

EXCRETION ORGANIQUE DU PHYTOPLANCTON ET ACTIVITE
BACTERIENNE HETEROTROPHE DANS LE DOME DE GUINEE
(OCEAN ATLANTIQUE TROPICAL EST)

A. HERBLAND* et Y. DANDONNEAU*

R E S U M E

Des mesures de production primaire ont eu lieu avec incubations in situ dans le Dôme de Guinée. Le carbone organique excrété filtré à travers des membranes de porosité 0,8 μ était en moyenne égal à 29,5% du carbone fixé par photosynthèse. Une corrélation étroite ($r = 0,86$) relie l'assimilation et l'excrétion organique.

La signification et les limites de la méthode pour la mesure de faibles productions est discutée. L'influence de facteurs écologiques (sels nutritifs, lumière et stabilité) n'a pas pu être démontrée.

L'importance des processus de régénération bactérienne par réutilisation des produits algaux extracellulaires est mise en évidence.

A B S T R A C T

Primary production rates in the Guinea Dome (east tropical Atlantic) were measured with in situ incubations. The extracellular organic carbon passed through 0,8 μ pore size membrane filters averaged 29,5 % of the carbon fixed by photosynthesis. There is a good linear correlation ($r = 0,86$) between assimilation and organic excretion.

The significance and limits of the method for the measurement of low rates of photosynthesis is discussed. The influence of ecological factors (nutrients, light and stability) cannot be demonstrated.

The importance of bacterial regeneration processes by reutilisation of algal extracellular products is assessed.

* Océanographes de l'ORSTOM au C.R.O - BP V 18 - ABIDJAN - (Côte d'Ivoire)

1.- INTRODUCTION

Les populations naturelles de phytoplancton marin excrètent dans le milieu une partie des produits de photosynthèse (ANTIA et al., 1963; HELLEBUST, 1967; HORNE et al., 1969; ANDERSON et ZEUTSCHEL, 1970; SAMUEL et al., 1971; THOMAS, 1971; GIESKES, 1972; CHUNG, 1972; IGNIATIADES, 1973; HERBLAND et VOITURIEZ, 1974).

Les taux d'excrétion (rapport excrétion/excrétion + production particulaire) semblent variables suivant les espèces, les conditions environnantes et l'âge des populations (IGNIATIADES et FOGG, 1973). Il n'est pas encore possible d'estimer la production organique extracellulaire à partir des valeurs de la production particulaire, habituellement mesurée par la technique du ^{14}C . C'est pourquoi nous avons réalisé des mesures simultanées de la production organique particulaire et de l'excrétion organique dissoute par des populations naturelles de phytoplancton dans une région de l'Atlantique tropical est.

Les produits d'excrétion du phytoplancton sont rapidement réutilisés par les bactéries hétérotrophes (KLEIBER, 1972; HALL et HYATT, 1974). Elles les assimilent, mais aussi les minéralisent (HERBLAND, sous presse).

L'importance de cette reminéralisation, par le biais de l'excrétion organique du phytoplancton est également discutée dans le présent article.

2.- M E T H O D E S

Les mesures ont été réalisées dans une région océanique appelée "Dôme de Guinée" (MAZEIKA, 1967), lors d'une croisière du N.O. "CAPRICORNE" en août 1973. 13 stations de production primaire in situ ont été réalisées, dont 6 à un point fixe situé dans la région centrale du dôme (Fig.1).

Les paramètres physiques (température, salinité, oxygène) ont été mesurés avec une bathysonde (Bisset Bermann); une rosette de 12 bouteilles à prélèvement était couplée à cette bathysonde (Général Oceanics). Les analyses des sels nutritifs ont été réalisées par les techniques décrites par STRICKLAND et PARSONS (1968). La chlorophylle "a" a été mesurée par fluorimétrie in vivo (LORENZEN, 1966), avec des étalonnages à chaque station par des mesures spectrophotométriques (UNESCO, 1966).

