

RELATION CHLOROPHYLLE α - FLUORESCENCE *IN VIVO* DANS L'ATLANTIQUE TROPICAL INFLUENCE DE LA STRUCTURE HYDROLOGIQUE

ALAIN HERBLAND ET BRUNO VOTTURIEZ

Océanographes O.R.S.T.O.M.
C.R.O., B.P. V 18, Abidjan, Côte d'Ivoire

RÉSUMÉ

La fluorescence *in vivo* (F *in vivo*) et la chlorophylle α (Chl α) ont été mesurées simultanément sur plus de 500 échantillons dans l'Atlantique tropical oriental (Golfe de Guinée). Différentes structures hydrologiques ont été rencontrées : une structure tropicale typique où la thermocline est bien marquée et la couche homogène épuisée en nitrates ; des structures atypiques où la couche homogène peut être détruite ou bien contenir du nitrate.

Pour chaque station il y a généralement une relation linéaire entre Chl α et F *in vivo*, sauf dans la partie sud de la divergence équatoriale (1°30' S - 5° S).

Dans le cas d'une structure tropicale typique, il existe une relation linéaire très significative entre la profondeur de la thermocline et la pente de la droite de régression Chl α - F *in vivo*. Les mesures de la fluorescence *in vivo* permettent alors de calculer les valeurs de chlorophylle α . L'intensité lumineuse reçue dans la thermocline aurait une importance primordiale sur cette relation.

Dans le cas d'une structure tropicale atypique telle que la partie sud de la divergence équatoriale, la relation linéaire entre Chl α et F *in vivo* disparaît à cause de la présence dans les eaux superficielles d'une quantité importante de fluorescence soluble. Cette fluorescence soluble indique que les eaux contiennent des populations phytoplanctoniques âgées, donc que ces eaux seraient plus le résultat d'un transport horizontal (Nord-Sud) que celui d'un transport vertical. Au centre de la divergence, la relation linéaire Chl α - F *in vivo* est conservée, confirmant que les cellules sont dans une phase de croissance active, donc dans des eaux nouvellement remontées.

La mesure simultanée de Chl α , F *in vivo* et F soluble donne des informations utiles sur le degré de maturation des écosystèmes océaniques.

ABSTRACT

The *in vivo* fluorescence (F *in vivo*) and chlorophyll α (Chl α) have been measured simultaneously on more than 500 samples in the Tropical Atlantic Ocean (Gulf of Guinea), in different hydrological structures: typical tropical structure with a well marked thermocline and the mixed layer without nitrate; non typical structures where the mixed layer can be destroyed or can contain nitrate.

For each station, there is generally a linear regression between the Chl α and F *in vivo*, excepted in a part of the equatorial divergence.

In the typical tropical structures there is an inverse relationship between the depth of the thermocline and the slope of the regression line Chl α - F *in vivo*. The light intensity seems to have a great importance in this relation.

In an atypical tropical structure like the southern part of the equatorial divergence, the linear relationship between Chl a and F in vivo disappears, because there is a soluble fluorescence in the water. This soluble fluorescence shows that the waters contain aged phytoplankton populations. Thus the rich water in nutrients and chlorophyll in this area (1°30' S - 5° S) would come from an horizontal transport (southward) and not from a vertical transport. In the middle of the divergence, the linear relationship Chl a - F in vivo exists showing that the phytoplankton is actively growing, then the water has newly appeared in the surface.

The comparison between Chl a, F in vivo and F soluble gives valuable informations on the degree of maturation of oceanic waters.

1. INTRODUCTION

La mesure de la chlorophylle par fluométrie *in vivo*, introduite en océanographie par LORENZEN (1966) présente deux avantages incontestables par rapport à la technique d'extraction : simplicité et rapidité. Depuis elle a été largement employée pour cartographier la chlorophylle (ARMSTRONG *et al.* 1967; FLEMER 1969; KELLEY *et al.* 1975) ou étudier sa distribution verticale dans divers milieux naturels (STRICKLAND 1968; VOITURIEZ et DANDONNEAU 1974). Cependant la valeur de cette méthode est soumise à la variabilité de la relation chlorophylle *a* - fluorescence *in vivo*, et cette relation est loin d'être constante : STRICKLAND (1968), BLASCO (1973) et KIEFER (1973 a) ont montré que le rapport Chl *a*/F *in vivo* peut varier de 1 à 5 en fonction des espèces en présence. ESTRADA (1974) et KIEFER (1973 b) ont trouvé que la relation varie avec l'état physiologique des cellules. TUNZI *et al.* (1974) ont trouvé que la fluorescence *in vivo* sous forme soluble dans les échantillons *in situ* peut représenter entre 50 et 90 % de la fluorescence *in vivo* totale, alors que dans les cultures en phase exponentielle de croissance la fluorescence soluble est négligeable. BLASCO (1973) et ESTRADA (1974) ont trouvé que le rapport fluorescence *in vivo* / Chl *a* est significativement plus élevé la nuit que le jour pour les échantillons de surface. L'âge des populations semble influencer la valeur de ce rapport (TUNZI *et al.* 1974) et enfin l'augmentation de température peut affecter négativement la fluorescence (YENTSCH et MENZEL 1963; LORENZEN 1966) ou positivement (BLASCO 1973).

Toutes ces causes de variation montrent que la fluorescence *in vivo* mesurée en mer peut varier considérablement pour une même quantité de chlorophylle. Le présent article se propose de montrer l'influence des conditions hydrologiques sur la relation chlorophylle *a* - fluorescence *in vivo* et que l'on peut, cependant, dans les régions tropicales, utiliser la fluorescence *in vivo* comme mesure de chlorophylle.

Les résultats ont été obtenus principalement lors de la campagne CAP 7506 du N. O. « CAPRICORNE » dans le Golfe de Guinée en juillet-août 1975. Cette campagne a consisté en une radiale entre 4° N et 15° S à 4° W de longitude et trois points fixes de quatre jours chacun, choisis d'après les résultats de la radiale (fig. 1) comme représentatifs de situations caractéristiques. Accessoirement il a été fait appel aux résultats de la campagne CAP 7502 qui s'est déroulée dans la même zone en février 1975.

