

Indices biochimiques et milieux marins. Journées du GABIM, Brest, 18-20 Nov. 1981
Publi. CNEXO (Actes Colloq.) n. 14, 1982, p. 97 à 122

SYNTHÈSE DE CHLOROPHYLLE ET PRODUCTION PRIMAIRE :
13 JOURS DE MESURES "IN SITU" EN UN POINT FIXE DE L'ATLANTIQUE ÉQUATORIAL

par

A. LE BOUTEILLER et A. HERBLAND

Antenne ORSTOM, COB, B.P. 337, 29273 BREST CEDEX

R E S U M E

— La chlorophylle a est l'indice de biomasse du phytoplancton le plus utilisé en océanographie. Cependant, sa relation avec la production primaire est encore mal connue, particulièrement en milieu océanique.

Au cours d'une étude de 13 jours consécutifs en un point fixe situé à l'équateur dans le Golfe de Guinée, à 4° W, la synthèse de la chlorophylle est mesurée chaque jour en parallèle avec la fixation photosynthétique du carbone : les échantillons sont prélevés avant le lever du jour, tamisés sur filet de 200 µm de vide de maille, et placés en incubation "in situ" du lever au coucher du soleil. — Les teneurs maximales de chlorophylle sont toujours observées à 50 m. La quantité de chlorophylle par flacon augmente dans la journée de 150 à 200 % entre 20 et 30 m, mais seulement de 40 à 50 % à 50 m. Le rapport (carbone fixé)/(Chla accumulée) s'établit autour de 150 près de la surface, et entre 50 et 100 à 50 m.

Ces résultats sont discutés et confrontés à ceux obtenus à partir d'expérimentations sur le pont, ainsi qu'aux variations nyctémérales de la chlorophylle mises en évidence dans le milieu au cours de la même étude, ce qui permet d'analyser les rôles respectifs de la prédation zooplanctonique et de la lumière sur la synthèse de la chlorophylle de populations naturelles.

A B S T R A C T

— Chlorophyll a is the most often used index of phytoplankton biomass in oceanography. However, its relation with primary production is still poorly known, particularly in oceanic region.

During a 13 days study in the equatorial Atlantic Ocean (0°, 4° W), chlorophyll synthesis has been measured every day in parallel with carbon fixation : water was sampled before sunrise, screened through a 200 µm net, and incubated "in situ" from sunrise to sunset. — Maximal concentrations of chlorophyll were always observed at 50 m depth. The bottle content of chlorophyll increased during the day from 150 to 200 % between 20 and 30 m, but only from 40 to 50 % at 50 m. The ratio (fixed carbon)/(accumulated chlorophyll) was about 150 near the surface, and from 50 to 100 at 50 m.

These results are discussed and compared with those from shipboard experiments, and with diel variation of chlorophyll in field as shown by measurements during the same cruise. Chlorophyll synthesis would be controlled primarily by both zooplanktonic predation and available light.

M O T S - C L E S : Synthèse de chlorophylle, Production primaire, Atlantique Equatorial.

K E Y W O R D S : Chlorophyll synthesis, Primary production, Equatorial Atlantic Ocean.

INTRODUCTION

Dans les études de production primaire en milieu océanique, les deux méthodes classiques les plus couramment utilisées sont la chlorophylle a pour estimer la biomasse du phytoplancton, et la fixation du carbone pour mesurer la production photosynthétique. Le dosage de la chlorophylle a par fluorimétrie sur extraits acétoniques (YENTSCH et MENZEL, 1963) est simple, rapide et précis. La méthode présente l'avantage majeur d'être sélective, puisqu'elle ne concerne que les organismes phototrophes qui seuls contiennent nécessairement de la chlorophylle. Vis-à-vis de la photosynthèse, la chlorophylle constitue donc a priori un indice de biomasse du phytoplancton parfaitement adapté. C'est pourquoi de nombreux auteurs expriment leurs résultats en termes de carbone fixé par unité de temps et par unité de chlorophylle, ou indice de productivité (PAASCHE, 1960 ; CURL et SMALL, 1965 ; THOMAS, 1970 a ; MOREL, 1978 ; HARRISON et PLATT, 1980). Mais, du fait de différences méthodologiques, les résultats peuvent varier beaucoup d'un auteur à l'autre (voir revue STRICKLAND, 1960), ou selon les écosystèmes et les peuplements phytoplanctoniques concernés. En outre, comme le notent YENTSCH et RYTHER (1957), il est toujours difficile de comparer une mesure instantanée de chlorophylle avec une mesure de photosynthèse qui demande plusieurs heures. La valeur de l'indice de productivité peut être très élevée par suite de synthèse de chlorophylle au cours de l'incubation (EPPLEY, 1968). Si au contraire la quantité de chlorophylle diminue pendant l'incubation, comme l'observent VENRICK et al. (1977), et GIESKES et al. (1979), les données de production photosynthétique n'ont évidemment plus du tout la même signification. Il est donc particulièrement important de suivre l'évolution dans le temps du contenu en chlorophylle des échantillons destinés aux mesures de production primaire, et de déterminer les facteurs principaux susceptibles d'agir sur la synthèse et la dégradation de la chlorophylle.

C'est ce que nous avons entrepris au cours de la campagne "CAP 7912" (octobre-novembre 1979) du N.O. "Capricorne" (programme CIPREA, CIRCulation et PProduction à l'Equateur en Atlantique) qui comprit deux parties, l'une en position fixe à l'équateur (4°W), l'autre le long du méridien 4°W de 5°N à 5°S. Durant la première partie, nous avons mesuré 13 jours de suite au même endroit les variations de concentration de la chlorophylle dans des flacons incubés "in situ", en parallèle avec des mesures de fixation de carbone et d'assimilation de nitrate marqué à l'azote-15 (LE BOUTEILLER, en prép.). En outre, les variations nyctémérales de la chlorophylle dans le milieu sont également suivies en détail (LE BOUTEILLER et HERBLAND, sous presse).

Enfin, pendant la deuxième partie de la campagne, nous avons expérimenté sur le pont afin de mettre en évidence le rôle de la prédation zooplanktonique d'une part, celui de la quantité de lumière disponible d'autre part, sur la synthèse de la chlorophylle et la photosynthèse.

1. METHODES

L'eau destinée aux études de production primaire est prélevée avant le lever du soleil à l'aide d'une bouteille NISKIN de 30 litres sur huit niveaux répartis de 0 à 70 m. Elle est tamisée sur filet de 200 μm de vide de maille puis répartie ainsi :

- analyse immédiate des sels nutritifs (NO_3 , NO_2 , NH_4 , PO_4) sur auto-analyseur Technicon (STRICKLAND et PARSONS, 1972).

- carbone et azote particulaires : Les échantillons d'un volume de 2 litres sont récoltés sur des filtres en fibre de verre Gelman type A (\varnothing 25 mm) qui sont ensuite séchés, congelés et analysés au laboratoire sur analyseur CHN (Hewlett Packard 185 B).

- chlorophylle a : les échantillons d'un volume de 175 ml sont filtrés sur filtre Whatman GF/C (\varnothing 25 mm). Le filtre est aussitôt broyé mécaniquement et placé pour extraction dans de l'acétone à 90 % pendant au moins 2 heures au réfrigérateur. L'analyse se fait sur fluorimètre TURNER modèle 111 étalonné au spectrophotomètre avec de la chlorophylle a pure (Sigma) (YENTSCH et MENZEL, 1963 ; HOLM-HANSEN et al., 1965). La précision est appréciée sur 12 replicats d'une eau de mer contenant une moyenne de $0,262 \text{ mg.m}^{-3}$ de chlorophylle a. On trouve $\text{cv} = 4,8 \%$. Cette même méthode est rigoureusement appliquée à l'étude des variations nyctémérales de la chlorophylle : 8 ou 10 échantillons sont prélevés chaque jour entre 0 et 100 m à 2 h 00, 8 h 00, 14 h 00 et 20 h 00 (T.U.) pendant 13 jours consécutifs (LE BOUTELLER et HERBLAND, sous presse).

- fixation du carbone (STEEMANN NIELSEN, 1952) : environ 5 μCi de $^{14}\text{C-CO}_2$ sont ajoutés par flacon de 300 ml. La radioactivité de la solution de carbonate marqué introduite dans chaque flacon, et celle émise par le matériel récolté sur les filtres en nitrate de cellulose Sartorius en fin d'incubation, sont mesurées sur compteur en scintillation liquide (PACKARD).

La pénétration de la lumière dans l'eau est mesurée chaque jour vers 13 heures avec un quantamètre "Lambda" selon les recommandations de JITTS et al. (1976). La radiation incidente est enregistrée à partir d'un solarimètre "KIPP and ZONEN".

1.1. Etude de l'influence du volume du flacon

Des travaux récents montrent l'effet possible du volume du flacon sur la croissance des particules (SHELDON et al., 1973), sur la synthèse de chlorophylle (GIESKES et al., 1979) et sur la fixation de carbone (GIESKES et al., 1979).

Or, nous avons utilisé des flacons de différentes capacités :

- 300 ml pour la fixation du carbone. Incubations "in situ" et sur le pont.
- 2600 ml pour diverses expérimentations sur le pont.
- 5,7 l pour la synthèse de chlorophylle avec incubation "in situ".
- 300 ml, 5,7 l et 11,2 l pour la synthèse de chlorophylle avec incubations sur le pont.

Nous avons testé l'effet du volume du flacon pour pouvoir comparer entre eux nos divers résultats. 3 expérimentations sur le pont ne permettent pas de mettre en évidence d'effet du volume du flacon sur la fixation de carbone (tableau 1), ce qui rejoint les observations de SHARP et al. (1980).

Tableau 1. Tests sur l'effet possible du volume du flacon sur la fixation photosynthétique du carbone. Eau tamisée sur 200 μm . Volume filtré pour chaque échantillon : 300 ml. Concentration de traceur (^{14}C) égale dans les 2 types de flacons en début d'incubation.

position	niveau prélèvement (m)	lumière relative reçue	Carbone fixé ($\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$)	
			(300 ml)	(2600 ml)
3°N ; 4°W	35	10 %	0,891	0,905 0,910
0° ; 4°W	25	10 %	0,909	0,884
2°S ; 4°W	40	10 %	1,126	0,939

De même l'effet du volume du flacon sur la synthèse de chlorophylle n'apparaît pas dans les 3 expériences du tableau 2.

