

VARIATIONS DE LA PRODUCTION PRIMAIRE AUX ENVIRONS DE NOSY-BE (Madagascar) EN 1965 (1)

par Michel ANGOT (2)

RÉSUMÉ

Trois stations ont été systématiquement occupées chaque mois de 1965 pour l'étude du milieu (température, salinité, oxygène dissous) et de la production primaire (biomasse phytoplanctonique, concentration en chlorophylle a, taux d'assimilation du carbone). La période estivale (novembre à avril), caractérisée par une température élevée et une salinité basse, correspond à une importante augmentation globale de la production primaire; la période hivernale, avec une température relativement basse et une forte salinité, est au contraire très peu productive. Il est montré que la valeur de la densité exprimée en σ_t et définie par le point d'infléchissement du diagramme T-S de surface, correspond à un seuil en-deça duquel la production primaire est très fortement diminuée. La forte dessalure agit principalement sur les Diatomées qui sont sténohalines par rapport aux Cyanophycées beaucoup plus eurysalines. Les mesures de chlorophylle a par la méthode spectrophotométrique se rapportent surtout au pigment des Diatomées. Dans les eaux tropicales, celles-ci sont plus abondantes dans les eaux côtières mais non celles très proches du rivage. Il est suggéré que l'optimum du rendement de la photosynthèse par unité de chlorophylle a se situe à un niveau où l'énergie lumineuse disponible est égale à 18 % de l'énergie arrivant à la surface des eaux tropicales, soit une valeur proche de 0,11 g. cal/cm²/min.

SUMMARY

Three stations were occupied every month of 1965 to study the environment (temperature, salinity, dissolved oxygen) and the primary production (phytoplankton biomass, chlorophyll a concentration, carbon uptake). The summer period (November to May), with a high temperature and a low salinity, corresponds with an important global increase of the primary production; the winter period, with a relatively low temperature and a high salinity, is on the contrary very little productive. It is shown that the density expressed in σ_t and defined by the point where the surface T-S diagram deviates, gives the level under which the primary production decreases very much. The low salinity reacts mainly on the Diatoms that live better in high salinity waters relatively to the Cyanophyceae that live better in low salinity waters. The chlorophyll a measurements by the spectrophotometric method refer mainly to the Diatoms pigment. In the tropical waters, these plants are more abundant in the littoral waters, but not the waters very closed to the shore. It is suggested that the optimal photosynthetic rate by unit of chlorophyll a is situated at the level where the available light energy is equal to 18 per cent of the energy arriving on the surface of the tropical waters, that is to say a value closed to 0.11 g. cal/cm²/min.

(1) Extrait de la thèse de doctorat d'état de l'auteur (soutenue le 23 novembre 1967 à Paris).

(2) Océanographe biologiste de l'ORSTOM, Centre ORSTOM de Nosy-Bé, Madagascar.

TABLE DES MATIÈRES

1. — Introduction et but.
2. — Techniques d'étude.
 - 2.1. — Étude du milieu.
 - 2.2. — Étude de la production primaire.
 - 2.2.1 : mesure de la pénétration de la lumière.
 - 2.2.2 : mesure de la biomasse.
 - 2.2.3 : mesure de la concentration en pigments.
 - 2.2.4 : mesure du taux d'assimilation du carbone.
3. — Valeurs observées.
4. — Résultats généraux.
 - 4.1. — Le milieu.
 - 4.2. — La biomasse phytoplanctonique.
5. — Les variations de la production primaire.
 - 5.1. — Importance de la densité de l'eau.
 - 5.1.1 : anomalie du mois de mars (station 1).
 - 5.1.2 : anomalie du mois de mai (station 1).
 - 5.1.3 : signification de ces anomalies.
 - 5.2. — Importance de la composition du phytoplancton.
 - 5.2.1 : signification des mesures spectrophotométriques de chlorophylle *a*.
 - 5.2.2 : importance relative des groupes du phytoplancton.
 - 5.3. — La station 12 ou station de contrôle.
 - 5.4. — Importance de l'énergie lumineuse.
6. — Synthèse entre les trois types d'eaux.
7. — Conclusion.
8. — Bibliographie.

1. INTRODUCTION ET BUT

L'étude de la production primaire des zones tropicales littorales n'a été entreprise qu'assez récemment, d'où le nombre relativement peu élevé de publications qui concerne ces zones. Parmi les travaux les plus importants, nous trouvons ceux de SMAYDA (1963, 1965, 1966) qui, après FORSBERGH (1963), fait une étude très complète du golfe de Panama, de BAINBRIDGE (1960) le long de la côte du Sierra Leone et de MARSHALL (1933) sur la Grande Barrière d'Australie. THAM AH KOW (1953) dans le détroit de Singapour, SUBRAHMANYAN (1959 a, 1959 b) et SUBRAHMANYAN *et al* (1960) dans les eaux côtières de la côte occidentale de l'Inde, se sont malheureusement contentés de récoltes au filet ce qui enlève beaucoup de valeur à leurs résultats quantitatifs. MARGALEF (1961) a travaillé dans la Baie Phosphorescente à Porto-Rico ; BARREDA (1958) dans la Baie Pisco au Pérou et SILVA (1956) sur le phytoplancton de la région de Dakar et de la Côte d'Ivoire. Ce dernier a encore été étudié par REYSSAC (1966 a, 1966 b) au large d'Abidjan. BERRIT (1964) donne quelques indications, à base de mesures de pigments, sur les algues planctoniques des environs de Pointe-Noire. RILEY (1938) a travaillé dans la région des îles Tortugas dans le golfe du Mexique, TEXEIRA *et al* (1962, 1965) dans les eaux côtières face à la mangrove de Cananea au Brésil, JROMOV (1965) dans la Mer des Caraïbes. Cette liste, non exhaustive, fait apparaître que la majorité des travaux a eu lieu le long des côtes tropicales d'Amérique et d'Afrique occidentale, où d'autres recherches sont en cours.

En ce qui concerne l'Océan Indien occidental, la zone océanique commence à être relativement bien connue grâce aux études générales de STEEMANN NIELSEN *et al* (1957), KABANOVA (1961) RYTHER *et al* (1966) et à tous les résultats obtenus au cours de l'Expédition Internationale de l'Océan Indien. Les recherches littorales n'ont cependant commencé que tout récemment. Hors les travaux de SUBRAHMANYAN déjà cités, presque toutes les études ont été entreprises au voisinage des îles Mascareignes. SOURNIA (1965 b), donne une liste des espèces phytoplanctoniques

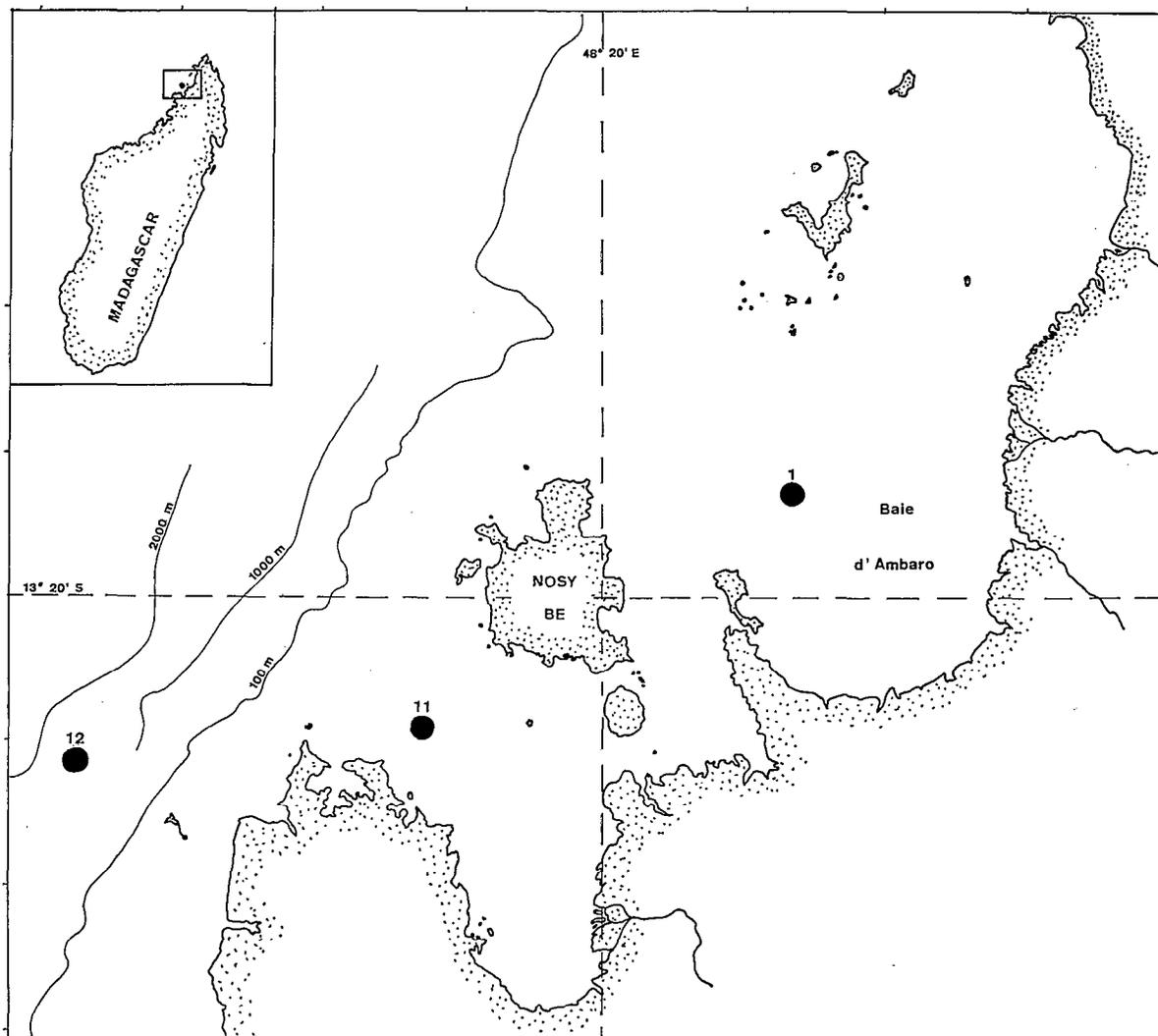


Fig. 1. — Localisation des stations.

près de l'île Maurice, MAESTRINI *et al* (1966) étudient les caractéristiques de la région de Tuléar dans le sud-est du Canal de Mozambique, SOURNIA (1965 a) fait l'étude du phytoplancton et de la production primaire dans une baie de Nosy-Bé à Madagascar. ANGOT (1964 a, 1964 b, 1965 b) a travaillé dans les eaux voisines.

C'est en août 1963 que le laboratoire du Centre ORSTOM de Nosy-Bé chargé des études de la production primaire devenait fonctionnel. Nous disposions alors du matériel nécessaire aux recherches mais devions nous contenter de sortir en mer sur un bateau de très faible tonnage (12 tonnes) et ne disposant d'aucun laboratoire à bord. Nos sorties étaient donc obligatoirement de courte durée (4 jours au maximum) et limitées à des distances proches du rivage pour des raisons de sécurité (50 milles au maximum).

Compte tenu de ces impératifs, un programme d'étude fut établi pour tenter d'individualiser les masses d'eaux voisines de Nosy-Bé, à savoir les eaux franchement littorales (appelées par la suite eaux néritiques internes) situées près des débouchés de rivières importantes, les eaux du plateau continental (ou eaux néritiques externes) et les eaux du large (ou eaux pélagiques) situées plus au large qu'à l'accote du talus continental.

De mars 1963 à décembre 1964, des croisières de prospection ont été réalisées pour faire apparaître les caractéristiques principales à partir desquelles pouvait être organisé un programme cohérent.

Au bout d'un an d'étude, il a été possible de délimiter les trois ensembles hydrologiques recherchés et de leur attribuer à chacun une station d'échantillonnage caractéristique. La connaissance des conditions écologiques autorisaient alors les recherches sur le phytoplancton et la production primaire qui lui est associée.

Il fut décidé d'entreprendre l'étude simultanée de tous ces éléments de janvier à décembre 1965. Le but était, autant que possible, de préciser les éventuelles corrélations entre le milieu d'une part et la production primaire d'autre part, responsables des variations avec le temps. L'étude des variations dans l'année a été faite par prélèvements réguliers effectués tous les mois aux 3 stations caractéristiques déjà précisées. Nous avons donc obtenu 3 séries d'observations se rapportant chacune à un type d'eaux.

2. TECHNIQUES D'ÉTUDE

2.1. — Étude du milieu.

Le milieu marin a été caractérisé, tout au long de notre étude, par sa température et sa salinité. Les concentrations en oxygène dissous ont aussi été mesurées.

Les températures ont été obtenues à l'aide de thermomètres à renversement Richter régulièrement étalonnés.

Les salinités ont été déterminées à l'aide d'un salinomètre à induction Hamon. Les dosages ont toujours été faits en double par deux observateurs différents.

Les teneurs en oxygène dissous ont été obtenues en déterminant le virage de la méthode de Winkler (JACOBSEN *et al*, 1921) par la méthode « deap-stop » (ANGOT *et al*, 1966).

Les observations concernant le milieu ont été simultanément faites aux mêmes stations et aux mêmes profondeurs que celles intéressant la production primaire.