2. MÉTHODES

La température a été mesurée *in situ* avec une sonde STDO (BISSET-BERMANN). Les échantillons d'eau de mer ont été collectés avec des bouteilles de 1,7 l de la rosette (General Oceanics) associée à la sonde. Les sels nutritifs ont été analysés sur un auto-analyseur (Technicon).

2.1. Mesure de la chlorophylle *a*

La méthode employée est une adaptation de celle de YENTSCH et MENZEL (1963) et de HOLM-HANSEN (1965) : 170 ml d'eau de mer étaient filtrés sur filtre en fibre de verre (GELMAN type A) de 25 mm de diamètre avec une très faible dépression de filtration (75 mm Hg). Après broyage et extraction pendant 10 heures dans 6,5 ml d'acétone à 90 % à l'obscurité et au froid, les échantillons étaient agités puis centrifugés à 2000 g pendant 10 minutes.

Le fluorimètre était un TURNER (modèle 111) équipé d'un filtre primaire (excitation) avec maximum de transmission à 420 nm (CS-5-60), d'un filtre secondaire (émission) retenant toutes les longueurs d'onde inférieures à 650 nm (CS-2-64), ce qui permet d'éliminer la fluorescence de pigments accessoires comme la chlorophylle *c* (HOLM-HANSEN *et al.* 1965).

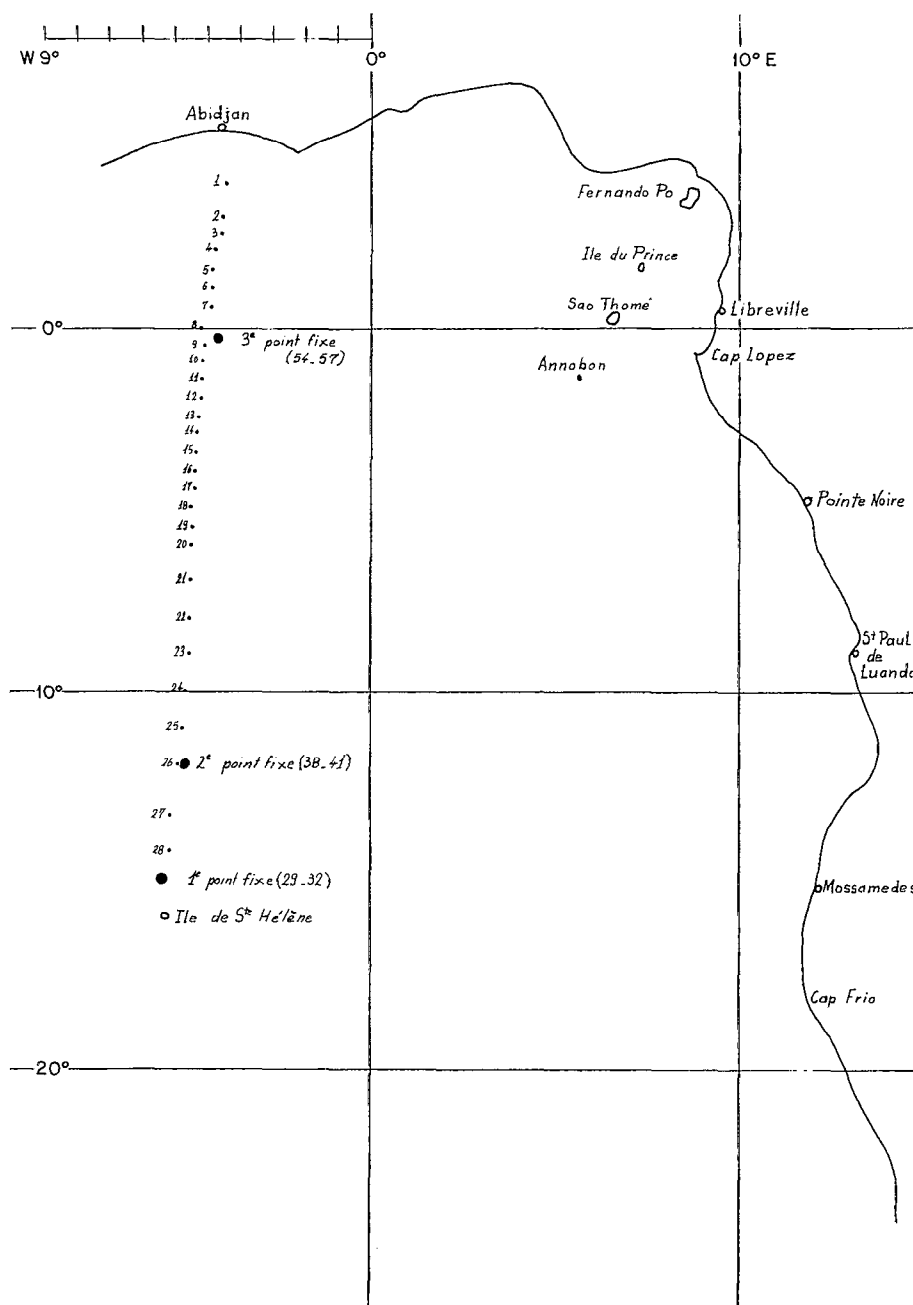


Fig. 1. — Position et numéros des stations de la campagne CAP 7506 du N.O. CAPRICORNE dans le Golfe de Guinée.

Après une première lecture de la fluorescence, les extraits étaient acidifiés par 2 gouttes de HCl N afin de déterminer les quantités respectives de chlorophylle *a* et de phéopigments.

Le zéro de l'appareil était réalisé sur un tube de

même nature contenant de l'acétone à 90 % et au fond, un filtre broyé.

