

**RECHERCHES PRÉLIMINAIRES SUR LE VERDISSEMENT EN CLAIRES :
L'ÉVOLUTION DE LEURS DIVERS PIGMENTS
LIÉE AU COMPLEXE PIGMENTAIRE
DE *NAVICULA OSTREARIA* BORY**

par Jean MOREAU

INTRODUCTION

Le verdissement des huîtres en claires, connu depuis SPRAT (1669), fut précisé par GAILLON (1820) qui décrivit « la coloration verte qu'acquière les huîtres placées en bassins » et observa qu'elle se localisait particulièrement dans les branchies. Il détermina l'agent de ce phénomène qu'il appela *Vibrio ostrearia*, organisme fusiforme, d'une longueur de 100 μ environ, placé depuis dans le genre *Navicula* par BORY DE SAINT-VINCENT (1823). Le pigment émis par cette navicule, classée aujourd'hui parmi les pennales, fut appelé « marenne » en 1886 par RAY-LANCASTER.

Le pigment bleu de *Navicula ostrearia* B., surtout localisé aux extrémités de la diatomée dont il diminue la teinte verte, intrigua alors un grand nombre de biologistes parmi lesquels on peut citer VALENCIENNES (1841) qui attribua ce phénomène à une maladie du foie des huîtres. Ultérieurement, d'autres auteurs, tel COSTE (1861), incriminèrent le fer ou le cuivre ce qui fut démenti par SULLIVAN (1870). HERDMANN (1894) puis BOYCE (1899) en Angleterre, où le phénomène était très sporadique, CHATIN (1893) en France, n'apportèrent pas d'autres précisions sur le mécanisme et les causes du verdissement des huîtres qui fut également étudié par JOURDAIN (1893), CALVET (1910), SAUVAGEAU (1906-1907), puis par HINARD (1923).

Seuls Ph. H. MITCHELL et R.L. BARNEY firent, en 1918, un travail important à la suite de l'apparition, d'ailleurs fugace, de ces navicules dans la baie de Chesapeake. En 1927, RANSON, dans le cadre d'une vaste étude sur « l'absorption des substances dissoutes chez les animaux aquatiques », parvint à préciser certaines particularités intéressantes de la fixation du pigment par l'huître. En outre, pour lui la « marenne » serait un caroténoïde et *Navicula ostrearia* serait normalement planctonique. Devenant benthique, elle se pigmenterait sous l'action d'un sucre provenant par hydrolyse du mucus des huîtres. BACHRACH (1935) discuta certaines de ces conclusions et surtout les hypothèses concernant la production pigmentaire à partir de *Navicula ostrearia*, le remplacement des chloroplastes par le pigment bleu étant pour elle d'origine pathologique.

Depuis, on ne relève aucune recherche sur ce sujet et c'est pourquoi le présent travail a été entrepris en 1965. Il a été fait dans les claires du bassin ostréicole de Marennes-Oléron, fort bien décrites par CHAUX-THÉVENIN en 1939. Ce sont des bassins peu profonds, d'une superficie de 4 à 5 ares, creusés dans un terrain argileux et communiquant avec l'extérieur « par la dérase, sorte de créneau sur la bordure ou abotteau de la claire. Un système compliqué de chenaux et de ruissons permet d'alimenter les claires en eau de mer ». Ce renouvellement est périodique car il ne se produit que lorsque la marée a un coefficient supérieur à 65-70, la claire pouvant même être submergée lors des marées de vive-eau.

Méthodes de prélèvement.

Les échantillons de benthos et d'eau ont toujours été prélevés en deux points différents de la claire, c'est-à-dire près de la dérase et à l'opposé. Les résultats sont la moyenne de ces deux prélèvements toujours effectués à un mètre environ du bord de la claire afin d'éviter les perturbations dues à l'érosion pluviale. L'instrument utilisé est une capsule de dix centimètres de diamètre et cinq de profondeur pourvue d'un bord plat permettant un raclage régulier du fond. Un manche assez long facilite le maniement.

Dès leur arrivée au laboratoire, les échantillons sont placés à une température voisine de 10°C et l'eau est filtrée environ deux heures après.

Technique de numération des *Navicula ostrearia*.

La quantité de navicules pigmentées est évaluée à l'aide d'une cellule quadrillée dont chaque carré a un millimètre de côté. Après agitation du prélèvement de benthos, quelques gouttes sont homogénéisées dans une eau de mer préalablement filtrée et indemne de tout organisme planctonique ou benthique. La numération relative des navicules permet d'établir le pourcentage par rapport à l'ensemble de la population phyto-benthique incluse dans une ou plusieurs centaines de carrés suivant la dilution. Sans nuire à l'approximation des mesures, il a été tenu compte de la vie coloniale de certaines diatomées (*Melosira*, *Bacillaria*) et de la diversité des tailles qui peut être parfois importante.

Technique d'analyse spectrophotométrique des pigments.