2.2. — Étude de la production primaire.

L'étude de la production primaire peut être faite soit directement en observant les variations de la biomasse, soit indirectement par les méthodes de mesure d'une part des pigments photosynthétiques au premier rang desquels la chlorophylle *a*, d'autre part du taux d'assimilation du carbone par la technique du carbone 14 (encore appelée mesure de la productivité primaire, terme que nous éviterons d'utiliser, en accord avec STEEMANN-NIELSEN (1965), en raison de son imprécision et de la confusion dont il peut être à l'origine).

Cependant, nous avons voulu que nos valeurs de la production primaire caractérisent le résultat des actions photosynthétiques au sein de toute la couche où la photosynthèse est active. En vue d'homogénéiser au maximum nos observations, aussi bien entre les stations qu'entre les mois où elles ont eu lieu, nous avons défini nos profondeurs d'échantillonnage en fonction des pourcentages de la lumière superficielle qui y est mesurable.

2.2.1 : mesure de la pénétration de la lumière.

La pénétration de la lumière a toujours été mesurée à midi (heure locale) à l'aide de l'appareil Tinsley. Cet appareil donne directement, à la profondeur où est plongée la cellule photoélectrique submergée, le pourcentage de l'énergie lumineuse de surface mesurée à l'aide d'une cellule identique placée juste au-dessus du niveau de l'eau. Nous nous en sommes servis pour préciser les profon-

deurs où la lumière *in situ* était égale aux pourcentages de la lumière de surface traversant les écrans de notre incubateur « *in situ* simulé », c'est-à-dire 70-40-20 et 10 %.

Dans le milieu tropical où nous avons travaillé, les profondeurs de récolte des échantillons d'eau ainsi déterminées sont toujours restées voisines d'une valeur moyenne caractérisant une station, et ceci quelle que soit la saison d'observation. Nos résultats ont été :

70 % de la lumière de surface :	1,5 m à la station	1,	± 10 cm
	1,6 m	—	11, <i>id.</i>
	1,75 m	—	12, <i>id.</i>
40 % de la lumière de surface :	8,5 m à la station	1,	± 30 cm
	8,8 m	—	11, <i>id.</i>
	12,9 m	—	12, ± 50 cm
20 % de la lumière de surface :	17,5 m à la station	1,	± 60 cm
	20,4 m	—	11, <i>id.</i>
	31,8 m	—	12, $\pm 1,5$ m
10 % de la lumière de surface :	24,2 m à la station	1,	± 2 m
	30,9 m	—	11, <i>id.</i>
	54,2 m	—	12, ± 3 m.

2.2.2 : mesure de la biomasse.

Toutes nos opérations de comptage au microscope inversé par la méthode d'Utermöhl (UTERMÖHL, 1931) se sont continuées par des mensurations précises de chaque espèce suivant leurs axes principaux. Celles-ci étaient faites soit sur les mêmes spécimens que ceux observés au microscope inversé, soit sur des exemplaires prélevés à partir du même flacon que celui ayant servi au comptage mais observés séparément au microscope ordinaire. Les mesures ont été faites à l'aide d'un micromètre oculaire et se sont limitées aux formes de taille supérieure à 5μ .

Les mensurations ont porté sur le corps de chaque cellule sans y inclure les ornements telles que pointes, épines, etc. Chez les espèces fréquentes, au moins 3 et le plus souvent 5 spécimens ont été mesurés et les valeurs retenues ont été les moyennes de la série d'observations. Par la suite, les volumes de chaque espèce ont été calculés en assimilant la forme générale de l'espèce à une forme géométrique approchée : sphère, parallélépipède, cube, cône, cône double.

Les volumes des organismes sont évidemment les éléments primordiaux de toute étude quantitative (STRICKLAND, 1961 ; BANSE, 1962). Cependant, si les volumes des Péridiniens, des Cyanophycées et des espèces de taille inférieure à 5μ correspondent bien à des volumes de matière vivante, il n'en est pas de même pour les Diatomées où le cytoplasme est plaqué le long de la paroi tandis que l'intérieur de la cellule est formé de vacuoles divisées par un pont protoplasmique.

Suivant LOHMANN (1908) et SMAYDA (1965), nous avons utilisé la formule mise au point par ce dernier pour le calcul du volume utile des Diatomées, ou « plasma volume » soit PV (voir aussi ANGOT, 1966).

Toutes les discussions ultérieures seront ainsi faites à partir : d'une part du volume utile (PV) des Diatomées, d'autre part des volumes totaux (V) des autres groupes du phytoplancton, l'ensemble constituant une approximation raisonnable de la biomasse réelle. Pour les espèces de taille inférieure à 5μ , nous avons admis que chaque cellule avait un volume égal à $100 \mu^3$, valeur se rapprochant de celle fournie par une sphère de $5,5 \mu$ de diamètre. Cette biomasse peut s'exprimer soit en volume, soit en poids selon l'équivalence $1 \mu^3 = 10^{-9}$ mg en admettant que la densité moyenne du phytoplancton est égale à l'unité.

2.2.3 : Mesure de la concentration en pigments.

Les concentrations en pigments ont été mesurées à l'aide de la technique de Richards et Thompson (RICHARDS *et al.*, 1952) mais avec un certain nombre de modifications. Les extinctions lues au spectrophotocolorimètre Beckmann modèle DU correspondaient aux longueurs d'ondes

des seules chlorophylles telles que précisées dans le « Report SCOR-UNESCO Working Group 17 » (SCOR-UNESCO, 1964), à savoir 663, 645, 630 m μ . Les formules que nous avons retenues pour le calcul des concentrations en pigments sont celles du même rapport. En vue d'obtenir l'extraction la plus complète possible des pigments, aussi bien des Flagellés que des Diatomées, la mise en solution du filtre dans l'acétone a été faite à l'aide d'un agitateur mécanique (YENTSCH, 1965). La filtration a toujours été faite sur un échantillon intact, sans introduction d'aucun produit tel le carbonate de magnésium ou le di-méthyl aniline (1).

2.2.4 : mesure du taux d'assimilation du carbone.

Le taux d'assimilation du carbone par le phytoplancton a été mesuré par la technique du carbone 14 (STREEMANN-NIELSEN, 1952). La solution de C 14 provenait de « International Agency for C 14 Determination ». L'incubation était faite sur le pont du bateau en « *in situ* simulé » (filtres neutres laissant passer 70-40-20 et 10 % de la lumière) sous un courant d'eau de surface ; l'écart entre la température de celle-ci et celle de l'échantillon le plus profond au moment de son prélèvement n'a jamais dépassé 2,5°C. La filtration s'est faite sous une dépression constante correspondant à un vide de 1/2 atmosphère. Le comptage des filtres radioactifs a été réalisé avec un tube Geiger du type Tracerlab TGC2 relié à un compteur CID Saphymo fonctionnant avec une minuterie synchrone.

3. VALEURS OBSERVÉES

Pour simplifier l'étude du très grand nombre de données que nous avons recueillies, nous définissons les trois stations pour chaque mois par un échantillon moyen d'eau. Les valeurs retenues pour cet échantillon sont les moyennes des résultats fournis par les 5 profondeurs de récolte. Celles-ci, rappelons-le, ont été déterminées par les pourcentages de la lumière de surface qui sont décelables à l'aide d'une cellule photo-électrique. L'échantillon moyen peut donc se définir comme caractérisant l'eau de chaque station entre la surface et la profondeur où ne reste que 10 % de la lumière superficielle, 5 échantillons intermédiaires ayant été utilisés (100+70+40+20+10 % de la lumière de surface).

(1) L'addition d'un produit tampon pour lutter contre l'éventuelle acidification de la solution est souhaitable, mais pas toujours nécessaire, comme l'ont montré les chercheurs de la National Academy of Sciences des USA (YENTSCH, 1965). Nous employons maintenant le carbonate de magnésium.

TABLEAU I

Station	Mois de l'année	VALEURS MOYENNES (5 PROFONDEURS)					
		Température (0° C)	Salinité (‰)	Densité (σ_t)	O ₂ dissous (ml/l)	Assimil. C. (mgC/h/m ³)	Chloroph. <i>a</i> (mg/m ³)
Station 1	janvier	29,30	34,00	21,30	4,16	3,81	0,34
	février	29,01	33,13	20,68	4,62	10,38	1,20
	mars	29,03	32,15	19,94	4,36	4,70	0,35
	avril	29,16	33,49	20,89	4,56	2,28	0,26
	mai	28,86	33,82	21,24	4,49	1,14	0,43
	juin	26,74	34,60	22,52	4,50	0,97	0,21
	juillet	25,96	34,64	22,80	4,65	0,79	0,28
	août	25,67	34,92	23,10	4,71	0,46	0,13
	septembre	26,17	35,02	23,01	4,63	0,41	0,16
	octobre	26,72	35,05	22,87	4,75	0,49	0,17
	novembre	27,48	35,10	22,66	4,63	1,51	0,24
	décembre	28,66	34,58	21,88	4,56	1,82	0,17
Station 11	janvier	28,21	34,63	21,99	4,42	2,11	0,19
	février	28,14	33,82	21,56	4,44	2,19	0,28
	mars	28,69	33,20	20,81	4,50	6,60	0,25
	avril	28,91	34,08	21,42	4,43	4,59	0,37
	mai	28,31	34,14	21,67	4,38	1,57	0,29
	juin	26,18	34,75	22,80	4,58	1,14	0,11
	juillet	25,54	34,79	23,02	4,67	1,19	0,14
	août	25,30	34,91	23,20	4,72	0,95	0,15
	septembre	25,84	35,00	23,00	4,78	0,54	0,22
	octobre	26,66	34,97	22,83	4,68	0,79	0,24
	novembre	27,32	34,98	22,62	4,65	1,33	0,21
	décembre	28,39	33,90	21,46	4,57	4,15	0,53
Station 12	janvier	28,09	34,66	22,13	4,44	2,50	0,33
	février	27,75	34,23	21,92	4,42	1,82	0,22
	mars	28,41	33,94	21,48	4,55	0,20	0,10
	avril	28,55	34,35	21,74	4,61	?	0,16
	mai	27,96	34,57	22,10	4,53	0,09	0,09
	juin	25,61	34,79	23,01	4,69	0,04	0,05
	juillet	25,33	34,90	23,18	4,70	0,04	0,06
	août	24,83	34,93	23,36	4,78	0,05	0,07
	septembre	25,48	34,95	23,18	4,78	0,07	0,11
	octobre	26,32	35,02	22,96	4,78	0,16	0,16
	novembre	26,92	35,14	22,87	4,73	0,20	0,12
	décembre	28,06	34,88	22,30	4,71	1,09	0,16

TABLEAU II

Station	Mois de l'année	VALEURS MOYENNES (5 PROFONDEURS)					
		BIOMASSE (PV+V) mg/m ³					
		Diatom. Centr. (PV)	Diatom. Pennées (PV)	TOTAL Diatomées	Péridiniens (V)	Cyanophycées (V)	Total général (>5μ+ <5μ)
Station 1	janvier	23	2	25	66	923	1014
	février	2907	42	2949	134	89	3172
	mars	81	47	128	299	176	603
	avril	718	38	756	190	253	1199
	mai	2290	30	2320	419	576	3315
	juin	61	21	82	80	137	299
	juillet	604	64	668	180	35	883
	août	91	27	118	67	7	192
	septembre	203	20	223	17	27	267
	octobre	365	23	388	48	50	486
	novembre	277	22	299	47	249	595
	décembre	41	4	45	135	53	233
Station 11	janvier	48	5	53	90	379	522
	février	119	6	125	112	193	430
	mars	120	3	123	338	1206	1667
	avril	511	32	543	301	58	902
	mai	7	5	12	101	16	129
	juin	12	8	20	49	66	135
	juillet	70	17	87	67	19	173
	août	11	7	18	80	6	104
	septembre	2	3	5	26	5	36
	octobre	114	8	122	42	43	207
	novembre	43	3	46	34	27	107
	décembre	202	29	231	146	225	602
Station 12	janvier	339	29	368	120	89	577
	février	430	13	443	70	17	530
	mars	19	1	20	44	186	250
	avril	11	1	12	121	35	168
	mai	2	1	3	34	40	77
	juin	136	12	148	46	42	236
	juillet	1	1	2	11	2	15
	août	29	0	29	24	2	55
	septembre	10	1	11	11	3	25
	octobre	281	1	282	32	8	322
	novembre	1	0	1	35	6	42
	décembre	65	19	84	177	140	401