Deux fluorimètres distincts ont été employés respectivement pour les campagnes CAP 7502 et 7506; ces appareils avaient des réponses très diffé-

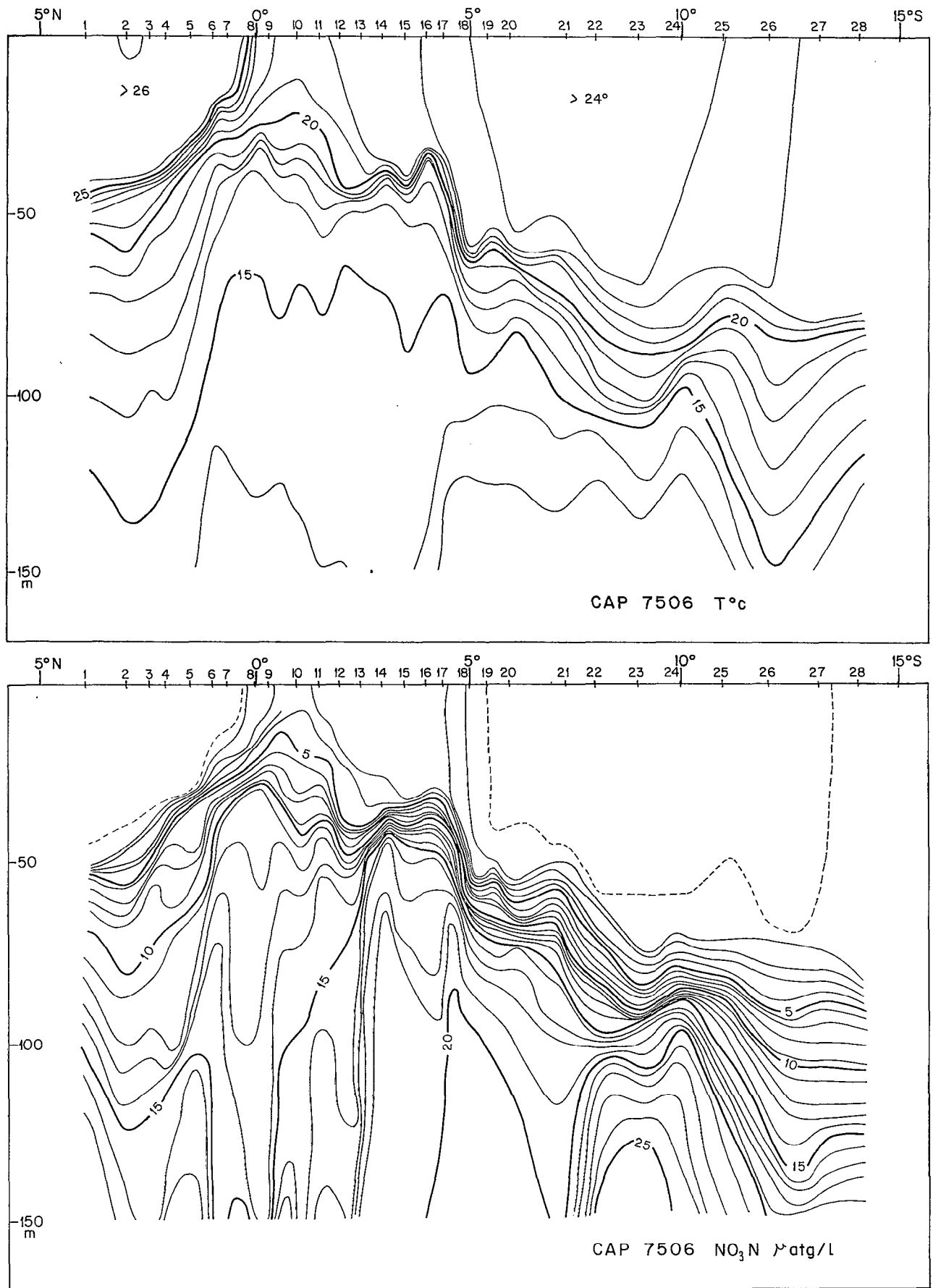


Fig. 2. — Distribution de la température et des teneurs en NO₃ entre 4° N et 15° S lors de la campagne CAP 7506 du N.O. CAPRICORNE dans le Golfe de Guinée.

