

**Composition et biomasse du phytoplancton
d'une lagune tropicale (Brésil)
au cours d'une période marquée
par une mortalité de poissons**

Patricia DOMINGOS (1), Vera L. M. HUSZAR (1)
et Jean-Pierre CARMOUZE (2)

RÉSUMÉ

Cette étude porte sur la composition et la biomasse du phytoplancton d'une lagune tropicale eutrophisée (lagune de la Barra appartenant au système lagunaire Maricá-Guarapina, État de Rio de Janeiro, Brésil). Elle a été réalisée conjointement à d'autres études sur le métabolisme de l'écosystème, la distribution des éléments biogéniques C, N et P et la communauté zooplanctonique. On analyse ici les relations entre le phytoplancton et une crise dystrophique, suivie d'une mortalité massive de poissons qui a eu lieu en février 1991. La mortalité, qui a porté sur un poisson filtreur, Brevoortia tyrannus, a coïncidé avec une période de haute biomasse de Cyanophyceae en phase de sénescence. L'hypothèse d'une intoxication de B. tyrannus par Synechocystis aquatilis f. salina est la plus probable. Cette étude a également permis d'analyser le succès des Cyanophyceae et d'autres espèces de petite taille dans ce milieu. Il s'agit d'ailleurs d'une constante dans les milieux lagunaires côtiers brésiliens. Dans la lagune de la Barra, les apports de nutriments sont essentiellement régénérés selon une fréquence nyctémérale bien établie. Ce régime favorise les espèces de petite taille qui ont un temps de duplication de même ordre de grandeur que cette fréquence d'apport nutritionnel.

MOTS CLÉS : Lagune tropicale — Phytoplancton — Floraison de Cyanophyceae — Successions phytoplanctoniques — Toxicité des Cyanophyceae — Mortalité de poissons.

RESUMO

**COMPOSIÇÃO E BIOMASSA DO FITOPLÂNTON DE UMA LAGUNA TROPICAL (BRASIL)
DURANTE UM PERÍODO MARCADO POR UMA MORTANDADE DE PEIXES**

Este estudo sobre a composição e a biomassa do fitoplâncton de uma laguna tropical eutrofizada (laguna da Barra pertencendo ao sistema lagunar do estado do Rio de Janeiro, Brasil), realizada ao mesmo tempo que outras sobre o metabolismo do ecossistema, da distribuição dos elementos biogênicos C, N e P e da comunidade zooplânctônica, analisa as causas e as conseqüências de uma crise distrófica, acompanhada de uma mortandade de peixes, que

(1) Laboratório de Botânica. Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Quinta da Boa Vista, São Cristóvão, 20940-040 Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

(2) Laboratoire d'hydrobiologie, université Montpellier-II, case 093, place E. Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France.

ocorreu em fevereiro de 1991. A mortandade, que recaiu sobre um peixe filtrador, *Brevoortia tyrannus*, coincidiu com um período de alta biomassa de *Cyanophyceae* em senescência. A hipótese de uma intoxicação de *B. tyrannus* por *Synechocystis aquatilis* f. *salina* é a mais provável. Este estudo também permitiu analisar o sucesso das cianofíceas e de outras espécies de pequeno tamanho naquele ambiente, características comuns aos meios lagunares costeiros do sudeste brasileiro. Na lagoa da Barra os aportes de nutrientes são essencialmente regenerados, segundo uma frequência nictemeral bem definida. Este regime favorece as espécies de pequeno tamanho, que tem um tempo de duplicação da mesma ordem de grandeza que a frequência do aporte nutricional.

PALAVRAS CHAVES : Laguna tropical — Fitoplâncton — Florações de *Cyanophyceae* — Sucessão fitoplanctônica — Toxicidade de *Cyanophyceae* — Mortandade de peixes.

ABSTRACT

COMPOSITION AND BIOMASS OF THE PHYTOPLANKTONIC COMMUNITY OF A TROPICAL COASTAL LAGOON (BRAZIL), CHARACTERIZED BY A FISH MORTALITY

This study on phytoplankton composition and biomass of a Brazilian coastal lagoon (Lagoa da Barra, of the Maricá-Guarapina system, Rio de Janeiro state), is part of a more extensive study on the metabolism of the ecosystem. The distribution of the biogenic elements C, N and P, and the biomass and composition of the zooplanktonic community, were studied in order to analyse the causes and consequences of the mass mortality of fishes, which occurred in February 1991. This mortality mostly affected the filter-feeding fish *Brevoortia tyrannus* and coincided with a period of high biomass of senescent blue-green algae. The hypothesis of poisoning of *Brevoortia tyrannus* by *Synechocystis aquatilis* f. *salina* is the most probable explanation. As observed in other coastal lagoons in Southeastern Brazil, the dominance in this system of *Cyanophyceae* and other species of small-sized algae is highlighted by this study. In Lagoa da Barra, nutrients are essentially regenerated, and follow a well defined diel frequency. Such a regime favours small-sized species, which have a doubling time in the same order of magnitude as the nutritional input frequency.

KEYWORDS: Tropical lagoon — Phytoplanktonic composition — Phytoplanktonic biomass — Blooms of *Cyanophyceae* — Toxicity — Mortality of fishes.

INTRODUCTION

Les lagunes du sud-est du Brésil (État de Rio de Janeiro) sont fréquemment l'objet de floraisons estivales de *Cyanophyceae* (HUSZAR, 1989; ODERBRECHT *et al.*, 1987; KNOPPERS et MOREIRA, 1990). Ces dernières conduisent souvent à des mortalités de poissons, soit en étant à l'origine de crises dystrophiques, soit en devenant toxiques pour les herbivores.

La lagune de la Barra, qui n'échappe pas à cette tendance, a été choisie pour évaluer le rapport exact du phytoplancton avec ce type d'événement. La présente étude a été réalisée d'octobre 1990 à juin 1991. Elle fait partie d'un ensemble qui porte en outre sur :

— l'évolution écologique récente du système lagunaire de Maricá-Guarapina (BARROSO-VANACÓR *et al.*, 1994);

— le métabolisme du milieu (CARMOUZE *et al.*, 1994a);

— la distribution et l'évolution des éléments biogéniques (CARMOUZE *et al.*, 1994b);

— la taxonomie du phytoplancton (MENEZES et DOMINGOS, 1994);

— la communauté zooplanctonique (ARCIFA *et al.*, 1994);

— la toxicité des *Cyanophyceae* (AZEVEDO et CARMOUZE, 1994).

Cette étude a également été mise à profit pour analyser les principaux facteurs qui seraient favorables à la prédominance des *Cyanophyceae* dans ce type de milieu lagunaire et, d'une façon plus générale, au développement préférentiel des espèces phytoplanctoniques de petite taille (< 20 μm). Le succès du nanoplancton est en effet une constante des lagunes brésiliennes (KNOPPERS et MOREIRA, 1990; HUSZAR *et al.*, 1990; HUSZAR et SILVA, 1992; DOMINGOS et CARMOUZE, 1993).

MILIEU ET MÉTHODES D'ÉTUDE

La lagune de la Barra, localisée au sud-est de l'État de Rio de Janeiro (22° 55' S, 42° 47' O), appartient au système lagunaire de Maricá-Guarapina