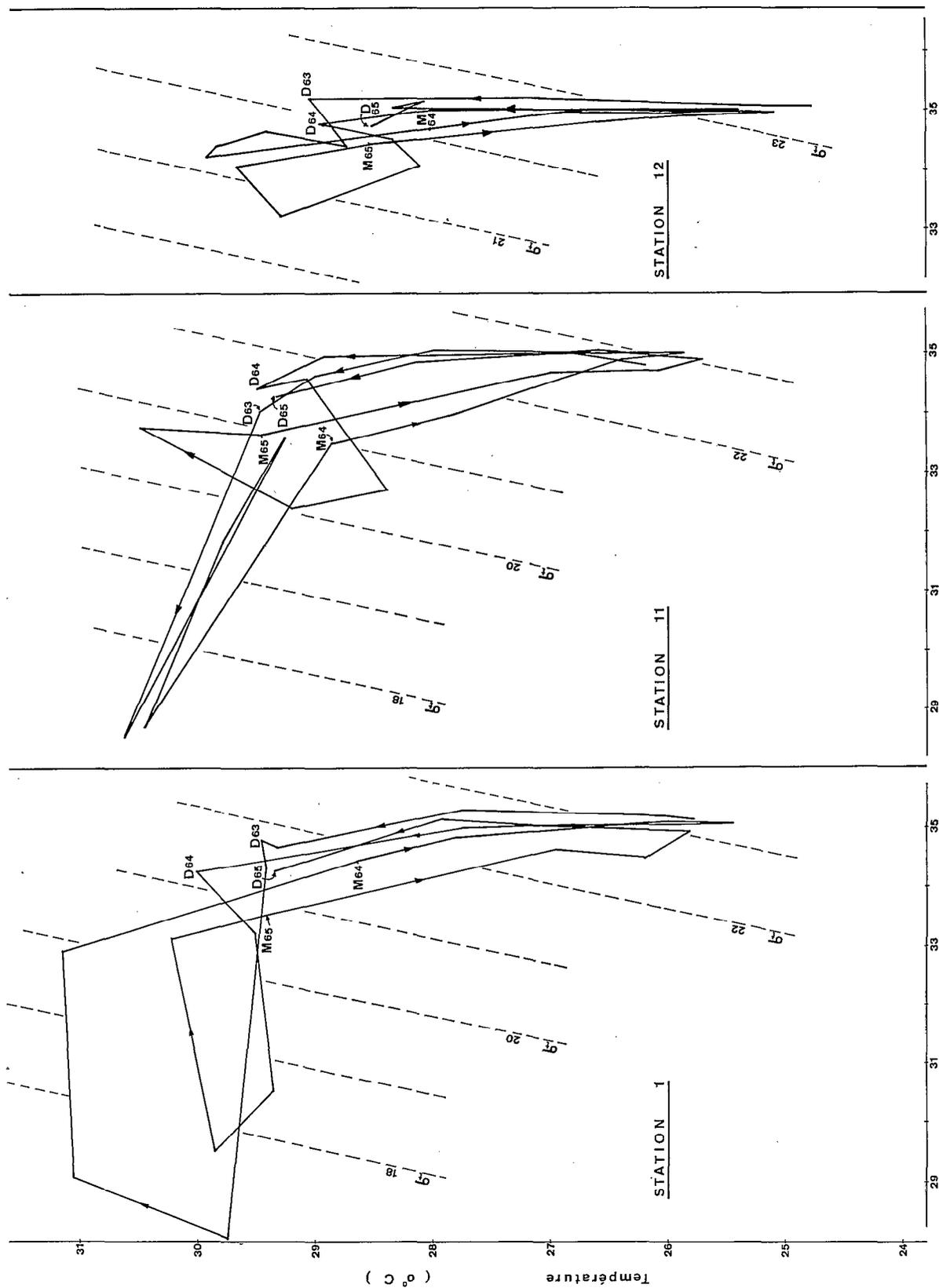


Fig. 2. — Diagrammes T-S des eaux de surface entre août 1963 et décembre 1965.

4. RÉSULTATS GÉNÉRAUX

4.1. — Le milieu.

Nous avons déjà montré (ANGOT, 1965 a) que les variations du milieu marin dans la région proche de Nosy-Bé sont contrôlées par la hauteur des précipitations atmosphériques qui entraînent des fluctuations très importantes de la salinité, ce qui s'oppose à la relative stabilité de la température. Le climat tropical des environs de Nosy-Bé étant caractérisé par une saison fraîche et sèche de mai à novembre (période hivernale) et une saison chaude et humide de novembre à avril (période estivale), le cycle hydrologique suit ce rythme saisonnier.

Celui-ci apparaît très clairement par l'examen des graphiques de la figure 2 où sont représentés les diagrammes T-S des eaux de surface, diagrammes construits à partir des observations mensuelles effectuées entre août 1963 et décembre 1965.

Chacune des trois stations possède évidemment un diagramme qui lui est propre mais l'allure générale des graphiques reste identique et permet de distinguer un certain nombre de phases dans l'évolution des eaux. Seule change l'ampleur des variations ; mais celles-ci se produisent toujours aux mêmes époques.

— d'août à novembre : stabilité de la salinité avec valeur maximum de celle-ci ; grande variation de la température qui croît régulièrement d'août à novembre (variation de l'ordre de 3°C) ;

— décembre (parfois janvier) : période de transition avec salinité peu variable mais plus faible que précédemment et température presque stabilisée à une valeur légèrement plus élevée qu'en novembre ;

— de janvier à avril : période d'irrégularité maximum avec variations considérables de la salinité vers les valeurs faibles et de la température vers les valeurs élevées ;

— d'avril à août : chute rapide de la température dont la variation est de l'ordre de 5°C ; augmentation régulière et lente de la salinité vers la valeur maximum d'août.

On peut résumer cette évolution, qui retrace les phases successives rencontrées au cours de chaque cycle annuel, en disant qu'il existe deux ensembles d'eaux de part et d'autre d'une ligne σ_t sur laquelle s'alignent les valeurs de densité des mois de décembre et de mai. La densité est plus faible pendant toute la période estivale que pendant toute la période hivernale.

La différence entre les stations, c'est-à-dire entre les types d'eaux que nous avons définis, se fait principalement par la valeur du σ_t qui limite, d'une part l'eau chaude et peu salée, d'autre part l'eau froide et salée. Ce point d'infléchissement des courbes, qui se trouve toujours en décembre vers l'eau chaude et en mai vers l'eau froide, se situe aux valeurs suivantes :

$$\begin{array}{llll} \sigma_t = 21,00 \pm 0,50 & \text{pour les eaux néritiques internes} & (\text{station } 1) \\ \sigma_t = 21,50 \pm 0,05 & \text{—} & \text{—} & \text{externes (station 11)} \\ \sigma_t = 21,90 \pm 0,05 & \text{—} & \text{—} & \text{pélagiques (station 12)} \end{array}$$

De part et d'autre de ces valeurs, caractéristiques de chacune des stations étudiées, il existe une période estivale où l'instabilité de la température et de la salinité est considérable et une période hivernale où les variations correspondantes se font progressivement de manière régulière.

4.2. — La biomasse phytoplanctonique.

Nous n'avons retenu que les valeurs de la biomasse des organismes de taille supérieure à 5 μ . En effet, le calcul nous a montré que cette masse phytoplanctonique constitue, à elle seule, près de 95 % de la biomasse totale de chacun de nos échantillons. Nous n'avons donc pas tenu compte de nos observations concernant le phytoplancton de taille inférieure à 5 μ dont le volume peut être considéré comme négligeable.

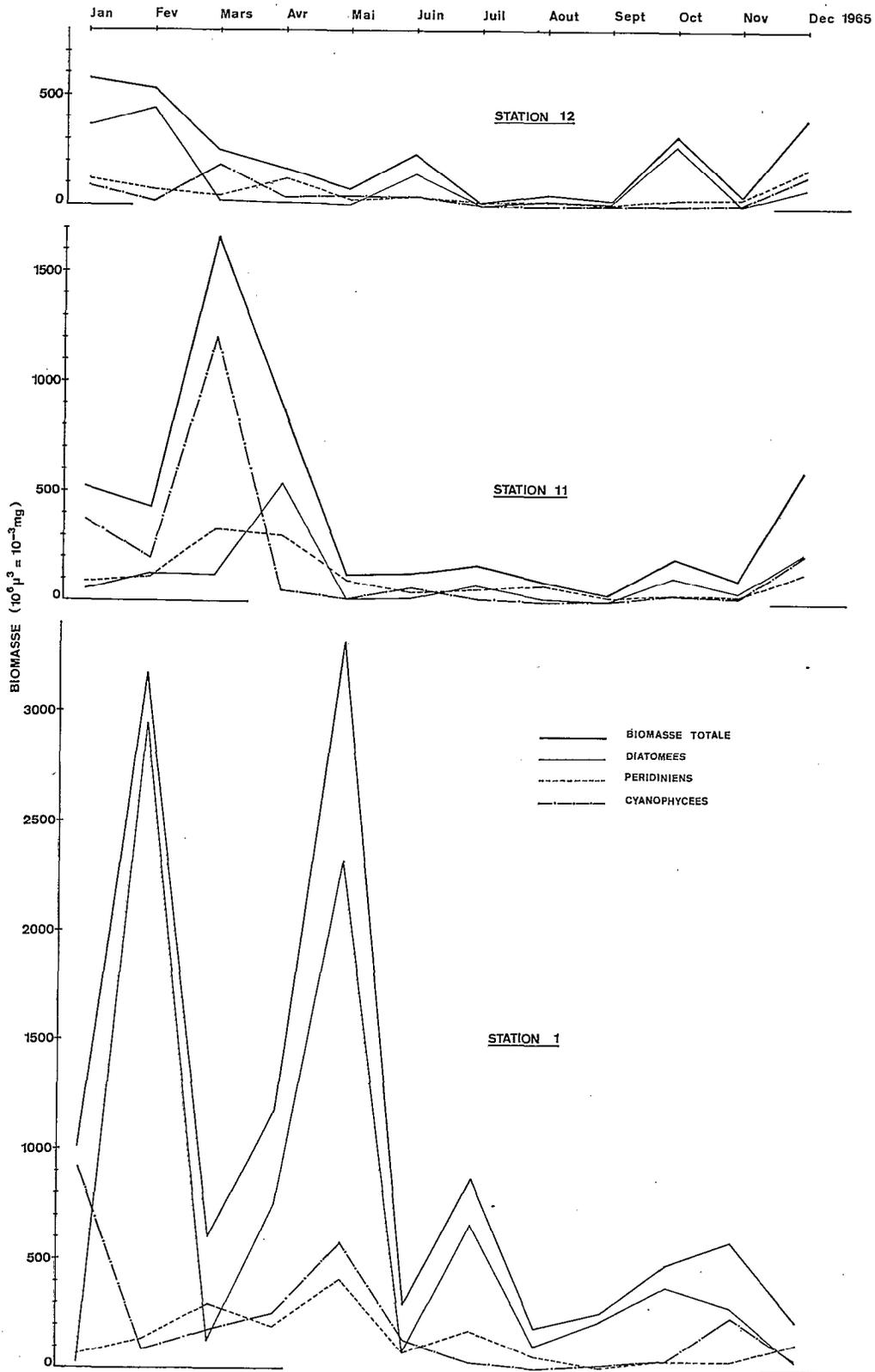


Fig. 3. — Les variations de la biomasse phytoplanctonique à nos trois stations d'étude en 1965.

La figure 3 présente les résultats des trois stations étudiées. Un simple coup d'œil montre que :

- la biomasse de la station 1 est plus grande que celle de la station 11 ; et celle de la station 11 est plus grande que celle de la station 12 ;
- la biomasse de la période estivale est très nettement plus grande que celle de la période hivernale ; cette variation se retrouve à chacune des trois stations.

On peut résumer de telles fluctuations en disant que la population phytoplanctonique est d'autant plus abondante, dans son aspect global, que le milieu marin est instable. Nous allons essayer de définir les mécanismes qui contrôlent une telle évolution.

5. LES VARIATIONS DE LA PRODUCTION PRIMAIRE

5.1. — Importance de la densité de l'eau.

La figure 4 illustre les résultats fournis par un échantillon d'eau moyen, à la station 1, de la couche allant de la surface à la profondeur où n'existe plus que 10 % de la lumière superficielle.

Les valeurs de la biomasse peuvent être groupées en deux saisons distinctes, d'une part une période estivale (janvier-mai) où la biomasse peut atteindre jusqu'à plus de 3 g/m³, d'autre part une période hivernale (juin-décembre) où la même valeur reste toujours voisine de 0,5 g/m³.

5.1.1 : anomalie du mois de mars (station 1).

Pendant la période estivale il existe un minimum subit en mars ; cette valeur très basse, puisque relativement proche du minimum annuel pour la station 1, se situe entre les deux maximums enregistrés.

A première vue, il paraît surprenant que les variations de la biomasse dans la seule période estivale se caractérisent par des dents de scie aussi accusées. Nous avons cherché à relier de telles variations à celles du milieu hydrologique. Les courbes supérieures de la figure 4 illustrent les fluctuations de ce milieu. Elles mettent en évidence une chute considérable de la salinité au mois de mars (elle-même provoquée par l'abondance des pluies) qui entraîne une décroissance brusque et temporaire de la densité ; celle-ci atteint une valeur inférieure à $\sigma_t = 20,00$.

Or nous avons montré précédemment (ANGOT, 1965 b) qu'un phytoplancton très côtier, puisque récolté au fond de la baie d'Ambaro, subissait de profonds bouleversements en franchissant la ligne de densité $\sigma_t = 20,00$. Il n'y a aucune raison qu'il n'en soit pas de même à la station 1 d'autant plus que la population étudiée ne peut pas être très différente de celle examinée en 1964 : les deux points de récolte ne sont en effet séparés que par une courte distance de l'ordre de 2 milles marins.