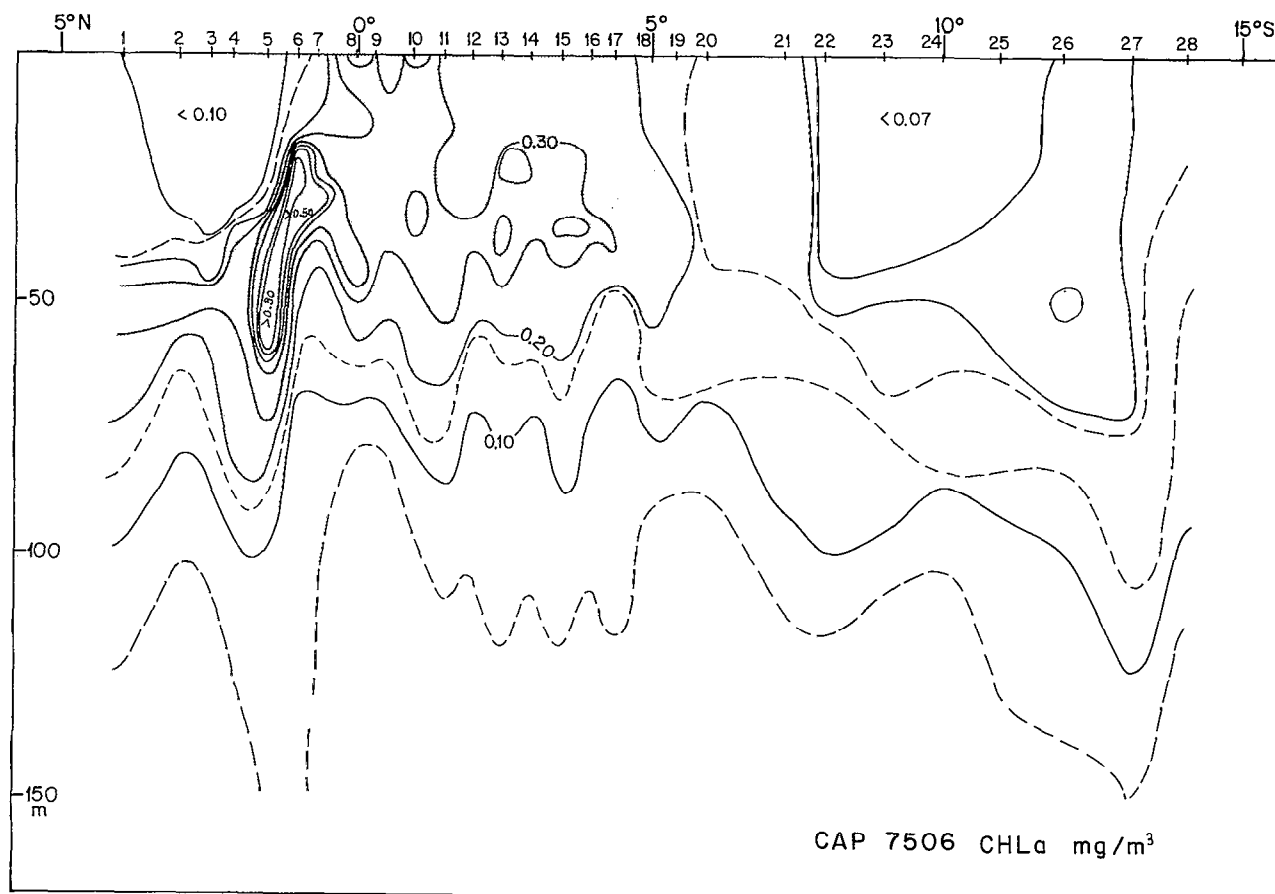


Fig. 3. — Distribution de la chlorophylle *a* entre 4° N et 15° S lors de la campagne CAP 7506 du N.O. CAPRICORNE dans le Golfe de Guinée.

rentes, et il n'a pas été possible d'intercalibrer les deux fluorimètres, ce qui rend impossible le traitement simultané des résultats des deux campagnes.

Les étalonnages ont été réalisés à terre, avec de la chlorophylle *a* pure (Sigma).

2.2. Mesure de la fluorescence *in vivo* (*F in vivo*)

La porte standard du fluorimètre était remplacée par une porte spéciale (110 880) qui permet la mesure en continu et surtout l'admission de grands volumes (17 ml) et la détection de très faibles fluorescences.

Les échantillons étaient stabilisés à la température de la pièce avant de faire la lecture, et le zéro de l'appareil était réalisé sur de l'eau distillée.

3. RÉSULTATS

3.1. Conditions hydrologiques de la zone étudiée

D'après la structure thermique et la teneur en

sels nutritifs de la couche superficielle il est possible de déterminer cinq zones différentes entre 4° N et 15° S (fig. 2).

ZONE 1 Elle correspond à la *convergence nord équatoriale*, entre 4° N et 0°30' N (stations 1 à 7). La couche homogène est chaude ($T^{\circ} > 26^{\circ}\text{C}$) et épuisée en nitrates; la thermocline est bien marquée (gradient entre 0,5 et 0,7 °C/m) et remonte vers la surface au sud.

ZONE 2 « *La divergence équatoriale* » entre 0°30' N et 1°30' S (stations 8 à 10 de la radiale et 54 à 57 du point fixe). Il y a un refroidissement important de la couche superficielle avec une remontée très nette des isothermes et un éclatement de la thermocline (gradient entre 0,15 et 0,30 °C/m). L'isotherme 22 °C crève la surface entre 0°30' S et 1°30' S. C'est à cet endroit que les teneurs en sels nutritifs sont les plus élevées en surface ($\text{NO}_3 = 3,7 \mu\text{at g/l}$, $\text{PO}_4 = 0,35 \mu\text{at g/l}$).

ZONE 3 Entre 1°30' S et 5° S (stations 11 à 18). La thermocline est bien formée (gradient entre 0,5 et 0,9 °C/m). La

couche homogène est froide et contient des nitrates ($2 \mu\text{at g/l}$), elle correspond au mouvement vers le sud des eaux de la divergence équatoriale.

ZONE 4 Entre 5°S et 13°S (stations 19 à 27 de la radiale et 39 à 41 du point fixe). La couche homogène est plus chaude que dans la zone 3 et elle ne contient plus de nitrates. La thermocline est établie et s'enfonce lentement vers le sud, son gradient allant diminuant (de $0,50$ à $0,10^\circ\text{C/m}$).

ZONE 5 « La dérive de Benguela » au-delà de 13°S (station 28 de la radiale et 29 à 33 du point fixe). La thermocline est très profonde (90 m) et la couche homogène contient des nitrates en faible quantité ($0,3 \mu\text{at g/l}$).

3.2. Distribution de la chlorophylle *a* et relation chlorophylle *a* - fluorescence *in vivo*

Pour chacune des zones on retrouve une distribution particulière de la Chl *a* (fig. 3) ainsi qu'une relation caractéristique Chl *a* - *F in vivo*.

ZONE 1 La couche homogène est très pauvre en Chl *a* ($0,10 \mu\text{g/l}$). Il existe un maximum thermoclineal qui devient très important au sud, c'est-à-dire sur le flanc nord de la divergence, lorsque la thermocline remonte vers la surface. A cet endroit, les valeurs dépassent $0,60 \mu\text{g/l}$. La relation Chl *a* - *F in vivo* est linéaire (fig. 4) et l'équation de la droite de régression est : $\text{Chl } a = 0,0080 \text{ F in vivo} + 0,0095$ ($r = 0,95$).

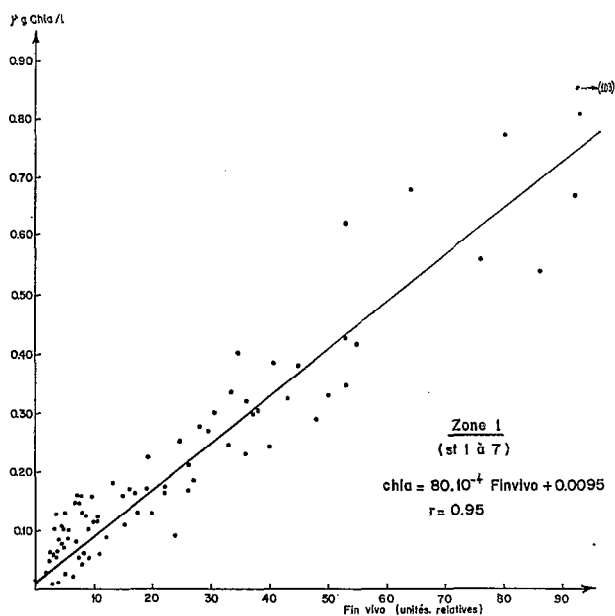


Fig. 4. — Expression de Chl *a* en fonction de *F in vivo* dans la zone 1 (convergence nord).

