "a" determinations of unstored and stored plankton filters extracted by methanol and acetone. Vatten 4 : 337-341.

- SAUNDERS (G.W.), 1972.- The transformation of **artificial** detritus in lake water. Mem. Inst. Ital. Idrobiol. 29 (suppl.) : 261-288.
- SCHINK (D.R.) and GUINASSO (N.L.Jr.), 1975.- Processes affecting the concentration of **silica** at the sediment-water interface of the Atlantic Ocean. J. of Geophys. Res. 80/21 : 3013-3031.
- SCOR-UNESCO, 1966.- Determination of photosynthetic pigments in sea water Monogr. Oceanogr. method. UNESCO 1 : 69 p.
- SHARP (J.H.), 1978.- Reply to comment by S. Aaronson. Limnol. Oceanogr. 23/4 : 839-840.
- SHELDON (R.W.), 1972.- Size separations of marine **seston** by membrane and glass fiber filters. Limnol. Oceanogr. 17 : 494-498.
- SHOAF (T.), 1978.- Note : rapid method for the separation of **chlorophylls "a"** and **"b"** by high pressure liquid chromatography. J. Chromatog. 152 : 247-249.
- SIEBURTH (J. McN.), SMETACEK (V.), LENZ (J.), 1978.- Pelagic ecosystem structure : heterotrophic compartments of plankton and their relationship to plankton size fractions. Limnol. Oceanogr. 23 : 1256-1263.
- SLAWYK (G.), COLLOS (Y.) MINAS (M.) and GRALL (J.R.), 1978.- On the relationship between **carbon** to **nitrogen** composition ratios of the particulate matter and growth rate from marine phytoplankton from the North west African Upwelling area. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 33 : 119-131.
- SLAWYK (G.), 1979.- ^{13}C and ^{15}N uptake by phytoplankton in the antarctic upwelling area : results from the Antiprod 1 Cruise in the Indian Ocean sector. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 30 : 431-448.
- SOROKIN (Y.I.), 1977.- The heterotrophic phase of plankton succession in the Japan sea. Mar. Biol. 41 : 107-117.
- SOURNIA (A.), 1981.- Is there a shade flora in the marine plankton (deep sea Res ?).
- STAUFFER (R.E.), LEE (G.F.), ARMSTRONG (D.E.), 1979.- Estimating chlorophyll extraction biases. J. Fish. Res. Bd. Canada 36/2 : 152-157.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), 1952.- The use of **radio-carbon** for measuring organic production in the sea. J. conseil expl. Mer, 18 : 117-140.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), 1960.- Dark fixation of CO_2 and measurements of organic **productivity**. With remarks on **chemo-synthesis**. Physiol. Plant, 13 : 348-357.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), 1961.- Chlorophyll concentration and rate of **photosynthesis** in "*Chlorella vulgaris*". Physiol. Plant, 14 : 868-876.
- STEEMANN-NIELSEN (E.) and PARK (T.S.), 1964.- On the time course in adapting to low **light** intensities in marine phytoplankton. J. Conseil. Int. expl. Mer, 29 : 19-24.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), 1975.- The measurements of rate of photosynthesis in marine plants. In: Marine photosynthesis with **special** emphasis on the Ecology of the Antarctic. Antarctic Science, 17 : 1-10.

- STOCKNER (J.G.) and SHORTREED (K.S.), 1985.- Whole-lake fertilization experiments in coastal British Columbia lakes : empirical relationships between nutrient inputs and phytoplankton biomass and production. Can J. Fish. Aquat. Sci. 42 : 649-658.
- STRATHMANN (R.R.), 1967.- Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. Limnol. Oceanogr. 12/3 : 411-417.
- STRICKLAND (J.D.H.) and PARSONS (T.R.), 1968.- A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Bd, Canada, 167 : 185-206.
- STRICKLAND (J.D.H.), 1969.- Measuring the production of marine phytoplankton. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, 122 : 172 p.
- STRICKLAND (J.D.H.) and PARSONS (T.R.), 1972.- Pigment analysis spectrophotometric determination of chlorophylls and total carotenoids. In : A practical handbook of seawater analysis. Bull. 167 (2nd ed.) Fish. Res. Bd. of Canada : 185-192.
- TERRY (K.L.), 1982.- Nitrate and phosphate uptake interactions in a marine Prymnesiophyte. J. Phycol. 18 : 79-86,
- THOMAS (W.H.), 1966.- Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the northeastern tropical Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr. 11/3 : 393-400.
- THOMAS (W.H.) and DODSON (A.N.), 1975.- In silicic acid limitation of diatoms in near surface waters of eastern tropical Pacific Ocean. Deep sea Res. 22/10 : 671-677.
- TONT (S.A.), 1981.- Temporal variations in diatom abundance off southern California in relation to surface temperature, air temperature and sea level. J. Mar. Res. 39/1 : 191-201.
- TOURE (D.), 1983.- Incidence de l'upwelling sur l'abondance et la variabilité du phytoplancton. In : Thèse de doctorat 3e cycle. Université Pierre et Marie Curie Paris 6 : Contribution à l'étude de l'upwelling de la baie de Gorée (Dakar-Sénégal) et de ses conséquences sur le développement de la biomasse phytoplanctonique : 117-123.
- VENRICK (E.L.), BEERS (J.R.) and HEINBOKEL (J.F.), 1977.- Possible consequences of containing microplankton for physiological rate measurements. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 26 : 58-76.
- VENRICK (E.L.), 1984.- Winter mixing and the vertical stratification of phytoplankton. Another look. Limnol. Oceanogr. 29/3 : 636-640.
- VOLLENWEIDER (R.A.), 1969.- A manual on methods for measuring primary production in aquatic environment I.B.P. 12 - Blackwell, Oxford & Edinburgh 213 p.
- WELSCHMEYER (N.A.), COPPING (A.E.), VERNET (M.) and LORENZEN (C.J.), 1983.- Diel fluctuation in zooplankton grazing rate as determined from the downward vertical flux of pheopigments. Mar. Biol. 3 : 263-270.

- WELSCHMEYER (N.A.), LORENZEN (C.J.), 1984.- ^{14}C labelling of phytoplankton **carbon** and **chlorophyll "a" carbon** : Determination of specific growth rates. *Limnol. Oceanogr.* **29/1** : 135-145.
- WERNER (D.), 1977.- Silicate metabolism. *Bot. Monogr.* **13** : 110-149.
- WHITE (R.C.), JONES (I.D.), CIBBS (E.), PUTLER (L.S.), 1972.- Fluorometric estimation of **chlorophylls**, chlorophyllides, pheophytins and **pheophorbides** in mixtures. *Agr. Food chem.* **20/4** : 773-778.
- WOOD (F.), 1962.- A method for phytoplankton study. *Limnol. Oceanogr.* **7/1** : 32-35.
- WURSTBAUG (W.A.) and HORNE (A.J.), 1983.- Iron in Eutrophic Clear lake, California : its importance for **algal nitrogen** fixation and growth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40** : 1419-1429.
- YENTSCH (C.S.) and YENTSCH (C.M.), 1979.- Fluorescence spectral signatures : the characterization of phytoplankton populations by the use of excitation and **emission spectra**. *J. Mar. Res.* **37/3** : 471-483.