Toutefois, l'étude de 1964 avait montré que cette limite de $\sigma_t = 20,00$ correspondait aux points d'infléchissement du diagramme T-S. Si, comme il est probable, il en est de même à la station 1 en 1965, c'est à la valeur de $\sigma_t = 21,00$ que se situe cette zone de transition tant hydrologique (voir plus haut) que physiologique et responsable d'un véritable bouleversement biologique.

Une étude détaillée de la récolte de mars montre en effet que les organismes phytoplanctoniques ont fortement réagi à l'arrivée d'eau douce ; certaines espèces ont vu leur métabolisme très sérieusement affecté au point qu'elles deviennent subitement rares après avoir été abondantes. Tel est le cas de *Guinardia flaccida* qui, au fond de la baie d'Ambaro, avait déjà réagi de façon identique (ANGOT, 1965 b).

Le minimum de mars à la station 1 correspond donc bien à l'effet du milieu sur le peuplement biologique : une densité trop basse, c'est-à-dire une chute de pluie trop abondante, entraîne une diminution considérable de la biomasse.

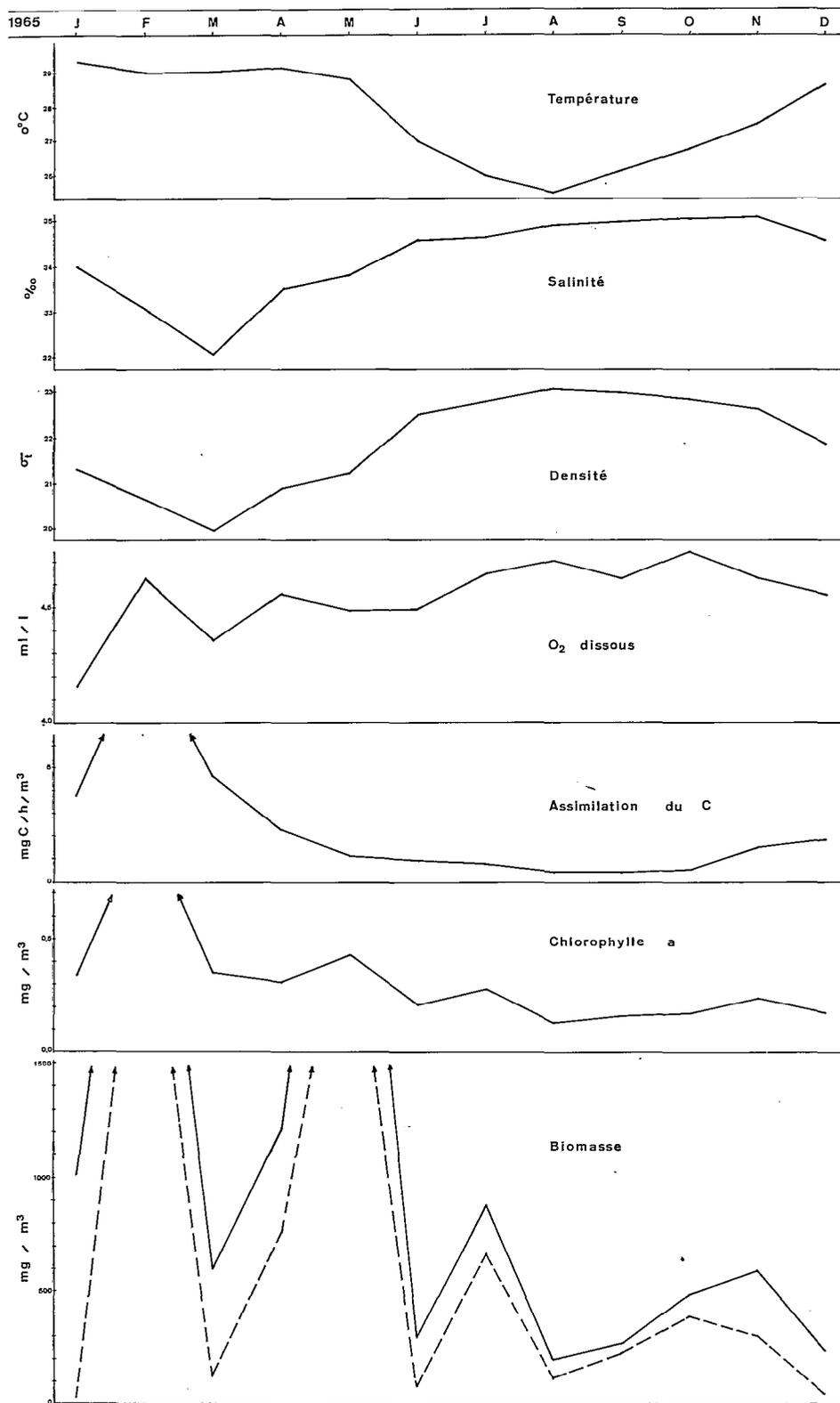


Fig. 4. — Variations des caractéristiques du milieu et de la production primaire en 1965 à la station 1. En trait interrompu, la biomasse des Diatomées.

L'influence des pluies n'est cependant néfaste qu'après avoir provoqué une chute de la densité au-dessous du seuil de $\sigma_t = 21,00$. Elle est au contraire favorable au développement du phytoplancton si la densité reste supérieure à $\sigma_t = 21,00$. Nous ne disposons malheureusement pas de renseignements sur les variations des teneurs en phosphates et nitrates pendant cette même période estivale. L'équipement du laboratoire ne permettait pas, alors, d'effectuer les analyses nécessaires (ce n'est plus le cas à l'heure actuelle). Il est probable que les considérables précipitations atmosphériques de la saison tropicale chaude interviennent sur le développement du phytoplancton par l'intermédiaire des phosphates, nitrates et tout autre sel nutritif qu'elles arrachent au sol terrestre et drainent ensuite dans la mer voisine.

5.1.2 : anomalie du mois de mai (station 1).

En ce qui concerne les rapports entre la biomasse, la teneur en chlorophylle *a* et le taux d'assimilation du carbone, nous constatons que les maximums de ces trois caractéristiques sont bien simultanés en février. Au mois de mai, par contre, le maximum de biomasse est associé seulement à un très léger maximum secondaire de la teneur en chlorophylle *a* ; aucune augmentation simultanée de l'assimilation du carbone n'est décelable.

Il y a là une anomalie dont la cause doit être recherchée dans la physiologie du phytoplancton en relation avec la méthode de comptage et d'estimation de la biomasse. En effet, l'observation au microscope inversé permet de compter et de mesurer des plantes dont il n'est parfois pas sûr qu'elles aient été récoltées vivantes. L'introduction d'un liquide conservateur, en l'occurrence le Lugol, provoque presque toujours des transformations si importantes dans les cellules que les plastes chlorophylliens ne sont plus décelables. La plupart des organismes comptés, puis mesurés, ont donc l'aspect de cellules mortes sans qu'il soit possible de préciser si cet état était tel dès avant ou seulement après la récolte.

Dans le cas qui nous occupe, l'examen simultané des courbes du mois de mai en ce qui concerne la biomasse (maximum considérable), la teneur en chlorophylle *a* (léger sommet secondaire) et le taux d'assimilation du carbone (aucune augmentation de cette valeur), laisse supposer que la majorité du phytoplancton récolté était mort avant le prélèvement. Les cellules ont alors pu être comptées mais leur action biologique, décelée par les mesures indirectes « chlorophylle *a* » et « carbone 14 », est évidemment restée nulle ou presque. Il semble que les diatomées, principales responsables de ce maximum de biomasse (2,32 g/m³ pour les diatomées sur 3,92 g/m³ pour le total), soient presque toutes mortes quelques jours avant la date de récolte ; les squelettes étaient encore abondants et déterminables sans pour autant jouer de rôle dans l'assimilation chlorophyllienne. SMAYDA (1966) a déjà signalé qu'il existe toujours des cellules malades ou mortes dans les échantillons récoltés, dans une proportion allant de 10 à presque 100 %.

Une remarque vient confirmer cette hypothèse. Si l'on reprend le détail des données observées, on constate que, sur l'ensemble des Diatomées, près de 20 % en volume est constitué par des *Chaetoceros* dont il a été impossible de préciser l'espèce. Les nombres par litre des cellules de ces *Chaetoceros sp.* s'accroissent avec la profondeur : 38.000 en surface, 45.000 à 1 m, 68.000 à 6 m, 92.000 à 16 m et 109.000 à 24 m. Tout se passe comme si nous avions échantillonné une masse d'eau où le peuplement de *Chaetoceros sp.* avait cessé de vivre depuis déjà quelques jours et où la descente des squelettes vers le fond (à 32 m) était en cours.

Pourquoi cette hécatombe de *Chaetoceros sp.* et d'autres organismes au comportement identique ? L'examen de la courbe des densités montre une nette indentation au mois de mai correspondant à des chutes très abondantes de pluies. Celles-ci, d'ailleurs assez exceptionnelles pour la saison, se sont produites 3 jours avant le prélèvement des échantillons d'eau. Il est alors permis de penser que la salinité superficielle a pu subir une décroissance soudaine entraînant une baisse de densité jusqu'à la valeur de $\sigma_t = 21,00$ puisque la valeur moyenne pour le mois est de 21,24. Dans ces conditions, on serait en présence d'un cas identique à celui déjà rencontré en mars mais observé à une période très proche du début du phénomène. Rappelons d'ailleurs que nous avons déjà précisé (ANGOT, 1965 b) que les *Chaetoceros* sont rares dans des eaux fortement dessalées.

5.1.3 : *signification de ces anomalies.*

Les deux anomalies signalées ici à la station 1, celle de mars et celle de mai, mettent ainsi en lumière l'importance du seuil défini par la valeur de σ_t correspondant au point d'infléchissement du diagramme T-S de surface à la station considérée.

Lorsque la densité de l'eau est plus forte que cette valeur, la production primaire de la période estivale s'accroît fortement ; la libre disposition par le phytoplancton d'un excès de sels nutritifs amenés par les pluies entraîne un développement accéléré du phytoplancton.

Lorsque la densité est plus faible que cette même valeur de σ_t , la production primaire décroît très rapidement jusqu'à atteindre des valeurs très basses voisines du minimum annuel de la station. Les sels nutritifs sont cependant au moins aussi abondants que précédemment puisque les précipitations atmosphériques sont à leur maximum. Mais la dilution de l'eau qu'elles entraînent devient très importante et fatale à certaines espèces dont la disparition est alors presque complète. Le bouleversement biologique ainsi créé se traduit par une diminution considérable de la production primaire.

Il convient de noter que cette situation ne s'applique qu'à des cas extrêmes décelables uniquement après analyse fine des observations. En règle générale, la période estivale est la plus riche en biomasse. C'est bien ce qu'indique l'étude statistique des données.

Les corrélations entre les caractéristiques de la production primaire à la station 1 s'expriment en effet par les résultats suivants :

1° taux d'assimilation du carbone et teneur en chlorophylle *a* :

$$r = 0,92 ; T = 7,40 ; N = 12$$

plus significatif qu'au risque de 1 ‰ ;

2° taux d'assimilation du carbone et biomasse

$$r = 0,57 ; T = 2,20 ; N = 12$$

presque significatif au risque de 5 % ;

3° taux d'assimilation du carbone et densité

$$r = -0,70 ; T = 3,12 ; N = 12$$

presque significatif au risque de 1 %.

La très forte corrélation entre l'assimilation du carbone et la chlorophylle *a* est normale. La corrélation avec la biomasse est plus faible à cause de la récolte du mois de mai où la population phytoplanctonique échantillonnée n'était pas entièrement vivante donc active sur le plan de la photosynthèse.

La troisième corrélation prouve que biomasse et densité sont étroitement reliées (au risque de 1 %) par une corrélation inverse.

Le calcul statistique n'a donc fait apparaître, comme on pouvait s'y attendre, que la relation la plus générale entre les caractéristiques de la production primaire. Il est cependant essentiel de ne pas généraliser outre-mesure les indications ainsi fournies ; nous avons montré en effet qu'elles s'appliquent uniquement aux observations faites dans un milieu marin dont la densité exprimée en σ_t est supérieure à la valeur définie par le point d'infléchissement du diagramme T-S de surface.

5.2. — Importance de la composition du phytoplancton.

5.2.1 : *signification des mesures spectrophotométriques de chlorophylle a.*

Considérons les résultats de la station 11 dont les variations sont représentées graphiquement par la figure 5.