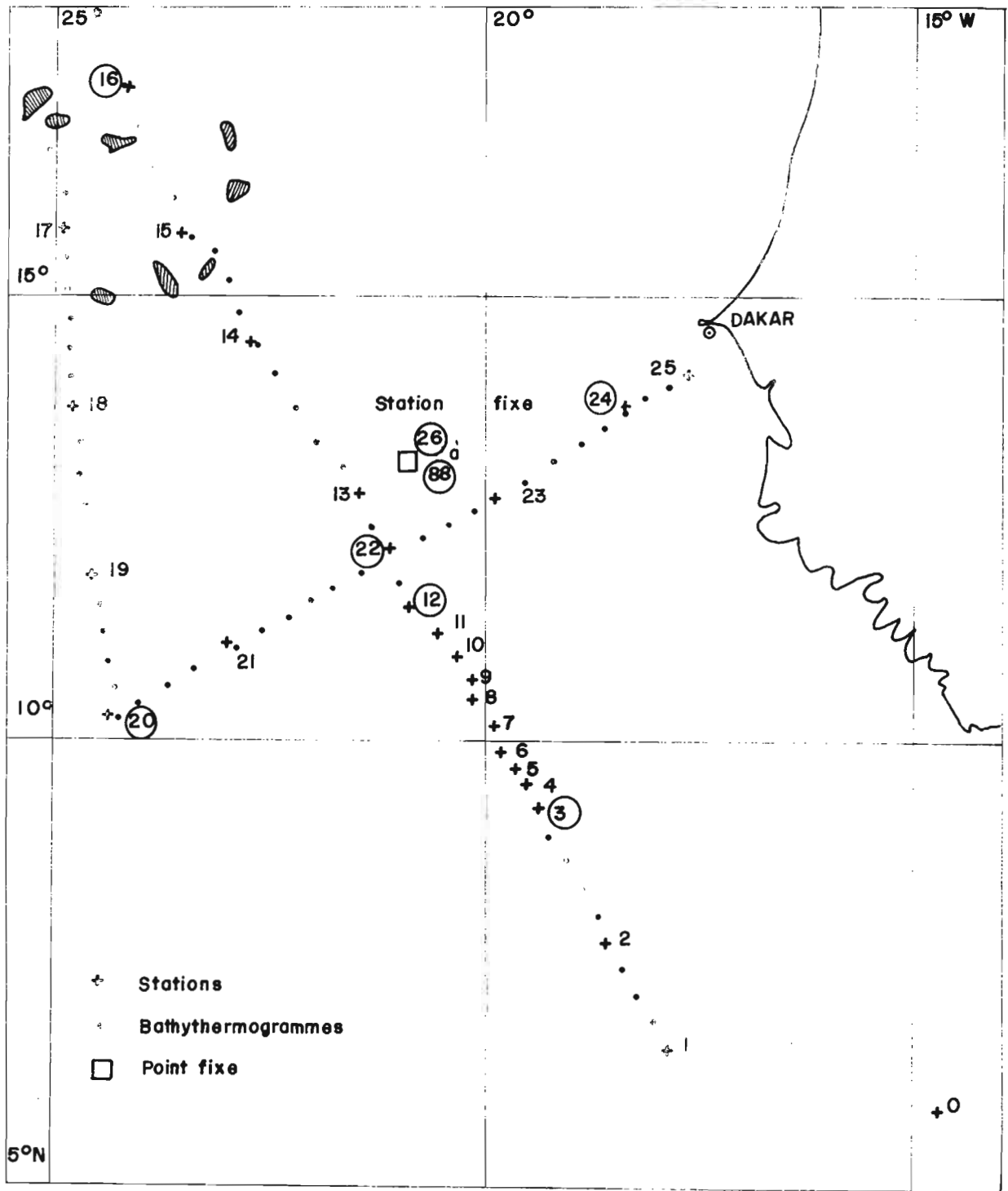


Fig. 1. — Plan de croisière, et position des stations. Les stations où il y a eu des mesures de production primaire particulaire et d'excrétion organique du phytoplancton sont entourées d'un cercle.

Les mesures de production primaire et d'excrétion organique ont été faites par la méthode du ^{14}C . Les incubations duraient 3 à 4 heures et avaient lieu entre 7h et 12 heures (le jour se levait à 6 heures). La solution de $^{14}\text{CO}_3 \text{Na}_2$ (CEA France) a été préparée à partir d'ampoules contenant $100 \mu\text{Ci}$ (activité spécifique: $58,7 \text{ mCi/mM}$) et 25 ml d'eau de mer filtrés; $4 \mu\text{Ci}$ de cette solution (1 ml) étaient injectés dans chaque échantillon de 125 ml d'eau de mer. La filtration était faite sur des filtres Millipore de $0,8 \mu\text{m}$ de porosité et de 25 mm de diamètre avec une dépression de 150 mm Hg. Les filtres étaient séchés à l'air, et conservés à -20°C dans des fioles à scintillation.

Le filtrat était acidifié à pH 2,5 avec de l' HCl 0,5N. et barbotait pendant 20 mn pour chasser tout le CO_2 . Une fraction de 5 ml était conservée à -20°C dans des fioles à scintillation, pour mesurer la radioactivité résiduelle. A terre, le comptage de la radioactivité a été fait par un spectromètre à scintillation liquide (Intertechnique SL 30). Quelques heures avant le comptage les filtres étaient recouverts par 6 ml de liquide scintillant (Toluène 1 litre, PPO 5g, POPOP 0,1g). Les filtres ont été comptés 2 minutes.

Aux fioles contenant les 5 ml de filtrat on a ajouté 5 ml d'Instagel (Packard Corp). Le temps de comptage était de 20 minutes pour chaque échantillon.

La détermination des rendements de comptage pour chaque catégorie a été réalisée par la méthode du standard externe. L'indice d'activité bactérienne hétérotrophe a été mesuré également par la méthode du ^{14}C (glucose marqué). La concentration en glucose marqué dans chaque échantillon d'eau de mer (35 ml) était de $4,4 \mu\text{gC/l}$. Les incubations étaient réalisées à l'obscurité, à la température de l'eau de surface et duraient 10 heures. Les échantillons ont été filtrés sur filtres en fibre de verre de 25 mm de diamètre (Gelman) avec une dépression de 150 mm Hg. Les techniques de stockage et de comptage ont été identiques à celles utilisées pour la production primaire.

. Détermination de la limite inférieure de la méthode de mesure de l'excrétion du phytoplancton

Si la mesure de l'excrétion organique du phytoplancton ne présente pas de difficultés majeures quand la production primaire a des valeurs éle-

vées, elle pose au contraire des problèmes dans le cas des faibles valeurs (niveaux profonds). La limite inférieure de la méthode dépend de la quantité de radioactivité organique que contiennent les solutions de $\text{CO}_3 \text{Na}_2$ marqué du commerce. Cette radioactivité, dissoute ou particulaire, reste dans la solution même après une forte acidification et un barbotage prolongé (THOMAS, 1971; WILLIAMS et al., 1972; SHARP et RENGER, 1973). Si ce bruit de fond, parfois important, n'est pas soustrait aux valeurs des échantillons, on surestime très fortement les valeurs d'excrétion, surtout dans le cas des faibles valeurs. De plus le bruit de fond est souvent variable d'une solution à l'autre, et affecte la précision des résultats.