Tableau 2. Tests sur l'effet possible du volume du flacon sur la production de chlorophylle. Eau tamisée sur 200 μm . Volume filtré pour chaque échantillon : 300 ml. Concentration initiale en t_0 , finale en t_1 .

position	niveau prélèvement (m)	lumière relative reçue	NO_3 dans le milieu ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)	chlorophylle ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)			
				t_0	t_1 (300 ml)	t_1 (5,71)	t_1 (11,21)
3°N ; 4°W	35	10 %	<0,005	0,096	0,176	0,178	-
2°S ; 4°W	40	10 %	<0,005	0,137	0,176	0,167	-
4°S ; 4°W	40	10 %	<0,005	0,136	0,220	0,247	0,245

1.2. Etude de l'influence de l'enrichissement en nitrate sur la synthèse de chlorophylle

La synthèse de chlorophylle est estimée "in situ" dans des flacons de 5,7 l servant aussi à mesurer l'assimilation du nitrate (méthode à ^{15}N : DUGDALE et GOERING, 1967). L'enrichissement en nitrate est toujours faible ($\leq 1,8 \text{ mgN}\cdot\text{m}^{-3}$). Cependant, il convient de déterminer s'il peut induire une augmentation de la synthèse de chlorophylle, comme l'observent THOMAS (1970 b), EPPLEY et al. (1971), FALKOWSKI et STONE (1975) ou DUFOUR et SLEPOUKHA (1981) en milieu lagunaire. Nous avons donc testé l'effet de l'enrichissement azoté sur la synthèse de chlorophylle (tableau 3).

Tableau 3. Effet de l'enrichissement en NO_3 ou NH_4 sur la synthèse de la chlorophylle a en culture sur le pont (a : flacon témoin - b : flacon enrichi). $t_0 = 7 \text{ h } 30 \text{ à } 8 \text{ h } 00$. $t_1 = 13 \text{ h } 00 \text{ à } 13 \text{ h } 30$. $t_2 = 17 \text{ h } 00 \text{ à } 17 \text{ h } 25$. Eau tamisée sur $200 \mu\text{m}$. NH_4 non mesuré dans le milieu.

position	niveau prélèvement (m)	lumière relative reçue	n° flacon	NO_3 dans le milieu ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)	enrichissement ^{15}N ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)	chlorophylle ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)		
						t_0	t_1	t_2
1°20N ; 4°W	50	10 %	a	1,75	nul	0,457	0,526	0,648
			b	1,75	0,87 (NO_3)	0,457	0,532	0,621
			effet de l'enrichissement :				+ 1 %	- 4 %
0° ; 4°W	30	10 %	a	0,26	nul	0,578	0,993	1,085
			b	0,26	0,09 (NH_4)	0,578	1,039	1,036
			effet de l'enrichissement :				+ 5 %	- 5 %
2°S ; 4°W	40	10 %	a	< 0,05	nul	0,137	0,172	0,248
			b	< 0,05	0,89 (NO_3)	0,137	0,195	0,265
			effet de l'enrichissement :				+13 %	+ 7 %
5°S ; 4°W	30	10 %	a	< 0,05	nul	0,300	0,393	0,425
			b	< 0,05	0,89 (NO_3)	0,300	0,399	0,535
			effet de l'enrichissement :				+ 2 %	+26 %
3°N ; 4°W	35	10 %	a	< 0,05	nul	0,096	0,177	0,169
			b	< 0,05	0,89 (NO_3)	0,096	0,200	0,201
			effet de l'enrichissement :				+13 %	+19 %

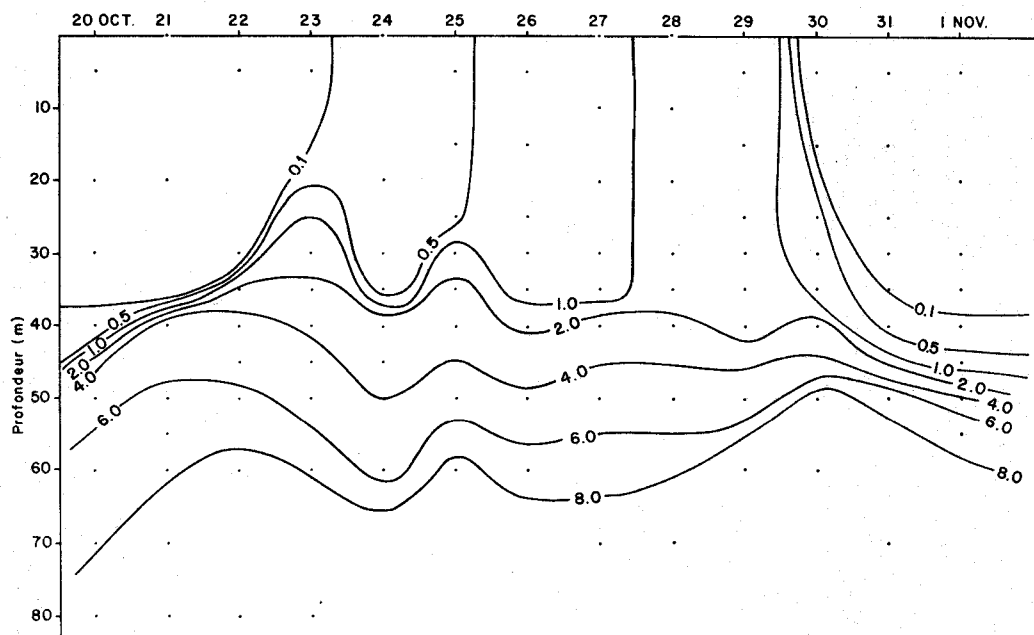


Figure 1 - Teneur en nitrate ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) de la couche euphotique, et évolution au cours des 13 jours d'étude en point fixe (0° ; 4°W). Mesures effectuées sur les échantillons destinés aux incubations de production primaire.

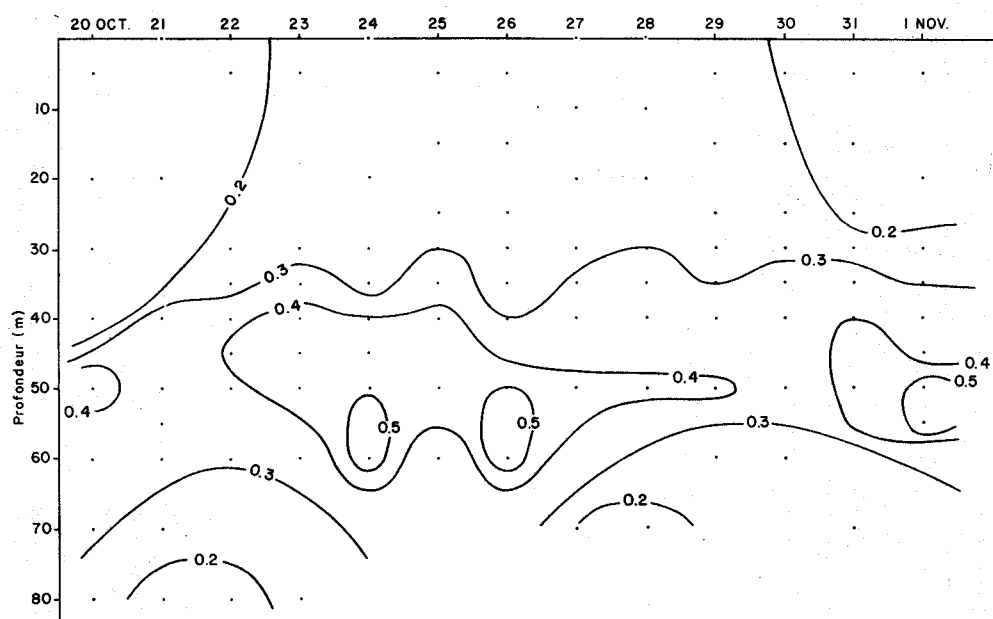


Figure 2 - Quantité de chlorophylle a ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) présente en début d'incubation dans les échantillons destinés aux mesures de production primaire, et évolution au cours des 13 jours d'étude en point fixe (0° ; 4°W).

Ces expériences et quelques autres suggèrent que lorsque le milieu contient du nitrate, l'addition d'un composé azoté (NO_3 ou NH_4) n'entraîne aucune différence significative dans la teneur en chlorophylle en fin d'incubation. A l'inverse, lorsque le milieu est dépourvu de nitrate, l'enrichissement en nitrate provoque une augmentation de la teneur en chlorophylle de + 2 à + 13 % après 5 h d'incubation, et de + 7 à + 26 % après 9 h d'incubation. Cependant, ces différences demeurent très minimales par rapport aux valeurs du taux de synthèse de la chlorophylle $(\Delta \text{Chl}_a)/(\text{Chl}_a)_0$ des échantillons témoins (a), Chl_a_0 étant la concentration initiale. Parmi les 52 échantillons incubés "in situ" au cours de l'étude en position fixe, 9 seulement contenaient moins de $0,05 \text{ mg.m}^{-3}$ de nitrate. Il en sera tenu compte dans la discussion.

2. RESULTATS ET DISCUSSION

2.1. Incubation in situ

La distribution des sels nutritifs au sein de la couche euphotique n'a connu au cours de l'étude en point fixe que des variations de faible amplitude (OUDOT, 1982), avec toutefois du 23 au 29 octobre un enrichissement en nitrate de la couche homogène (figure 1), accompagné d'une augmentation sensible de la teneur en chlorophylle (figure 2). La distribution verticale de la chlorophylle est cependant restée particulièrement régulière, avec un maximum peu marqué toujours situé vers 50 m. La concentration moyenne de chlorophylle à 50 m et vers 8 h 00 est de $0,423 \text{ mg.m}^{-3}$ (moyenne sur 13 jours. cv = 17 %). Pour cette étude on considèrera donc qu'en première approximation la structure et le fonctionnement de l'écosystème étudié ont peu varié et qu'un certain équilibre écologique est atteint. Dans ces conditions, toutes les données récoltées en 13 jours peuvent être regroupées de manière à obtenir une image globale de la distribution verticale des différents paramètres de biomasse et de production qui soit représentative d'une population phytoplanctonique moyenne.

Au cours de l'incubation in situ du lever au coucher du soleil (durée moyenne : 10 h 45), la concentration de chlorophylle a augmente systématiquement dans tous les flacons (figure 3), alors que les variations dans le milieu sont beaucoup plus modestes (tableau 4).