La méthode générale utilisée est celle de RICHARDS et THOMPSON (1952), revue par PARSONS et STRICKLAND (1963), mais la filtration sous vide, portant sur 1,5 à 2,5 l d'eau, a été faite sur filtres Gelman type A en fibres de verre d'après SPENCER (1964). La porosité de l'ordre de 2 μ est suffisante pour les organismes à retenir, sans amener une obturation trop rapide due à la turbidité. Ces filtres, écrasés et désagrégés dans l'acétone à 90 % pour permettre la dissociation des liaisons protéiniques avec les chlorophylles ont en outre l'avantage de ne pas retenir une partie des pigments. On ajoute au cours de la filtration un peu de carbonate de magnésium afin d'empêcher la dégradation des chlorophylles. Après un séjour de 20 heures environ à l'obscurité, à une température voisine de 0°C, les filtrats, dissous dans leur solvant et placés en tubes bien fermés, sont centrifugés pendant 10 à 15 minutes à 5 000 t/mn au moins. Après un nouveau refroidissement, les pigments en solution sont alors dosés à l'aide d'un spectrophotomètre du type « Prolabo, Jean et Constant » à deux cellules photoélectriques, aux longueurs d'onde de 4 300 et 4 800 Å pour les phéo-pigments et pour les caroténoïdes non astaciens, à 6 630, 6 450 et 6 300 Å pour les chlorophylles *a*, *b* et *c* (SCOR-UNESCO, 1964, ainsi qu'à 7 500 Å pour apprécier la turbidité résiduelle éventuelle. Celle-ci, ainsi que les diverses corrections optiques par rapport aux cuves de référence utilisées, sont déduites de chaque densité optique brute.

Les calculs de chlorophylles ont été effectués avec les équations trichromatiques données dans la note ci-dessus qui tient compte des coefficients d'extinction les plus récemment établis.

Interprétation des résultats.

Les rapports utilisés dans ce travail sont :

- a) le rapport des densités optiques à deux longueurs d'onde, soit : D_{4300}/D_{6630} ;
- b) le rapport de pigments, c'est-à-dire : phéo-pigments à 4 300 Å/chlorophylles (*a* + *c*), afin d'éviter l'interférence de la chlorophylle *b* absente chez les diatomées.

Le choix de ces rapports, suggéré à l'origine par les travaux de MARGALEF (1960, 1961 et communication personnelle) et de STRICKLAND (1960), nécessite quelques explications préliminaires qui seront utiles à la compréhension des figures. Le sommet d'absorption à 4 300 Å est caractérisé par la présence d'une faible quantité de chlorophylles *a*, *b* et *c* qui absorbent surtout à 6 630, 6 450 et 6 300 Å. On trouve en outre à 4 300 Å, en très faible quantité, des protochlorophylles, formes oxydées à l'origine des chlorophylles, et diverses xanthophylles ainsi que des caroténoïdes non astaciens (isomères trans) dont l'absorption maximum à 4 800 Å interfère légèrement sur 4 300 Å.

Mais l'absorption la plus caractérisée à cette longueur d'onde est fournie par les phéo-pigments, substances de dégradation ou de phéo-phytinisation du complexe chlorophyllien, produites soit par substitution d'H au Mg phénomène accéléré sous une forte lumière (photo-oxydation), soit par action de l'enzyme chlorophyllase agissant sur le groupement phytol de la molécule.

Le phénomène très complexe de phéo-phytinisation est par contre négligeable au niveau des bandes d'absorption 6 300 à 6 630 Å utilisées, pour cette raison, pour le dosage simultané des chlorophylles *a*, *b* et *c*. Dans ces conditions, les rapports définis ci-dessus sont remarquables car ils donnent une valeur relative du potentiel de dégradation du milieu chlorophyllien actif.

Etude du complexe pigmentaire de *Navicula ostrearia*.

Le complexe pigmentaire de *Navicula ostrearia* a été étudié à partir de cultures pures de navicules dont les éléments pigmentés ou non ont été séparés par fractionnements successifs sur lames en utilisant le phototropisme particulier de l'espèce. Il a été ainsi possible d'obtenir deux cultures A et B dont 100 % et 35 % des éléments respectifs étaient pigmentés. Les courbes d'absorption de ces deux cultures sont portées sur la figure 1.