Pour déterminer le bruit de fond de la solution utilisée on a injecté 4 fois 4 μCi dans 125 ml d'eau de mer, et filtré immédiatement sur filtres de 0,8 μ . Les filtrats ont été traités de la même façon que ceux des échantillons, le bruit de fond moyen est de 248,1 cpm ($\sigma = 8,6$). Afin d'être statistiquement certain que l'excrétion d'un échantillon est différente de zéro, seules les valeurs supérieures à $248 + 2,58\sigma$ ont été retenues (sécurité de 99%). Cela correspond à un taux d'excrétion statistique de 0,20 mg C/m³/h. C'est une valeur assez forte comparée à celle de THOMAS (1971) qui atteignait 0,03 mgC/m³/h de sensibilité, en récupérant par oxydation toute la matière organique dissoute excrétée dans l'échantillon.

Un calcul identique, conduit avec la production particulaire (radioactivité absorbée sur les filtres), donne un bruit de fond moyen de 175 cpm ($\sigma = 12,5$). Cela correspond à un taux de production de 0,07 mgC/m³/h. C'est une valeur satisfaisante puisque STRICKLAND et PARSONS (1968) donnent 0,05 mgC/m³/h comme limite inférieure de la méthode.

Ne seront donc considérées dans les calculs, que les valeurs supérieures ou égales à 0,07 mgC/m³/h pour la production particulaire, et 0,20 mgC/m³/h pour l'excrétion organique.

3.- R E S U L T A T S

3.1.- RAPPEL DES CONDITIONS HYDROLOGIQUES

La distribution verticale et géographique des différents paramètres physiques et biologiques a déjà fait l'objet d'une publication (VOITURIEZ et DANDONNEAU, 1974). Rappelons brièvement les principales conclusions de l'étude.

Le Dôme de Guinée, est une région océanique au centre de laquelle la thermocline est proche de la surface (15 mètres), très accusés (gradients $\geq 2^{\circ}\text{C}/\text{m}$) et bien éclairée ($> 20\%$ de la lumière incidente de surface). Elle est le siège d'une production primaire importante: $4,2 \text{ mgC}/\text{m}^3/\text{h}$ en moyenne, au niveau du maximum à la station fixe.

On peut diviser la zone productive en deux couches séparées par le sommet de la "nitratocline", située à l'intérieur de la thermocline (Fig.2). Dans la couche supérieure, les sels nutritifs sont limitants et la production primaire est essentiellement une production de régénération (DUGDALE, 1967). C'est à la base de cette couche que se trouvent la "phosphatocline" et le pic d'activité hétérotrophe, deux témoins d'une régénération importante. Dans la couche inférieure, qui débute par la "nitratocline", la lumière devient le facteur limitant, quand celle-ci atteint 30 à 20% de la lumière incidente.

Le maximum de production primaire est situé au sommet de la "nitratocline". Il correspond à la production nouvelle de la couche la mieux éclairée où les sels nutritifs ne sont plus limitants. Le maximum de chlorophylle est situé au niveau du maximum de production primaire ou légèrement au-dessous.

3.2.- RELATION PRODUCTION-EXCRETION

3.2.1.- Ensemble des résultats

Les résultats sont exprimés dans le tableau 1. Sur les 101 mesures, 12 ont été écartées soit qu'elles se situent hors des limites déterminées précédemment, soit qu'elles correspondent à des taux d'excrétion manifestement aberrants (défaut lors du barbotage pour l'élimination de CO_2). Le coefficient de corrélation linéaire entre l'assimilation et l'excrétion vaut $r = 0,86$. Le rapport moyen excrétion/excrétion + assimilation égale 0,295.

Il y a donc:

1° - une bonne corrélation linéaire entre la production particulière et l'excrétion pour l'ensemble des mesures.

2° - un taux d'excrétion moyen élevé (29,5%) de la production organique totale.