ZONE 2 Contrairement à la zone 1, la couche homogène est riche en chlorophylle ($0,20$ - $0,35 \mu\text{g/l}$) et le maximum

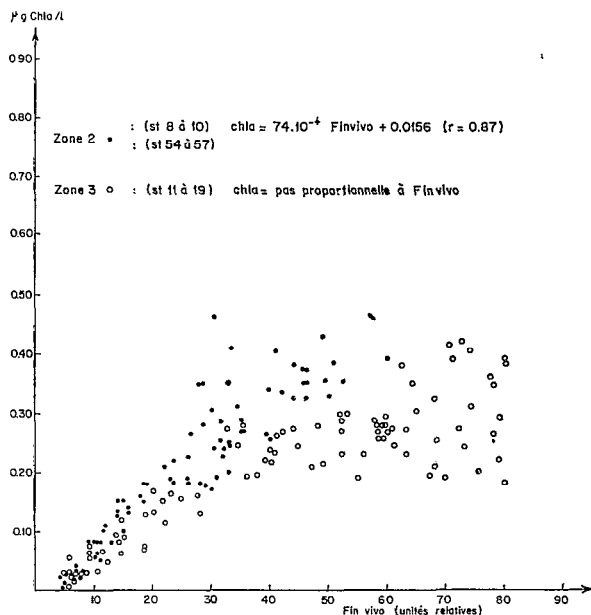


Fig. 5. — Expression de Chl *a* en fonction de *F in vivo* dans la zone 2 (divergence équatoriale) et dans la zone 3 (sud de la divergence équatoriale).

thermoclineal s'est estompé en même temps que la thermocline (fig. 2). A ce niveau de remontée maximum, il y a proportionnalité entre la fluorescence *in vivo* et la chlorophylle (fig. 5) :

$$\text{Chl } a = 0,0074 \text{ F in vivo} + 0,0156 \quad (r = 0,87)$$

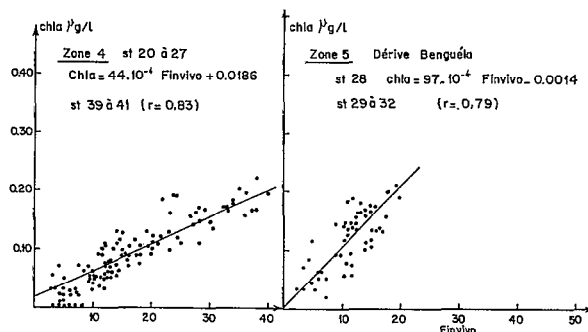


Fig. 6. — Expression de la Chl *a* en fonction de *F in vivo* dans les zones 4 et 5. Noter la différence de pente entre les deux zones.

ZONE 3 La proportionnalité entre *F in vivo* et Chl *a* n'existe plus (fig. 5). Il y a, comme dans la zone 2, de la Chl *a* en abondance dans la couche homogène, mais *F in vivo* augmente très fortement.

ZONE 4 Comme dans la zone 1, la teneur en Chl *a* de la couche homogène est très faible ($<0,10 \mu\text{g/l}$) et l'on retrouve un maximum thermoclineal, mais moins prononcé (entre $0,15$ et $0,20 \mu\text{g/l}$) (fig. 3). Il y a proportionnalité entre Chl *a* et *F in vivo* (fig. 6) et l'équation de la droite de régression a une pente faible.

$$\text{Chl } a = 0,0044 \text{ F in vivo} + 0,0186 \quad (r = 0,83)$$

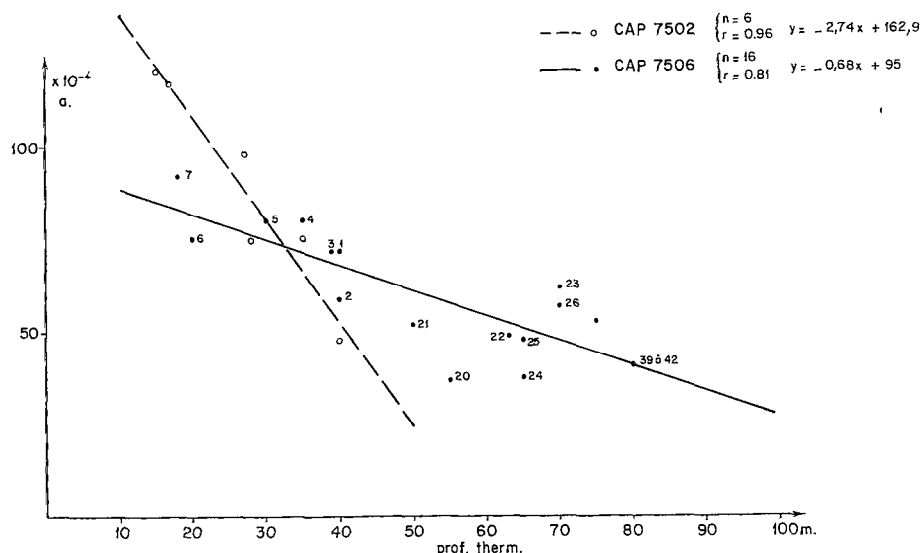


Fig. 7. — Expressions de la pente de la droite de régression Chl *a* — F *in vivo* en fonction de la profondeur de la thermocline dans une structure tropicale typique (voir texte). Les fluorimètres utilisés lors des campagnes 7502 et 7506 ont eu des réponses très différentes, sans qu'il soit possible de les intercalibrer, ce qui explique que les pentes des deux droites sont différentes.

ZONE 5 Par rapport à la zone 4, la teneur en Chl *a* augmente dans la couche homogène (entre 0.10 et 0.15 $\mu\text{g/l}$) et le maximum thermoclinale disparaît complètement (fig. 3). Il y a proportionnalité entre Chl *a* et F *in vivo* avec une pente particulièrement élevée (fig. 6).

$$\text{Chl } a = 0.097 \text{ F } in \text{ vivo} - 0.0014 \quad (r = 0.79)$$

4. DISCUSSION

Pour chaque zone définie hydrologiquement, il existe une relation Chl *a* - F *in vivo* différente.