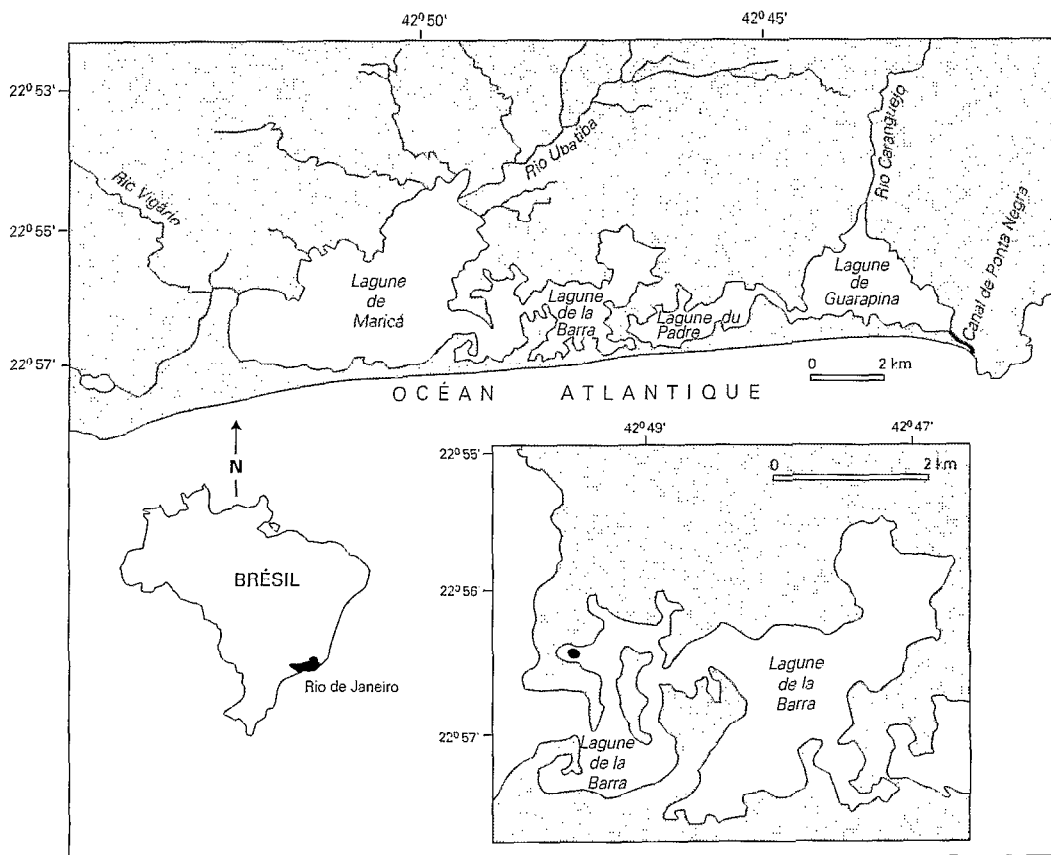


FIG. 1. — La lagune de la Barra. Localisation du lieu d'étude (•).
The lagoon of Barra. Localization of the study site (•).

(fig. 1). Ce dernier est formé de quatre compartiments bien individualisés : Maricá (18,2 km²), Barra (6,2 km²), Padre (3,1 km²) et Guarapina (8,6 km²). Les apports continentaux proviennent en grande partie des rivières Vigário et Ubatiba qui débouchent dans la lagune de Maricá. La lagune de Guarapina est reliée à la mer par un canal de 1,4 km de long (BARROSO-VANACÔR *et al.*, 1994). L'influence de la marée n'est perçue que dans la lagune de Guarapina (marnage <0,03 m, d'après KJERFVE *et al.*, 1990). La salinité des eaux présente un gradient spatial bien marqué : elle est comprise entre 15 et 30 ‰ dans la lagune de Guarapina, 3 et 15 ‰ dans celle de la Barra et 0 et 5 ‰ dans celle de Maricá. Les profondeurs sont comprises entre 0,5 et 2,0 m dans la lagune de la Barra, le temps de renouvellement des eaux y est de quarante-cinq jours en moyenne (KNOPPERS *et al.*, 1991). Le climat de la région est du type tropical humide à subhumide. La température moyenne annuelle de l'air est de 23 °C, et les précipi-

tations sont comprises entre 1 100 et 1 500 mm par an (BERNARDES, 1952). Enfin, ce milieu lagunaire souffre d'une importante pollution organique (BARROSO-VANACÔR *et al.*, 1994) qui est à l'origine des fréquentes mortalités de poissons observées entre décembre et mars.

Les prélèvements d'eau pour l'étude du phytoplancton ont été réalisés chaque semaine dans une baie de la lagune de la Barra, d'octobre 1990 à juin 1991 (fig. 1). Juste après la mortalité de poissons, ils ont été effectués tous les jours du 11 au 17 février pour suivre les effets immédiats de cet événement. L'utilisation d'un tube en plexiglas de 8 cm de diamètre et de 1 m de long (longueur correspondant à la profondeur moyenne du milieu) a permis d'obtenir des échantillons intégrés sur la profondeur. Les populations ont été quantifiées (après sédimentation de 2 à 10 ml de ces échantillons préalablement conservés dans une solution de lugol) par la méthode d'UTERMÖHL (1958), à l'aide d'un microscope inversé

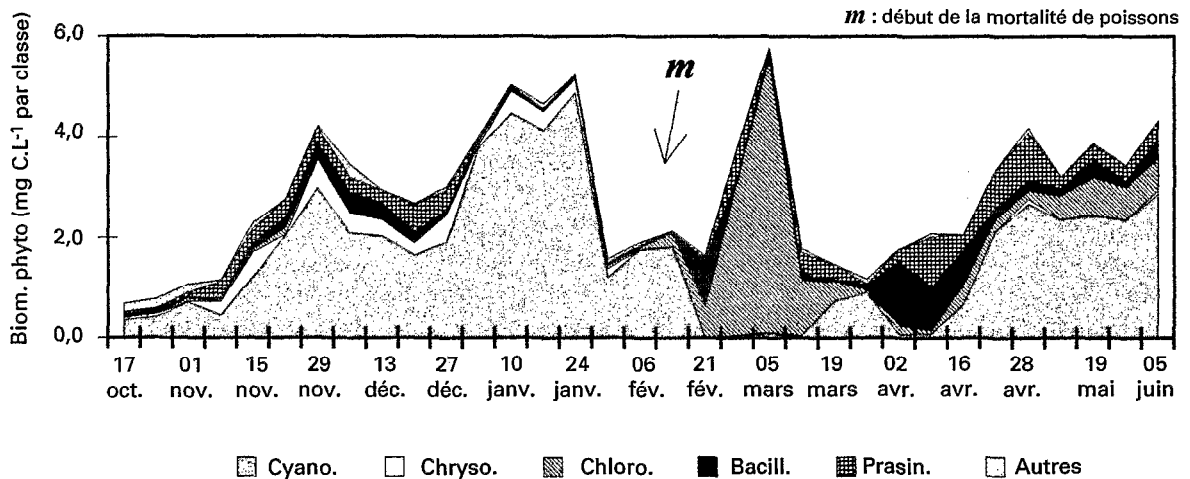


FIG. 2. — La biomasse des principales classes taxinomiques du phytoplancton durant la période d'étude.
Biomass of the main taxonomic classes of phytoplankton during the study period.

Zeiss Axiovert 10, qui utilise un grossissement $\times 400$. Les individus (cellules, cénobes, colonies et filaments) ont été comptés en champs aléatoires (UHELINGER, 1964). Le comptage a été effectué selon les recommandations de LUND *et al.* (1958) qui proposent que soit atteint un nombre de 400 individus pour l'espèce la plus fréquente. Dans ce cas, l'erreur est $\leq 10\%$ ($p = 0,005$). L'identification des organismes a été effectuée chaque semaine sur du matériel vivant, à l'aide d'un microscope Zeiss Standard 18 (MENEZES et DOMINGOS, 1994). Les formes géométriques moyennes des organismes, nécessaires pour le calcul de leurs biovolumes, ont été obtenues à partir de données portant sur 25 individus, conformément à la méthode d'EDLER (1979). Le carbone phytoplanctonique a été déduit du biovolume, en utilisant les facteurs de conversion recommandés par STRATHMANN (1967), SMETACEK (1975) et EDLER (1979), à savoir 0,13 pour les dinoflagellés à carapace, 0,11 pour les autres espèces y compris les diatomées, après déduction du volume vacuolaire de ces dernières. La diversité spécifique a été calculée par l'indice de SHANNON et WEAVER (1963). Les organismes ont été regroupés en trois classes de tailles I, II et III, qui représentent respectivement les tailles ($< 5 \mu\text{m}$, celles comprises entre 5 et $< 20 \mu\text{m}$ et enfin celles $> 20 \mu\text{m}$. La dimension utilisée pour définir la taille d'un organisme est celle qui correspond à son plus grand axe linéaire, ou Gald (Greatest axial linear dimension). Les méthodes de détermination des nutriments, de l'azote et du phosphore sestonique sont décrites dans CARMOUZE *et al.* (1994).

RÉSULTATS

La communauté phytoplanctonique de la lagune de la Barra, durant la période d'étude, a comporté 81 taxons (espèces, variétés et formes taxinomiques), répartis entre 42 genres, eux-mêmes représentant 11 classes taxinomiques (Cyanophyceae, Chlorophyceae, Prasinophyceae, Raphidophyceae, Euglenophyceae, Bacillariophyceae, Chrysophyceae, Prymnesiophyceae, Xanthophyceae, Cryptophyceae, Dinophyceae). Les taxons les plus importants ont été identifiés au niveau infragénérique puis décrits et illustrés par MENEZES et DOMINGOS (1994).

La composition floristique se caractérise par la dominance de Cyanophyceae (*Synechocystis aquatilis* f. *salina*), de quelques Bacillariophyceae (*Actinocyclus normanii* f. *subsalsa* et *Gymnodinium splendens*), de Prasinophyceae (*Pyramimonas grossii*) et de Prymnesiophyceae (*Pavlova lutheri*). Elle est bien typique des milieux saumâtres (CALJON, 1983; KOMÁREK 1976 et 1983; PANKOW, 1979). Diverses espèces de Chlorophyceae et de Xanthophyceae, caractéristiques des milieux d'eaux douces du nord-est brésilien, ont également été rencontrées, toutefois en densités plus faibles, comme par exemple *Scenedesmus opoliensis*, *S. ellipticus*, *S. intermedius*, *Tetraedron minimum*, *Goniochloris mutica*.