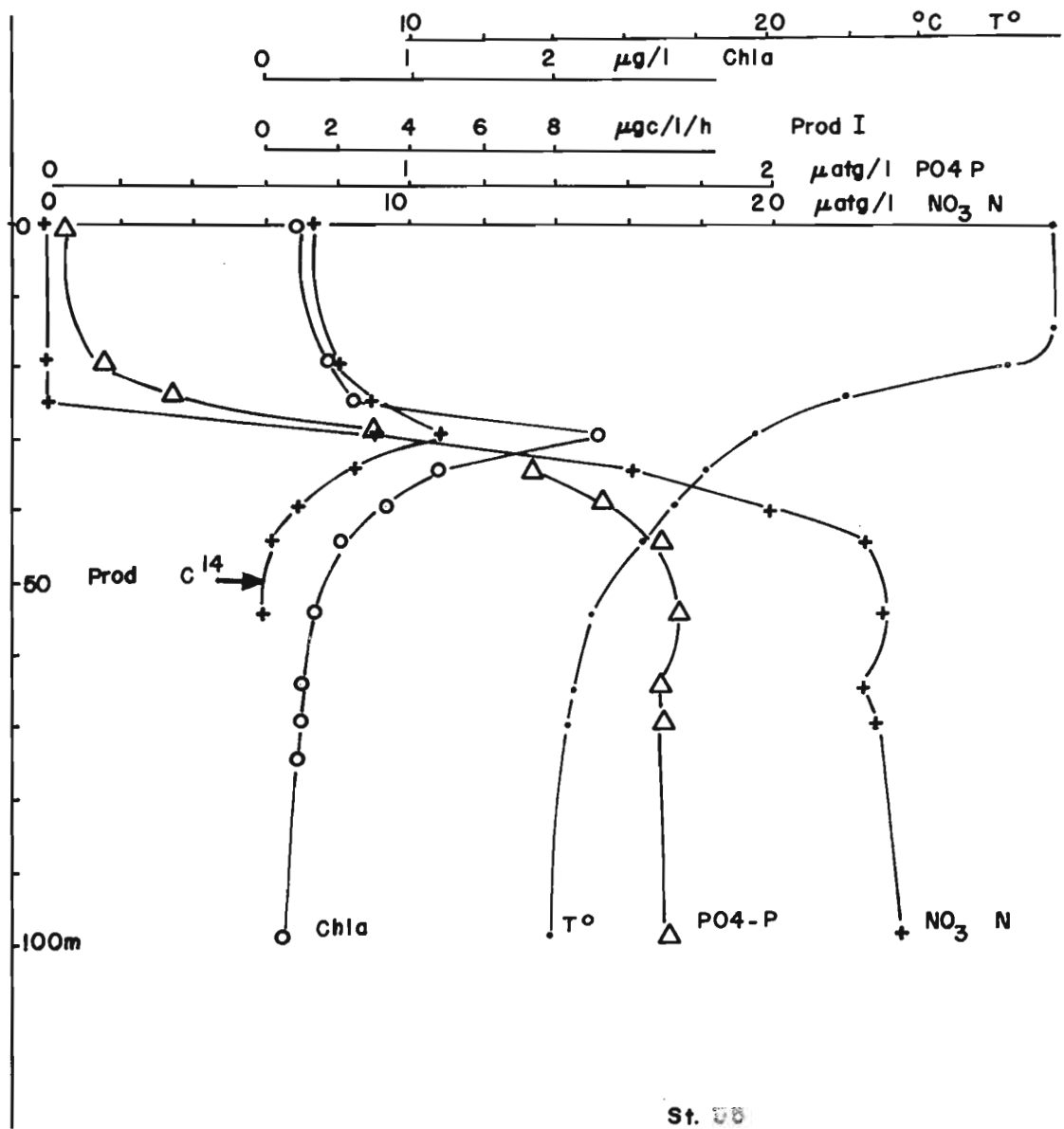


Fig. 2 Distribution verticale de la température, des sels nutritifs, de la chlorophylle a et de la production particulière au centre du dôme.

Numéro station	Profondeur (mètres)	Prod. Part. (1) mgC/m ³ /h	Excr. Org. (2) mgC/m ³ /h	(2) / ((1) + (2)) %
3	0	1.01	0.63	38.4
	15	0.69	(4.39)	(86.4)
	20	0.97	0.48	33.1
	25	0.98	0.57	36.7
	30	1.41	1.28	47.5
	35	1.77	0.49	21.6
	45	0.45	0.38	45.7
	60	0.08	(1.06)	(92.9)
12	0	2.18	1.00	31.4
	10	2.47	0.82	24.9
	15	3.44	1.53	30.7
	20	2.82	1.19	29.6
	25	4.34	1.54	26.1
	30	3.47	1.37	28.3
	35	2.18	0.82	27.3
	50	0.15	0.38	71.6
14	0	1.45	0.57	28.2
	15	1.58	0.63	28.5
	20	1.28	0.64	33.3
	25	1.53	0.62	28.8
	35	1.95	0.69	26.1
	45	1.89	0.56	22.8
	55	0.52	(1.69)	76.4
	16	0	0.85	0.53
20		0.86	(1.96)	(74.8)
25		0.72	0.44	37.9
30		0.78	0.56	41.7
35		0.78	0.53	40.4
40		1.04	0.61	36.9
45		1.49	0.81	35.2
50		0.95	(1.29)	57.5

TABLEAU 1: - Résultats des mesures de production primaire dans le dôme de Guinée. Les valeurs douteuses (défection pendant le barbotage) sont entre parenthèses.

Numéro station	Profondeur (mètres)	Prod. Part. (1) mgC/m ³ /h	Excr. Org. (2) mgC/m ³ /h	$\frac{(2)}{(1) + (2)}$ %
20	0	1.62	0.58	26.3
	15	1.46	(2.71)	(64.9)
	25	2.08	0.82	28.2
	35	1.81	1.28	41.4
	45	0.44	0.55	55.5
	55	0.11	0.24	68.5
	60	0.06	0.17	73.9
22	0	1.43	0.68	32.2
	15	2.22	1.47	39.8
	25	1.57	1.38	46.7
	30	2.48	0.63	20.2
	35	1.98	1.34	40.3
	40	1.15	0.64	35.7
	50	0.37	0.35	48.6
60	0.04	(1.29)	(96.9)	
24	0	1.44	(1.91)	(57.0)
	15	2.66	0.89	34.9
	25	2.07	0.53	20.3
	35	1.65	0.60	26.6
	40	2.49	0.75	23.4
	50	0.46	0.32	41.0
	55	0.22	0.42	65.6
60	0.17	0.27	61.3	
26	0	1.09	0.57	34.3
	18	1.91	0.86	31.0
	25	2.64	1.58	37.4
	30	1.71	0.83	32.6
	35	1.03	0.65	38.6
	40	0.42	0.31	42.4
	45	0.21	0.22	51.1
50	0.03	0.11	78.5	
35	0	1.30	0.46	26.1
	20	1.89	0.79	29.4
	25	2.91	0.88	23.2
	30	4.91	2.22	31.1
	35	2.46	0.79	24.3
	40	1.02	0.67	39.6
	45	0.16	0.23	58.9
55	0.00	(1.66)	(100.0)	

TABEAU 1 (suite): - Résultats des mesures de production primaire dans le dôme de Guinée. Les valeurs douteuses (défection pendant le barbotage) sont entre parenthèses.