Les structures hydrologiques peuvent se classer en deux catégories :

— La structure tropicale typique, avec une thermocline bien marquée, et une couche homogène sans nitrates; c'est le cas des zones 1 et 4.

— Plusieurs structures tropicales atypiques, avec une thermocline parfois affaiblie et une couche plus ou moins homogène, avec des teneurs variables en nitrates; c'est le cas des zones 2, 3 et 5.

4.1. Structure tropicale typique

La relation Chl *a* - F *in vivo* est linéaire, mais la pente varie. Pente forte ($80 \cdot 10^{-4}$) dans la zone 1 et pente faible ($44 \cdot 10^{-4}$) dans la zone 4. En considérant chaque station indépendamment, il apparaît une corrélation très significative ($P > 99,95 \%$) entre la profondeur de la thermocline et la pente de la droite de régression Chl *a* - F *in vivo* (fig. 7). Un résultat équivalent avait déjà été trouvé lors de la campagne

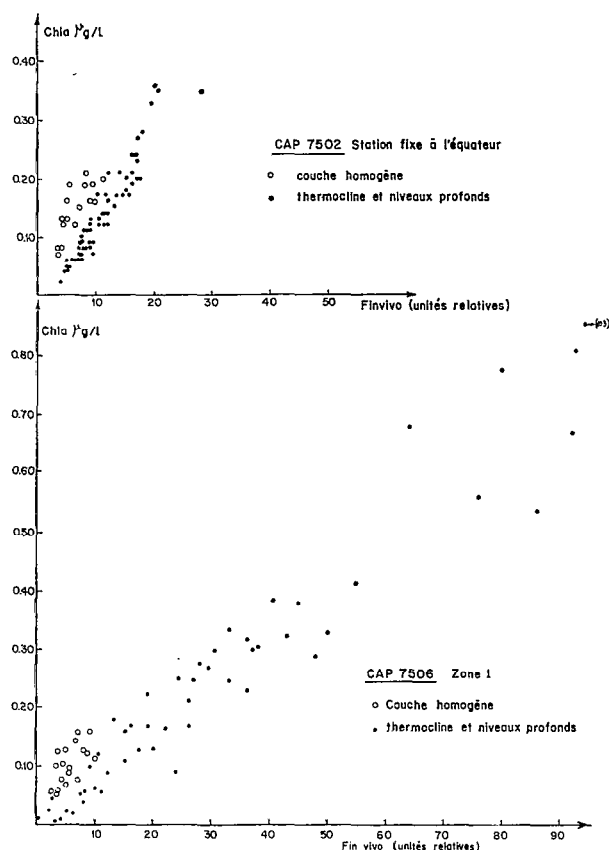


Fig. 8. — Mise en évidence dans la couche homogène à certaines stations tropicales typiques d'une forte teneur en chlorophylle *a* pour une fluorescence déterminée.

CAP 7502 sur un nombre plus faible de stations (fig. 7). Il est alors possible dans ce type de structure, de relier la fluorescence *in vivo* à la chlorophylle.

En première approximation on peut considérer que la profondeur de la thermocline représente l'éclairement de la couche de production. La relation entre la pente de la droite de régression $\text{Chl } a - F \text{ in vivo}$ en fonction de la profondeur de la thermocline est alors l'expression de l'influence de la lumière sur le rapport $F \text{ in vivo} / \text{Chl } a$ puisque les droites passent très près de l'origine. Plus la lumière est forte, plus la pente de la droite de régression est forte. Ce résultat est à rapprocher de ceux de BLASCO (1973) qui trouve que dans des cultures, la pente de la droite est plus faible la nuit que le jour et que pour des échantillons *in situ* la fluorescence par unité de chlorophylle est plus élevée au niveau du 1 % de pénétration de lumière qu'en surface.

De même, les points situés dans la couche homogène ont quelquefois tendance à posséder une quantité importante de $\text{Chl } a$ pour une fluorescence déterminée (fig. 8).

4.2. Structures tropicales atypiques

Dans le cas d'une structure tropicale atypique, la relation $\text{Chl } a - F \text{ in vivo}$ peut être linéaire (zone 2, zone 5) ou ne pas l'être (zone 3) et il est alors difficile de relier la fluorescence *in vivo* à la chlorophylle.

Le cas de la zone 3 est intéressant, parce qu'il permet de confirmer une hypothèse sur la dynamique de la divergence équatoriale. On appellera fluorescence extraite ($F \text{ ext}$), la fluorescence mesurée sur l'extrait acétonique avant acidification. $F \text{ ext}$ est l'expression de la fluorescence globale, contenue dans les cellules ou les particules détritiques, au même titre que la fluorescence *in vivo*, mais cette dernière comprend en plus la fluorescence soluble, qui n'est pas retenue lors de la filtration. $F \text{ ext}$ et $F \text{ in vivo}$ seraient directement comparables (aux différences morphologiques des cellules près) si aucune fluorescence soluble n'existait dans l'échantillon.

Or, pour l'ensemble de nos échantillons, la relation $F \text{ ext} - F \text{ in vivo}$ suit les mêmes fluctuations que la relation $\text{Chl } a - F \text{ in vivo}$: dans les zones 1, 2, 4