Comme à la station 1, les variations de la biomasse à la station 11 permettent de distinguer deux ensembles. La période estivale, qui se caractérise par une biomasse importante avec un maximum de 1,7 g/m³ en mars, va de décembre à avril et la période hivernale, dont la biomasse

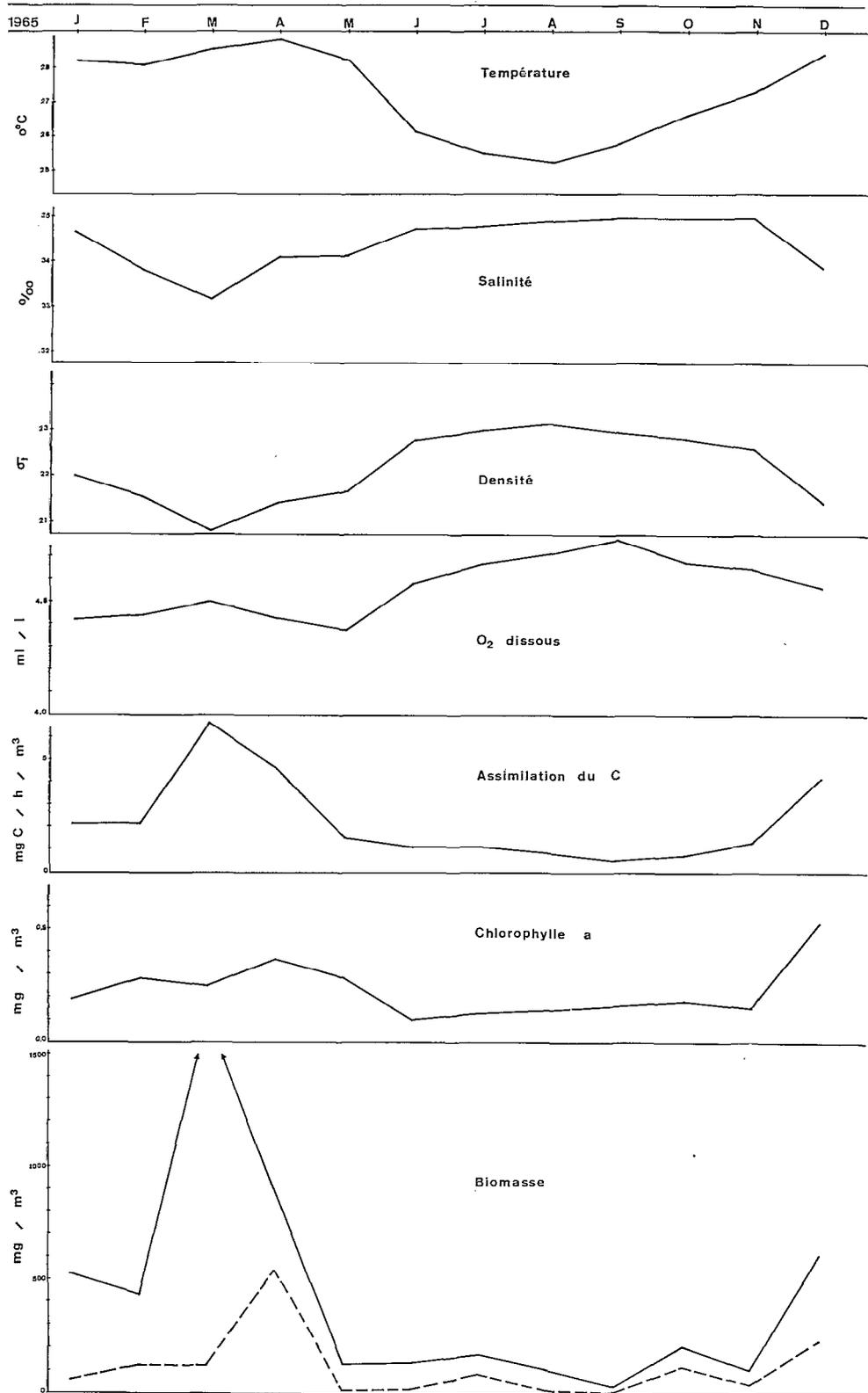


Fig. 5. — Variations des caractéristiques du milieu et de la production primaire en 1965 à la station 11. En trait interrompu, la biomasse des Diatomées.

moyenne est de $0,18 \text{ g/m}^3$, va de mai à novembre. Tout se passe donc comme si les saisons phytoplanctoniques étaient en avance de 1 mois à la station 11 par rapport à la station 1.

Par ailleurs, il est à noter qu'il n'y a pas de minimum de biomasse au cours de la saison estivale. Une telle remarque doit être mise en rapport avec les variations de densité beaucoup moins importantes en 11 qu'en 1. Le minimum de mars est en effet de $\sigma_t = 20,81$ tandis que la valeur qui correspond au point d'infléchissement du diagramme T-S de surface, à savoir $\sigma_t = 21,50$ (voir précédemment), est à peu de chose près celle des mois de février et d'avril. Si, comme nous l'avons déjà montré, il est probable que cette valeur de 21,50 est aussi celle de part et d'autre de laquelle se produit une modification du comportement physiologique du phytoplancton, alors celui-ci n'a pu intervenir qu'en mars.

On constate que, si la biomasse de mars constitue bien le maximum de l'année, elle est avant tout basée sur le développement considérable des Cyanophycées, en particulier *Trichodesmium thiebautii*. Au contraire, les Diatomées ne sont vraiment importantes que le mois suivant, l'accroissement de leur nombre et de leur biomasse étant stoppé en mars pour reprendre très rapidement en avril. *Trichodesmium thiebautii*, espèce réputée d'eaux relativement peu salées comme celles des estuaires, a donc réagi positivement à une densité faible (presqu'entièrement due, rappelons-le, aux chutes de pluie) au contraire de la plupart des Diatomées dont le développement a été mis en sommeil jusqu'à l'apparition des conditions plus favorables du mois d'avril.

Les corrélations numériques entre les caractéristiques de la production primaire sont les suivantes :

1° taux d'assimilation du carbone et teneur en chlorophylle *a* :

$$r = 0,55 ; t = 2,10 ; N = 12$$

presque significatif au risque de 5 % ;

2° taux d'assimilation du carbone et biomasse

$$r = 0,96 ; t = 10,88 ; N = 12$$

plus significatif qu'au risque de 1 ‰

3° taux d'assimilation du carbone et densité

$$r = -0,87 ; t = 5,61 ; N = 12$$

plus significatif qu'au risque de 1 ‰.

A priori, il serait logique de trouver la plus forte corrélation entre le taux d'assimilation du carbone et la teneur en chlorophylle *a*. On constate ici l'inverse. Cette apparente anomalie vient du fait que le maximum d'assimilation du carbone correspond certes au maximum de biomasse (mois de mars) mais non pas au maximum de chlorophylle *a* (mois d'avril). Or, nous venons de le préciser, ce maximum de biomasse est provoqué avant tout par les Cyanophycées et non par les Diatomées dont le maximum est au contraire en avril. Il semblerait donc que la concentration en chlorophylle *a* mesurée au spectrophotomètre intéresse surtout le pigment contenu dans les Diatomées. Le pigment des Cyanophycées est, ou bien plus actif que celui des Diatomées, ou bien quelque peu différent de la chlorophylle *a*, ou bien non mesuré par la technique (par exemple, par non libération dans la solution d'acétone). BÉRARDI *et al* (1953) avaient déjà noté que les fluctuations des nombres de cellules des Diatomées dans le lac Majeur suivaient d'assez près celles de la concentration en chlorophylle ; ils concluaient que les Diatomées avaient une concentration en chlorophylle beaucoup plus forte que les Cyanophycées.

De toute façon, il est essentiel de noter que les concentrations en chlorophylle *a* telles que mesurées par la méthode spectrophotométrique, se rapportent avant tout aux populations de Diatomées.

5.2.2. : Importance relative des groupes du phytoplancton.

A la station 1, les Diatomées constituent la majeure partie de la biomasse, en fait 65 % de celle-ci calculée sur l'année entière. Le détail de la composition du stock de Diatomées montre

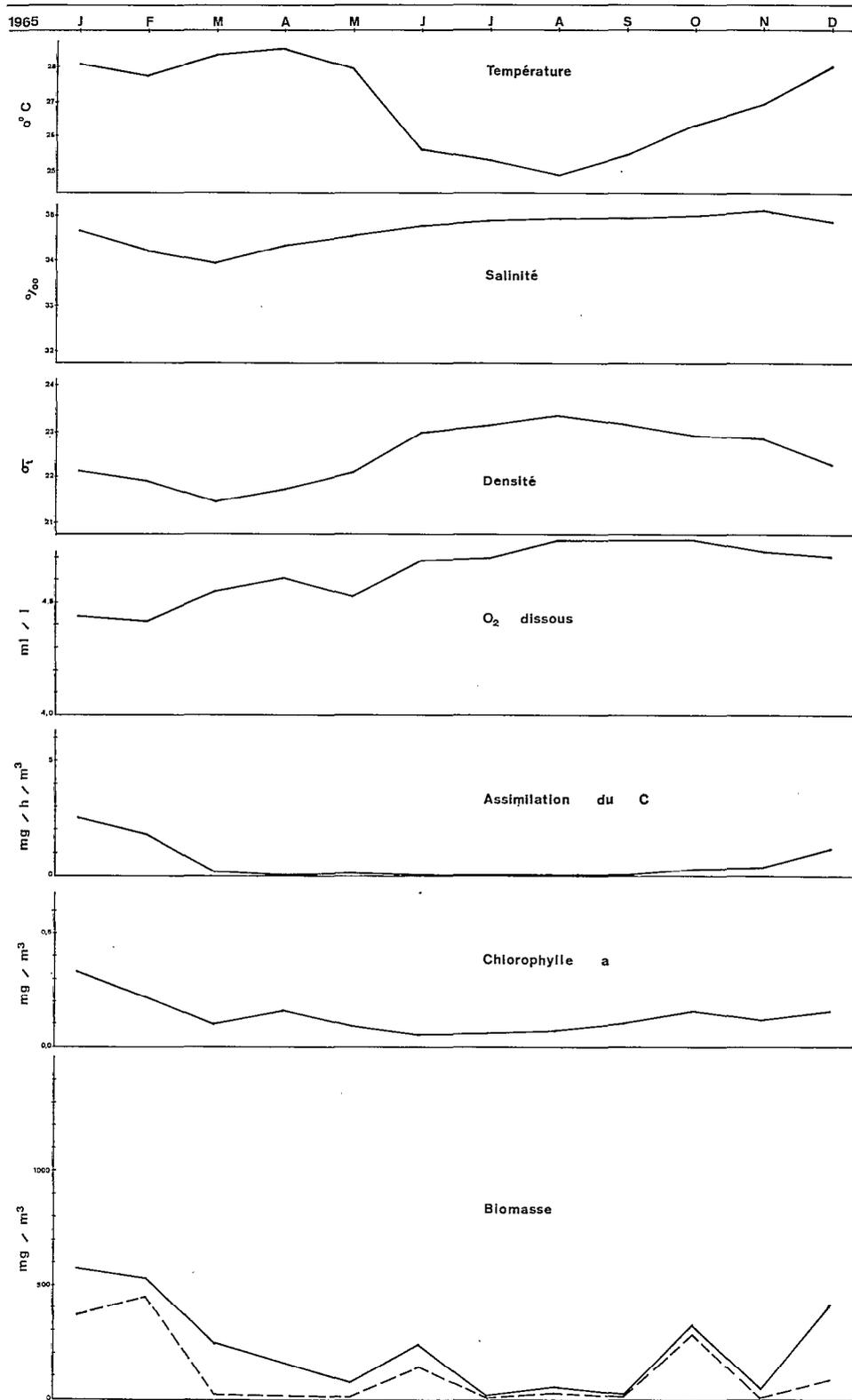


Fig. 6. — Variations des caractéristiques du milieu et de la production primaire en 1965 à la station 12. En trait interrompu, la biomasse des Diatomées.

que les variations viennent avant tout des Diatomées Centriques tandis que la biomasse des Diatomées Pennées, toujours faible par rapport à celle des Centriques, reste sans grande fluctuation au cours de l'année. Les Périidiniens et Cyanophycées, qui constituent les 35 % restant de la biomasse du phytoplancton, varient comme les Diatomées dans leur ensemble. Il faut noter pourtant une irrégularité des fluctuations des Cyanophycées qui montrent parfois des phases explosives (par exemple, *Trichodesmium thiebautii* en janvier).

A la station 11, les Diatomées ne constituent plus la masse principale de la biomasse, mais seulement 28 % de celle-ci. Périidiniens et Cyanophycées se disputent le rôle prépondérant, les premiers en particulier durant la période hivernale tandis que les seconds sont surtout abondants pendant la période estivale. Chez les Diatomées, seule varie de manière sensible la biomasse des Diatomées Centriques tandis que celle des Diatomées Pennées reste proche d'une valeur moyenne, toujours trop faible d'ailleurs pour jouer un rôle important dans la variation de la biomasse globale.

A la station 12, les Diatomées constituent à peu près la moitié de la biomasse, exactement 52 % de celle-ci calculée sur une année entière. Cette proportion est inférieure à celle des eaux néritiques internes (égale à 4/5 de celle-ci) mais supérieure à celle des eaux néritiques externes (presque égale au double de celle-ci). Par rapport aux eaux néritiques externes, la différence principale vient de la diminution considérable des Cyanophycées qui entraîne évidemment une importance accrue des Diatomées sur l'ensemble de la biomasse des eaux pélagiques.

Les observations ci-dessus s'accordent avec celle faite en avril 1965 au pied de la jetée du Centre ORSTOM à Nosy-Bé (ANGOT, 1966). Il apparaît finalement que les Diatomées Centriques et les Cyanophycées sont les deux groupes dont les réactions sont les plus sensibles au fur et à mesure qu'on se rapproche des côtes. En termes relatifs, les premières sont surtout abondantes au large, les secondes à proximité immédiate du rivage. Les variations de salinité étant les plus importantes au voisinage de la côte, par exemple à la station 1 par rapport à la station 11 et à cette station par rapport à la station 12, on peut dire que les Diatomées Centriques sont les plus sténohalines tandis que les Cyanophycées sont les plus euryhalines. Cette répartition avait déjà été observée par d'autres auteurs tels BAINBRIDGE (1960) au voisinage d'un estuaire de la Sierra Leone.