Numéro station	Profondeur (mètres)	Prod. Part.	Excr. Org.	(2)
		(1) mgC/m ³ /h	(2) mgC/m ³ /h	$\frac{(1) + (2)}{\%}$
47	0	1.70	0.65	27.6
	10	1.77	0.84	32.1
	15	2.18	0.59	21.2
	20	2.38	0.95	28.5
	25	2.26	0.89	28.2
	35	0.50	0.46	47.9
	45	0.07	0.23	76.6
	55	0.04	0.20	03.3
59	0	0.64	0.49	43.3
	5	0.93	0.47	33.5
	10	0.95	0.43	31.1
	15	2.70	1.82	40.2
	20	3.48	1.05	23.1
	24	4.26	1.32	23.6
	30	6.06	2.06	25.3
	36	2.18	0.90	29.2
71	0	0.20	0.14	41.1
	10	1.30	0.61	31.9
	15	3.10	1.65	34.7
	20	4.16	1.36	24.6
	25	8.34	2.82	25.2
	30	6.04	1.45	19.3
	45	0.46	0.27	36.9
	50	0.18	0.18	50.0
82	0	0.43	0.18	29.5
	10	0.49	0.28	36.3
	25	1.28	0.53	29.2
	30	2.66	0.88	24.8
	35	1.51	0.49	24.5
	40	0.91	0.32	26.0
	50	0.11	0.28	71.6

TABEAU 1 (suite): - Résultats des mesures de production primaire dans le dôme de Guinée. Les valeurs douteuses (défection pendant le barbotage) sont entre parenthèses.

3.2.2.- Influence de l'intensité de la production

Différents auteurs ont mis en évidence une relation inverse entre l'intensité de la production particulaire et le taux d'excrétion (RYTHER et al., 1971; SAMUEL et al., 1971; ANDERSON et ZEUTSCHEL, 1970; THOMAS, 1971). Nous avons considéré d'une part les taux d'excrétion pour les productions particulières supérieures à 4 mgC/m³/h et d'autre part les taux pour des productions comprises entre 0,5 et 1 mgC/m³/h. Les résultats exprimés dans le tableau 2 montrent que:

1° - Les taux d'excrétion sont plus faibles pour des valeurs fortes de la production (24,9% contre 39,0%).

2° - La dispersion des résultats est plus faible pour les valeurs élevées de la production (Cv = 11,0% contre 17,4%).

Production Particulaire mgC/m ³ /h	Nombre de mesures	Taux moyen %	Coefficient de variation %
P 4	11	24,9	11,0
1 P 0,5	26	39,0	17,4

TABLEAU 2; - Influence de l'intensité de la production particulaire sur le taux d'excrétion organique et sa variabilité.

3.2.3.- Influence simultanée des différentes conditions écologiques

Afin de déterminer l'action de trois facteurs écologiques importants (lumière, sels nutritifs et stabilité) sur le taux d'excrétion on a séparé la couche productive en cinq zones sur la verticale, et étudié, la valeur moyenne des taux pour chaque catégorie; les cinq zones sont les suivantes:

1) - La surface: sels nutritifs limitants, lumière souvent saturante, forte instabilité.

2) - Couche homogène: sels nutritifs limitants, lumière généralement satisfaisante, forte instabilité.

3) - Sommet de la thermocline: sels nutritifs et lumière non limitants, forte stabilité.

4) - Base de la thermocline: sels nutritifs abondants, lumière limitante, stabilité assez faible.

5) - Thermocline dans son ensemble: intégration des deux précédentes couches, plus des profondeurs intermédiaires.

Couches	Nombre de mesures	Taux moyen d'excrétion %	Coefficient Variation %
Surface	9	31,4	15,3
Couche homogène	27	33,9	18,6
Sommet de la thermocline	13	27,7	26,4
Base de la thermocline	13	30,0	34,7
Thermocline	40	28,5	27,4

TABLEAU 3: - Influence des conditions écologiques sur le taux d'excrétion organique et sa variabilité (voir texte).

Les résultats exprimés dans le tableau 3 montrent que les taux d'excrétion sont voisins de 30% dans toutes les couches considérées. Les coefficients de variation semblent augmenter avec la profondeur, le maximum, se trouvant à la base de la thermocline, là où les valeurs de productions sont faibles, et les mesures d'excrétion, par conséquent, imprécises.

3.2.4.- Distribution verticale de l'activité hétérotrophe

L'incorporation du glucose marqué par les bactéries montre une distribution verticale cohérente (Fig.3). Il y a toujours un maximum d'activité plus ou moins accusé dans la thermocline, au niveau du maximum de production primaire. Dans la couche homogène, l'activité est plus faible, peu supérieure à celle de la couche 50-100 m.