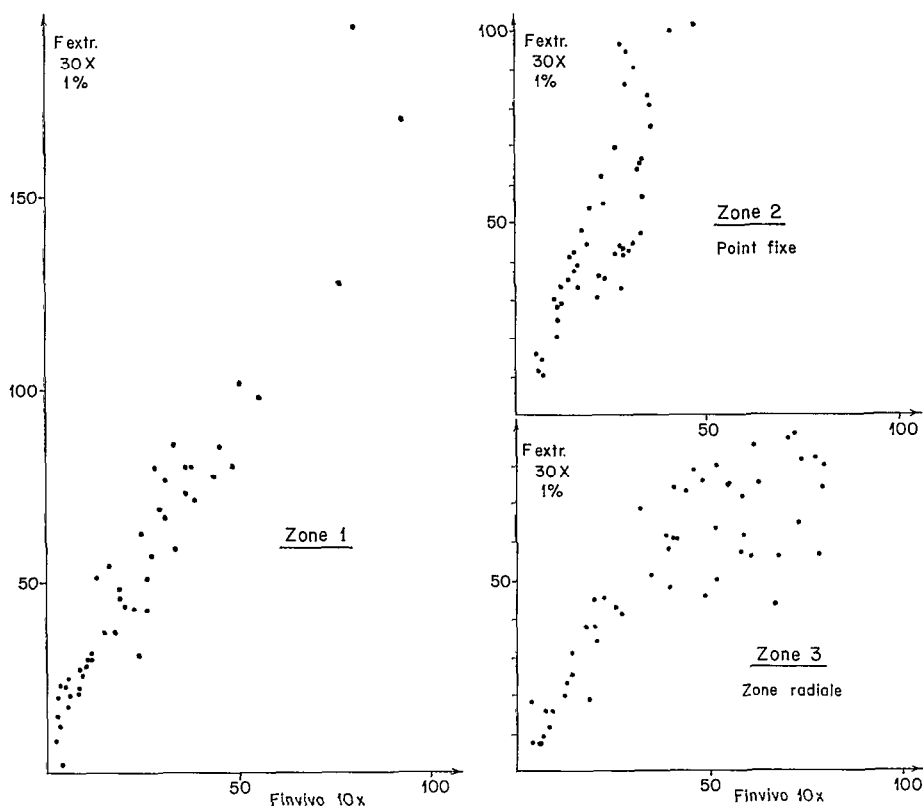


Fig. 9. — Mise en évidence dans la zone 3 (sud de la divergence équatoriale) d'une fluorescence soluble : la relation $F \text{ in vivo} - F \text{ ext}$. n'est plus linéaire, contrairement à la zone 1 (convergence nord) (centre de la divergence).

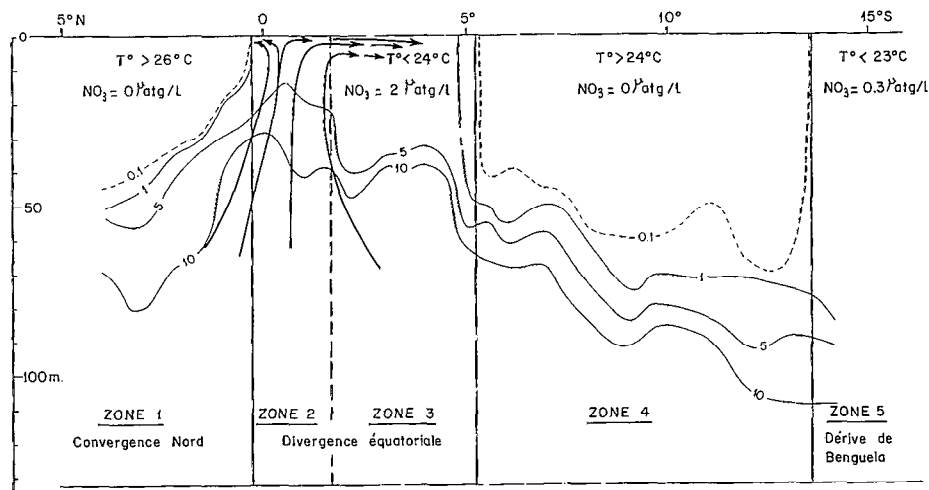


Fig. 10. — Coupe schématique de la région traversée où est illustrée l'hypothèse que les eaux remontent exclusivement entre 0°30' N et 2° S. La quantité importante de nitrate et de Chl *a* entre 1°30' S et 5° S serait le résultat d'un transport latéral venant du centre de la divergence et non celui d'une poussée verticale.

et 5 il y a proportionnalité entre F ext et F *in vivo*, même pour les très fortes valeurs de Chl *a*, comme c'est le cas dans la zone 1, alors que dans la zone 3, la fluorescence extraite, comme la Chl *a*, tend vers une limite quand F *in vivo* augmente (fig. 9). Ce serait par conséquent la fluorescence soluble qui serait responsable, dans la zone 3 de la non linéarité de la relation Chl *a* - F *in vivo*.

L'influence de la fluorescence soluble dans les conditions naturelles a déjà été mise en évidence par TUNZI *et al.* (1974). Ils ont trouvé que dans la baie de San Francisco, la fluorescence *in vivo* soluble mesurée directement sur des filtrats, représentait entre 50 et 90 % de la fluorescence *in vivo* totale. La fluorescence soluble est le témoin du rejet par le phytoplancton de substances chlorophylliennes et dérivées. C'est le signe d'une eau contenant des populations phytoplanctoniques dans un état avancé de maturation sinon de dégradation. Ces eaux se rencontrent uniquement entre 1°30' S et 5° S, dans la zone 3 (fig. 2). Or dans cette région, la thermocline reste bien marquée donc peu propice au passage des sels nutritifs, alors que plus au nord (zone 2), elle a éclaté, permettant un flux de sels nutritifs vers la surface, puis un développement phytoplanctonique, certainement limité par l'instabilité qui règne dans ces eaux (HUNTSMAN et BARBER, 1975). Dans cette région (zone 2) la relation linéaire Chl *a* - F *in vivo* est conservée avec une pente élevée, ce qui confirmerait l'existence de cellules activement photosynthétiques.

Pour ces deux raisons : importance de la fluorescence soluble et présence d'une thermocline marquée,

il est probable que la quantité de sels nutritifs présente dans les 30-40 premiers mètres entre 1°30' S et 5° S n'est pas due à un transport vertical mais plutôt à un transport latéral depuis le cœur de la divergence (fig. 10). Dans ce cas précis, la relation Chl *a* - F *in vivo* apporte des éléments à l'étude de la circulation méridienne.

La zone 5 demeure la plus énigmatique. Cette zone présente l'originalité d'être thermiquement une zone tropicale (couche homogène et thermocline marquée) mais elle contient des nitrates (0.3 μ at g/l) et une quantité plus importante de Chl *a* que les autres couches homogènes tropicales typiques. Cette zone correspond sans doute à celle signalée par LEMASSON et REBERT (1973) comme étant la branche ouest du courant de Benguela et DUFOUR et STRETTA (1973) l'ont déjà décrite comme une zone riche en chlorophylle et en zooplancton. La relation Chl *a* - F *in vivo* est linéaire et la pente est la plus forte des régions étudiées (tabl. I). Le maximum de chlorophylle n'est plus thermoclinale, mais étalé dans la couche homogène, où les conditions de lumière sont satisfaisantes. Cette particularité pourrait expliquer la forte pente rencontrée. Cette région riche mériterait une étude plus approfondie, car il n'est pas certain que le transport horizontal depuis les upwellings des côtes d'Afrique puisse seul expliquer la richesse en sels nutritifs; un transport vertical et un mélange turbulent ne sont pas à exclure d'autant plus que LEMASSON et REBERT (1973) ont trouvé jusqu'à 2 μ at g/l de nitrates dans la couche homogène. Ces nitrates auraient dû être consommés par le phytoplancton, dont la produc-

tion était en moyenne de 500 mg C/m²/J (DUFOR et STRETTA, 1973).