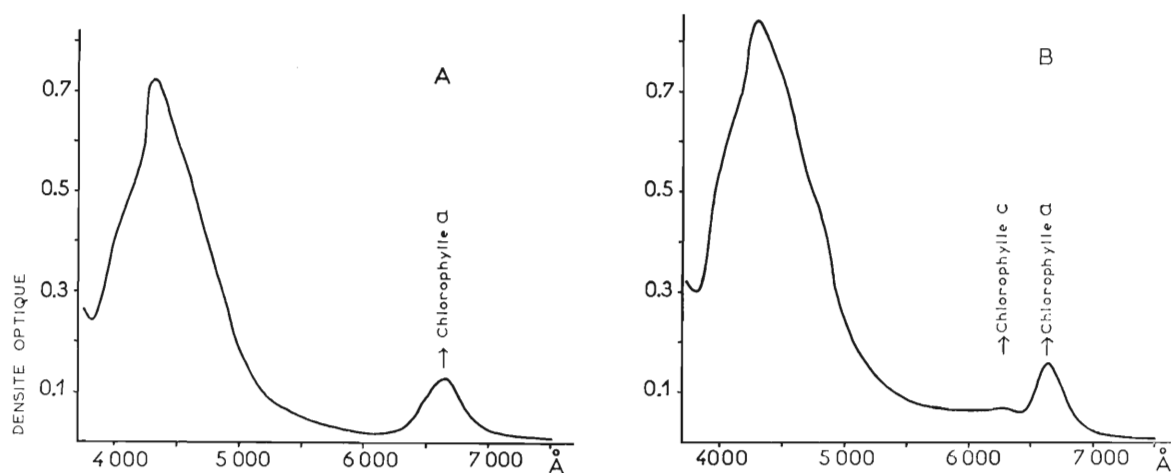


FIG. 1. — Courbes d'absorption de *Navicula ostrearia* B. en cultures pures.
A 100 % pigmentée; B 35 % pigmentée.

L'analyse spectrophotométrique relative a donné les résultats suivants :

	Chlorophylles en %		D_{4300}/D_{6630}
	<i>a</i>	<i>c</i>	
Culture A	100	non dosable	5,76
Culture B	71	29	5,25

La pigmentation de *Navicula ostrearia* corrélative d'une perte en chlorophylle *c* est en rapport avec une augmentation de l'indice : D_{4300}/D_{6630} .

Comparaison de la composition spectrale des pigments de deux claires, différentes par leur état de verdissement (fig. 2).

Les mesures précédentes ont été reprises à partir d'un matériel recueilli dans deux claires de la région de Daire (fig. 3). Bien que la claire I soit l'une des plus riches en *Navicula ostrearia* qui ait été observée, elle constitue pourtant un échantillon valable de l'ensemble de cette région. On note une valeur plus faible quoiqu'encore élevée, de l'indice : $D_{4300}/D_{6630} = 4,66$ et une courbe d'absorption très comparable à celle de la figure 1 (B). La courbe de la claire II, pourtant contigüe, est fort différente mais elle offre l'aspect typique de celles des claires rebelles au verdissement : une faible teneur en phéo-pigments et une grande quantité de pigments chlorophylliens dont le rapport des densités optiques est de 3,03.

La proportion des chlorophylles est différente dans ces deux claires :

	Chlorophylles en %	
	a	c
Claire I	100	traces non dosables
Claire II	57	43

La flore benthique diffère également. Outre les *Navicula ostrearia* on trouve dans la claire I quelques *Pleurosigma*. La claire II, au contraire, rassemble en grande quantité des diatomées des genres les plus communs : *Nitzschiella*, *Nitzschia*, *Bacillaria*, *Pleurosigma*, *Amphiprora*, mais *Navicula ostrearia* est absente.

On peut en conclure que le phénomène du verdissement s'accompagne d'une perte en pigments chlorophylliens, et notamment en chlorophylle c et d'une augmentation des pigments dégradés.

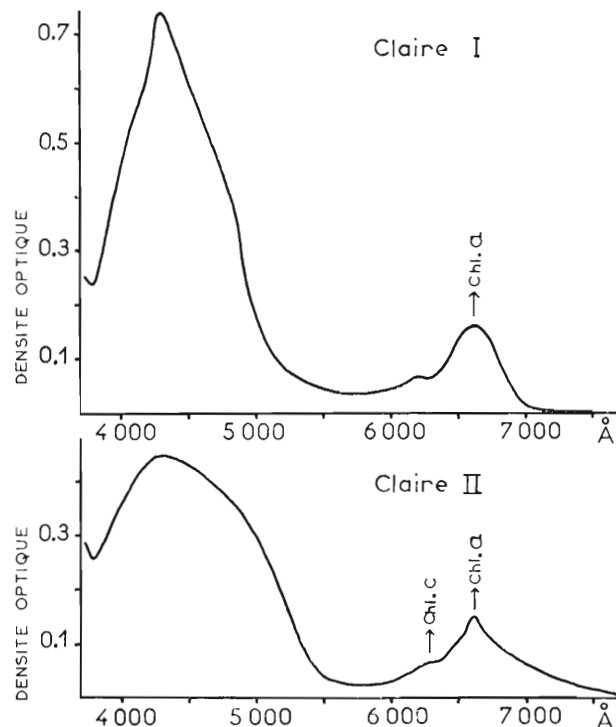


FIG. 2. — Courbes d'absorption des pigments de deux claires avec et sans *Navicula ostrearia* pigmentées. Claire I : éléments benthiques comprenant 70 % de *N. ostrearia* pigmentées; claire II : absence de *N. ostrearia*.

Ces phénomènes, constatés sur des claires différemment pigmentées ont été observés au sein même de *Navicula ostrearia*.

Recherches cinématiques comparatives de l'évolution des pigments dans les claires.