5.3. — La station 12, ou station de controle.

Les résultats de la station 12 sont représentés par les graphiques de la figure 6. Les variations de ces eaux pélagiques peuvent apporter une confirmation aux observations ci-dessus. Celle-ci sera d'autant plus valable que la station 12 est déjà située assez au large pour que l'influence du littoral soit relativement faible ; les variations notées auront donc toutes les chances d'illustrer des phénomènes pouvant se généraliser avec le minimum de risques.

Tout d'abord, la biomasse globale varie bien selon un cycle annuel divisé en deux ensembles. Le premier va de décembre à avril, soit la période estivale, et se caractérise par des valeurs relativement élevées dont le maximum est atteint en janvier avec près de 0,6 g/m³. Le second correspond à la période hivernale (mai-novembre) et se définit par une biomasse moyenne très faible puisque proche de 0,1 g/m³, la plus faible se situant en juillet, août et septembre.

On note aussi que la variation de la biomasse des Diatomées est presque toujours parallèle à celle de la biomasse totale. Pourtant, de décembre à février la biomasse des Diatomées croît nettement moins vite que la biomasse totale ; elle décroît au contraire beaucoup plus vite au mois de mars.

Si l'on rapproche ces observations des fluctuations de la valeur de σ_t , on constate que le développement des Diatomées est proportionnellement moins favorisé par l'apparition des densités faibles que celui des autres constituants du phytoplancton. Ceci est surtout valable au début de la période estivale ; par la suite, il semble qu'il y ait adaptation progressive des Diatomées à la dessalure de l'eau et, par suite, accentuation de leur prépondérance sur la biomasse totale. Mais cette dernière observation reste vraie seulement lorsque la densité se maintient au-dessus d'un

seuil limite. Comme aux deux stations précédentes, la valeur de ce seuil est définie par celle du point d'infléchissement de la courbe T-S, soit $\sigma_t = 21,90$ (voir ci-dessus). Mars et avril se caractérisant par des densités moyennes plus faibles que cette valeur, il y a une réduction soudaine et massive de la biomasse des Diatomées.

Les résultats de la station 12 confirment donc bien les observations faites à partir des stations 1 et 11, à savoir :

- plus grande richesse globale du phytoplancton pendant la période estivale par rapport à la période hivernale,
- prépondérance des Diatomées au large avec réduction massive des Cyanophycées,
- bouleversement de la population phytoplanctonique lorsque la densité est plus faible que la valeur de σ_t définie par le point d'infléchissement de la courbe T-S des eaux de surface à la station considérée.

5.4. — Importance de l'énergie lumineuse.

Nous avons repris la totalité de nos résultats à chacune de nos profondeurs d'échantillonnages, celles-ci étant déterminées, rappelons-le, par les profondeurs où l'on mesurait les pourcentages suivants de la lumière de surface : 100, 70, 40, 20 et 10 %. Les corrélations entre le taux d'assimilation du carbone et la teneur en chlorophylle *a* sont toutes plus significatives qu'au risque de 1 ‰ avec $N = 38$ ($r > 0,52$) pour chacune des profondeurs.

Les valeurs moyennes du rendement de la photosynthèse à chacun de ces niveaux sont les suivantes :

100 %	lumière surface :	11,94	mgC/h/m ³	par	mg chlor. <i>a</i> /m ³		
70 %	—	—	—	:	11,71	—	—
40 %	—	—	—	:	8,79	—	—
20 %	—	—	—	:	7,58	—	—
10 %	—	—	—	:	3,99	—	—

Rappelons que toutes les mesures de lumière ont été faites à une heure très proche de midi, ainsi d'ailleurs que les mesures de production primaire.

Il est vérifié tout d'abord que, dans les eaux tropicales, la disparition des longueurs d'onde extrêmes du spectre dans les premiers centimètres d'eau n'influe pas sur le rôle de la lumière dans la photosynthèse. En effet, la cellule photoélectrique étant insensible aux infra-rouges n'a pas tenu compte de la perte d'énergie que comporte la disparition de ces longueurs d'onde ; l'intensité énergétique est pourtant, à 12 centimètres de profondeur, seulement de l'ordre de 60 % de l'énergie mesurée au-dessus de la surface (1).

On observe encore que les rendements aux niveaux de 40 et 20 % ne diffèrent que très faiblement. Ils restent voisins de 8 mgC/h/m³ par mg chl. *a*/m³, soit environ les 2/3 du rendement de surface tandis que la lumière pénètre avec une intensité moyenne égale à 30 % seulement de celle de surface.

Cette anomalie entre les deux proportions résulte très certainement de l'apparition des « cellules d'ombre » (*shade cells*) par opposition aux « cellules de soleil » (*sun cells*) habitant la tranche d'eau superficielle (RYTHER *et al.*, 1959 ; RYTHER, 1956). Il est remarquable que le rendement de ces cellules reste presque identique avec 40 % et avec 20 % de l'énergie lumineuse de surface. Ceci prouve une adaptation des organismes phytoplanctoniques qui, malgré les conditions de lumière défectueuses, parviennent à synthétiser de la matière organique sur un rythme très semblable avec seulement moitié moins d'énergie.

(1) Communication personnelle de MOREL travaillant dans les mêmes eaux à l'aide de deux thermopiles équilibrées, l'une immergée, l'autre sur le pont du bateau.

JORGENSEN *et al* (1965) montrent que de telles adaptations provoquent principalement, outre la création d'enzymes photosynthétiques et autres, des variations dans les concentrations de pigments. Ceci se vérifie ici où la teneur en chlorophylle est presque toujours plus élevée en profondeur qu'à la surface. YENTSCH *et al* (1966) tentent de préciser le mécanisme physiologique qui conduit à conserver un taux de photosynthèse identique chez des populations de phytoplancton recevant des énergies lumineuses de moins en moins fortes, la quantité de chlorophylle à l'intérieur des cellules étant maximum pour une intensité lumineuse optimum à la photosynthèse (YENTSCH *et al*, 1958).

Au-dessous d'une profondeur qui varie selon les stations en fonction de la plus ou moins grande limpidité de l'eau (vers 25 m à la station I, 30 m à la station II et 55 m à la station 12), on trouve une autre couche d'eau dont le rendement photosynthétique n'est plus que le 1/3 de celui de surface mais avec 10 % seulement de l'intensité lumineuse superficielle. La lumière active est alors devenue trop faible pour que la production primaire soit importante, le rendement par unité de chlorophylle *a* étant alors diminué de moitié par rapport à celui de la tranche d'eau recevant en moyenne 30 % de la lumière de surface.

De ces quelques remarques, on peut penser que la zone optimale pour la photosynthèse considérée dans son rendement par unité de chlorophylle *a*, se situe aux environs du niveau où notre cellule photoélectrique reçoit 30 % de la lumière de surface. C'est là, semble-t-il, que le phytoplancton a le plus grand pouvoir de synthèse organique.

Un étalonnage de notre cellule par rapport à une thermopile immergée (utilisée dans les mêmes eaux par Ivanoff et Morel) nous a montré que la cellule donnait des indications trop fortes (1).

Les pourcentages réels d'énergie lumineuse parvenant aux niveaux définis ci-dessus sont environ 60 % des pourcentages indiqués par la cellule. En conséquence, la zone de rendement photosynthétique optimum en eau tropicale paraît se localiser autour d'un niveau où ne pénètre réellement que 18 % de l'énergie lumineuse de surface (entre 24 et 12 %).

Cependant, l'énergie lumineuse mesurée à midi au-dessus de la surface à l'aide d'une thermopile étalonnée en valeurs absolues est en moyenne à Nosy-Bé de 1,05 g. cal./cm²/min (2). Cette valeur est d'ailleurs en accord avec la constante solaire en dehors de l'atmosphère dont on sait qu'elle est de 2 g. cal/cm²/min.

L'énergie pénétrant dans l'eau et utile à la photosynthèse est, nous l'avons montré, égale à 60 % de celle de surface ; soit, en se basant sur l'énergie mesurée à la thermopile : 0,63 g. cal./cm²/min. Dans ces conditions l'énergie lumineuse correspondant au rendement optimum de la photosynthèse est approximativement égale à 18 % de cette valeur, soit environ 0,11 g. cal./cm²/min.

Il est intéressant de constater que cette valeur est proche de celle à partir de laquelle il est normalement admis que la photosynthèse superficielle est inhibée par le dépassement de cette quantité d'énergie. Ce phénomène a été observé par de nombreux auteurs dans différents milieux aquatiques, tels JENKIN (1937), VERDUIN (1957), ODUM *et al* (1958), VINBERG (1960), GARCIA OCCHIPINTI *et al* (1961), DUFFER *et al* (1966). L'intensité énergétique à partir de laquelle l'inhibition apparaît varie selon les auteurs : 0,14 g. cal./cm²/min (STEEMANN NIELSEN *et al*, 1956) de 0,10 à 0,14 g. cal./cm²/min (STEEMANN NIELSEN *et al*, 1957 ; DOTY, 1957), 0,15 g. cal./cm²/min (RYTHER, 1956 ; ANGOT, 1961 et 1966).

Les observations précédentes, en tenant compte des approximations faites, semblent montrer que le seuil d'inhibition de la photosynthèse correspond en même temps à l'intensité énergétique optimum pour la photosynthèse. Cette valeur serait proche de 0,11 g. cal./cm²/min en eaux tropicales, valeur non significativement différente de celles trouvées dans d'autres eaux.

(1) La transmission du verre opale surmontant la cellule et la courbe de réponse spectrale de cette cellule, expliquent un tel écart par rapport à la thermopile, récepteur neutre avec une courbe de réponse spectrale plate.

(2) Communication personnelle de MOREL.

6. SYNTHÈSE ENTRE LES TROIS TYPES D'EAUX

L'étude des trois types d'eaux rencontrés aux stations 1, 11 et 12 met en évidence une réelle unité dans le comportement biologique du phytoplancton face aux variations du milieu qu'il habite. Nous avons montré en particulier qu'il existe une corrélation très étroite entre la densité de l'eau et le peuplement phytoplanctonique. UYENO (1958) précise qu'il en est de même dans les eaux situées au sud de l'île Honshu, Japon.

Sur le plan général, et en accord avec les observations de SMAYDA (1966) dans le golfe de Panama, de ERCEGOVIC (1936) en mer Adriatique, de WOOD (1964) le long de la côte orientale d'Australie, et même de COULTER (1963) dans les eaux douces du lac Tanganyika, il apparaît tout d'abord qu'une baisse de densité favorise le développement du phytoplancton. C'est ainsi que, aux trois stations, biomasse, chlorophylle *a* et taux d'assimilation du carbone sont nettement plus élevés durant la période estivale que pendant la période hivernale. Le retard d'un mois de ces deux périodes, noté pour les eaux néritiques internes par rapport aux deux autres ensembles, s'explique par la proximité des terres à la station 1. En effet, la densité de la mer est ainsi dépendante avant tout des débits des fleuves qui s'y déversent. Or ceux-ci ne sont vraiment abondants qu'un mois environ après le début de la saison des pluies (fin novembre-début décembre) et restent tels à peu près un mois après la fin de cette même saison (fin avril-début mai). Toutes les caractéristiques de la production primaire des eaux néritiques internes sont ainsi régies par les pluies qui contrôlent les débits des fleuves et la salinité de l'eau de mer (d'où la densité).

Hormis les observations de RYTHER *et al* (1967) qui montre que la fertilité de l'océan décroît à l'embouchure de l'Amazone (1), la plupart des auteurs s'accorde à constater une augmentation de la productivité dans les zones d'estuaires. BOROGOV (1965) pense que la principale source de renouvellement des produits utiles au métabolisme du phytoplancton provient de la terre et FEDOSOV (1965) corrobore cette opinion en ajoutant que le processus nécessaire est la dénudation du sol par les intempéries. REYSSAC (1966) montre que le phytoplancton, au large de la Côte d'Ivoire, est pauvre sauf près des côtes où il bénéficie d'apports terrigènes, de même DEVÈZE (1959) au large de Marseille et HALIM (1960) en face de Villefranche. RILEY (1937) indique que la zone du golfe du Mexique en face de l'embouchure du Mississipi (aussi SIMMONS *et al*, 1962) est riche en sels nutritifs et, par contre-coup, en phytoplancton. ANDERSON (1964), travaillant à l'embouchure de la rivière Columbia, Oregon, signale que les sels nutritifs amenés par l'eau douce sont utilisés dès qu'ils parviennent à la mer et que la production primaire est plus élevée à l'embouchure même de la rivière que plus au large. JONES *et al* (1963) montrent que l'explosion de l'espèce *Phaeocystis* en mer d'Irlande est due à un facteur associé à un nécessaire drainage terrestre.

Le décalage dans le temps de la zone de forte production dans les eaux néritiques internes par rapport aux masses d'eaux échantillonnées aux stations 11 et 12 peut indiquer que le phytoplancton de la station 1 réagit aux variations de densité dès le début de la saison des pluies comme aux stations 11 et 12 ; cependant les transformations qui en résulteraient seraient alors trop peu intenses par rapport aux très importantes fluctuations qui suivent. On peut aussi penser que le phytoplancton de la station 1 a une composition telle que les organismes sont plus résistants aux variations de salinité et réagissent à des différences de plus grande amplitude.