La communauté phytoplanctonique a été profondément modifiée à la suite d'une mortalité de poissons qui a eu lieu du 9 au 11 février 1991 (fig. 2 et 3). Deux grandes périodes se détachent, délimitées par l'époque de la mortalité. Chacune d'elles a été sub-

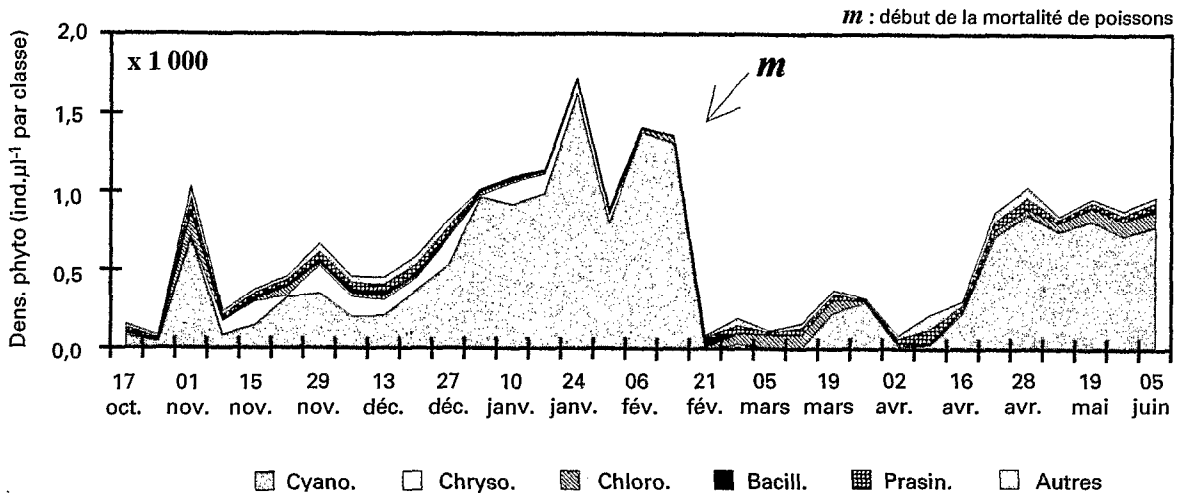


FIG. 3. — La densité des principales classes taxinomiques du phytoplancton au cours de la période d'étude.
Density of the main taxonomic classes of phytoplankton.

divisée en deux phases : prémortalité I (04/10-27/12) et II (03/01-06/02) et postmortalité I (21/02-16/04) et II (22/04-05/06). Entre ces deux périodes s'insère la période de mortalité également subdivisée en deux phases, l'une représentant la mortalité proprement dite ou mortalité I (12/02-13/02) et l'autre la post-mortalité immédiate ou mortalité II (13/02-17/02). Le tableau I regroupe les principales caractéristiques de la communauté (densités, biomasses, diversités et classes dominantes) en fonction de ces subdivisions.

La phase prémortalité I présente une distribution bimodale des densités, avec un maximum le 29 novembre, suivie d'un déclin une semaine plus tard, puis d'une remontée progressive jusqu'à la fin de la période. L'indice de diversité est relativement élevé (2,82 bits par individu), mais l'on observe toutefois une dominance bien nette de *Synechocystis aquatilis* f. *salina* (Cyanophyceae) et, à un degré moindre, de *Pavlova lutherii* (Prymnesiophyceae). Au cours de la phase prémortalité II, les densités atteignent leurs valeurs maximales (jusqu'à $1,72 \times 10^6$ ind.ml⁻¹, deux semaines avant la mortalité). Les pourcentages de *Synechocystis aquatilis* f. *salina* et *Synechococcus elongatus* sont supérieurs à 90 %.

La phase mortalité I est encore caractérisée par les mêmes espèces. Les biomasses ont diminué, en valeurs moyennes, de 3,77 mg C.l⁻¹ à 2,06 mg C.l⁻¹ de même que l'indice de diversité spécifique qui est passé de 1,32 à 0,38 bits par individu (tabl. I), mais les densités restent élevées ($1,28 \times 10^6$ ind.ml⁻¹). La phase mortalité II se distingue radicalement de la première par le fait que, du jour au lendemain, des

Cyanophyceae ont été remplacées par des Chlorophyceae (principalement, *Chlorella vulgaris* var. *autotrophica* et *C. minutissima*). Les densités ont chuté ($0,38 \times 10^6$ ind.ml⁻¹), mais les biomasses ont atteint leurs valeurs les plus élevées de la période d'étude (6,77 mg C.l⁻¹) et les valeurs de diversité sont remontées à 2,0 bits par individu.

La phase postmortalité I met en évidence la prédominance tour à tour des Chlorophyceae, Prasinophyceae, Bacillariophyceae, Chryptophyceae et Dinophyceae (des densités moyennes relativement basses $0,20 \times 10^6$ ind.ml⁻¹ et une diversité moyenne élevée 2,51 bits ind. Enfin, la phase postmortalité II présente une composition floristique proche de celle rencontrée au début de l'étude, avec toutefois des densités et biomasses plus élevées.

L'évolution de la biomasse phytoplanctonique a été proche de celle de la densité (fig. 4). Quelques écarts toutefois ont été observés, résultant de changements dans le spectre des tailles de la communauté. Ainsi, le premier pic de densité enregistré début novembre, résultant d'un développement soudain et éphémère de petites Cyanophyceae et Prasinophyceae, n'a pas été accompagné d'une augmentation de la biomasse totale. À l'opposé, les plus fortes biomasses ont été enregistrées début mars (6,8 mg C.l⁻¹), malgré des densités relativement basses ($< 0,2 \times 10^6$ ind.ml⁻¹), grâce au développement d'algues vertes de tailles nettement supérieures à celles des Cyanophyceae.

Une autre caractéristique de la communauté phytoplanctonique est la prédominance d'organismes de

TABLEAU I

Évolution des principales caractéristiques de la communauté phytoplanctonique de la lagune de la Barra, d'octobre 1990 à juin 1991 : les densités, biomasses, diversités et classes dominantes
Evolution of the principal characters of the phytoplanktonic community of Lagoon of Barra, from October 1990 to June 1991 : densities, biomasses, diversities, and dominant classes.

Phases	Densité (10^6 ind.m l^{-1})	Biomasse	Diversités (mgC.l $^{-1}$)	Biomasse Cyanophyceae (bits par ind.)	Densités Cyanophyceae (%)	Classes dominantes (%)
<i>Prémortalité I</i> (04/10-27/12) (n = 11)	0,45 ± 0,27	2,30 ± 1,21	2,82 ± 0,21	59 ± 10	55 ± 21	Cyano., Chloro., Chryso.
<i>Prémortalité II</i> (03/01-06/02) (n = 6)	1,21 ± 0,30	3,77 ± 1,64	1,32 ± 0,76	89 ± 7	91 ± 5	Cyano.
<i>Mortalité I</i> (12/02-13/02) (n = 2)	1,28 ± 0,11	2,06 ± 0,10	0,38 ± 0,04	83 ± 1	97 ± 0	Cyano.
<i>Mortalité II</i> (13/02-17/02) (n = 4)	0,38 ± 0,09	6,70 ± 3,19	2,00 ± 0,80	16 ± 3	27 ± 18	Chloro.
<i>Postmortalité I</i> (21/02-16/04) (n = 9)	0,20 ± 0,14	2,66 ± 1,69	2,51 ± 0,80	18 33 ± 20	33 ± 30	Bacill., Chloro., Prasino., Chryso.
<i>Postmortalité II</i> (22/04-05/06) (n = 6)	0,89 ± 0,06	3,77 ± 0,45	1,17 ± 0,28	66 ± 4	87 ± 3	Cyano., Chloro., Prasino., Bacill.

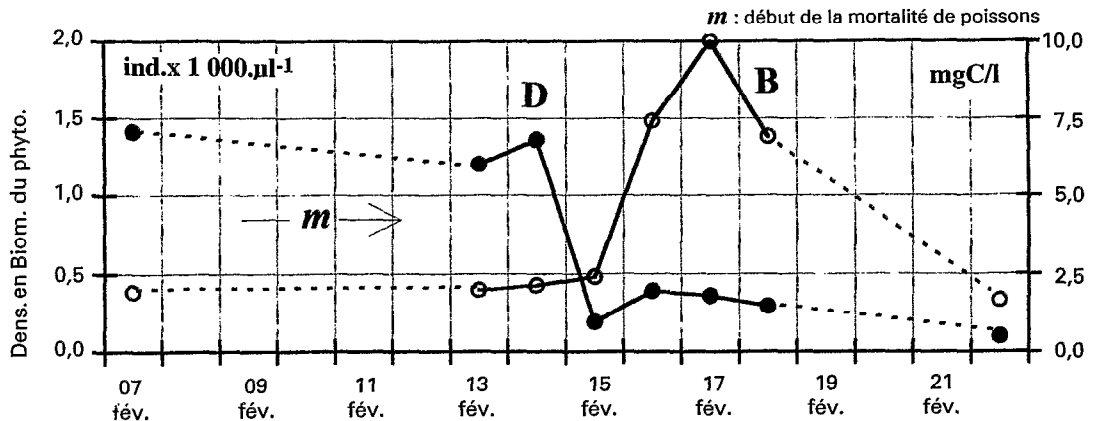


FIG. 4. — Variations de la densité, D, et de la biomasse, B, de l'ensemble du phytoplancton immédiatement avant, durant et après la mortalité de poissons.