Parallèlement aux recherches précédentes, sept claires expérimentales numérotées sur la carte de la figure 3 ont été étudiées systématiquement à des intervalles réguliers de quelques jours pendant les mois d'octobre, novembre et décembre 1965. Les résultats sont exprimés sur les graphiques de la figure 4 où l'évolution quantitative du verdissement est donnée par le pourcentage des *Navicula ostrearia* pigmentées. On y a également reporté pour les mêmes périodes :

- 1) la teneur globale en $\mu\text{g/l}$ des chlorophylles a et c (la chlorophylle b est dans les claires en proportion constante de 30 à 35 % : elle est surtout détritique et provient des algues multicellulaires ou bien elle peut être en rapport avec la prolifération accidentelle d'Eugléniens);
- 2) l'indice des densités optiques : D_{4300}/D_{6630} qui exprime dans les claires la prépondérance

des pigments dégradés, surtout de la chlorophylle *a* active, c'est-à-dire la dégradation chlorophyllienne ou, au contraire, le pouvoir accru de photosynthèse suivant que ce rapport augmente ou diminue.

L'examen des graphiques de la figure 4 permet les remarques suivantes :

a) l'importance du verdissement exprimée par le pourcentage de *Navicula ostrearia* varie toujours parallèlement à l'indice des densités optiques et est donc concomittant d'une dégradation des chlorophylles;

b) la teneur en chlorophylles (*a* + *c*) varie en sens inverse de ces deux facteurs et confirme donc l'évolution simultanée de ceux-ci.

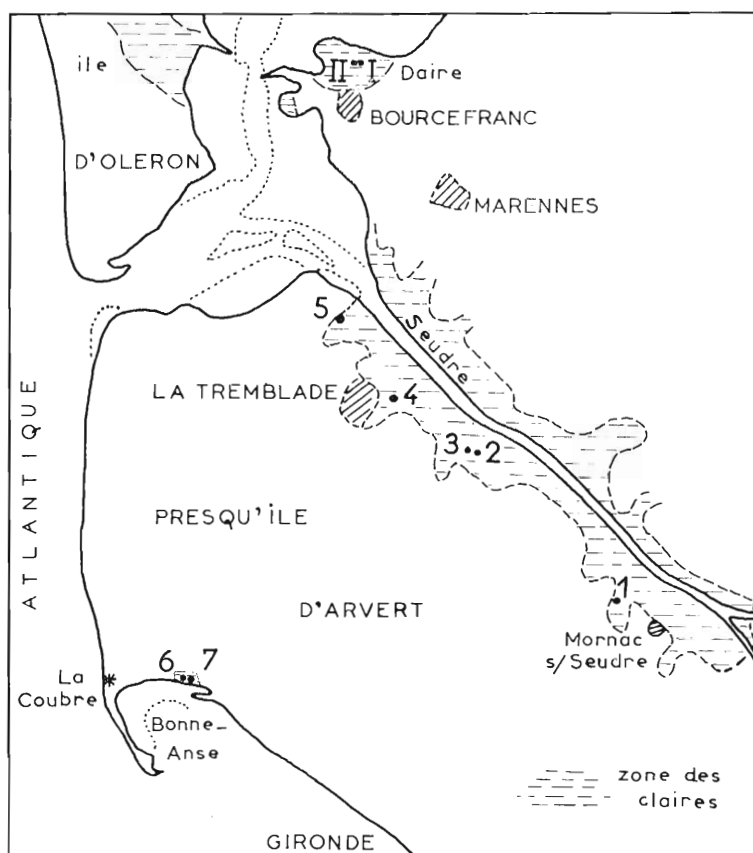


FIG. 3. — Répartition géographique des claires expérimentales étudiées dans le bassin de Marennes-Oléron.

On doit également noter la chute rapide de la teneur en chlorophylles (*a* + *c*) à chaque apparition ou à tout nouveau développement des *Navicula ostrearia* pigmentées et le fait, déjà signalé par BACHRACH (1935), que les chlorophylles ne disparaissent jamais complètement.

Enfin deux remarques d'ordre bio-géographique doivent être faites :

a) le verdissement est beaucoup plus intense en aval (claire 5) qu'en amont (claire 1) dans les claires de la rive gauche de la Seudre, phénomène déjà constaté empiriquement par les ostréiculteurs;

b) les valeurs maximales sont beaucoup plus élevées, à verdissement équivalent, dans les claires 6 et 7 de Bonne-Anse pour l'indice D_{4300}/D_{6630} : cette observation plus valable aux périodes de submersion paraît s'expliquer par un apport important de phéopigments par les eaux de Gironde.

L'étude régulière des claires en période automnale indique une relation constante entre la multiplication des *Navicula ostrearia* pigmentées et la disparition des chlorophylles a et c qui caractérisent les diatomées. Elle montre également, quel que soit le coefficient de submersion ou la situation géographique des claires, que l'augmentation générale de la teneur en pigments dégradés est fonction du verdissement, dès que celui-ci apparaît.