Tableau 4. Moyennes sur 13 jours des teneurs en chlorophylle a (mg.m^{-3}) mesurées dans le milieu à 2 h 00, 8 h 00, 14 h 00 et 20 h 00 (T.U.). Comparaison avec les teneurs en chlorophylle a mesurées dans les flacons placés en incubation in situ du lever au coucher du soleil (moyennes sur n jours ; eau tamisée sur filet de $200 \mu\text{m}$). Etude en position fixe à (0° ; 4°W).

profondeur (m)	chlorophylle a dans le milieu				chlorophylle a dans les flacons		
	2.00 h	8.00 h	14.00 h	20.00 h	6.00 h	18.00 h	n
0	-	0,21	-	0,22	-	-	-
5	0,20	-	0,26	-	0,15	0,25	1
20	0,19	0,24	0,29	0,25	0,15	0,34	4
30	-	0,28	-	0,29	0,28	0,70	9
35	0,28	0,30	0,46	0,38	0,30	0,75	8
40	0,31	0,34	0,49	0,41	0,36	0,72	12
45	0,35	0,41	0,55	0,48	0,41	0,73	4
50	0,42	0,42	0,61	0,50	0,43	0,62	5
60	0,35	0,32	0,47	0,38	0,33	0,48	2
80	0,19	0,17	0,25	0,21	-	-	-

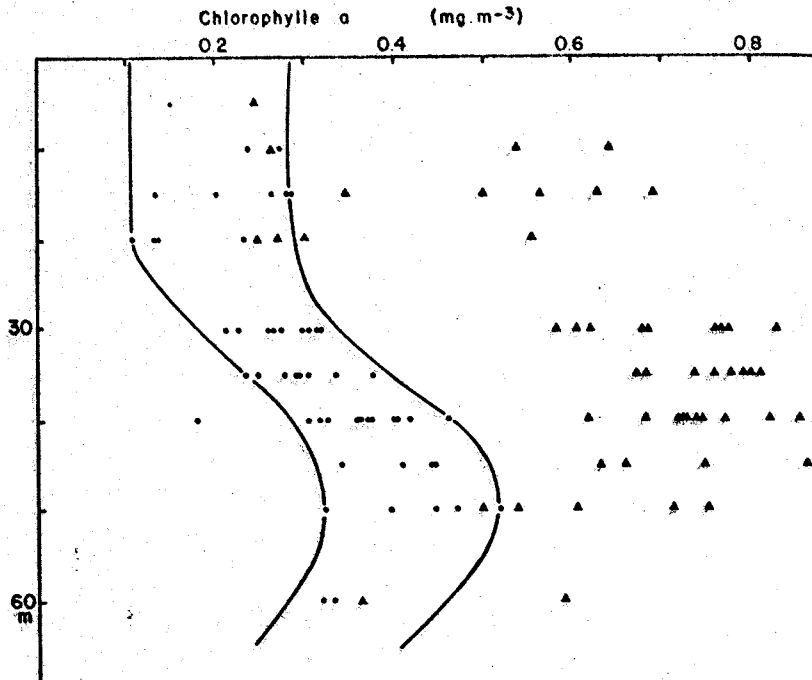


Figure 3 - (points) Concentration de la chlorophylle a dans les flacons en début d'incubation (6 H) en fonction de la profondeur. 13 jours de mesures regroupés sur la même figure. Eau tamisée sur 200 μ m. \blacktriangle (triangles) Concentration de la chlorophylle a dans les mêmes flacons en fin d'incubation "in situ".

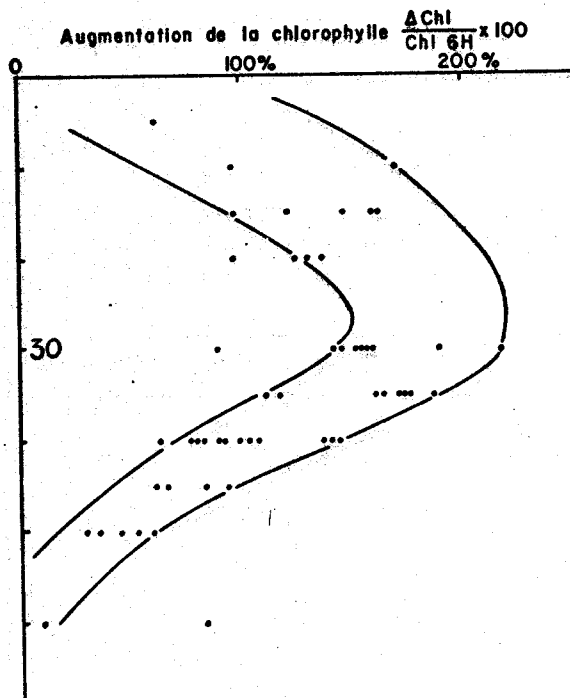


Figure 4 - Augmentation relative de la chlorophylle a $\left(\frac{\text{Chla}_1 - \text{Chla}_0}{\text{Chla}_0}\right) \times 100$ au cours de l'incubation "in situ" du lever (t_0) au coucher du soleil (t_1).

Il n'y eut pas de mesure en surface de sorte que l'altération de la chlorophylle par excès de lumière ne peut être mise en évidence. Cependant, lors d'une station de production au cours de la campagne "CAP 7906", une baisse de 22 % de la chlorophylle dans l'échantillon de surface fut mesurée à (3°S ; 4°W) en utilisant strictement la même méthodologie que celle présentée ci-dessus. Au-dessous de la surface, la quantité de chlorophylle accumulée dans la journée est considérable jusqu'au bas de la couche euphotique (en moyenne, 1,2 % de la lumière ayant franchi la surface parvient à 60 m). En valeurs relatives, l'augmentation de la chlorophylle se distribue de manière régulière en fonction de la profondeur : elle passe par un maximum de 150 à 200 % entre 20 et 30 m et décroît ensuite progressivement vers le bas (figure 4). Elle n'est plus que de 50 % environ à 50 m où se trouvent les teneurs maximales de chlorophylle en début d'incubation. Ces valeurs correspondent à des taux de croissance en terme de chlorophylle de 0,09 à 0,10 heure⁻¹ pour la couche 20-30 m, et de 0,04 heure⁻¹ à 50 m (valeurs calculées pour la journée avec :

$$\mu = \frac{1}{\Delta t} \ln \frac{\text{Chla}_1}{\text{Chla}_0} ,$$

(Chla₀ et Chla₁ étant respectivement les quantités de chlorophylle au début et à la fin de l'incubation).

La variabilité calculée sur les données récoltées durant les 13 jours d'étude est remarquablement bonne (tableau 5). Pour les trois niveaux pour lesquels on dispose du plus grand nombre de données, elle n'est pas supérieure en fin d'incubation à celle calculée en début d'expérience, contrairement aux observations de VENRICK et al. (1977).

Tableau 5. Coefficients de variation en pourcentage calculés sur les données récoltées au cours des 13 jours d'étude pour les 3 niveaux décrits par le plus grand nombre de mesures. Chlorophylle en début et fin d'incubation. Chlorophylle accumulée. Carbone organique particulaire. Fixation de carbone.

profondeur (m)	n	chlorophylle a			COP	carbone fixé
		t ₀	t ₁	(t ₁ - t ₀)		
30	9	14	12	18	5	24
35	8	15	7	9	14	22
40	12	20	20	26	13	23

Incontestablement, les méthodes expérimentales appliquées rigoureusement pendant 13 jours consécutifs sur des populations phytoplanctoniques relativement abondantes et appartenant à un écosystème très stable, ont contribué à l'homogénéité des résultats. Le rayonnement global incident n'a quasiment pas varié pendant l'étude ($m = 2\ 350\ \text{J.cm}^{-2}.\text{jour}^{-1}$, $n = 13$, $cv = 15\%$), de même que l'épaisseur de la couche euphotique ($m = 62\ \text{m}$, $cv = 5,5\%$). Le taux de synthèse de la chlorophylle $\Delta\text{Chla}/\text{Chla}_0$ ne semble pas affecté par la richesse du milieu en chlorophylle (figure 5). Il n'est pas possible non plus à partir de ces données de mettre en évidence un quelconque effet de la teneur en nitrate du

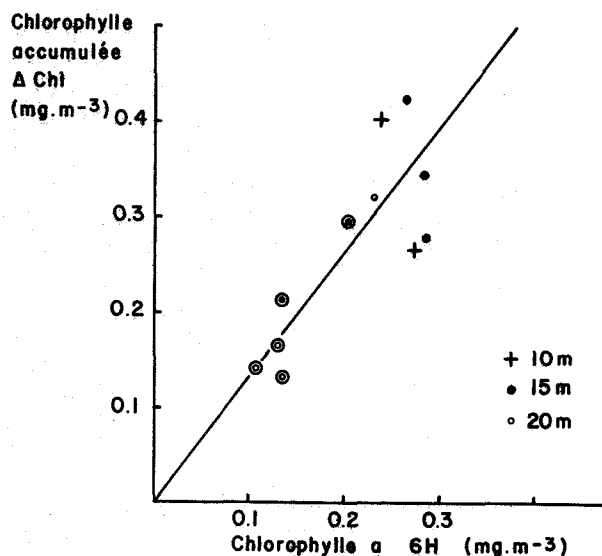


Figure 5 - Quantité de chlorophylle accumulée ($Chla_1 - Chla_0$) pendant la journée en fonction de la concentration de chlorophylle présente en début d'incubation "in situ", à 10 m, 15 m et 20 m. Les points encadrés correspondent à des échantillons dépourvus de nitrate. La droite représentée a pour pente moyenne des rapports : $\frac{\Delta Chla}{Chla_0}$

milieu, même en tenant compte du faible effet positif qu'apporte l'enrichissement en nitrate marqué à l'¹⁵N. Le taux de synthèse de la chlorophylle semble avant tout déterminé par le niveau de prélèvement et d'incubation, ce qui suggère que la lumière disponible serait un facteur primordial.