4.- D I S C U S S I O N

4.1.- RELATION PRODUCTION PARTICULAIRE-EXCRETION

Sur l'ensemble des résultats, il y a une assez bonne relation linéaire entre la production particulaire et l'excrétion organique. Cette relation linéaire est confirmée par l'impossibilité de mettre en évidence pour chaque couche d'eau aux caractéristiques particulières, des taux d'excrétion différents.

En revanche, il semble que la relation ne soit plus linéaire entre les taux d'excrétion pour les fortes valeurs et les faibles valeurs de production. Cependant il faut être prudent dans l'interprétation des résultats pour les faibles valeurs de production et les taux d'excrétion généralement élevés, trouvés en profondeur (tableau 1). Le bruit de fond de la méthode a une valeur relativement imprécise. Si nous supposons arbitrairement un bruit de fond supérieur de 22 cpm (2,6 fois l'écart type du bruit de fond réellement mesuré), le taux moyen d'excrétion pour les valeurs supérieures à 4 mgC/m³/h change peu (il passe de 24,9 à 22,4%), tandis que celui des faibles valeurs diminue considérablement (il passe de 39,0 à 25,1%). La différence significative préalablement trouvée entre les deux moyennes disparaît.

IGNIATIADES (1973) trouve aussi des taux d'excrétion extrêmement variables dans les flacons sombres (entre 0 et 88,5%) qu'il n'explique pas. Il n'est pas impossible, que les taux d'excrétion, généralement élevés trouvés en profondeur ou dans les flacons sombres, soient le résultat d'un artéfact méthodologique, en particulier, dans la façon de mesurer le bruit de fond de la méthode.

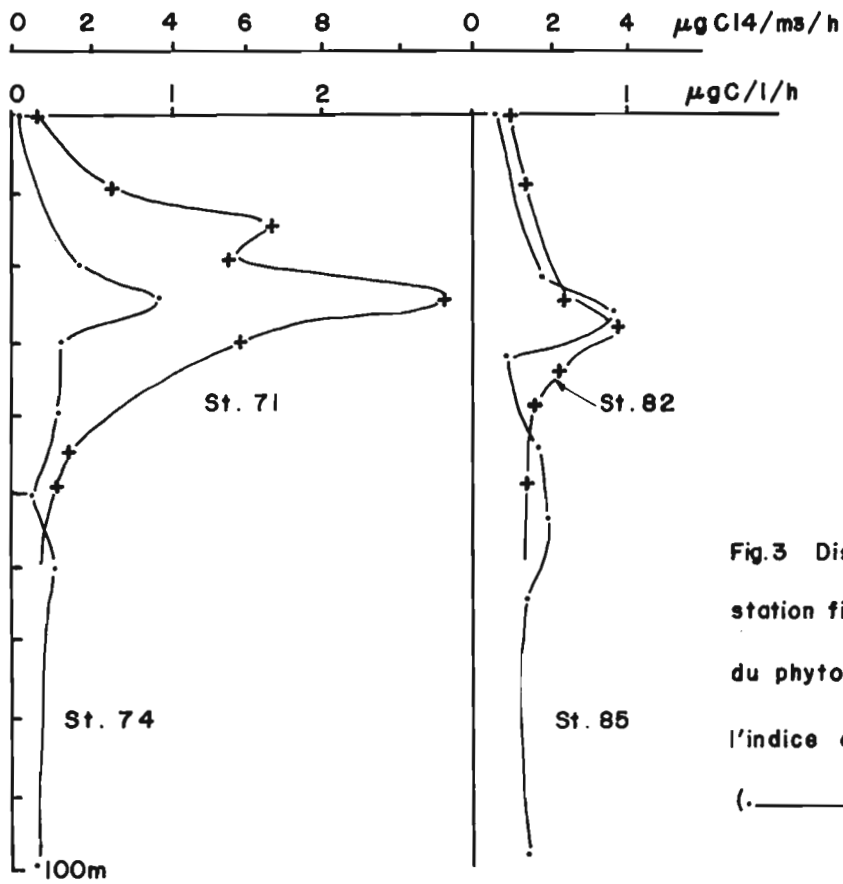
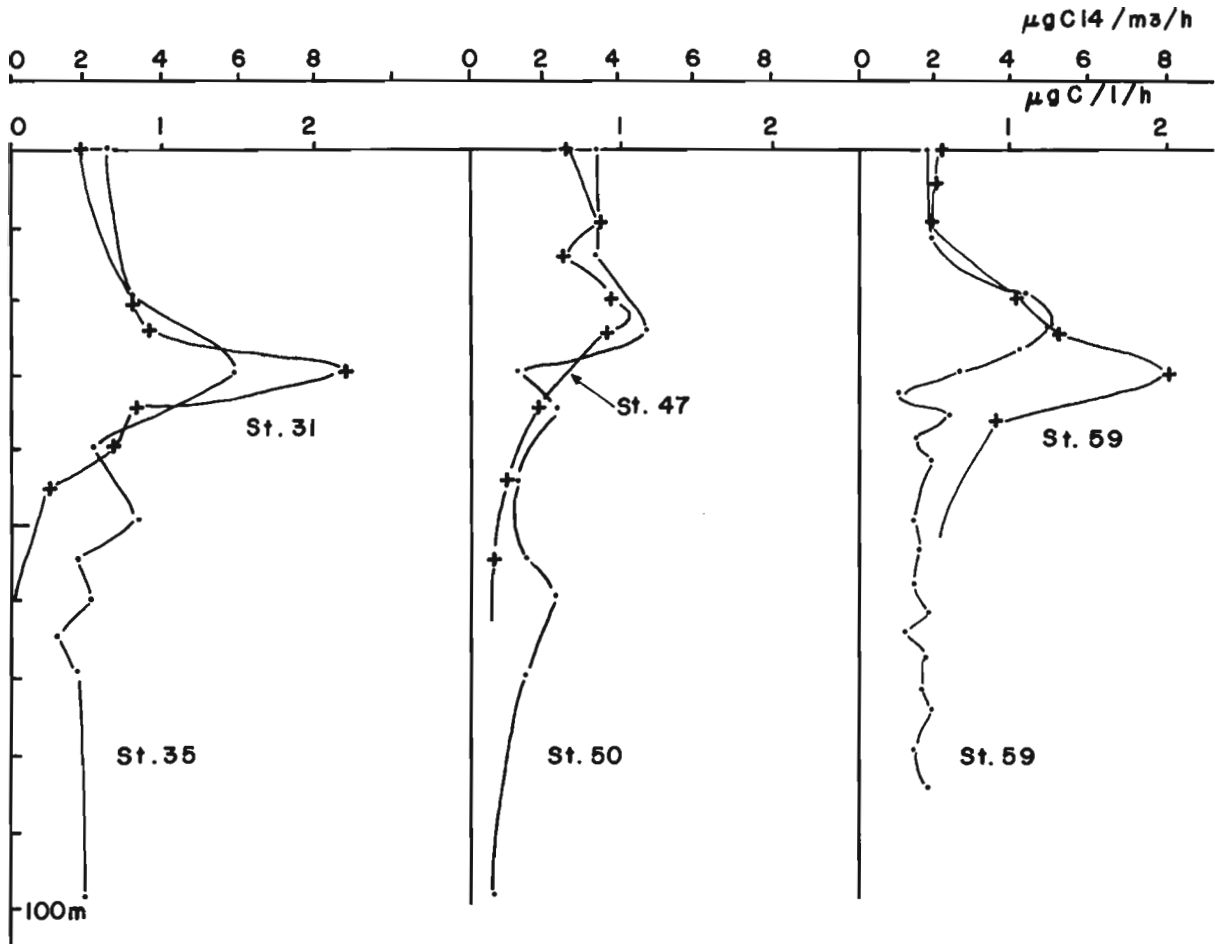