Density (D) and biomass (B) variations of the total phytoplankton, just before, during and a few days after the fish kill.

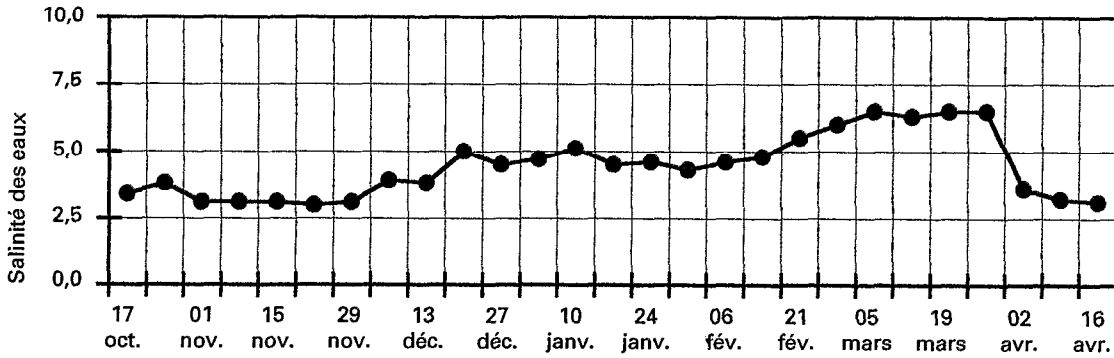


FIG. 5 — Salinité des eaux au cours de la période d'étude.
Salinity of the waters during the study period.

petites tailles (fig. 6). Au début de la période d'étude, les classes I et II dominent à tour de rôle. À l'entrée de l'été, la classe I augmente progressivement au détriment des deux autres classes et atteint près de 100 % au moment de la mortalité. Cinq jours après cet événement, les petits organismes laissent la place à des organismes de tailles intermédiaires (5-10 µm), immédiatement suivis d'un développement d'organismes de tailles > 20 µm. Ces derniers sont remplacés au bout d'une semaine

par des organismes de classe II. Dès la mi-mars, on retrouve comme au début de l'étude, une dominance alternée des classes I et II.

La salinité des eaux peut tomber soudainement à 1-2 ‰, lors de fortes crues fluviales, et monter jusqu'à 15 ‰ lors d'intrusions marines de grande amplitude par le canal de Guarapina. Durant la période d'étude, ce type de situation extrême n'est pas apparue. La salinité des eaux est passée progressivement de 3 ‰ à 6 ‰. Son retour brutal à 3 ‰ début avril a

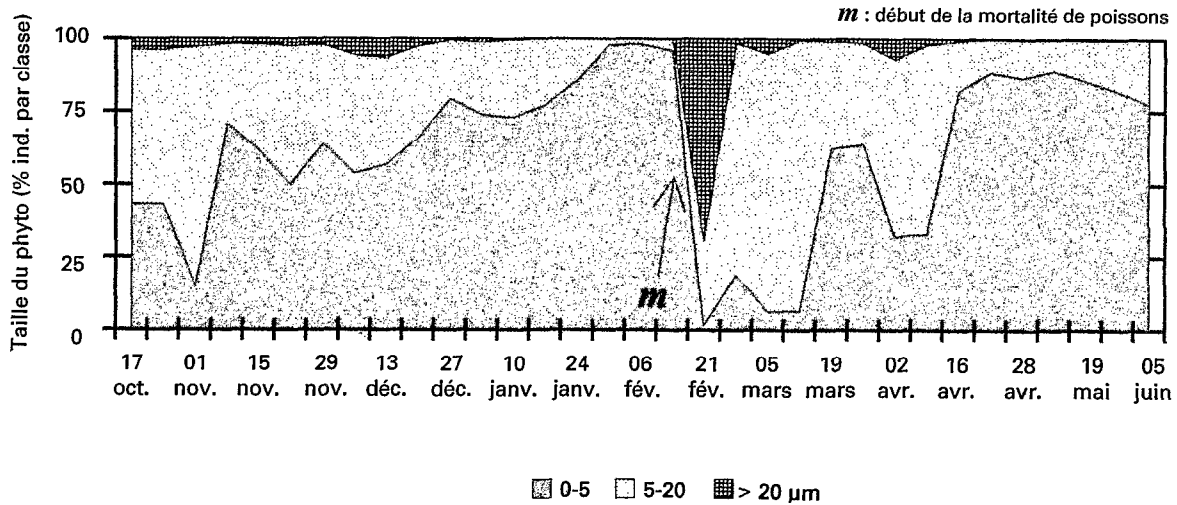


FIG. 6. — Composition en taille du phytoplancton, exprimée en %, au cours de la période d'étude.

Classe I = organismes de tailles < 5 µm; classe II = organismes de tailles comprises entre 5 et 20 µm;

classe III = organismes de tailles > 20 µm. La dimension utilisée est celle du plus grand axe linéaire de l'organisme, ou Gald.

La dimension utilisée est celle du plus grand axe linéaire de l'organisme, ou Gald.

Size structure of the phytoplankton, expressed in %, during the study period. Class I = organisms with size < 5 µm;

class II = organisms with size between 5 and 20 µm; class III = organisms with size > 20 µm.

Organism sizes were measured as Gald «Greatest axial linear dimension».

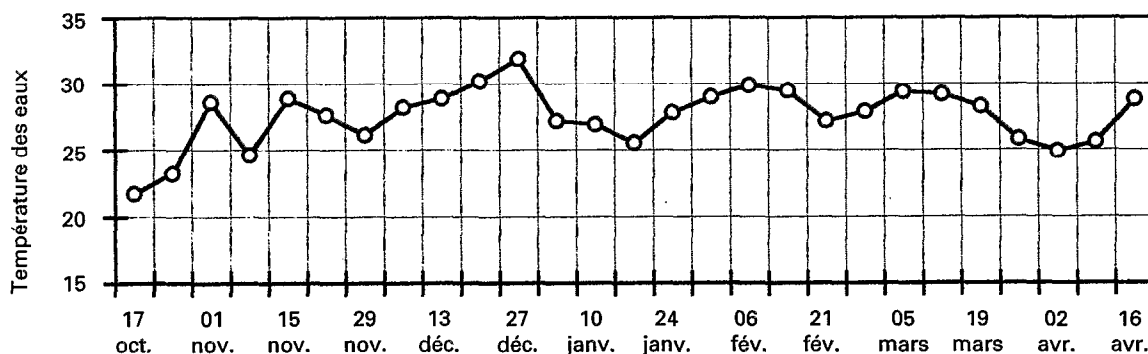


FIG. 7. — Température des eaux au cours de la période d'étude.
Temperature of the waters during the study period.

été causé par de fortes pluies qui sont tombées fin mars (fig. 5). La température de l'eau, exprimée en moyenne journalière, a oscillé le plus fréquemment entre 25 et 30 °C, présentant un minimum de 23 °C en début d'étude (fig. 7). Le pH des eaux, hormis en début et en fin d'étude et lors de la mortalité de poissons, s'est maintenu ≥ 9 (fig. 9).

L'azote inorganique dissous, NID (principalement NH_4^+), qui présente des concentrations la plupart du temps ≤ 2 mmol.m⁻² avant la mortalité de poissons, atteint 75 mmol.m⁻² juste après la mortalité, puis retombe à des valeurs basses trois semaines plus tard. NO_3^- a été $< 0,5$ mmol.m⁻², sauf début avril, où, à la suite de fortes pluies, il a atteint 8 mmol.m⁻² (fig. 10). Le phosphore inorganique dissous, PID, principalement représenté par PO_4^{3-} , se maintient ≤ 1 mmol.m⁻² jusqu'à la mortalité de poissons (fig. 10). Il oscille ensuite entre 30 et 70 mmol.m⁻² et ne revient à des valeurs basses que

début avril. Le rapport N/P du seston est passé de 12 en début d'étude à 5 fin novembre. Il a oscillé par la suite autour de cette valeur (fig. 8).