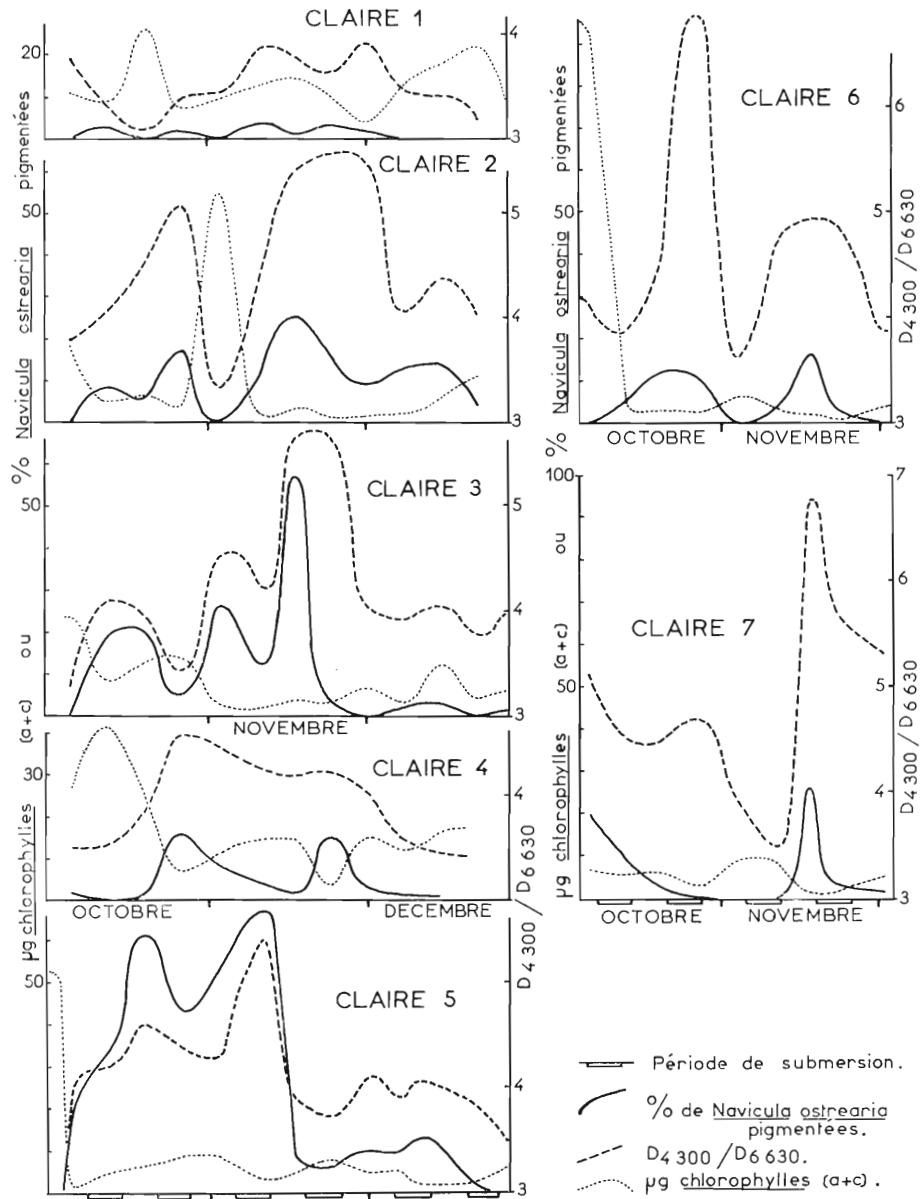


FIG. 4. — Le verdissement dans les claires de la Seudre (claires 1 à 5) et de Bonne-Anse (claires 6 et 7) et l'évolution des pigments en octobre, novembre et décembre 1965.

Recherches générales sur les claires étudiées en 1965.

Outre les recherches faites en automne, des observations similaires ont été faites de juin à août sur les mêmes claires. De fortes teneurs en chlorophylles totales de 23 à 64 µg/l en amont de la

Seudre et de 34 à 38 $\mu\text{g/l}$ en aval ont été très souvent obtenues. Les faibles teneurs étaient exceptionnelles et ce n'est que dans ces cas précis que *Navicula ostrearia*, dont la fréquence était généralement de 1 à 2 %, atteignait alors 10 %, sans toutefois dépasser cette valeur.

Les résultats d'ensemble obtenus basés sur plus de 3 300 données diverses ont été portés sur des graphiques à coordonnées semi-logarithmiques en raison de la multiplication théoriquement exponentielle des diatomées (STRICKLAND, 1960) avec cystogamie chez les pennales.

1) *Relation entre le verdissement et la teneur en chlorophylles a et c.* Le graphique de la figure 5 traduit la variation de la teneur en pigments en fonction de l'importance du renouvellement de l'eau dû à la submersion des claires. La chlorophylle c est plus abondante dans une claire non alimentée où se développent largement les diatomées diverses. Par contre une proportionnalité inverse tend à s'établir pour la chlorophylle a lorsque la population de navicules est faible. Cette chlorophylle ne disparaît jamais complètement, le minimum moyen étant de l'ordre de 3 $\mu\text{g/l}$.