CONCLUSIONS

L'étude de la relation Chl *a* - F *in vivo* a permis de dégager principalement les deux résultats suivants :

(1) Pour une structure tropicale typique, il y a une relation linéaire entre la profondeur de la thermocline et la pente de la droite de régression Chl *a* - F *in vivo*. Cette relation exprimerait l'influence de la lumière sur la couche de production : lorsque la lumière est abondante, les cellules photosynthétisent activement et fluorescent peu, et lorsque la lumière est faible, les cellules photosynthétisent peu et fluorescent beaucoup. Malgré les nombreuses causes de variations du rapport F *in vivo* / Chl *a*, la mesure de F *in vivo* dans les régions tropicales permet une mesure de la chlorophylle puisque l'on peut déterminer la relation entre le rapport F *in vivo* / Chl *a* et la profondeur de la thermocline.

(2) Pour des structures atypiques il n'y a pas toujours de relation linéaire, mais l'étude de la relation Chl *a* - F *in vivo* peut contribuer à l'étude hydrologique. La mesure simultanée de la Chl *a*, de F *in vivo* et de F ext a permis de confirmer une hypothèse sur la dynamique de la divergence équato-

riale. La zone de remontée serait localisée entre 0°30' N et 1°30' S; la quantité importante de sels nutritifs trouvée plus au sud (1°30' - 5° N) serait le résultat d'un transport horizontal. La fluorescence *in vivo* soluble apparaît comme un indicateur de maturité des eaux, et il serait intéressant de la mesurer directement.

TABLEAU I

Pentes des droites de régression (a). Coefficients de corrélation (r) et Nombres de couples (n) pour la relation Chl *a* - F *in vivo* dans les différentes structures tropicales rencontrées.

	a × 10 ⁻⁴	r	n
Zone 1 st 1 à 7.....	80	0.95	59
Zone 2 st 8 à 10; st 54 à 57.....	74	0.87	78
Zone 4 st 20 à 27; st 39 à 41.....	44	0.83	122
Zone 5 st 28; st 29-31.....	97	0.79	60

Manuscrit reçu au Service des Publications le 13 décembre 1976.

BIBLIOGRAPHIE

- ARMSTRONG (F. A.), STEARNS (C. R.) and STRICKLAND (J. D. H.), 1967. — The measurement of upwelling and subsequent biological processes by means of a Technicon auto-analyser and associated equipment. *Deep Sea Res.* 14 : 381-389.
- BLASCO (D.), 1973. — Estudio de las variaciones de la relación fluorescencia *in vivo*/chlorofila *a* y su aplicación en oceanografía. Influencia de la limitación de diferentes nutrientes, efecto del día y noche y dependencia de la especie estudiada. *Inv. Pesq.* 37 : 533-556.
- DUFOUR (Ph.) et STRETTA (J. M.), 1973. — Production primaire, biomasses du phytoplancton et du zooplancton dans l'Atlantique tropical sud, le long du méridien 4° W. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 4 : 419-430.
- ESTRADA (M.), 1974. — Photosynthetic pigments and productivity in the upwelling region of NW Africa. *Tethys* 6 : 247-260.
- FLEMER (D. A.), 1969. — Continuous measurement of *in vivo* chlorophyll of a dinoflagellate bloom in Chesapeake Bay. *Chesapeake Sci.* 10 : 99-103.
- HOLM-HANSEN (O.), LORENZEN (C. J.), HOLMES (R. W.) and STRICKLAND (J. D. H.), 1965. — Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* 30 : 3-15.
- HUNTSMAN (S. A.) and BARBER (R. T.), 1975. — Primary production and carbon flux in the Cap Blanc region off Northwest Africa. *C.U.E.A. Newsletter* 4 : 33-41.
- KELLEY (J. C.), WHITLEDGE (T. E.) and DUGDALE (R. C.), 1975. — Results of sea surface mapping in the Peru upwelling system. *Limnol. Oceanogr.* 20 : 784-794.
- KIEFER (D. A.), 1973 a. — Fluorescence properties of natural phytoplankton populations. *Mar. Biol.* 22 : 263-269.
- KIEFER (D. A.), 1973 b. — Chlorophyll *a* fluorescence in marine centric diatoms : responses of chloroplasts to light and nutrient stress. *Mar. Biol.* 23 : 39-46.
- LEMASSON (L.) et REBERT (J. P.), 1973. — Circulation dans la partie orientale de l'Atlantique sud. *Doc. Sci. Centre Rech. Océanogr. Abidjan* 4 : 91-124.
- LORENZEN (C. L.), 1966. — A method for continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep Sea Res.* 13 : 223-227.
- STRICKLAND (J. D. H.), 1968. — Continuous measurement of *in vivo* chlorophyll; a precautionary note. *Deep. Sea Res.* 15 : 225-227.
- STRICKLAND (J. D. H.) and PARSONS (T. R.), 1972. — A practical handbook of seawater analysis. Second Edition. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* 167 : 1-305.
- TUNZI (M. G.), CHU (M. Y.) and BAIN JR. (R. C.), 1974. — *In vivo* fluorescence, extracted fluorescence and chlorophyll concentrations in algal mass measurements. *Water Res.* 8 : 623-636.
- VOITURIEZ (B.) et DANDONNEAU (Y.), 1974. — Relations entre la structure thermique la production primaire et la régénération des sels nutritifs dans le dôme de Guinée. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XII, n° 4 : 241-255.
- YENTSCH (C. S.) and MENZEL (D.), 1963. — A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep Sea Res.* 10 : 221-231.