DISCUSSION

La dominance des Cyanophyceae et leur déclin

La lagune de la Barra présente une communauté phytoplanctonique très faiblement diversifiée (entre 0,38 et 2,82 bits par individu pour la période d'étude). Des valeurs de diversité spécifique aussi faibles ont été signalées dans les lagunes du sud-est du Brésil par HUSZAR *et al.* (1990), HUSZAR et SILVA (1992) et DOMINGO et CARMOUZE (1994). Cette pauvreté floristique est une constante des milieux côtiers peu profonds (MARGALEF, 1969; COMIN, 1984). Il est

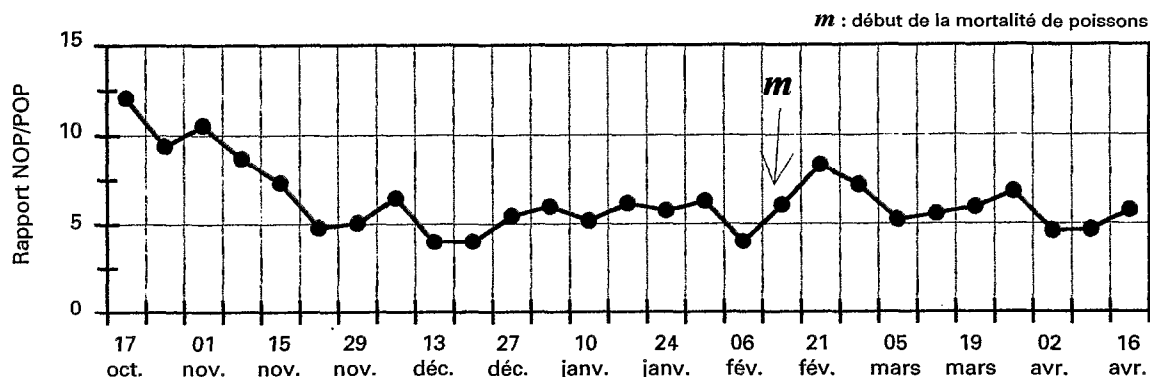


FIG. 8. — Évolution du rapport de l'azote et du phosphore organique du seston, NOP/POP, au cours de la période d'étude.
Evolution of organic nitrogen to phosphorus ratio of the seston, NOP/POP, during the study period.

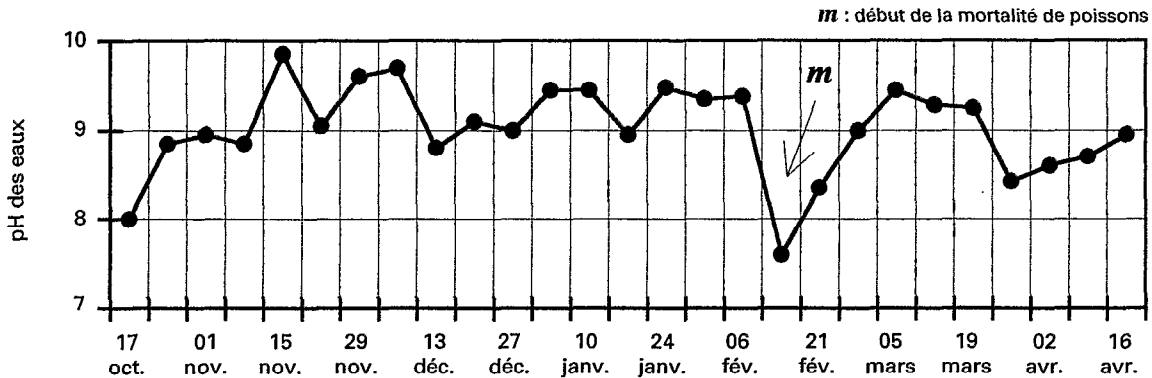


FIG. 9. — pH des eaux, exprimé en valeur moyenne journalière.
Main daily pH values.

couramment admis que ce sont les amples fluctuations de leur environnement physique qui exercent une forte pression sélective sur les espèces planctoniques.

Les algues bleues sont généralement citées comme les espèces dominantes. De nombreuses hypothèses sont émises pour expliquer leur dominance et leurs floraisons. Elles seraient particulièrement favorisées par une élévation de température (ROBARTS et ZOHARY, 1987; McQUEEN et LEAN, 1987), une limitation du milieu en énergie lumineuse (ZEVENBOOM et MUR, 1980), une carence en azote par rapport au phosphore (SMITH, 1986), de faibles teneurs de CO₂ dans les eaux (SHAPIRO, 1990), la production de substances qui inhiberaient la croissance d'autres groupes d'algues (KEATING, 1978; NORRIS et KHOLER, 1976) ou encore le faible broutage dont elles sont généralement l'objet (ANDERSON et al., 1988; JACOBSON et SIMONEN, 1993).

Dans notre étude, la prédominance des Cyanophyceae est apparue fin novembre. La température n'a pas présenté des variations de nature à penser qu'elle ait joué un rôle déterminant. Il en est de même de la lumière : durant la période de prémortalité, les valeurs du disque de Secchi sont restées comprises entre 30 et 33 cm. S'agissant d'un milieu de moins d'un mètre de profondeur à cette époque, la zone photique s'étendait jusqu'au fond. Il ne peut pas davantage être évoqué qu'un broutage sélectif du phytoplancton par le zooplancton ait conduit à la prédominance des Cyanophyceae, en raison de la très faible abondance de zooplancton à cette époque (ARCIFA et al., 1994).

La particularité des Cyanophyceae de croître dans des milieux à pH élevés ou à faible teneur en CO₂ expliquerait dans de nombreux cas leurs floraisons (SHAPIRO, 1990). Dans la lagune de la Barra, on peut remarquer que les très basses concentrations de CO₂

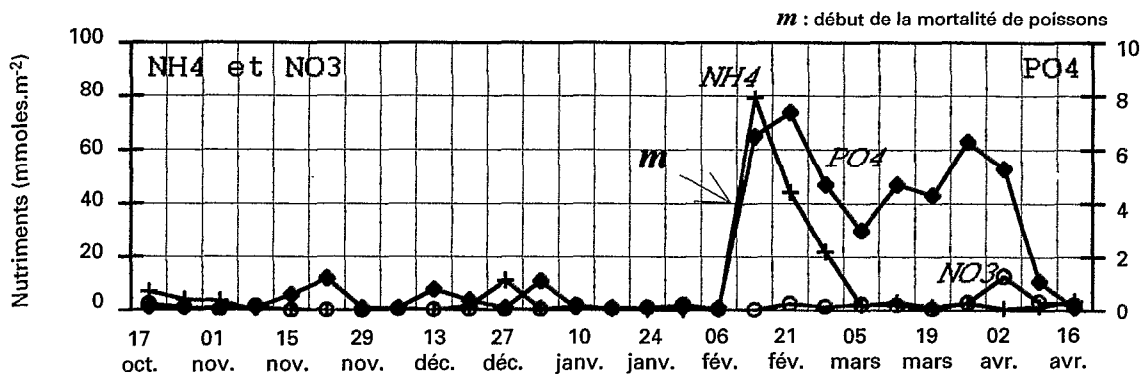


FIG. 10. — Concentrations des nutriments NH₄⁺, NO₃⁻ et PO₄³⁻ au cours de la période d'étude.
Concentrations of nutrients (NH₄⁺, NO₃⁻ and PO₄³⁻) during the study period.

(< 0,015 $\mu\text{moles.l}^{-1}$) ou les valeurs élevées de pH (10,2), atteintes le 29 novembre, n'ont pas permis aux Cyanophyceae de s'imposer complètement. Au contraire, la semaine suivante, leur biomasse et leur densité ont diminué. La période de densités élevées de Cyanophyceae, qui a commencé début janvier, n'a pas coïncidé avec celle des plus fortes valeurs de pH (fig. 9). Ces résultats montrent, qu'en plus des Cyanophyceae, les Prasinophyceae et plus particulièrement les Chlorophyceae ne sont pas limitées dans leur développement par de très faibles teneurs de CO_2 dans les eaux, et ils confirment en ce sens les résultats expérimentaux de RAVEN et JOHNSTON (1991). Ces auteurs montrent que cette adaptation n'est pas une exclusivité des Cyanophyceae. Selon ces auteurs, les espèces adaptées à de telles conditions disposeraient d'un équipement enzymatique qui agirait comme une pompe au niveau de la membrane externe, extrayant le CO_2 de leur environnement immédiat et le concentrant à l'intérieur de la cellule. La présence de telles espèces dans la lagune de la Barra serait confortée par les résultats de BEARDALL (1985) qui montre que la carence du milieu en azote est capable d'induire ce type de mécanisme de concentration du CO_2 dans les cellules. En effet, le milieu se trouve très fortement carencé en azote par rapport au phosphore à cette époque (CARMOUZE *et al.*, 1994 b).