Fig.3 Distributions verticales à la station fixe de l'excretion organique du phytoplancton (+ — +) et de l'indice d'activité hétérotrophe (· — ·).

4.2.- IMPORTANCE DE L'EXCRETION ORGANIQUE DANS LES PROCESSUS DE REGENERATION

Le rejet des produits de photosynthèse et leur consommation subséquente par les bactéries hétérotrophes constituent un lien important entre les micro-organismes autotrophes et hétérotrophes (DERENBACH et WILLIAMS, 1974).

Au niveau du maximum de production, le taux d'excrétion est voisin de 25%, avec une bonne reproductibilité ($C_v = 11\%$). A ce niveau, ce serait donc 1/3 de la production particulaire qui serait mis à la disposition des bactéries. Le maximum de l'indice d'activité bactérienne se situe justement dans la thermocline au niveau du maximum d'excrétion (Fig.3). TANAKA et al. (1974) ont trouvé que le pic des bactéries utilisant le glucollate, un des principaux produits d'excrétion du phytoplancton, se trouvait également à proximité du maximum d'excrétion organique du phytoplancton. Des travaux expérimentaux menés dans les eaux tropicales avec des populations naturelles bactériennes ont montré que 60 à 70% du carbone organique excrété par le phytoplancton était reminéralisé en deux jours par la microflore hétérotrophe naturelle (HERBLAND, sous presse). Si l'on suppose un tel taux de réutilisation dans le Dôme de Guinée, on aboutit à un taux de régénération bactérien de 15% ($0,25 \times 0,60$) du carbone organique photosynthétisé par le seul biais de l'excrétion du phytoplancton, soit 20% de la production primaire particulaire.

Cependant KUENZLER et KETCHUM (1962), TACON (1972), ont montré qu'une dépression de filtration trop forte entraînait une rupture partielle des cellules sur le filtre. De même HERBLAND (1974) a montré que le taux d'excrétion pour une même population tropicale naturelle passait de 13,6 à 36,8% quand la dépression de filtration passait de 75 à 250 mm Hg. Dans cette étude la dépression était de 150 mm Hg. Il est donc probable que les taux d'excrétion et par conséquent les taux de régénération bactérienne soient légèrement surestimés aux dépens de la production primaire particulaire.

5.- C O N C L U S I O N S

1 - L'excrétion organique du phytoplancton dans le dôme de Guinée, mesurée dans les conditions naturelles (incubation in situ) aurait une valeur maximale de 25% de la production organique totale dans la couche homo-

gène et dans la partie bien éclairée de la thermocline. Plus en profondeur, elle semble être relativement plus élevée, mais les trop faibles valeurs absolues empêchent la détermination précise d'un taux moyen.

2 - L'activité bactérienne hétérotrophe a son maximum dans la thermocline au niveau du maximum de production primaire, confirmant ainsi la relation trophique qui doit exister entre le phytoplancton et les bactéries. A ce niveau, 20% au maximum de la production de carbone particulaire serait régénérés par les bactéries.