Cependant, si la chute de densité conduit en moyenne à une augmentation de la production primaire pendant la période estivale, il est essentiel de noter la présence d'une limite minimum à cette réaction. En effet, passé une certaine valeur de σ_t , la chute de densité conduit au contraire à un tel bouleversement du comportement du phytoplancton que la production primaire est consi-

(1) Cette décroissance pourrait être en relation avec une densité de l'eau inférieure à une valeur correspondant au seuil déterminé par l'observation du diagramme T-S de surface dans nos échantillons.

dérablement réduite. Cette influence néfaste d'une densité soudainement très basse a déjà été notée par BERNARD *et al* (1958) et confirmée par BUCALLOSSI (1960) dans le port et en baie d'Alger.

Nous avons montré que ce seuil a une valeur déterminée par le point d'infléchissement de la courbe T-S de surface de chacune des stations, soit $\sigma_t = 21,00$ pour les eaux néritiques internes, $\sigma_t = 21,50$ pour les eaux néritiques externes et $\sigma_t = 21,90$ pour les eaux pélagiques. La densité n'est pour nous qu'une manière commode de définir l'eau par un seul caractère au lieu de température et salinité. Mais le seul élément dont la variation est importante pour le phytoplancton est la salinité qui subit et enregistre les fluctuations de dessalure provoquée par les pluies. D'ailleurs, au cours de la période hivernale, où la température est variable tandis que la salinité reste constante, il n'y a guère de variations de la production primaire, preuve du peu d'influence de la température sur les réactions biologiques nécessaires. Tout ceci ne s'applique évidemment qu'aux eaux tropicales, les seules ici étudiées.

STEEMANN NIELSEN (1959) a déjà signalé que, sous les tropiques, la production est contrôlée presque exclusivement par les sels nutritifs et non par la température, à l'inverse de ce qui est généralement observé dans les eaux tempérées et froides : RILEY (1965), VINBERG (1960), WILLIAMS *et al* (1966). STEEMANN NIELSEN ajoute cependant que le renouvellement des sels nutritifs près des rivages tropicaux est dû pour une part importante à l'action microbiologique sur les couches supérieures des sédiments (aussi STRICKLAND, 1960), action qui dépend de la température. Cette dernière caractéristique reste donc importante pour la production côtière tropicale bien que son influence directe sur la croissance du phytoplancton soit insignifiante.

Précisons en outre, avec RYTHER *et al* (1961), que l'intensité lumineuse ne peut pas avoir d'action saisonnière sur la production en raison de sa valeur à peu près constante au cours de l'année, contrairement à ce qui a lieu sous les latitudes plus hautes : BARLOW (1958), LORENZEN (1963), PRATT (1959), RAGOTZKIE (1959).

Nous avons montré que les organismes les plus atteints par une diminution trop considérable de la valeur de σ_t , sont les Diatomées, par opposition au reste du phytoplancton, c'est-à-dire surtout par opposition aux Cyanophycées en termes de biomasse. BERNARD *et al* (1958) et BUCALLOSSI (1960) ont observé le même phénomène dans les environs d'Alger.

Ces mêmes Diatomées constituent l'élément prédominant du phytoplancton des eaux néritiques internes : 65 % du total de la biomasse. Leur importance diminue en s'écartant des côtes : elles ne font plus que 28 % du même total à la station 11. Si l'on continue à s'éloigner du rivage en se dirigeant vers le large et les eaux pélagiques, on constate une relative disparition des Cyanophycées, de façon progressive mais massive, diminution qui entraîne une augmentation correspondante du pourcentage des Diatomées sur la biomasse : 52 % à la station 12. Il est cependant certain que ce pourcentage porte sur une population de Diatomées encore moins importante en nombre et en biomasse qu'elle ne l'est à la station 11.

On peut schématiser ces variations en disant que, sous les tropiques, les Diatomées sont surtout localisées dans les eaux côtières (mais non les eaux très proches du rivage) tandis que les Dinoflagellés deviennent le groupe dominant des eaux océaniques, en accord avec REYSSAC (1966 a, 1966 b), WOOD (1964), BAINBRIDGE (1960). Ce comportement des Diatomées est essentiellement différent de celui de ces mêmes plantes sous des latitudes plus hautes, comme l'ont montré par exemple BURCKHOLDER *et al* (1961) en Antarctique, BURSA (1961, 1963) en Arctique, CONOVER (1956) dans le Long Island Sound ou PUCHER PETKOVIC (1964) en Adriatique.

Les corrélations numériques entre le taux d'assimilation du carbone d'une part et la teneur en chlorophylle *a*, la biomasse, la densité d'autre part, sont presque toujours significatives. Certaines se caractérisent même par un coefficient de corrélation extrêmement fort. Ceci n'est point surprenant et, en principe, il devrait toujours en être ainsi, au moins dans les conditions de nos expériences. Finalement, ce qui est important n'est pas de noter cette forte signification mais bien de déterminer pourquoi elle n'est pas toujours telle. Les causes de ces corrélations faibles risquent d'être révélatrices de faits normalement masqués.

C'est ainsi que le comportement physiologique de certains groupes du phytoplancton peut être mis en évidence : par exemple la sensibilité des Diatomées aux faibles densités, la résistance des Cyanophycées à ces mêmes conditions, la persistance de squelettes d'organismes dans des récoltes faites sur une population en partie déjà morte.

On a pu montrer aussi que la chlorophylle *a* contenue dans les Cyanophycées est, ou bien plus active que celle des Diatomées dans les réactions de la photosynthèse, ou bien plus difficile à extraire de son enveloppe cellulaire par la technique utilisée.

Tous ces résultats montrent l'importance des mesures du taux d'assimilation du carbone par les plantes et de leur teneur en chlorophylle *a*. Isolément, les données qu'elles fournissent n'ont guère de valeur du fait des erreurs obligatoires inhérentes aux techniques d'une part et aux caractéristiques propres du peuplement phytoplanctonique (hétérogénéité ou « patchiness ») d'autre part. Mais, lorsque l'ensemble des données est utilisé avec les résultats de biomasse et ceux de la physicochimie de l'eau de mer, on aboutit alors à des séries de corrélations qui, seules, permettent d'entrevoir la physiologie du phytoplancton. A ce titre, les mesures indirectes de production primaire sont d'une importance capitale dans toute étude du phytoplancton, l'élément de base restant toujours la mesure de biomasse.

7. CONCLUSION

Les eaux des environs de Nosy-Bé se caractérisent donc par un cycle très net du phytoplancton et de la production primaire qui lui est associée. Elles se classent avec les eaux du golfe de Panama (SMAYDA : 1963, 1965, 1966), avec celles du Pérou (BARREDA, 1958), etc.

SMAYDA (1966) opposent de telles eaux à d'autres types de masses tropicales où le phytoplancton n'a pas de véritable cycle annuel. Il en est ainsi près de la Grande Barrière d'Australie où MARSHALL (1933) a montré qu'il y a prédominance des Diatomées. Un deuxième type s'observe à Monaco (milieu méditerranéen que Smayda associe aux eaux tropicales) où BERNARD (1938, 1939, 1956) a trouvé que l'élément dominant du phytoplancton est constitué par les Coccolithophorides. Un troisième type se rencontre au large du Sierra Leone où THIEMANN (1934), SILVA (1956) et BAINBRIDGE (1960) ont noté que les régions à proximité des débouchés de cours d'eau sont caractérisées par un phytoplancton riche en Coscinodiscacées et Biddulphiacées. Un quatrième type enfin se rencontre en Baie Phosphorescente à Porto Rico où MARGALEF (1961) a trouvé une prédominance certaine des Dinoflagellés.

A partir de ces éléments, il devient possible de choisir un lieu géographique en fonction de l'étude particulière qu'on souhaite entreprendre vis-à-vis de tel groupe phytoplanctonique. La détermination des facteurs responsables de l'évolution du phytoplancton est alors facilitée par la localisation des stations en zone littérale.

En effet, la zone tropicale, et en particulier les parages de Nosy-Bé où il existe un microclimat à ensoleillement quotidien presque assuré, se caractérise par une constance de l'éclairement au cours de l'année qui élimine la variable « intensité lumineuse » rencontrée sous d'autres latitudes. Par ailleurs, corollaire logique de cette première observation, la « température » de l'eau de mer varie dans des limites très étroites. La quasi-stabilité de cette caractéristique pendant une année s'oppose encore aux fluctuations importantes de la température des eaux sous des latitudes plus hautes. Il est évident que la disparition, ou presque, de deux des importantes variables du milieu facilite l'étude du phytoplancton qui l'habite.

Toutefois, la population phytoplanctonique des eaux tropicales est réputée être fort pauvre. Ceci est vrai en effet pour les eaux du large mais ne l'est plus en ce qui concerne les eaux côtières, comme l'a précisé KOBLENTZ-MISKE (1960) en soulignant que les eaux les plus productives se situent dans la zone littorale tropicale.

Il semble donc qu'on ait intérêt à travailler dans la zone littorale tropicale pour définir les lois de l'évolution du phytoplancton et de la production primaire.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (G. C.), 1964. — The seasonal and geographic distribution of primary productivity off the Washington and Oregon coast. *Limn. Oceanogr.*, 9 (3), pp. 284-302.
- ANGOT (M.), 1961. — Analyse quantitative du cycle diurne de la production primaire dans le Pacifique subtropical près de la Nouvelle-Calédonie. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 1200, 34 p.
- , 1964 a. — Production primaire de la région de Nosy-Bé, août à novembre 1963. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 2 (4), pp. 27-53.
- , 1964 b. — Phytoplancton et production primaire de la région de Nosy-Bé, décembre 1963 à mars 1964. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 2 (4), pp. 99-125.
- , 1965 a. — Cycle annuel de l'hydrologie dans la région proche de Nosy-Bé (mars 1963 à mars 1964). *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 3 (1), pp. 55-66.
- , 1965 b. — Le phytoplancton de surface pendant l'année 1964 dans la baie d'Ambaro près de Nosy-Bé. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.* 3 (4), pp. 5-18.
- et GÉRARD (R.), 1966. — Hydrologie et phytoplancton de l'eau de surface en avril 1965 à Nosy Bé. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 4 (1), pp. 95-136.
- BAINBRIDGE (V.), 1960. — The plankton of inshore waters off Freetown, Sierra Leone. *Colonial Office, Fish. Publ.*, 13, pp. 1-48.
- BANSE (K.), 1962. — Chemie und Autökologie bei produktions-biologischen untersuchungen des planktons. *Kieler Meeresf.*, 18 (3), pp. 132-135.
- BARLOW (J. P.), 1958. — Spring changes in phytoplankton abundance in a deep estuary, Hood Canal, Washington. *J. Mar. Res.*, 17, pp. 53-67.
- BARREDA (M. O.), 1958. — El plancton en la Bahía de Pisco. *Bol. del Comité Nac. Protección Naturaliza*, 16, pp. 61-106.
- BERARDI (G.) et TONOLLI (V.), 1953. — Clorofilla, fitoplancton et vicende meteorogiche (Lago Maggiore). *Mém. Ist. Ital. Idrobiol.*, 7, pp. 165-188.
- BERNARD (F.), 1938. — Cycle annuel du nanoplancton à Monaco et à Banyuls. I : Étude quantitative. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, n. sér., 17 (6), pp. 349-406.
- , 1939. — Étude sur les variations de fertilité des eaux méditerranéennes ; climat et nanoplancton à Monaco en 1937-38. *J. Cons., Cons. Perm. Inter. Explor. Mer*, 14 (2), pp. 228-241.
- , 1956. — Eaux atlantiques et méditerranéennes au large de l'Algérie. II : Courants et nanoplancton de 1951 à 1953. *Ann. Inst. Océanogr. Monaco*, n. sér., 31 (4), pp. 231-334.
- BERNARD (F.) et BERTOLDO (C.), 1958. — Étude, jour par jour, de la fertilité marine élémentaire à l'extérieur du port d'Alger. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 55 (1110), 30 p.
- BERRIT (G. R.), 1964. — Observations océanographiques côtières à Pointe-Noire de 1953 à 1963. *Cah. ORSTOM, sér. Océanogr.*, 2 (3), pp. 31-56.
- BOGOROV (B. G.), 1965. — Productive regions of the Ocean. *Tr. Inst. Péch. Mar. Oceanogr. VNIRO*, 57, pp. 329-332.
- BUCALOSSO (G.), 1960. — Étude quantitative des variations du phytoplancton dans la baie d'Alger en fonction du milieu (novembre 1959 à mai 1960). *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, 57 (1189), pp. 1-40.
- BURCKHOLDER (P. R.) et SIEBURTH (J. M.), 1961. — Phytoplankton and chlorophyll in the Gerlache and Bransfield straits of Antarctica. *Limn. Oceanogr.*, 6 (1), pp. 45-62.