Cette très forte carence d'azote est probablement le fait le plus marquant. Le rapport N/P sestonique, qui est en moyenne égal à 6 (fig. 8), pourrait expliquer le succès des Cyanophyceae. En effet, celles-ci, fixatrices ou non d'azote moléculaire, se développent généralement au détriment des autres espèces quand le milieu présente une limitation en azote (SCHINDLER, 1977; STOCKNER et HYATT, 1984; SMITH, 1986). Toutefois, la valeur du rapport N/P du seston a chuté brutalement du 15 au 22 novembre de 8 à 4, sans pour autant favoriser les Cyanophyceae au détriment des autres groupes. La prédominance presque absolue (densité > 90 %) des Cyanophyceae, qui a commencé un mois et demi plus tard, ne peut être attribuée à cette chute. Une autre hypothèse suggère que l'abondance relative des Cyanophyceae serait davantage liée à l'état trophique du milieu, et principalement à la biomasse totale du phytoplancton, qu'à la seule valeur du rapport N/P du seston (PICK et LEAN, 1987; CANFIELD *et al.*, 1988). Si l'on écarte la période de postmortalité dominée par d'autres groupes d'algues, on constate en effet une augmentation concomitante de la biomasse totale et du pourcentage des Cyanophyceae, lors de la période de prémortalité (tabl. I).

Le déclin des Cyanophyceae, qui a commencé juste avant la mortalité de poissons, s'est opéré en deux temps. La biomasse phytoplanktonique a bru-

talement diminué de 75 % fin janvier, tombant de 5,2 à 1,8 mg C.l⁻¹, puis s'est maintenue autour de 1,7 mg C.l⁻¹ jusqu'au 13 février (soit quatre jours après le début de la mortalité de poissons). Les densités ont chuté de 40 % le 31 janvier, puis sont remontées à 75 % du maximum qui avait été atteint le 24 janvier. Cette différence entre la densité et la biomasse résulte de l'évolution du spectre des tailles des organismes. Le premier déclin s'explique par une dégradation prononcée de l'état physiologique des Cyanophyceae à cette époque. Le rapport phéophytine/chlorophylle *a* est passé de 0,6, deux semaines avant la mortalité, à 1,1 la veille de la mortalité (CARMOUZE *et al.*, 1994 a). La teneur des eaux en carbone organique dissous, qui a crû de plus de 100 % entre la seconde moitié du mois de janvier et le moment de la mortalité (CARMOUZE *et al.*, 1994 b), serait le résultat direct d'une déviation du métabolisme des *Synechocystis aquatilis* f. *salina* en réponse au manque de N. Le changement de couleur des organismes une quinzaine de jours avant la mortalité, passant de la couleur bleu-vert qui les caractérise à une couleur brun rougeâtre, serait encore plus significatif. Les Cyanophyceae, exposées à une très forte carence en N, détruiraient leurs phycobiliprotéines pour en récupérer l'azote et l'utiliser pour d'autres nécessités métaboliques (CARR, 1988; KANA *et al.*, 1992).

Le second déclin abrupt des Cyanophyceae a eu lieu entre le 13 et le 14 février. D'un jour à l'autre, leur biomasse et leur densité ont diminué respectivement de 65 % et 93 %. La chute du pH des eaux a pu provoquer ce second déclin des Cyanophyceae, qui se trouvaient déjà dans un état physiologique très dégradé. En effet, le 13 février, le pH a atteint la valeur minimale de 7,2 (fig. 9). Cette hypothèse serait corroborée par le fait que *Synechocystis aquatilis* f. *salina*, la principale espèce concernée, n'a pu croître qu'en milieux de culture de pH > 8 (AZEVEDO, *comm. pers.*).

Les concentrations élevées d'ammonium (fig. 10), provenant de la décomposition des poissons, ont sans aucun doute favorisé la croissance d'autres groupes d'algues (Chlorophyceae, Prasinophyceae, Bacillariophyceae et Dinophyceae). Les chlorococcales (*Chlorella vulgaris* var. *autotrophica* et *C. minutissima*), qui les premières sont apparues à la suite de l'entrée d'ammonium, sont reconnues pour leur efficacité en milieux riches en N par rapport à P (SOMMER, 1989 a). En somme, les Cyanophyceae auraient tendance à exercer leur suprématie lorsque les concentrations en nutriments azotés se maintiennent à des concentrations basses (< 2-3 $\mu\text{moles.l}^{-1}$). Cette hypothèse se confirmerait mi-mars : les Cyanophyceae reprennent une position de dominance à un moment où les concentrations des eaux en nutriments azotés

TABLEAU II

Tailles et taux de doublement des principales espèces phytoplanctoniques de la lagune de la Barra
 Size and doubling time of the principal species of the Lagoon of Barra

Espèces	Taille	Taux de duplication	Références
<i>Synechocystis aquatilis</i> f. <i>salina</i>	2,4 µm	1,0 par jour	AZEVEDO, <i>comm. pers.</i>
<i>Synechococcus</i> sp	2,0 µm	0,4 par jour	FAHNESTIEL <i>et al.</i> , 1991
<i>Pavlova lutheri</i>	3,5 µm	1,9 par jour	SAKASHAUG et HOLM-HANSEN, 1977
<i>Chlorella minutissima</i>	4,0 µm	2,2 par jour	SOMMER, 1989 a, 1989 b

sont redevenues très basses. Leur baisse éphémère du début du mois d'avril, au profit notamment des Prasinophyceae, Chlorophyceae et Bacillariophyceae, coïncide avec une période fortement pluvieuse qui a enrichi le milieu en nitrates. En définitive, la disponibilité du milieu en azote, du moins sous la forme de nutriment, semble être une importante variable de contrôle de la composition phytoplanctonique.

La prédominance des organismes de petite taille

La communauté phytoplanctonique de la lagune de la Barra s'est caractérisée durant la période d'étude par la nette dominance d'organismes de petite taille et de court temps de duplication (fig. 6; tabl. II). Cette dominance peut être interprétée comme une adaptation à un milieu fortement carencé en azote (voir le rapport N/P de la figure 8). Le nanoplancton possède en effet une capacité d'acquisition des nutriments par diffusion supérieure à celle des organismes de plus grande taille (LEWIS, 1986; REYNOLDS, 1984; RAI et JACOBSEN, 1990) et nécessité de plus faibles quotas cellulaires en N et P par unité de carbone plasmatique (SHUTTER, 1978). De plus, il dispose fréquemment d'un mécanisme d'acquisition active du CO₂ dissous (RAVEN et JOHNSTON, 1991), qui représente un atout supplémentaire d'adaptation dans un milieu où les teneurs de CO₂ sont très basses (le plus souvent < 1,0 µmoles.l⁻¹).

Le régime des apports en nutriments, hormis pendant la période qui a suivi la mortalité de poissons, est principalement contrôlé par le recyclage interne des éléments biogéniques selon un rythme nyctéméral (CARMOUZE *et al.*, 1994 a). Cette périodicité, qui est du même ordre de grandeur que le temps de duplication du nanoplancton évoqué (tabl. II), est certainement un facteur favorable à ce dernier, de comportement opportuniste. Les nutriments, libérés par le recyclage interne, sont immédiatement utilisés; les concentrations sont donc maintenues basses,

ce qui représente, nous l'avons vu, un avantage supplémentaire pour les petites espèces. TURPIN (1988) a démontré expérimentalement qu'une entrée permanente de nutriments dans le milieu pélagique facilite la prédominance des organismes de petite taille; ceux de grande taille s'adaptent mieux à des milieux qui reçoivent des nutriments selon un régime caractérisé par des périodes d'apports plus longues, alternant avec des périodes de carence également plus prolongées.