Les résultats qui ont été développés ici n'ont rien de définitif: les mesures d'excrétion se pratiquent depuis trop peu de temps et plusieurs points de la méthodologie restent encore à préciser. C'est notamment le cas de l'influence de la pression exercée pour filtrer qui tend à briser les membranes cellulaires, et donc à augmenter l'excrétion. Mais on peut déjà être certain que le cycle fixation de carbone-excrétion organique-reminéralisation bactérienne joue un rôle important dans les transferts d'énergie qui accompagnent la production primaire, et ce rôle sera précisé dès qu'une méthodologie adaptée aura été fixée.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON (G.C.) et ZEUTSCHEL (R.P.), 1970.- Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of the northern Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 15 (3): 402-407
- ANTIA (N.J.), McALLISTER (C.D.), PARSONS (T.R.), STEPHENS (K.) et STRICKLAND (J.D.H.), 1963.- Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, 8 (): 166-183
- CHUNG IL CHOI (1972).- Primary production and release of dissolved organic carbon from phytoplankton in the western north Atlantic Ocean. *Deen Sea Res.*, vol.19: 731-735
- DERENBACH (J.B.) et WILLIAMS (Le B.), 1974.- Autotrophic and bacterial production Fractionation of plankton populations by differential filtration of samples from the english channel. *Mar. Biol.*, 25 (4): 263-269
- DUGDALE (R.C.), 1967.- Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance. *Limnol. Oceanogr.*, 12 (4): 685-695

- GIESKES (W.W.), 1972.- Primary production nutrients and size spectra of suspended particles in the southern North sea.
Netherlands Inst. Sea Res., Publications and reports, vol.16
- HALL (K.J.) et HYATT (K.D.), 1974.- Marion Lake (I.B.P.), from bacteria to fish.
J. Fish. Res. Bd. Canada, 31 (5): 893-911
- HELLEBUST (J.A.), 1967.- Excretion of organic compound by cultured and natural populations of marine phytoplankton.
In: Estuarine, edited by G.H.LAUFF, American As. Adv. Sci., Washington D.C., pp. 361-366
- HERBLAND (A.M.), 1974.- Influence de la dépression de filtration sur la mesure simultanée de l'assimilation et de l'excrétion organique du phytoplancton.
CUEA Newsletter, 3 (4): 16-22
- HERBLAND (A.), 1975.- Utilisation par la flore hétérotrophe de la matière organique naturelle dans l'eau de mer.
(Sous presse)
- HERBLAND (A.M.) et VOITURIEZ (B.), 1974.- La production primaire dans l'upwelling mauritanien en mars 1973.
Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., XII (3):
- HORNE (A.J.), FOGG (G.E.) et EAGLE (D.J.), 1969.- Studies in situ of primary production of an area of inshore Antarctic sea.
J. mar. biol. Ass. U.K., vol.49, pp. 393-405
- IGNIATIADES (L.), 1973.- Studies on the factors affecting the release of organic matter by Skeletonema costatum (Greville) cleve in field conditions.
J. mar. biol. Ass. U.K., vol.53, pp. 923-936
- IGNIATIADES (L.) et FOGG (G.E.), 1973.- Studies on the factors affecting the release of organic matter by Skeletonema costatum (Greville) cleve in culture.
J. mar. biol. Ass. U.K., vol.53, pp. 937-956
- KLEIBER (P.M.), 1972.- The dynamics of extracellular dissolved organic material in the sediments of Marion Lake, B.C. Ph D. Thesis, Univ. California, p. 93
- KUENZLER (E.J.) et KETCHUM (B.H.), 1962.- Rate of phosphorus uptake by Phaeodactylum tricornutum.
Biol. Bull., vol.123, pp. 134-145
- LORENZEN (C.J.), 1966.- A method for continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration.
Deep Sea Res., vol.13, pp. 223-227
- MAZEIKA (P.A.), 1967.- Thermal domes in the eastern tropical Atlantic Ocean.
Limnol. Oceanogr., 12 (3): 537-539

- RYTHER (J.H.), MENZEL (D.W.), HULBURT (E.M.), LORENZEN (C.J.) et CORWIN (N.), 1971.- The production and utilization of organic matter in the Peru coastal current.
Inv. Pesq., 35 (1): 43-59
- SAMUEL (S.), SHAH (N.M.) et FOGG (G.E.), 1971.- Liberation of extracellular products of photosynthesis by tropical phytoplankton.
J. mar. biol. Ass. U.K., vol.51, pp. 793-798
- SHARP (J.H.) et RENGER (E.H.), 1973.- Extracellular production of organic matter by marine phytoplankton.
- STRICKLAND (J.D.H.) et PARSONS (R.T.), 1968.- A practical handbook of sea water analysis.
Fish. Res. Bd. Canada, Bull. 167, 310 p.
- TACON (B.), 1972.- Primary production experiments off the isle of Wight.
MSc. Thesis, Southampton University, 74 pp.
- TANAKA (N.), NAKANISHI (M.) et KATODA (H.), 1974.- Nutritional interrelation between bacteria and phytoplankton in a pelagic ecosystem.
In: Effect of the ocean environment on microbial activities, Ed. Colwell and Morita, University Park Press, Baltimore, pp.495-509
- THOMAS (J.P.), 1971.- Release of dissolved organic matter from natural populations of marine phytoplankton.
Mar. Biol., 11 (4): 311-323
- UNESCO, 1966.- Determination of photosynthetic pigments. Report of SCOR-UNESCO, Working groups 17, Monographs on oceanographic methodology.
- 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., XII (4):
- WILLIAMS (P.J. Le B.), BERMAN (T.) et HOLM-HANSEN (O.), 1972.- Potential sources of error in the measurement of low rates of planktonic photosynthesis and excretion.
Nature New Biology, vol.236, pp. 91-93

*

* *