Aux mêmes stations et dans les mêmes conditions, la fixation photosynthétique du carbone présente un maximum peu marqué entre 10 et 30 m (figure 6), et décroît ensuite vers le bas. Le carbone organique particulaire total (COP) est le plus abondant entre 20 et 35 m, c'est-à-dire très au-dessus du maximum de chlorophylle. Le rapport carbone fixé/COP montre que le carbone particulaire augmente dans la journée de 20 à 100 % entre 10 et 50 m (figure 7). Récemment reconsidérée (PETERSON, 1980), la méthode au ¹⁴C a cependant le mérite de fournir des résultats précis, même si les valeurs calculées ne correspondent pas exactement à la production nette de la population phytoplanctonique présente en début d'expérience, en particulier du fait de l'excrétion du phytoplancton, de l'évolution et des interactions des différents organismes autotrophes et hétérotrophes enclos dans le flacon d'incubation. Le carbone particulaire lui-même ne fournit qu'une valeur maximale possible du carbone phytoplanctonique. D'après HERBLAND et LE BOUTEILLER (sous presse), le carbone phytoplanctonique constituerait 40 à 75 % du COP tel qu'il est mesuré ici. Le rapport carbone fixé/COP sous-estime donc très probablement le taux de renouvellement du carbone phytoplanctonique. Puisque plus de la moitié des valeurs de carbone fixé/COP sont supérieures à 50 % (figure 7), le taux de renouvellement du carbone phytoplanctonique est en conséquence certainement très élevé, particulièrement entre 10 et 30 m, où sont obtenues les plus fortes valeurs du rapport COP/Chla. C'est précisément à ce niveau que le taux de synthèse de la chlorophylle est maximal (figure 4). Si le phytoplancton a un taux de croissance élevé, il n'est pas surprenant qu'il ait également un taux de synthèse de chlorophylle important. Ceci suggère que les valeurs

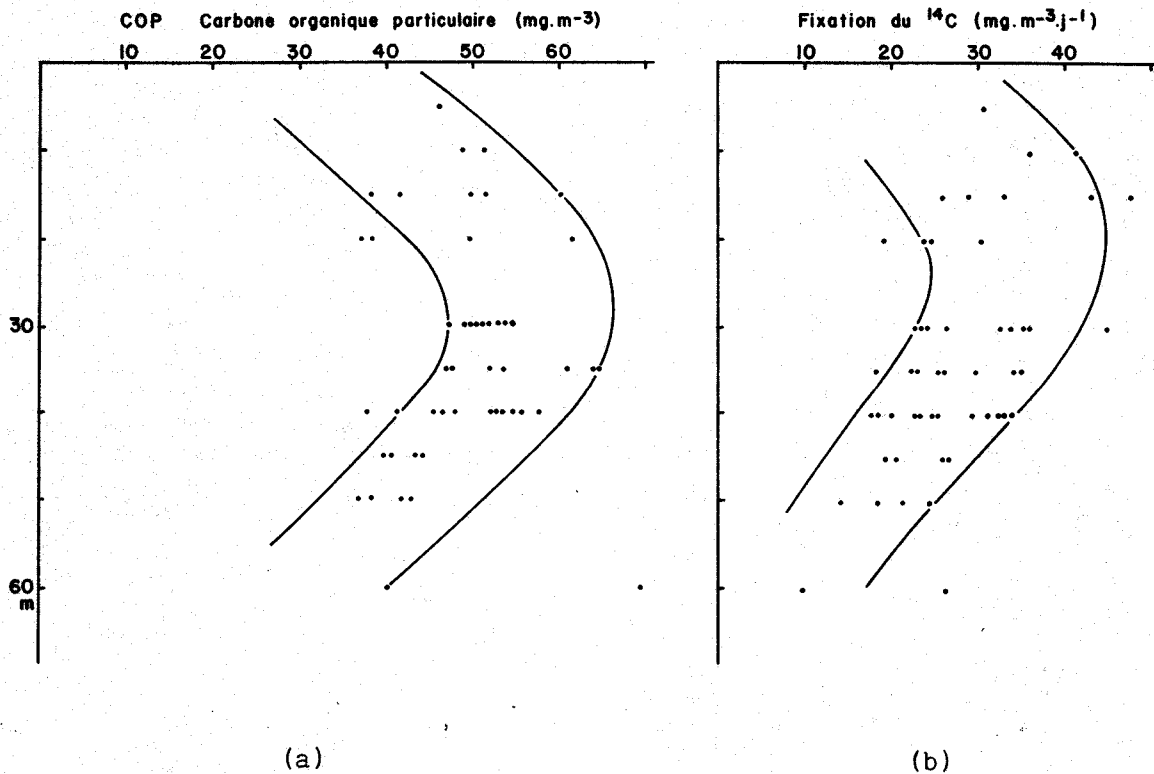


Figure 6 - (a) Carbone organique particulaire (COP) dans les flacons en début d'incubation (6 H. Fraction inférieure à 200 μ m) en fonction de la profondeur. 13 jours de mesures regroupés.
 (b) Carbone fixé dans les mêmes flacons au cours de l'incubation "in situ" du lever au coucher du soleil. Eau tamisée sur 200 μ m.

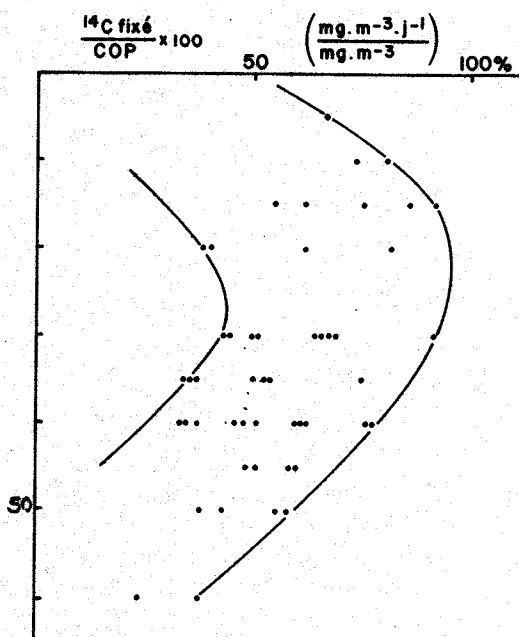


Figure 7 - Augmentation relative du carbone organique particulaire (en pourcentage) : $\left(\frac{\text{carbone fixé par jour}}{\text{COP}} \right) \times 100$, au cours de la journée.

de synthèse de chlorophylle reportées sur la figure 4 soient le reflet du taux de croissance du phytoplancton.

Si l'on compare l'indice de productivité (carbone fixé)/(Chla_i) avec le rapport (carbone fixé)/Chla₀ et Chla₁ étant les quantités de chlorophylle en début et en fin d'incubation, on constate que, même en considérant que la chlorophylle synthétisée au cours de la journée est photosynthétiquement active, une même quantité de chlorophylle fixe plus de carbone près de la surface et de moins en moins vers le bas de la couche euphotique (figure 8).

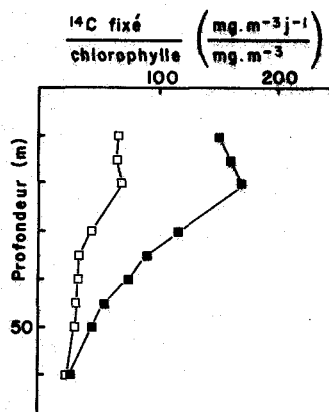


Figure 8 - Fixation photosynthétique du carbone pendant la journée par unité de chlorophylle a présente en début d'incubation (carrés noirs) et par unité de Chla mesurée en fin d'incubation (carrés blancs). Moyennes des rapports obtenus pendant les 13 jours de mesures "in situ".

L'efficacité photosynthétique de la chlorophylle est en effet connue pour être fonction de la lumière disponible (RYTHER et YENTSCH, 1957 ; MOREL, 1978). Par conséquent, pour réaliser sa photosynthèse, la cellule phytoplanctonique doit contenir d'autant plus de chlorophylle que la lumière disponible moyenne à laquelle elle est adaptée est faible. On peut donc s'attendre à ce que le rapport de constitution C/Chla du phytoplancton présente un gradient vertical, tel que l'ont observé EPPLEY et al. (1973) dans le Pacifique Nord. En supposant que photosynthèse et synthèse de chlorophylle soient deux processus synchrones, c'est-à-dire se déroulant l'un et l'autre essentiellement au cours de la journée, et que les méthodes employées ici en fournissent des estimations acceptables, le rapport (carbone fixé)/(Chla produite) doit alors être proche du rapport C/Chla de constitution du phytoplancton. Cette démarche conduit à des valeurs de l'ordre de 150 près de la surface (figure 9), et de 50 à 100 vers 40 m. Délicate à mettre en évidence en milieu océanique, cette adaptation du contenu cellulaire en chlorophylle en fonction de la lumière disponible (BEALE et APPLEMAN, 1971 ; YENTSCH, 1974 ; VERITY, 1981) n'est possible qu'avec une certaine stabilité hydrologique du milieu (FALKOWSKI, 1980), ce qui semble le cas ici puisque la couche homogène n'est pas épaisse (figure 1) et qu'au-dessous la densité présente un gradient régulier jusqu'au bas de la couche euphotique. Entre 35 et 50 m, ce gradient de densité a pour valeur moyenne $\sigma = 0,079 \text{ g.dm}^{-3}.\text{m}^{-1}$ ($\sigma = 0,023$. Calcul sur 25 profils réalisés en 13 jours). Schématiquement, une même quantité de chlorophylle représenterait donc une biomasse phytoplanctonique (en terme de carbone) près de deux fois plus élevée à 10 m qu'à 40 m. Certes, cette conclusion suppose que les deux méthodes employées pour y parvenir ont la même signification du haut en bas de la couche euphotique, ce qui n'est probablement pas le cas. En particulier, la méthode au ¹⁴C conduirait à des résultats d'autant plus biaisés que le milieu est oligotrophe (PETERSON, 1980 ; EPPLEY, 1980). On peut donc se demander si dans le cas présent les

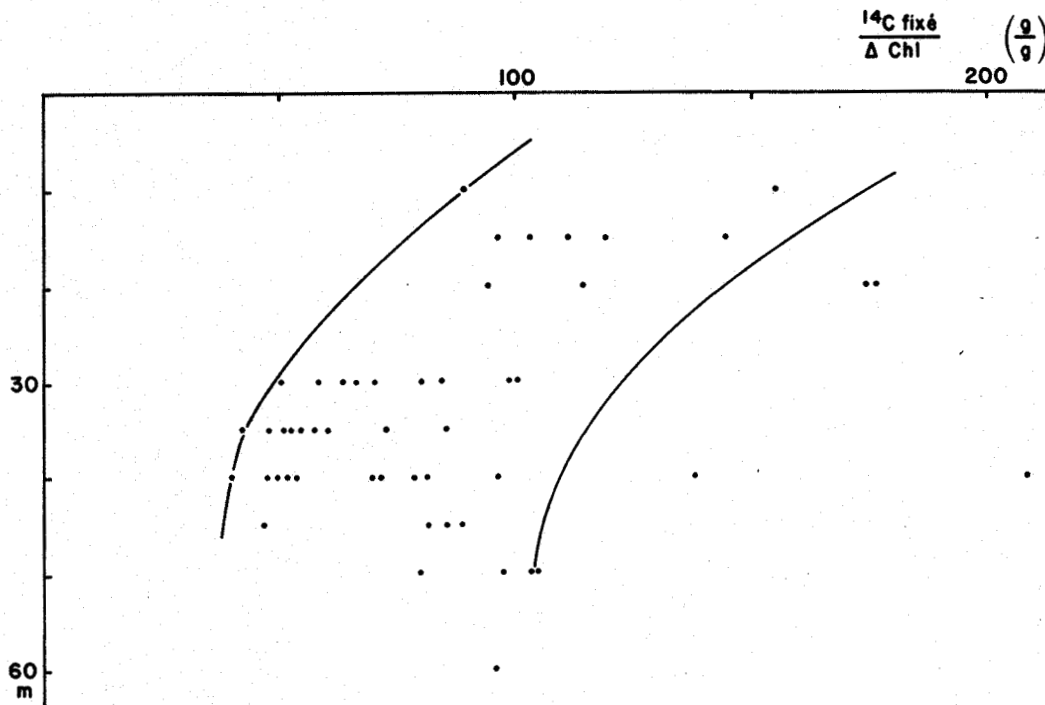


Figure 9 - Rapports (carbone fixé)/(chlorophylle produite) en fonction de la profondeur. Incubation "in situ" du lever au coucher du soleil. 13 jours d'étude.