Cette hypothèse est confortée par l'analyse de la période de mortalité de poissons. Lors de cet événement, l'apport très important et soudain de nutriments au milieu a déclenché une séquence complexe qui peut être décrite en fonction de la taille des organismes (fig. 11). Après la chute de la classe I (Cyanophyceae), la classe II est devenue prédominante (*Chlorella vulgaris* var. *autotrophica*, *C. minutissima*, *Scenedesmus intermedius* et *Oocystis* sp.). Cette prédominance, interrompue dès le début par le développement éphémère d'organismes de classes III (*Chaetoceros* sp.), s'est prolongée jusqu'à la mi-mars. Cette époque est marquée par le retour, pour deux semaines, de la classe I. Cette dernière qui est à nouveau remplacée par la classe II, également pendant deux semaines, reprend par la suite une position de dominance. Cette séquence de substitutions semble être contrôlée par la concentration d'ammonium et de nitrate dans les eaux (fig. 10). Au début de cette séquence, l'augmentation de NH₄⁺ a probablement été dans un premier temps à l'origine du développement des Chlorococcales, reconnues pour être du type opportuniste et plus efficaces que les Cyanophyceae en milieu riche en azote (SOMMER, 1989 a et b). À cette occasion, une forme anormale de *Scenedesmus intermedius*, reconnue pour son aptitude à se développer en milieu très riche en ammonium (NAGITOH, 1987), est apparue. Dans un second temps, des organismes de la classe II se sont installés, toujours dans une période de teneurs élevées en nutriments. Leur régression début mars est simultanée à l'épuise-

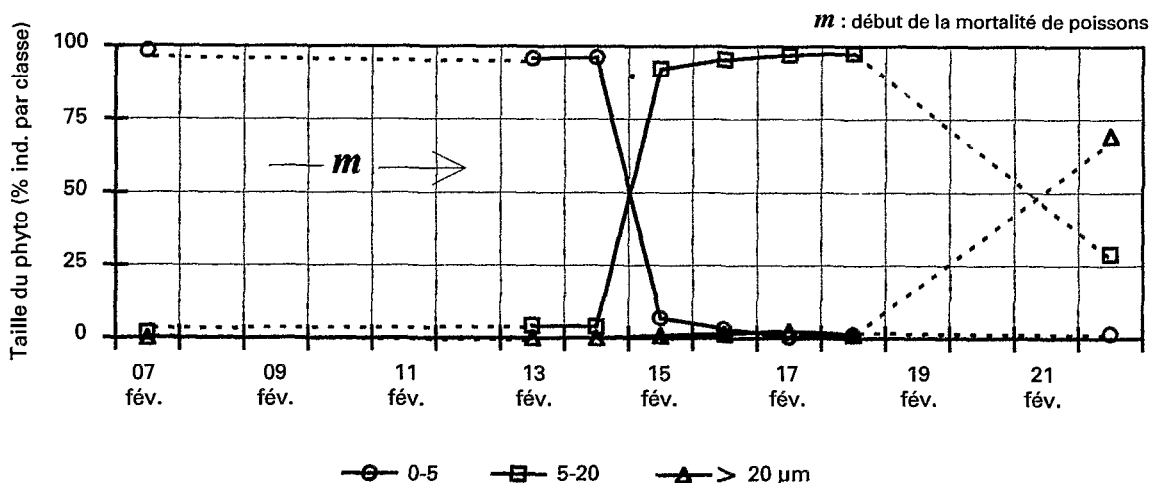


FIG. 11. — Évolution des classes de taille du phytoplancton, exprimées en %, immédiatement avant, durant et après la mortalité de poissons.

Classe I = organismes de tailles < 5 µm ; classe II = organismes de tailles comprises entre 5 et 20 µm ; classe III = organismes de tailles > 20 µm. La dimension utilisée est celle du plus grand axe linéaire de l'organisme, ou Gald. Size structure of the of phytoplankton, expressed in %, just before, during and a few days after the fish kill. Class I = organisms with size < 5 µm ; class II = organisms with size between 5 and 20 µm ; class III = organisms with size > 20 µm. Organism sizes were measured as Gald «Greatest axial linear dimension».

ment du stock d'ammonium dans l'eau. Ils sont remplacés par les organismes de classe I, puis reviennent début avril, pour une brève période, lors d'un enrichissement des eaux en nitrate (ce dernier provenant des fortes pluies de la fin mars).

La communauté phytoplanctonique et son rapport avec la mortalité de poissons

La mortalité a eu lieu les 9, 10 et 11 février et a touché principalement une espèce de filtreur : *Brevoortia tyrannus* (ou savelha) de la famille des Clupeidae. Ce poisson a présenté des signes évidents de mort causée par hémorragie interne. On peut donc éliminer l'hypothèse d'une mort par asphyxie qui aurait pu être le résultat d'une crise dystrophique classique, c'est-à-dire une brusque mort du phytoplancton suivie d'une désoxygénation des eaux et, dans certains cas, d'une production de sulfure toxique issue de la décomposition de la matière organique par sulfato-réduction. S'il en avait été ainsi, toutes les espèces sans discrimination auraient été atteintes. Bien que nous ne disposions pas de données d'oxygène pour les jours du 9 et du 10 février, celles du 11 montrent qu'il n'y a pas eu de désoxygénation les deux jours antérieurs. En fait, les eaux adjacentes aux sédiments ont atteint leur plus bas niveau d'oxygénation, quatre jours après la mortalité, lors de la disparition des Cyanophyceae, sans

toutefois parvenir à une désoxygénation complète (CARMOUZE *et al.*, 1994 a).

AZEVEDO et CARMOUZE (1994) ont vérifié la toxicité de *Synechocystis aquatilis* f. *salina* sur des souris blanches (Swiss) à l'époque de la mortalité. Certaines souches de *Synechocystis* sp. et *Synechococcus* sp. ont été décrites comme toxiques par CARMICHAEL et GORHAM (1981), LINCOLN et CARMICHAEL (1981) et MITSUI *et al.*, (1989). Leur toxicité se manifesterait principalement lors de leur phase de déclin, provoquée par un fort stress nutritionnel (carence en N). Comme nous venons de le voir, la population de *Synechocystis* a présenté de nets signes de déclin quinze jours avant la mortalité. Il est donc fort probable, comme le suggèrent AZEVEDO et CARMOUZE (1994), qu'elle ait commencé à produire des toxines hémolytiques à cette époque qui auraient fini par être fatales à *Brevoortia tyrannus*. Dans la propre région côtière de l'État de Rio de Janeiro, *Glenodinium trochoideum*, *Glenodinium* sp. (Dinophyceae) et *Anabaena spiroides* (Cyanophyceae) ont déjà été citées comme responsables d'événements de cette nature (OLIVEIRA *et al.*, 1955 et 1957 ; SOARES, 1964).

Les Cyanophyceae, responsables présumées de la mortalité de poissons, ont été les premières à subir le contrecoup de cet événement. Ces algues, entrées dans une phase de déclin par manque d'azote, n'ont pu se régénérer en présence des teneurs élevées d'ammonium provenant de la décomposition des poissons.

Elles avaient certainement atteint un affaiblissement physiologique tel qu'elles n'ont pu supporter les basses valeurs du pH des eaux qui, à cette occasion, sont tombées à 7,2-7,5 (fig. 8). Cet événement a conduit à une importante redistribution des éléments biogéniques qui provenaient de la décomposition successive des poissons et des algues bleu-vert (CARMOUZE *et al.*, 1994 b).

CONCLUSIONS

La lagune de la Barra, durant la période d'étude, s'est essentiellement comportée comme un système régénéré, caractérisé par sa limitation en N par rapport à P. Ce mode de fonctionnement n'a été interrompu qu'à deux occasions : d'abord par les importants apports de nutriments tant azotés que phosphorés provenant de la décomposition des poissons morts suivie de celle de Cyanophyceae, puis ensuite par l'enrichissement des eaux en nitrates au cours d'une période de fortes pluies. Le régime d'autorégénération s'est remis en place après l'épuisement des stocks en nutriments azotés (au bout de trois semaines dans le premier cas et deux semaines dans le second). Le régime d'autorégénération a certainement exercé un contrôle prépondérant sur la composition du phytoplancton en privilégiant les espèces de petite taille, adaptées à acquérir le nutriment azoté se trouvant en concentration basse ($< 1-2 \mu\text{moles.l}^{-1}$) et libéré régulièrement selon un rythme nyctéméral. Le caractère nettement autotrophe du système, qui, lors de la première moitié de la période d'étude, a conduit à des teneurs de CO_2 dissous dans les eaux très basses ($< 0,02-0,2 \mu\text{moles.l}^{-1}$), a probablement joué aussi en faveur du développement d'organismes de petite taille, plus spécialement ceux dotés d'un système d'acquisition active du CO_2 . Toutefois, parmi les espèces les mieux adaptées à ces circonstances, ce sont les Cyanophyceae qui parviennent à s'imposer de façon absolue lors d'une période prolongée de forte carence en azote.

L'évolution de la communauté phytoplanctonique jusqu'à la dominance absolue de Cyanophyceae peut être vue comme une mesure d'optimisation progressive de l'emploi de l'azote disponible dans le système. Malgré la carence en azote, les taux de production et de minéralisation de la matière organique se sont maintenus élevés jusqu'à la fin de la période de prémortalité, et ils n'ont d'ailleurs pas augmenté lors de l'entrée d'azote provenant de la décomposition des poissons (CARMOUZE *et al.*, 1994 b). En ce sens, la pénurie en azote n'est pas apparue comme un facteur limitant de l'activité biologique. Par contre, elle a agi sur l'organisation et le fonctionnement de l'écosystème.