- BURSA (A.), 1961. — Phytoplankton of the Calanus Expedition in Hudson Bay, 1953 and 1954. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 18 (1), pp. 51-83.
- , 1963. — Phytoplankton successions in the Canadian Arctic. in : Studies F. R. B. Canada, 802, symposium Mar. Microbiol., éd. C. Oppenheimer, pp. 625-628.
- CONOVER (S. A. M.), 1956. — Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. IV : the phytoplankton. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, 15, pp. 62-112.
- COULTER (G. W.), 1963. — Hydrological changes in relation to biological production in southern Lake Taganyika. *Limn. Oceanogr.*, 8 (4), pp. 463-477.
- DEVÈZE (L.), 1959. — Cycle biologique des eaux et écologie des populations planctoniques. *Rec. Trav. St. Mar. Endoume*, 25 (15), 220 p.
- DOTY (M. S.), 1957. — Current status of carbon 14 method of assaying productivity of the ocean. Report to U.S. Atomic Energy Commission of work to July 1957 under Contract AT (04-3) 15.
- DUFFER (W. R.) et DORRIS (T. C.), 1966. — Primary productivity in a southern great plains stream. *Limn. Oceanogr.*, 11 (2), pp. 143-151.
- ERCEGOVIC (A.), 1936. — Études qualitative et quantitative du phytoplankton dans les eaux côtières de l'Adriatique orientale moyen au cours de l'année 1934. *Acta Adriatica*, 9, pp. 1-125.
- FEDOSOV (M. V.), 1965. — Conditions of formation of the primary food resources in the ocean. *Trav. Inst. Pêch. Mar. Oceanogr. VNIRO*, 57, pp. 145-160.
- FORSBERGH (E. D.), 1963. — Some relationships of meteorological, hydrographic, and biological variables in the Gulf of Panama. *Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm.*, 7 (1), pp. 1-109.
- GARCIA OCCHIPINTI (A.), MAGLIOCCA (A.) et TEIXEIRA (C.), 1961. — Diurnal variation of phytoplankton production and solar radiation in coastal waters off Cananeia. *Bol. Inst. Oceanogr. Sao Paulo*, 11 (3), pp. 17-40.
- HALIM (Y.), 1960. — Étude quantitative et qualitative du cycle écologique des Dinoflagellés dans les eaux de Villefranche-sur-Mer (1953-1955). *Ann. Inst. Ocean.*, 38 (2), pp. 123-232.
- JACOBSEN (J.) et KNUDSEN (M.), 1921. — Dosage d'oxygène dans l'eau de mer par la méthode de Winkler. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 390, p. 1-15.
- JENKIN (P. M.), 1937. — Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus eccentricus* Ehr. in relation to submarine illumination in the English Channel. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 22, pp. 301-343.
- JONES (P. G. W.) et HAQ (S. M.). — 1963. — The distribution of *Phaeocystis* in the eastern Irish sea. *J. Conseil, Cons. Perm. Inter. Explor. Mer*, 28 (1), pp. 8-20.
- JORGENSEN (E. G.) et STEEMANN NIELSEN (E.). 1965. — Adaptation in plankton algae. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 suppl. (Proc. of IBP-PF symposium on « Primary Productivity in aquatic environments », Pallanza), pp. 37-46.
- JROMOV (N. S.), 1965. — Sobre la distribucion del plancton en el Mar Caribe. *Trav. Inst. Pech. Mar. Oceanogr. VNIRO*, n° spécial = Investigaciones pesqueras sovietico-cubanas, pp. 71-76.
- KABANOVA (Y. G.), 1961. — Primary production and nutrient salts content in the water of the Indian Ocean. *Okeanol. Isoled.*, 4, pp. 72-75 (in IIOE coll. repr., UNESCO, 1966, 2, pp. 196-200).
- KOBLENTZ-MISKE (O. J.), 1960. — On the study of primary production in the sea by soviet scientists. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 45 (3), pp. 319-326.
- LOHMANN (H.), 1908. — Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresuntersuch. Abt. Kiel N. F.*, 10, pp. 131-170.

- LORENZEN (C. J.), 1963. — Diurnal variation in photosynthetic activity of natural phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, 8 (1), pp. 56-62.
- MAESTRINI (S.) et PIZARRO (M. S.), 1966. — Contribution à l'étude de l'hydrologie et de la productivité primaire des eaux côtières de la région de Tuléar. *Ann. Univ. Madagascar*, sér. Sc., 4, pp. 17-34.
- MARGALEF (R.), 1961. — Hidrografia y fitoplancton de un area marina de la costa meridional de Puerto Rico. *Inv. Pesq.*, 18, pp. 33-96.
- MARSHALL (S. M.), 1933. — The production of microplankton in the Great Barrier Reef region. *Great Barrier Reef Exp., Sci. Rep.*, 2 (5), pp. 111-157.
- ODUM (H. T.) et HOSKIN (C. M.), 1958. — Comparative studies on the metabolism of marine waters. *Publ. Inst. Mar. Sci. Texas*, 5, pp. 16-46.
- PRATT (D. M.), 1959. — The phytoplankton of Narragansett Bay. *Limn. Oceanogr.*, 4 (4), pp. 425-440.
- PUCHER-PETKOVIC (T.), 1964. — Fluctuations, en pour cent, de la composition des groupes phytoplanktoniques du large de l'Adriatique moyenne, *Acta Adriatica*, 11 (33), pp. 243-253.
- RAGOTZKIE (R. A.), 1959. — Plankton productivity in estuarine waters of Georgia. *Publ. Inst. Mar. Sc. Texas*, 6, pp. 146-158.
- REYSSAC (J.), 1966 a. — Le phytoplankton entre Abidjan et l'Équateur pendant la saison chaude. Doc. scient. provisoire, 002 SR, Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan, 11 p.
- , 1966 b. — Quelques données sur la composition et l'évolution annuelle du phytoplankton au large d'Abidjan (mai 1964-mai 1965). Doc. scient. provisoire, 003 SR, Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan, 31 p.
- 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. Marine Res.*, 11 (2), pp. 156-172.
- RILEY (G. A.), 1937. — The significance of the Mississippi River drainage for biological conditions in the northern Gulf of Mexico. *J. Marine Res.*, 1 (1), pp. 60-74.
- , 1938. — Plankton studies. I : a preliminary investigation of the plankton of Tortugas region. *J. Mar. Res.*, 1 (4), pp. 335-352.
- , 1965. — A mathematical model of regional variations in plankton. *Limnol. Ocean.*, 10 suppl., pp. R 202-R 215.
- RYTHER (J. H.), 1956. — Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnol. Ocean.*, 1 (1), pp. 61-70.
- RYTHER (J. H.), HALL (J. R.), PEASE (A. K.), BAKUN (A.) et JONES (M. M.), 1966. — Primary organic production in relation to the chemistry and hydrography of the western Indian Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 11 (3), pp. 371-380.
- RYTHER (J. H.) et MENZEL (D. W.), 1959. — Light adaptation by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 4 (4), pp. 492-497.
- , 1961. — Primary production in the southwest Sargasso Sea, January-February 1960. *Bull. Mar. Sci. Gulf Carib.*, 11 (3), pp. 381-388.
- RYTHER (J. H.), MENZEL (D. W.) et CORWIN (N.), 1967. — Influence of the Amazon river outflow on the ecology of the western tropical Atlantic. I : Hydrography and nutrient chemistry. *J. Mar. Res.*, 25 (1), pp. 69-83.
- SCOR-UNESCO, 1964. — Report of SCOR-UNESCO working Group 17 on « Determination of Photosynthetic Pigments.
- 1° ronéotypé, Sydney, 12 p., 1964 ;
- 2° in Determination of photosynthetic pigments in sea-water, *Monogr. Oceanogr. Method.*, 1, UNESCO, Paris, pp. 9-18, 1966.

- SILVA (E. S.), 1956. — Contribution à l'étude du microplancton de Dakar et des régions maritimes voisines. *Bull. IFAN*, ser. A, 18 (2), pp. 335-371.
- SIMMONS (E. G.) et THOMAS (W. H.), 1962. — Phytoplankton of eastern Mississippi Delta. *Publ. Inst. Mar. Sci. Texas*, 8, pp. 269-298.
- SMAYDA (T. J.), 1963. — A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. I : Results of the regional phytoplankton surveys during July and November 1957 and Mars 1958. *Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm.*, 7 (3), pp. 123-253.
- , 1965. — A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. II : on the relationship between C 14 assimilation and the diatom standing crop. *Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm.*, 9 (7), pp. 467-531.
- , 1966. — A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. III : General ecological conditions and the phytoplankton dynamics at 8°45'W from November 1954 to May 1957. *Bull. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm.*, 11(5), pp. 355-612.
- SOURNIA (A.), 1965 a. — Phytoplankton et productivité primaire dans une baie de Nossi-Bé (Madagascar). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 261 (11), pp. 2245-2248.
- , 1965 b. — Premier inventaire du phytoplankton littoral de l'île Maurice. *Bull. Mus. Nat. Hist. nat. Paris*, 2^e sér., 37 (6), pp. 1046-1050.
- STEEMANN-NIELSEN (E.), 1952. — The use of radio-active carbon C14 for measuring organic production in the sea. *J. Conseil, Conseil Perm. Intern. Exploration Mer*, 18 (2), pp. 117-141.
- , 1959. — Primary production in tropical marine areas. *J. Mar. Biol. Ass. India*, 1 (1), pp. 7-12.
- , 1965. — On the terminology concerning production in aquatic ecology with a note about excess production. *Arch. Hydrobiol.*, 61 (2), pp. 184-189.
- et AABYE JENSEN (E.), 1957. — Primary oceanic production, the autotrophic production of organic matter in the ocean. *Galathea Rep.*, 1, pp. 49-136.
- et AL KHOLY (A. A.), 1956. — Use of C 14 technique in measuring photosynthesis of phosphorus or nitrogen deficient algae. *Physiol. Plantarum*, 9, pp. 144-153.
- STRICKLAND (J. D. H.), 1960. — Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 122, 172 p.
- , 1961. — Significance of the values obtained by primary production measurements. Proc. Conf. Primary Productivity Measurement, TID 7633, US Atomic En. Comm., pp. 172-182.
- SUBRAHMANYAN (R.), 1959 a. — Studies on the phytoplankton of the west coast of India. I : Quantitative and qualitative fluctuation of the total phytoplankton crop and production of matter and their relationship to fish landings. *Proc. Indian Acad. Sci.*, sect. B, 50 (3), pp. 113-187.
- , 1959 b. — Studies on the phytoplankton of the west coast of India. II : Physical and chemical factors influencing the production of phytoplankton, with remarks on the cycle of nutrients and on the relationship of the phosphate content to fish landings. *Proc. Indian Acad. Sci.*, sect. B, 50 (4), pp. 189-252.
- et VISWANATHA SARMA (A. H.), 1960. — Studies on the phytoplankton of the west coast of India. III : Seasonal variations of the phytoplankters and environmental factors. *India J. Fish.*, 7 (2), pp. 307-336.
- TEIXEIRA (C.) et KUTNER (M. B.), 1962. — Plankton studies in a mangrove environment. I : First assessment of standing stock and principal ecological factors. *Bol. Inst. Oceanogr. Sao Paulo*, 12 (3), pp. 101-124.
- , TUNDISI (J.) et KUTNER (M. B.), 1965. — Plankton studies in a mangrove environment. II : The standing stock and some ecological factors. *Bol. Inst. Oceanogr. Sao Paulo*, 14, pp. 12-42.
- THAM AH KOW, 1953. — A preliminary study of the physical chemical and biological characteristics of the Singapore Straits. *Col. Fish. Off. Publ.*, 1 (4), pp. 1-64.

- THIEMANN (K.), 1934. — Das Plankton der Flussmündungen. *Wiss. Ergebn. deutsch. atlant. exp. Meteor.*, 12, pp. 199-273.
- UTERMOHL (H.), 1931. — Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Planktons (Mit besonderer Berücksichtigung des Ultraplankton). *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 5, p. 567-596.
- UYENO (F.), 1958. — Relation between diatom quantity, temperature and chlorinity in the neighbouring sea near the south coast of Honshu, Japan. *Mem. Kobe Mar. Observ.*, 12 (1), pp. 1-6.
- VERDUIN (J.), 1957. — Daytime variations in phytoplankton photosynthesis. *Limn. Oceanogr.*, 2 (4), pp. 333-336.
- VINBERG (G. G.), 1960. — The primary production of bodies of water. Academie des Sciences de Biélorussie, Institut de Biologie, Minsk, URSS.
- WILLIAMS (R. B.) et MURDOCH (M. B.), 1966. — Phytoplankton production and chlorophyll concentration in the Beaufort Channel, North Carolina. *Limn. Oceanogr.*, 11 (1), pp. 73-82.
- WOOD (E. J. P.), 1964. — Studies in microbial ecology of the Australasian Region. *Nova Hedvigia*, 8 (1-2 ; pp. 5-54) et (3-4 : pp. 453-568), in *Coll. Rep. CSIRO*, 541.
- YENTSCH (C. S.), 1965. — Working Group Report for 1964-1965 on measurements of *in situ* light, plankton pigments and carbon 14 in biological oceanography, *Nat. Acad. Sci., Comm. Oceanogr.*, Woods Hole, ronéotypé, 23 p.
- et LEE (R. W.), 1966. — A study of photosynthetic light reaction, and a new interpretation of sun and shade phytoplankton, *J. Mar. Res.*, 24 (3), pp. 319-337.
- et SCAGEL (R. F.), 1958. — Diurnal study of phytoplankton pigments ; and *in situ* study in *East Sound*, Washington. *J. Marine Res.*, 17, pp. 567-583.