distributions verticales des taux de fixation de carbone et de synthèse de chlorophylle peuvent s'expliquer non seulement par la quantité de lumière parvenant à chaque niveau, mais encore par la richesse du milieu en sels nutritifs. Nous avons vu (figure 5) que le taux de synthèse de la chlorophylle semblait indépendant de la quantité de nitrate comme de la concentration de chlorophylle dans le milieu. De même, les variations de l'indice de productivité ne sont pas directement liées à la teneur en nitrate dans le milieu. Ainsi, à 35 m, comme aux autres niveaux, il n'est pas possible de mettre en évidence de relation entre indice de productivité et nitrate, même en tenant compte de la quantité de lumière disponible (tableau 6).

Cependant, à chaque profondeur d'incubation, les gammes dans lesquelles varient la chlorophylle, la quantité de nitrate et la température, sont inférieures aux gammes enregistrées du haut en bas de la couche euphotique, de sorte que l'influence de ces facteurs sur la fixation de carbone et la synthèse de chlorophylle ne peut être catégoriquement rejetée. Il semble toutefois que cette influence soit suffisamment minime pour que globalement, la distribution verticale des rapports (carbone fixé)/(Chl_a produite) soit avant tout la conséquence d'une adaptation du phytoplancton à la quantité moyenne de lumière disponible à chaque profondeur.

Tableau 6. Indice de productivité (IP, en $\text{mgC.mgChla}^{-1}.\text{h}^{-1}$) à 35 m. Concentration de nitrate (mg.m^{-3}) et quantité de lumière reçue par les échantillons (en $10^{22}\text{q.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$). Température ($^{\circ}\text{C}$) à 8 h 00. Coefficients de corrélation : entre IP et NO_3 , $r = 0,10$, et entre IP et lumière, $r = 0,62$ ($p = 5 \%$).

Station	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
IP	11,8	10,1	9,8	5,5	7,5	6,9	8,0	9,0	11,1	9,7	12,7
NO_3	3,04	2,54	0,41	2,10	0,87	0,91	1,52	1,30	0,81	0,01	0,02
Lumière	-	16,6	16,1	11,1	14,8	7,6	11,5	8,9	12,9	15,1	16,8
T° à 8 h	22,75	<u>21,46</u>	<u>25,10</u>	23,82	24,09	24,12	22,88	23,98	23,98	24,31	24,73

2.2. Incubations sur le pont

- Fractionnement par classes de taille

Pour mettre en évidence le rôle de la prédation zooplanctonique sur la synthèse de chlorophylle et la photosynthèse, deux expérimentations furent réalisées à partir d'échantillons prélevés l'un à 5 m et l'autre à 40 m, divisés en 3 fractions puis incubés sur le pont en culture "in situ simulé" (figures 10 et 11). Le taux de synthèse de la chlorophylle $\Delta\text{Chla}/\text{Chla}$ apparaît équivalent pour les fractions tamisées sur filet de 200 μm et sur filet de 35 μm . Il n'y eut pas d'échantillon non tamisé pour tester l'effet d'éventuels prédateurs retenus sur le filet de 200 μm . A l'inverse, les fractions tamisées sur filtres Nucleopore de 1 et 3 μm (représentant toutes les deux 61 % de la $\text{Chl}_a < 200 \mu\text{m}$) semblent constituées en majorité de chlorophylle détritique ou dégradée par la filtration, car leur contenu en chlorophylle diminue au cours de l'incubation.

L'indice de productivité semble équivalent pour les fractions $< 200 \mu\text{m}$ et $< 35 \mu\text{m}$ (figures 12 et 13), ou légèrement supérieur pour les fractions $< 35 \mu\text{m}$, comme le notent HERBLAND et LE BOUTELLER (1981). Les fractions inférieures à 1 et 3 μm fixent très peu de carbone, ce qui s'accorde avec les observations relevées ci-dessus de la dégradation de la chlorophylle dans ces échantillons.

Notons que les rapports (carbone fixé)/(Chl_a produite) obtenus (exprimés en mg.C.mgChla^{-1}) sont :

	5 m	40 m
< 200 μm	139	76
< 35 μm	215	72

Ces valeurs sont du même ordre de grandeur que celles obtenues avec les incubations "in situ" (figure 9) aux mêmes niveaux, ce qui signifie que les conditions expérimentales reproduisaient bien les conditions naturelles.

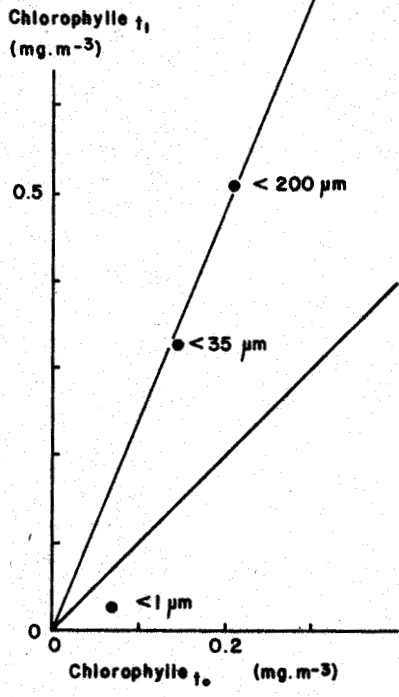


Figure 10 - Chlorophylle en fin d'incubation en fonction de la chlorophylle en début d'incubation pour 3 classes de taille. Eau de 5 m contenant 0,05 matg.m⁻³ de nitrate. Incubation sur le pont pendant 26 h. La droite de pente 45° représente une synthèse nulle.

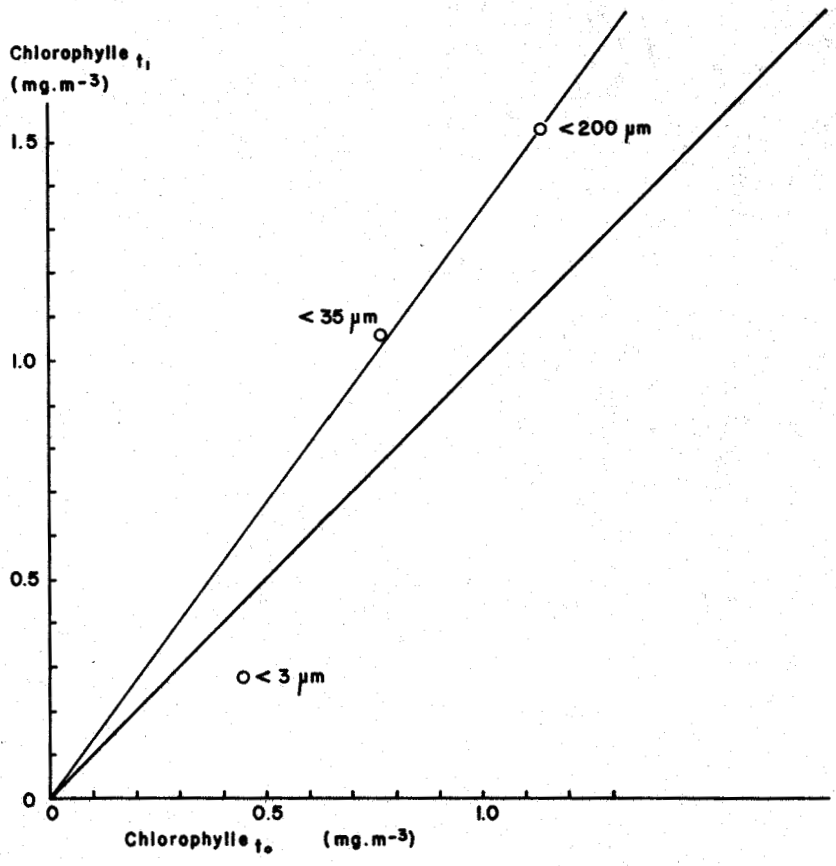


Figure 11 - Même expérience que figure 10. Eau de 40 m contenant 1,97 matg.m⁻³ de NO₃. Incubation sur le pont pendant 5 h.

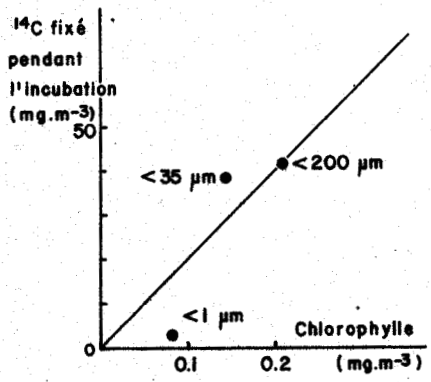


Figure 12 - Fixation de carbone en fonction de la chlorophylle présente en début d'incubation pour 3 classes de taille. Même eau de 5 m que figure 10, et même incubation.

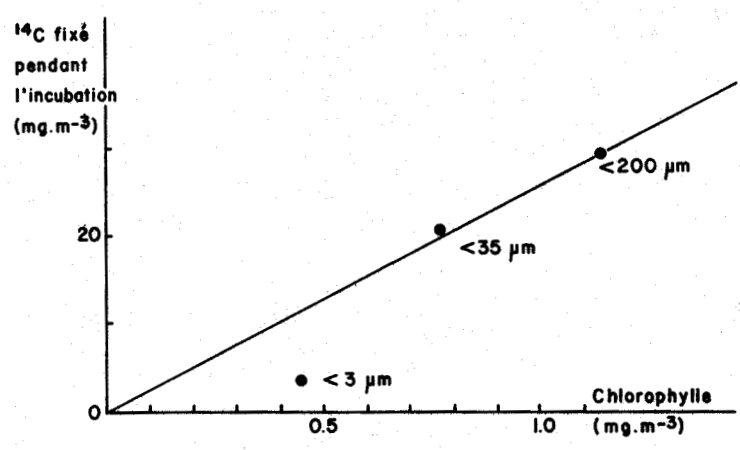


Figure 13 - Carbone fixé en fonction de Chla. Même eau et même incubation que figure 11.