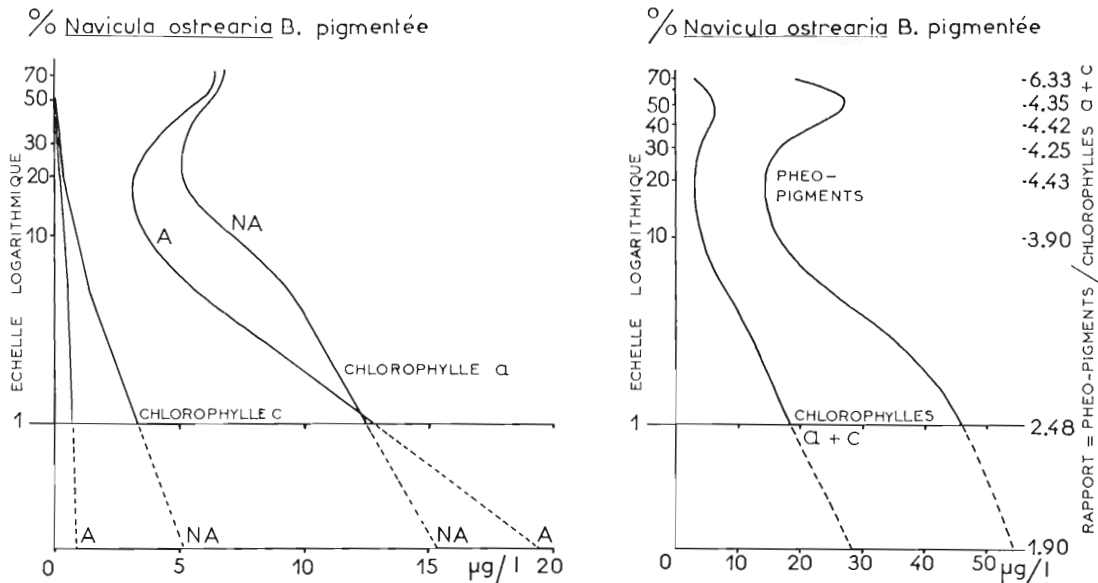


FIG. 5 et 6. — A gauche (fig. 5) : évolution de la teneur en chlorophylles a et c au cours du verdissement des claires. NA : claires non alimentées ou non submergées; A : claires alimentées ou submergées. A droite (fig. 6) : variations simultanées de la teneur en phéo-pigments et en chlorophylles (a + c) en fonction du verdissement en claires.

2) *Relation entre la teneur en phéo-pigments et en chlorophylles (a + c) au cours du verdissement* (fig. 6). Suivant l'augmentation du pourcentage de *Navicula ostrearia* pigmentées l'indice qui exprime le rapport phéo-pigments chlorophylles (a + c) a été calculé. Il est de 1,90 pour les claires sans *Navicula ostrearia*. Il augmente jusqu'à 2,48 dès l'apparition des diatomées pigmentées et atteint progressivement un maximum de 6,33, évolution qui témoigne d'une dégradation chlorophyllienne dans les claires. On remarque toutefois une légère et nouvelle augmentation de la teneur en chlorophylles lorsque 40 à 60 % des navicules sont pigmentées. Ce phénomène devra faire l'objet de recherches plus approfondies; les observations faites jusqu'ici font en effet penser à une dégradation extrême des pigments pouvant entraîner la mort des navicules dont le verdissement, selon BACHRACH (1935), serait provoqué par leur état pathologique.

3) *Relation entre le verdissement et la teneur en caroténoïdes non astaciens.* Une baisse quantitative importante de ces pigments particuliers affecte les claires dès le début de leur verdissement comme l'indique la figure 7. Les valeurs minimales (5,0 et 10,5 $\mu\text{g/l}$) et les valeurs maximales (24,5 et 34,0 $\mu\text{g/l}$) sont toutefois différentes selon l'importance de l'alimentation en eau des claires. Mais de toute manière, et dans l'état actuel de ces recherches, il ne semble pas, contrairement à ce que supposait RANSON en 1927, qu'il y ait une relation entre la pigmentation de *Navicula ostrearia* et la teneur en caroténoïdes.

4) Evolution de l'indice : chlorophylles totales/caroténoïdes au cours du verdissement suivant la saison et la submersion. Le graphique de la figure 8 montre les variations de cet indice :
 (I) au cours de l'été pour un verdissement très faible;
 (II) au cours de l'automne lorsque les navicules pigmentées se multiplient activement.

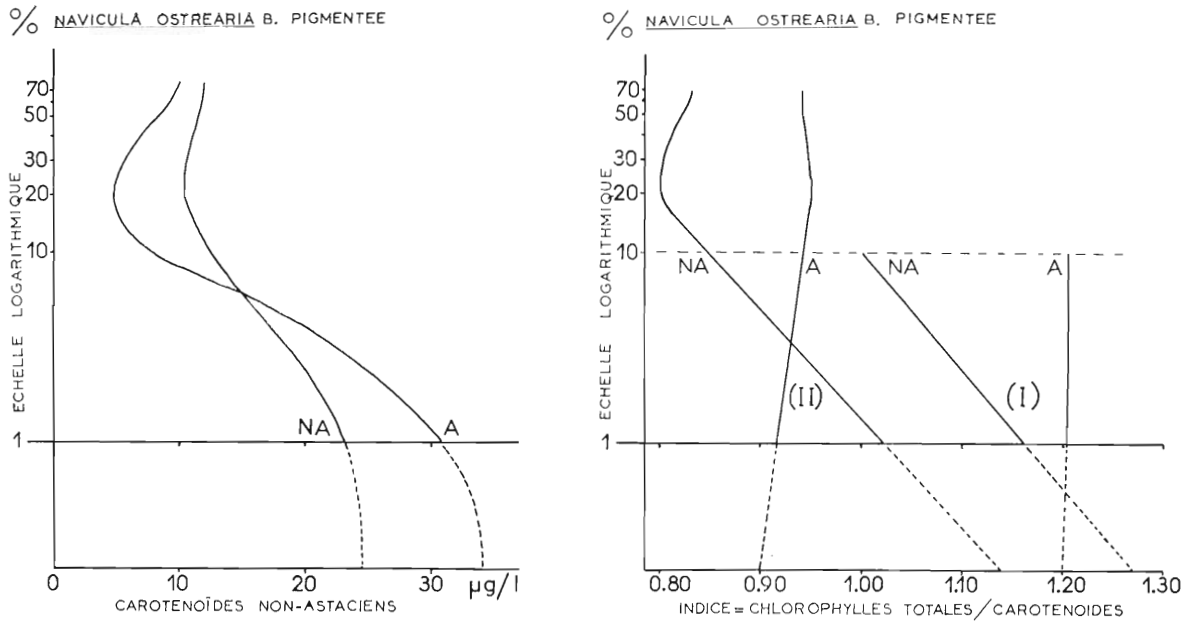


FIG. 7 et 8. — A gauche (fig. 7) : variation de la teneur en caroténoïdes non astaciens dans les claires en fonction du verdissement et suivant l'alimentation. NA : claires non alimentées ou non submergées; A : claires alimentées ou submergées. A droite (fig. 8) : évolution de l'indice chlorophylles totales/caroténoïdes non astaciens suivant le verdissement et variations saisonnières. (I) juin à août; (II) octobre à décembre.

Pour un verdissement égal (10 %), on observe des faits remarquables : les valeurs moyennes de l'indice sont de 1,00 en été et de 0,85 en automne pour les claires non submergées. Elles passent à 1,21 en été et à 0,94 en automne pour les claires alimentées. Mais cet indice relativement stable pour ces dernières tend à diminuer à mesure du verdissement dans les claires non alimentées et

	Cultures pures de <i>Navicula ostrearia</i>		Claires de Daire	
			I	II
% pigmentation	100 %	35 %	70 %	absence de <i>N. ostrearia</i>
Rapport chlorophylles/caroténoïdes	0,79	0,97	0,75	1,15

TABLEAU 1

peut atteindre, en automne, une valeur minimale moyenne de 0,80. Le graphique met en évidence une variation saisonnière pour un verdissement égal ou nul, ainsi que l'importance du renouvellement des eaux.

YENTSCH et coll. (*in* STRICKLAND, 1960) voient dans la modification du rapport chlorophylles/caroténoïdes un changement du métabolisme. Sans préjuger des résultats ultérieurs il paraît intéressant de rapprocher de l'observation du graphique de la figure 8 les valeurs trouvées en étudiant *Navicula ostrearia* en culture pure et en comparant les claires I et II de Daire différentes quant à leur pigmentation (tabl. 1).

L'absence de *Navicula ostrearia* ou la dépigmentation de ces diatomées aboutit au même résultat : l'augmentation du rapport de pigments : chlorophylles/caroténoïdes. Ce résultat fera prochainement l'objet de recherches en rapport avec la productivité.

5) Enfin BOCAT, en 1907, avait attiré l'attention sur les affinités éventuelles de la « marenine » avec la phycocyanine. Or, depuis RANSON (1927), on sait obtenir la « marenine » sous forme de solution en laissant simplement quelques heures des *Navicula ostrearia* pigmentées dans une eau de mer préalablement filtrée. Celle-ci servant de référence, il a été possible d'établir la

<i>Navicula ostrearia</i> pigmentées (en %)	Chlorophylles en µg/l				Caroténoïdes en µg/l	Chlorophylles totales /caroténoïdes	D ₄₃₀₀ /D ₆₆₃₀
	a	b	c	total			
0 % claires « blanches » N = 36	28,80	23,56	5,07	57,43	46,94	1,22	3,66
1 à 10 % claires faiblement pigmentées N = 24	17,22	11,37	1,50	30,09	32,08	0,95	3,90

TABLE. 2. — Le verdissement des claires de la Seudre de juin à août 1965
(valeurs moyennes obtenues sur 60 prélèvements).

courbe d'absorption de ce pigment en solution aqueuse. Il ne présente aucune des caractéristiques spectrales d'absorption généralement attribuées aux chromoprotéines telle la phycocyanine dont le sommet le plus élevé est à 6 150 Å (STRICKLAND, 1960). On obtient une courbe à deux sommets, un principal à 4 000 Å et un secondaire à 6 550 Å.