Les taux de synthèse de chlorophylle semblables pour les fractions <20 µm et <35 µm (figures 10 et 11) suggèrent que la prédation zooplanctonique serait équivalente dans les flacons d'incubation correspondants, ou même peut-être négligeable. D'après LE BORGNE (1977), les besoins en nourriture du seul mésozooplancton dans ces eaux seraient considérables, puisque supérieurs à la production nette du phytoplancton. Si l'on élimine ce mésozooplancton par le tamisage sur 200 µm, on supprime donc probablement une très grande part de la consommation de phytoplancton. Reste le microzooplancton, de plus en plus soupçonné d'un rôle d'autant plus important que les cellules phytoplanctoniques sont petites. Nos mesures montrent que 70 à 100 % des cellules phytoplanctoniques sont inférieures à 35 µm (HERBLAND et LE BOUTEILLER, 1981), et sans doute très nombreuses sont celles ayant un diamètre de l'ordre de quelques µm seulement, puisque 40 à 70 % de la chlorophylle passe à travers un filtre de 3 µm. En terme de phosphore, la biomasse du microzooplancton de taille comprise entre 50 et 200 µm est de 1 à 3 % du POP (POP = phosphore organique particulaire total inférieur à 200 µm) (LE BORGNE, comm. pers.). Bien que relativement faible en biomasse, ce microzooplancton peut toutefois consommer une part importante des petites cellules phytoplanctoniques (HEINBOKEL, 1978 ; RASSOULZADEGAN et ETIENNE, 1981). Le tamisage sur 35 µm (figures 10 et 11), qui élimine une part importante du microzooplancton et sélectionne les petites cellules phytoplanctoniques susceptibles d'une grande efficacité photosynthétique (MALONE, 1971), devrait donc favoriser les taux de synthèse apparents de la chlorophylle. Cela ne semble pas être le cas.

Ce microzooplancton serait-il détruit pas quelque stress physiologique dû à l'expérimentation, comme l'observent VENRICK et al. (1977) ? Si l'on rapproche ces résultats de ceux obtenus "in situ" (figures 3 et 4), on constate que l'accumulation de la chlorophylle dans les flacons tamisés sur filet de 200 µm et incubés "in situ" du lever au coucher du soleil est incontestablement beaucoup plus importante que les augmentations de la chlorophylle mesurées simultanément dans le milieu naturel (voir LE BOUTEILLER et HERBLAND, sous presse et le tableau 4). Si l'on suppose que la méthode expérimentale ne provoque aucune stimulation artificielle du taux de synthèse de la chlorophylle dans les flacons d'incubation, il faut alors conclure que l'élimination du mésozooplancton suffit à permettre une croissance très rapide de la biomasse phytoplanctonique qui rappelle les résultats obtenus par SHELDON et al. (1973) dans la mer des Sargasses.

- Rôle de la lumière

De l'eau prélevée à 5 m, tamisée sur 200 µm et incubée sur le pont dans des flacons recouverts de différents filtres neutres de nickel, montre que la synthèse de chlorophylle est très faible pour les faibles éclaircissements, maximale pour 50 % puis inhibée pour 100 % de lumière reçue (figure 14). La cinétique de la fixation du carbone sur ces mêmes échantillons est très classique (STEEMANN NIELSEN et JØRGENSEN, 1968).

La synthèse de chlorophylle dans l'échantillon d'eau prélevée à 35 m (figure 15) et tamisée sur 200 µm est forte pour 3 % de lumière reçue, maximale pour 10 % et plus réduite au-delà par adaptation (BROWN et RICHARDSON, 1968 ; JØRGENSEN, 1969 ; BEALE et APPLEMAN, 1971). La fixation du carbone est du même type que dans l'expérience précédente.

Ces deux expériences tendent à montrer que l'accroissement du contenu en chlorophylle de populations naturelles est maximal pour une quantité de lumière reçue équivalente à celle que ces communautés phytoplanctoniques auraient

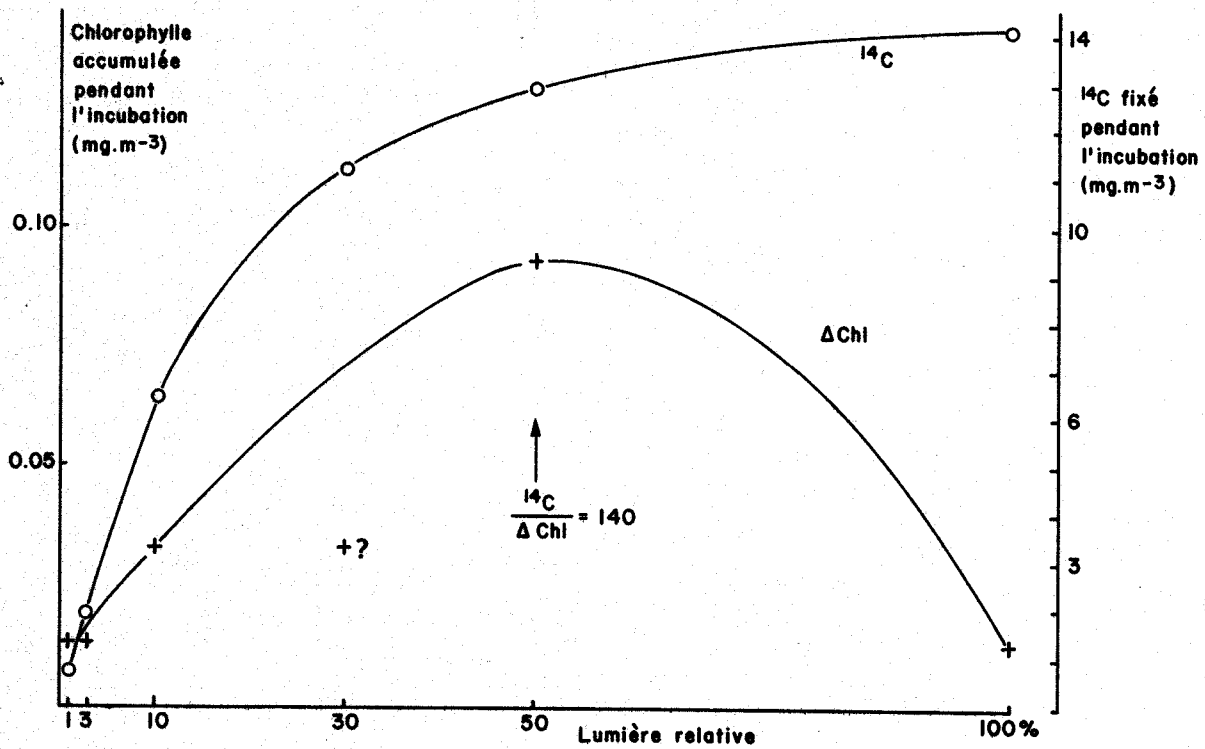


Figure 14 - Chla accumulée, ΔChl et carbone fixé en fonction de la lumière reçue. Même eau de 5 m que figures 10 et 12, mais incubation pendant 5 h 15.

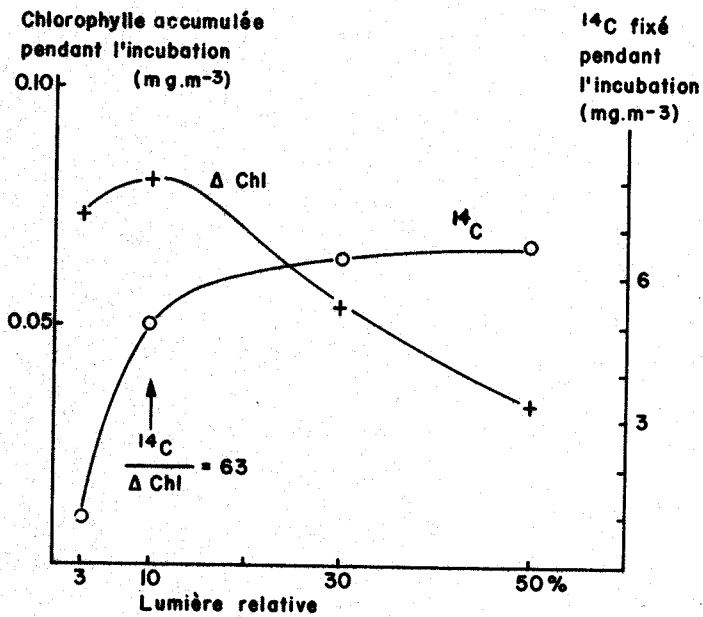


Figure 15 - Chla accumulée et carbone fixé en fonction de la lumière reçue. Eau de 35 m dépourvue de nitrate et contenant 0,096 mg.m⁻³ de chlorophylle en début d'incubation (durée 5 h 45). Pas de mesure à 100 % de lumière.

reçu "in situ" : 50 % pour l'échantillon prélevé à 5 m, et 10 % pour celui de 35 m. Pour ces intensités lumineuses, les rapports (carbone fixé)/(Chla produite) sont respectivement de 140 et 63, donc très proches de ceux obtenus "in situ" (figure 9) aux mêmes niveaux, ce qui montre la grande cohérence entre les résultats de mesures "in situ" et "in situ simulé". En revanche, lorsque la quantité de lumière fournie dépasse 50 % et 10 % respectivement, la quantité de carbone fixé augmente nettement. Les expérimentations "in situ" ont conduit à la même observation. Chaque échantillon était divisé en deux, l'un placé en incubation au niveau de prélèvement, l'autre 10 m au-dessus. Sur 90 échantillons ainsi remontés le long de la ligne d'incubation, 87 ont fixé plus de carbone que ceux remontés.