<i>Navicula ostrearia</i> pigmentées (en %)	Chlorophylles en µg/l				Caroténoïdes en µg/l	Chlorophylles totales /caroténoïdes	D ₄₃₀₀ /D ₆₆₃₀
	a	b	c	total			
0 % claires « blanches » N = 15	17,09	9,03	4,29	30,41	26,96	1,12	3,45
1 à 30 % claires moyennement pigmentées N = 46	6,22	2,88	0,50	9,60	10,65	0,90	4,21
31 à 70 % claires très pigmentées N = 19	5,48	2,47	0,14	8,09	10,17	0,79	4,77

TABLE. 3. — Le verdissement des claires de la Seudre d'octobre à décembre 1965
(valeurs moyennes obtenues sur 80 prélèvements).

Les résultats obtenus sur l'ensemble des claires étudiées peuvent être résumés dans deux tableaux récapitulatifs (tabl. 2 et 3) tenant compte de l'intensité du verdissement. On y retrouve la différence fondamentale mise en évidence entre « les claires blanches » non pigmentées et celles où le verdissement se développe : perte des pigments actifs et des caroténoïdes en valeur absolue, avec, parallèlement et dans un rapport qui tend à devenir inférieur à 1, augmentation des phéopigments traduits par l'indice des densités optiques D_{4300}/D_{6630} .

Conclusion.

Les éléments ainsi obtenus au cours de ces recherches préliminaires permettent d'affirmer que la « marenine » est un produit de dégradation des chlorophylles (a + c) constituant le complexe pigmentaire normal de *Navicula ostrearia*, le verdissement des claires étant sans rapport avec la teneur en caroténoïdes non astaciens. Mais la perte des pigments chlorophylliens, et notamment de la chlorophylle c, a pour conséquence une diminution considérable du pouvoir photosynthétique et entraîne un état de chlorose de nature particulière, surtout en période automnale.

Dans les claires, milieu périodiquement perturbé où le renouvellement des eaux joue un rôle non négligeable, *Navicula ostrearia* vit et se multiplie pourtant. Ceci est dû à la résistance exceptionnelle, maintes fois remarquée en laboratoire, de cette espèce parmi les Bacillariophycées, et aussi à la présence d'une quantité minimale de chlorophylle a.

Certes, certains aspects de cet état chlorotique restent à préciser et des recherches prochaines essayeront d'y parvenir. Mais le déterminisme du verdissement reste lié à un enchaînement de facteurs divers encore mal connus. Il conviendra d'établir les rapports de ce phénomène particulier avec les conditions de productivité primaire et avec certaines possibilités de nutrition, et de montrer dans quelle mesure il dépend des données météorologiques locales et des équilibres physico-chimiques du milieu.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- BACHRACH (E.), 1935. — Le bleuissement des diatomées et le verdissement des huîtres. Revue critique. — *Rev. Off. Pêches marit.*, **8** (1), p. 112-123.
- BOCAT (L.), 1907. — Sur la marenine de la diatomée bleue. Comparaison avec la phycocyanine. — *C.R. Soc. Biol.*, **62**, p. 1073-75.
- KREY (J.), 1957 (58). — Chemical methods for estimating standing crop of phytoplankton. — *Cons. int. Explor. Mer, Rapp. et P.V.*, **144**.
- MARGALEF (R.), 1960. — Valeur indicatrice de la composition des pigments du phytoplancton sur la productivité, composition taxonomique et propriétés dynamiques des populations. — *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V.*, **15** (2), p. 277-281.
- 1961. — Distribution du phytoplancton dans une échelle moyenne de dimensions et signification de ses pigments assimilateurs dans l'interprétation de la dynamique des configurations. — *Comm. int. Explor. sci. Mer Médit., Rapp. et P.V.*, **16** (2), p. 139-140.
- MITCHELL (Ph. H.) et BARBEY (R.L.), 1915-16 (1918). — The occurrence in Virginia of green-gilled oysters similar to those of Marennes. — *Bull. U.S. Bur. Fish.*, **35**, p. 135-149.
- PARSONS (T.R.) et STRICKLAND (J.D.H.), 1963. — Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. — *J. mar. Res.*, **21** (3), p. 155-164.
- RANSON (G.), 1927. — L'absorption de matières organiques dissoutes par la surface extérieure du corps chez les animaux aquatiques. — *Ann. Inst. océanogr.*, **4** (3).
- 1952. — Les huîtres. Biologie. Culture. Bibliographie. — *Bull. Inst. océanogr.*, **49**, n° 1001.
- RICHARDS (F.A.) et THOMPSON (T.G.), 1952. — The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. — *J. mar. Res.*, **11**, p. 156-172.
- SCOR-UNESCO, 1964. — Report of Scor-Unesco working-group 17 on : « Determination of photosynthetic pigments » ; Sydney.
- SPENCER (C.P.), 1964. — The estimation of phytoplankton pigments. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **28** (3), p. 327-334.
- STRICKLAND (J.D.H.), 1960. — Measuring the production of marine phytoplankton. — *Fish. Res. Board of Canada*, n° 122.
- STRICKLAND (J.D.H.) et PARSONS (T.R.), 1960. — A manual of sea water analysis. — *Fish. Res. Board of Canada*, n° 125.