Les processus de photosynthèse et de synthèse de chlorophylle ont donc une réponse très différente lorsque les conditions de culture s'éloignent des conditions naturelles, ce qui invite d'ailleurs à la plus grande prudence dans l'utilisation dans ce cas de l'indice de productivité. En effet, alors que la fixation de carbone en fonction de la lumière peut être représentée le plus souvent par une hyperbole rectangulaire (courbe de type Michaelis-Menten), l'accroissement des teneurs en chlorophylle répond à des lois plus complexes qui résultent de synthèses, d'accumulation et de dégradations. On pense actuellement que le taux de renouvellement de la chlorophylle dans la cellule serait très rapide, de l'ordre de quelques heures (GRUMBACH et al., 1978 ; RIPPER et al., 1979), ce qui permet à REDALJE et LAWS (1981) de proposer de mesurer le taux de croissance phytoplanctonique en marquant la chlorophylle synthétisée à l'aide de ^{14}C . Mais, à partir des nombreuses études sur les variations nyctémérales de la chlorophylle en milieu naturel revues par SOURNIA (1974), il est difficile de préciser à quel moment synthèse et accumulation de chlorophylle sont maximales. Cependant, quelques travaux récents montrent que l'accumulation de la chlorophylle se ferait essentiellement pendant la phase éclairée (RIPER et al., 1979 ; HITCHCOCK, 1980 ; OWENS et al., 1980 ; HUNTER and LAWS, 1981). Ceci s'accorde avec l'ensemble des résultats ci-dessus (tableaux 3 et 4 ; figures 14 et 15), ainsi qu'avec ceux présentés dans le tableau 7.

Tableau 7. Expérience sur le pont : synthèse de chlorophylle et fixation de carbone. Prélèvement à 6 h 30 à 30 m (3°20S ; 4°W).
 Tamisage sur filet de 200 μm . NO_3 dans le milieu : 0,76 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$
 lumière reçue : 10 %

	heure (T.U.)	Chla ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)	rayonnement global inci- dent ($\text{J}\cdot\text{cm}^{-2}$)	carbone fixé ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)	$\frac{\text{carbone fixé}}{\text{Chla produite}} \left(\frac{\text{g}}{\text{g}}\right)$
t_0	7 h 35	0,208			
t_1	13 h 25	0,360 0,361			
t_2	17 h 00	0,594 0,583			
(t_0-t_1)	5 h 00	+ 0,153	1810	11,0	72
(t_0-t_2)	9 h 25	+ 0,380	2780	15,9	42

Pour une communauté phytoplanctonique acclimatée à un niveau d'éclair-
 rement donné, le taux de synthèse et d'accumulation de la chlorophylle semble
 donc déterminé avant tout par la quantité de lumière disponible. On a vu (tableaux
 2, 3 et figures 10, 11, 14 et 15) que ce taux de synthèse de la chlorophylle
 n'était pas lié de manière évidente à la teneur du milieu en nitrate. Même
 lorsque le milieu est épuisé en nitrate, le taux de synthèse de la chlorophylle
 peut être très important pourvu que la lumière disponible soit optimale (tableaux
 2 et 3 ; figures 5, 10 et 15) L'analyse détaillée de l'amplitude des variations
 nyctémérales de la chlorophylle dans le milieu (LE BOUTELLER et HERBLAND, sous
 presse), qui présente l'avantage majeur de n'introduire aucun artefact expéri-
 mental, conduit à la même conclusion. L'addition d'un composé azoté ne provoque
 qu'une légère augmentation du taux de synthèse de la chlorophylle mesuré dans
 la journée (tableau 3), alors qu'elle est sans effet apparent sur la fixation
 photosynthétique du carbone (tableau 8).

Tableau 8. Effet de l'enrichissement en composé azoté sur la fixation du carbone dans les flacons incubés "in situ" du lever au coucher du soleil.

position	profondeur (m)	NO ₃ dans le milieu (mg.m ⁻³)	composé ajouté	Carbone fixé (mg.m ⁻³ .h ⁻¹)	
				flacon non enrichi	flacon enrichi
0° ; 4°W	40	0,05	NH ₄	2,49	2,47
	45	0,44		2,17	2,23
0° ; 4°W	40	0,06	NO ₃	0,62	0,56
	45	0,59		0,61	0,64
0° ; 4°W	40	0,66	NO ₃	2,02	1,77
3°S ; 4°W	0	< 0,05	NO ₃	1,36	1,17
	20	< 0,05		1,45	1,56
3°S ; 4°W	0	0,08	NO ₃	1,81	1,69
	20	0,13		1,60	1,69
3°S ; 4°W	20	< 0,05	NH ₄	1,60	1,47
0° ; 4°W	0	0,08	NO ₃	1,11	1,69
	20	< 0,05		1,90	2,02
0° ; 4°W	20	< 0,05	NO ₃	1,90	2,08
0° ; 4°W	0	0,05	Urée	1,70	1,75
	10	0,05		1,66	1,54
2°N ; 4°W	0	< 0,05	NO ₃	1,28	1,44
	20	< 0,05		1,59	1,57
2°N ; 4°W	0	< 0,05	NH ₄	1,55	1,47
	10	< 0,05		1,39	1,27

Si la richesse du milieu en nitrate est, avec la stabilité hydrologique, un des facteurs prépondérants qui contrôlent la biomasse phytoplanctonique dans la couche euphotique (figures 1 et 2), on constate que son rôle sur le taux de croissance du phytoplancton naturel est loin d'être simple et direct. Enrichir en composé azoté l'échantillon même le plus dépourvu de nitrate ne permet d'enregistrer qu'une très faible, sinon nulle, augmentation du taux de croissance au bout d'une journée d'incubation. Comme ces taux de croissance sont très élevés, puisque de l'ordre de 0,1 heure⁻¹, en terme de chlorophylle entre 20 et 35 m, ceci suggère que ces populations phytoplanctoniques sont très proches de leur taux de croissance maximal (EPPLEY, 1972 ; HERBLAND et LE BOUTEILLER, sous presse). Tout se passe en fait comme si seule la biomasse du phytoplancton était limitée par la rarefaction des sels nutritifs, et non son taux de croissance. Cette observation *a priori* plutôt paradoxale rejoint les hypothèses de GOLDMAN et al. (1979), Mc CARTHY et GOLDMAN (1979), les observations de SHELDON et SUTCLIFFE (1978), GIESKES et al. (1979), POSTMA et ROMMETS (1979), TIJSSEN (1979), et les conclusions de HERBLAND et LE BOUTEILLER (sous presse).

CONCLUSION

Il est surprenant de constater combien sont rares dans la littérature les mesures de chlorophylle en fin d'incubation lors d'expérimentations de production primaire en milieu océanique (EPPLEY, 1968 ; THOMAS, 1970 b ; FALKOWSKI and STONE, 1975 ; VENRICK et al., 1977 ; GIESKES et al., 1978, 1979 ; REDALJE et LAWS, 1981). Et pourtant, avec le dosage de la chlorophylle par fluorimétrie sur extraits acétoniques, on dispose d'une méthode d'estimation de la biomasse phytoplanctonique qui est sensible, rapide et sélective, même si elle demeure encore imparfaite (GIESKES et al., 1978 ; LORENZEN et JEFFREY, 1980 ; JEFFREYS et HALLEGRAEFF, 1980). Savoir comment évolue la communauté phytoplanctonique contenue dans le flacon au cours de l'incubation est de première nécessité pour progresser dans notre compréhension des mécanismes de production et de croissance du phytoplancton, quelle que soit la méthode employée pour mesurer cette production primaire. Ceci est encore plus vrai quand les écosystèmes sont oligotrophes et possèdent une structure qui se complique et se diversifie (FRONTIER, 1977 ; SIEBURTH et al., 1978). Il devient alors impossible d'isoler parfaitement les organismes autotrophes de l'ensemble des petits et grands hétérotrophes, tant leurs classes de taille respectives sont enchevêtrées. De plus, dans l'étude de ces écosystèmes oligotrophes, la plupart des méthodes de mesure des paramètres biologiques et chimiques atteignent l'extrême limite de leur sensibilité. Dans de telles circonstances, la chlorophylle, grâce à sa spécificité phytoplanctonique et à la sensibilité de son dosage, constitue alors le meilleur indice chimique de la biomasse du phytoplancton (CULLEN, 1981), ce qui permet d'en suivre aisément l'évolution dans le temps même dans les eaux les plus pauvres.

Il n'est pas certain que la mesure des accumulations de chlorophylle au cours de la journée dans les flacons placés en incubation "in situ" conduise dans tous les cas à une estimation, même approchée, du taux de croissance du phytoplancton, en particulier à cause de la complexité du métabolisme de la chlorophylle (HARRIS, 1978), d'artefacts liés au tamisage et au conditionnement (VENRICK et al., 1977 ; GIESKES et al., 1979) et de l'impossibilité de séparer parfaitement les organismes autotrophes des hétérotrophes.

Cependant, les résultats présentés ici sont suffisamment nombreux, cohérents et homogènes pour montrer que, dans certains écosystèmes, les mesures de synthèse de chlorophylle peuvent aboutir à des valeurs de taux de croissance assez élevées certes, mais cependant tout à fait vraisemblables (EPPLEY, 1980), à condition de respecter lors de l'incubation les quantités de lumière auxquelles le phytoplancton est acclimaté. On disposerait alors d'une méthode d'une extrême simplicité qui permettrait de multiplier les mesures et d'obtenir facilement des valeurs moyennes statistiquement significatives du taux de croissance du phytoplancton en milieu océanique oligotrophe.

BIBLIOGRAPHIE

- BEALE, S.I., and D. APPLEMAN - 1971 - Chlorophyll synthesis in *Chlorella*. Regulation by degree of light limitation of growth. Plant. Physiol. 47, p. 230-235.
- BROWN, T.E., and F.L. RICHARDSON - 1968 - The effect of growth environment on the physiology of algae : light intensity. J. Phycol. 4, p. 38-54.

- CULLEN, J.J. - 1981 - The deep chlorophyll maximum : comparing vertical profiles of chlorophyll a. Can. J. Fish. Aquat. Sci. in press.
- CURL, H. Jr., and L.F. SMALL - 1965 - Variations in photosynthetic assimilation ratios in natural, marine phytoplankton communities. Limnol. Oceanogr. R67-R73.
- DUFOUR, P., et M. SLEPOUKHA - 1981 - Etude de la fertilité d'une lagune tropicale de Côte d'Ivoire au moyen de tests biologiques sur populations phytoplanktoniques naturelles. Rev. Hydrobiol. Trop. 14, p. 103-114.
- DUGDALE, R.C., and J.J. GOERING - 1967 - Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. Limnol. Oceanogr. 12, p. 196-206.
- EPPLEY, R.W. - 1968 - An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples. Limnol. Oceanogr. 13, p. 574-582.
- EPPLEY, R.W., A.F. CARLUCCI, O. HOLM-HANSEN, D. KIEFFER, J.J. McCARTHY, E. VENRICK and P.M. WILLIAMS - 1971 - Phytoplankton growth and composition in shipboard cultures supplied with nitrate, ammonium, or urea as the nitrogen source. Limnol. Oceanogr. 16, p. 741-751.
- EPPLEY, R.W. - 1972 - Temperature and phytoplankton growth in the sea. U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull., 70, p. 1063-1085.
- EPPLEY, R.W., E.H. RENGER, E.L. VENRICK, and M.N. MULLIN - 1973 - A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean. Limnol. Oceanogr. 18, p. 534-551.
- EPPLEY, R.W. - 1980 - Estimating phytoplankton growth rates in the central oligotrophic oceans. in "Primary Productivity in the Sea", P. Falkowski (ed.), Plenum Press, New-York. p. 213-242.
- FALKOWSKI, P.G., and D.P. STONE - 1975 - Nitrate uptake in marine phytoplankton: energy sources and the interaction with carbon fixation. Mar. Biol. 32, p. 77-84.
- FALKOWSKI, P.G. - 1980 - Light-shade adaptation in marine phytoplankton. in "Primary Productivity in the Sea", P. Falkowski (ed.), Plenum Press, New-York. p. 99-119.
- FRONTIER, S. - 1977 - Réflexions pour une théorie des écosystèmes. Bull. Ecol. 8, p. 445-464.
- GIESKES, W.W.C., G.W. KRAAY and S.B. TIJSSSEN - 1978 - Chlorophylls and their degradation products in the deep pigment maximum layer of the tropical North Atlantic. Neth. J. Sea Res. 12, p. 195-204.
- GIESKES, W.W.C., G.W. KRAAY and M.A. BAARS - 1979 - Current ¹⁴C methods for measuring primary production : gross underestimates in oceanic waters. Neth. J. Sea Res. 13, p. 58-78.
- GOLDMAN, J.C., J.J. McCARTHY and D.G. PERRY - 1979 - Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. Nature. 279, p. 210-215.

- GRUMBACH, K.H., H.K. LICHTENTHALER and K.H. ERISMANN - 1978 - Incorporation of $^{14}\text{CO}_2$ in photosynthetic pigments of Chlorella pyrenoidosa. Planta 140, p. 37-43.
- HARRIS, G.P. - 1978 - Photosynthesis, productivity and growth : the physiological ecology of phytoplankton. Arch. Hydrobiol. 10, p. 1-171.
- HARRISON, W.G. and T. PLATT - 1980 - Variations in assimilation number of coastal marine phytoplankton : effects of environmental co-variates. Journal of Plankton Research. 2, p. 249-260.
- HEINBOKEL, J.F. - 1978 - Studies on the functional role of Tintinnids in the Southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures. Mar. Biol. 47, p. 177-190.
- HERBLAND, A. and A. LE BOUTEILLER - 1981 - The size distribution of phytoplankton and particulate organic matter in the Equatorial Atlantic Ocean: importance of ultraseston and consequences. Journal of Plankton Research. 3, p. 659-673.
- HERBLAND, A. et A. LE BOUTEILLER - Dynamique du phytoplancton et matière organique particulaire dans la zone euphotique de l'Atlantique Equatorial. Mar. Biol. sous presse.
- HITCHCOCK, G.L. - 1980 - Diel variation in chlorophyll a, carbohydrate and protein content of the marine diatom Skeletonema costatum. Mar. Biol. 57, p. 271-278.
- HOLM-HANSEN, O., C.J. LORENZEN, R.W. HOLMES and J.D.H. STRICKLAND - 1965 - Fluorimetric determination of chlorophyll. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 30, p. 3-15.
- HUNTER, B.L. and E.A. LAWS - 1981 - ATP and chlorophyll a as estimators of phytoplankton carbon biomass. Limnol. Oceanogr. 26, p. 944-956.
- JEFFREY, S.W. and G.M. HALLEGRAEFF - 1980 - Studies of phytoplankton species and photosynthetic pigments in a warm core eddy of the East Australia Current. II. A note on pigment methodology. Mar. Ecol. Prog. Ser. 3, p. 295-301.
- JITTS, H.R., A. MOREL and Y. SAIJO - 1976 - The relation of oceanic production to available photosynthetic irradiance. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 27, p. 441-454.
- JORGENSEN, E.G. - 1969 - The adaptation of plankton algae. IV. Light adaptation in different species. Physiol. Plant. 22, p. 1307-1315.
- LE BORGNE, R. - 1977 - Etude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4°W. IV - Production et rôle du zooplancton dans le réseau trophique. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr. 15, p. 363-374.
- LE BOUTEILLER, A. and A. HERBLAND - Diel variation of chlorophyll a as evidenced from a 13 day-long station in the Equatorial Atlantic Ocean. Oceanol. Acta in press.
- LORENZEN, C.J. and S.W. JEFFREY - 1980 - Determination of chlorophyll in seawater. Report of intercalibration tests sponsored by SCOR and carried out in September-October 1978. UNESCO Paris (France). 20 p. UNESCO Tech. Pap. Mar. Sci.

- MALONE, T.C. - 1971 - the relative importance of nannoplankton and netplankton as primary producers in tropical and neritic phytoplankton communities. Limnol. Oceanogr. 16, p. 633-639.
- MCCARTHY, J.J. and J.G. GOLDMAN - 1979 - Nitrogenous nutrition of marine phytoplankton in nutrient-depleted waters. Science. 203, p. 670-672.
- MOREL, A. - 1978 - Available, usable, and stored radiant energy in relation to marine photosynthesis. Deep-Sea Res. 25, p. 673-688.
- OUDOT, C. - 1982 - Distribution des sels nutritifs dans le Golfe de Guinée. Oceanogr. Tropic. sous presse.
- OWENS, T.G., P.G. FALKOWSKI and T.E. WHITLEDGE - 1980 - Diel periodicity in cellular chlorophyll content in marine diatoms. Mar. Biol. 59, p. 71-77.
- PAASCHE, E. - 1960 - On the relationship between primary production and standing stock of phytoplankton. J. Cons. Perm. int. Explor. Mer. 26, p. 33-48.
- PETERSON, B.J. - 1980 - Aquatic primary productivity and the ^{14}C - CO_2 method : a history of the productivity problem. Ann. Rev. Ecol. System 11, p. 359-385.
- POSTMA, H. and J.W. ROMMETS - 1979 - Dissolved and particulate organic carbon in the North Equatorial Current of the Atlantic Ocean. Neth. J. Sea. Res. 13, p. 85-98.
- RASSOULZADEGAN, F. and M. ETIENNE - 1981 - Grazing rate of the tintinnid Slonosemella ventricosa (Clap. et Lachm.) Jörg. on the spectrum of the naturally occurring particulate matter from a mediterranean neritic area. Limnol. Oceanogr. 25, p. 258-270.
- REDALJE, D.G. and A.E. LAWS - 1981 - A new method for estimating phytoplankton growth rates and carbon biomass. Mar. Biol. 62, p. 73-79.
- RIPER, D.M., T.G. OWENS and P.G. FLAKOWSKI - 1979 - Chlorophyll turnover in Skeletonema costatum, a marine plankton diatom. Plant. Physiol. Lancaster, 64, p. 49-54.
- RYTHER, J.H. and C.S. YENTSCH - 1957 - the estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. Limnol. Oceanogr. 2, p. 281-286.
- SHARP, J.H., M.J. PERRY, E.H. RENGER and R.W. EPPLEY - 1980 - Phytoplankton rate processes in the oligotrophic waters of the central North Pacific Ocean. Journal of Plankton Research. 2, p. 335-353.
- SHELDON, R.W., W.H. SUTCLIFFE, Jr. and A. PRAKASH - 1973 - The production of particulates in the surface waters of the ocean with particular reference to Sargasso Sea. Limnol. Oceanogr. 18, p. 719-731.
- SHELDON, R.W. and W.H. SUTCLIFFE - 1978 - Generation times of 3 h for Sargasso Sea microplankton determined by ATP analysis. Limnol. Oceanogr. 23, p. 1051-1055.
- SIEBURTH, J. McN., V. SMETACEK and J. LENZ - 1978 - Pelagic ecosystem structure : heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. Limnol. Oceanogr. 23, p. 1256-1263.

- SOURNIA, A. - 1974 - Circadian periodicities in natural populations of marine phytoplankton. Adv. mar. Biol. 12, p. 325-389.
- STEEMANN NIELSEN, E. - 1952 - The use of radioactive carbon(¹⁴C) for measuring organic production in the sea. J. Conseil. Cons. perm. intern. Explor. Mer. 18, p. 117-140.
- STEEMANN NIELSEN, E. and E.G. JORGENSEN - 1968 - The adaptation of plankton algae. I. General part. Physiol. Plantarum. 21, p. 401-413.
- STRICKLAND, J.D.H. - 1960 - Measuring the production of marine phytoplankton. Bull. Fish. Res. Bd. Canada. 122, 172 p.
- STRICKLAND, J.D.H. and T.R. PARSONS - 1972 - A practical handbook of seawater analysis. Bull. Fish. Res. Bd. Canada. 167, 311 p.
- THOMAS, W.H. - 1970 - On nitrogen deficiency in tropical Pacific oceanic phytoplankton : photosynthetic parameters in poor and rich water. Limnol. Oceanogr. 15, p. 380-385.
- THOMAS, W.H. - 1970 b - Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increases in natural tropical Pacific phytoplankton populations. Limnol. Oceanogr. 15, p. 386-394.
- TITJSEN, S.B. - 1979 - Diurnal oxygen rhythm and primary production in the mixed layer of the Atlantic Ocean at 20°N. Neth. J. Sea Res. 13, 79-84.
- VENRICK, E.L., J.R. BEERS and J.F. HEINBOKEL - 1977 - Possible consequences of containing microplankton for physiological rate measurements. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 26, p. 55-76.
- VERITY, P.G. - 1981 - Effects of temperature, irradiance and daylength on the marine diatom Leptocylindrus danicus Cleve. I. Photosynthesis and cellular composition. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 55, p. 79-91.
- YENTSCH, C.S. and J.H. RYTHER - 1957 - Short-term variations in phytoplankton chlorophyll and their significance. Limnol. Oceanogr. 2, p. 140-142.
- YENTSCH, C.S. and D.W. MENZEL - 1963 - A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. Deep-Sea Res. 10, p. 221-251.
- YENTSCH, C.S. - 1974 - Some aspects of the environmental physiology of marine phytoplankton : a second look. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 12, p. 41-75.