Les Cyanophyceae restreignent fortement le développement du zooplancton lorsqu'elles sont dominantes (ARCIFA *et al.*, 1994). Par voie de conséquence, elles privilégient l'installation d'une chaîne trophique simplifiée. Le cycle de la matière organique finit par être contrôlé en grande partie par l'activité des micro-organismes photosynthétiques et hétérotrophes. Ce cycle s'est ouvert grâce à une entrée supplémentaire de nutriment venant de la mortalité de poissons. Il a permis, comme nous l'avons vu, le développement d'espèces phytoplanctoniques de plus grandes tailles et, par réaction en chaîne, celui des espèces des niveaux trophiques supérieurs (ARCIFA *et al.*, 1994). Ainsi, dans ce cas, la mortalité de poissons apparaît comme un processus régénérateur d'un milieu biologique plus complexe et diversifié.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Bias Farias et Carmen d'Élia Sampaio qui ont assuré une grande partie du travail de prélèvement, Sandra M. F. O. Azevedo pour ses suggestions sur la physiologie des algues et pour la bibliographie qu'elle nous a fournie, le département de Géochimie de l'université fédérale Fluminense qui a servi d'infrastructure de base pour la réalisation de ce travail et l'Orstom (Institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération) qui a financé les travaux de terrain.

RÉFÉRENCES

- ANDERSON (G.), GRANELLI (W.), STENSON (J.), 1988. — The influence of animals on phosphorous cycling in lake ecosystems. *Hydrobiologia*, 170 : 267-284.
- ARCIFA (M. S.), CASTILHO (M. S. M.), CARMOUZE (J.-P.), 1994. — Composition et évolution du zooplancton dans une lagune tropicale (Brésil) au cours d'une période marquée par une mortalité de poissons. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 251-263.
- AZEVEDO (S. M. F. O.), CARMOUZE (J.-P.), 1994. — Une mortalité de poissons dans une lagune tropicale (Brésil) durant une période de dominance de Cyanophyceae. Coïncidence ou conséquence? *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 265-272.
- BARROSO-VANACÔR (L.), PERRIN (P.), CARMOUZE (J.-P.), 1994. — Le système lagunaire de Maricá-Guarapina (Brésil) et ses modifications écologiques récentes d'origine anthropique. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 189-197.
- BEARDALL (J.), 1985. — « Occurrence and importance of HCO₃⁻ utilization in microscopic algae ». In Lucas (W. J.), Berry (J. A.), éd. : *Inorganic carbon uptake by aquatic photosynthetic organisms*, Baltimore, Amer. Soc. Physiologists, Waverly Press.
- BERNARDES (C. M. C.), 1952. — Tipos de clima do Estado do Rio de Janeiro. *Revta bras. Geogr.*, 14 : 57-80.
- CALJON (A.), 1983. — *Brackish-water phytoplankton of Flemish lowland*. The Hague, Dr. W. Junk Publ., 271 p.
- CANFIELD (D. E.), PHILIPS (E.), DUARTE (C. M.), 1988. — Factors influencing the abundance of blue-green algae in Florida lakes. *Journal Series Florida Agricultural Experimental Station*, 46 (7) : 1232-1237.
- CARMICHAEL (W. W.), éd., 1981. — *The water environment : Algal toxins and Health*, New York, Plenum Press, coll. Environ. Sci. Res., vol. 20, 492 p.
- CARMICHAEL (W. W.), GORHAM (P. R.), 1981. — « The mosaic nature of toxic blooms of cyanobacteria ». In Carmichael (W. W.), éd. : 161-172.
- CARMOUZE (J.-P.), FARIAS (B. M.), DOMINGOS (P.), 1994 a. — Évolution du métabolisme d'une lagune tropicale (Brésil) au cours d'une période marquée par une mortalité de poissons. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 199-215.
- CARMOUZE (J.-P.), ÉLIA SAMPAIO (C. D'), DOMINGOS (P.), 1994 b. — Évolution des stocks de matière organique et de nutriments dans une lagune tropicale (Brésil) au cours d'une période marquée par une mortalité de poissons. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 217-234.
- CARR (N. G.), 1988. — « Nitrogen reserves and dynamic reservoirs in cyanobacteria ». In Rogers (L. J.), Gallon (J. R.), éd. : *Biochemistry of the algae and cyanobacteria*, Oxford, Clarendon Press : 13-21.
- COMIN (F. A.), 1984. — Características físicas y químicas y fitoplancton de las lagunas costeras, Encañizada, Tancada y Buda (Delta del Ebro). *Oecologia aquatica*, 7 : 79-162.
- DOMINGOS (P.), 1991. — *Estrutura da comunidade fitoplanctônica e produção primária na laguna de Saquarema, RJ*. Niterói, Universidade Federal Fluminense, Dissertação de Mestrado, 156 p.
- DOMINGOS (P.), CARMOUZE (J.-P.), 1993. — Influences des intrusions de masses d'air polaires sur le phytoplancton et le métabolisme d'une lagune tropicale. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 26 (4) : 257-268.
- EDLER (L.), éd., 1979. — *Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea : phytoplankton and chlorophyll*. Paris, Unesco, Working Group 11, Baltic Marine Biologists, 38 p.
- FAHNSTIEL (G. L.), CARRICK (H. L.), 1991. — Physiological characteristics and food web dynamics of *Synechococcus*. *Limnol. Oceanogr.*, 36 (2) : 219-234.
- HUSZAR (V. L. M.), 1989. — Considerações sobre o fitoplâncton da Lagoa de Juturnaíba, Araruama, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Revta bras. Biol.*, 49 (1) : 107-123.
- HUSZAR (V. L. M.), SILVA (L. H. S.), 1992. — Comunidades fitoplanctônicas de quatro lagoas costeiras do Norte do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Acta Limnol. brasil.*, 4 : 291-314.
- HUSZAR (V. L. M.), SILVA (L. H. S.), ESTEVES (F. A.), 1990. — Estrutura das comunidades fitoplanctônicas de 18 lagoas da região do Baixo Rio Doce, Linhares, Espírito Santo. Brasil. *Revta bras. Biol.*, 50 (3) : 585-598.
- JACOBSON (B. A.), SIMONEN (P.), 1993. — Disturbance events affecting phytoplankton biomass, composition and species diversity in a shallow, eutrophic, temperate lakes. *Hydrobiologia*, 243 : 9-14.
- KANA (T. M.), FEIWEL (N. L.), FLYNN (L. C.), 1992. — Nitrogen starvation in marine *Synechococcus* strains : clonal differences in phycobiliprotein breakdown and energy coupling. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 88 : 75-82.

- KEATING (K. I.), 1978. — Blue-green algal inhibition of diatom growth/transition from mesotrophic community structure. *Science*, 199 (3) : 971-973.
- KJERFVE (B.), KNOPPERS (B.), MOREIRA, (P. F.), TURCO (B. J.), 1990. — Hydrological regimes in Lagoa de Guarapina, a shallow Brazilian coastal lagoon. *Acta limnol. brasil.*, 3 : 351-549.
- KNOPPERS (B.), MOREIRA (P. F.), 1990. — Material em suspensão e sucessão fitoplanctônica na lagoa de Guarapina, R. J. *Acta limnol. brasil.*, 3 : 291-318.
- KNOPPERS (B.), KJERFVE (B.), CARMOUZE (J.-P.), 1991. — Trophic state and water turn-over time in six choked lagoons in Brazil. *Biogeochemistry*, 14 : 129-166.
- KOMÁREK (J.), 1976. — Taxonomic review of the genera *Synechocystis*, Saux, 1892. *Synechococcus* Næg. 1849, and *Cyanothece* gen. nov. (Cyanophyceae). *Arch. Hydrobiol.*, 118 : 119-179.
- KOMÁREK (J.), 1983. — *Das phytoplankton des Süßwassers*. Stuttgart, E. Schweizerbartsche verlagsbuchhandlung, vol. 7., 1^{re} partie, 1044 p.
- LEWIS (W. M.), 1986. — Phytoplankton succession in Lake Valencia, Venezuela. *Hydrobiologia*, 138 : 189-203.
- LINCOLN (E. P.), CARMICHAEL (W. W.), 1981. — « Preliminary tests of toxicity of *Synechocystis* SP. grown on wastewater medium ». In Carmichael (W. W.), éd. : 223-230.
- LUND (J. W. G.), KIPPLING (C.), LECREN (E. D.), 1958. — The inverted microscope method of estimating algal number and the statistical basis of estimating by counting. *Hydrobiologia*, 11 : 143-170.
- MCQUEEN (D. J.), LEAN (D. R. S.), 1987. — Influence of water temperature and nitrogen to phosphorous ratios on the dominance of blue-green algae in Lake St. George, Ontario. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.*, 44 : 598-604.
- MARGALEF (R.), 1969. — « Comunidades planctónicas en lagunas litorales ». In : *Lagunas costeiras*, Mem. Simp. Intern. Lagunas Costeiras, Mexico D. F., Unan-Unesco : 545-562.
- MENEZES (M.), DOMINGOS (P.), 1994. — La flore planctonique d'une lagune tropicale (Brésil). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27 (3) : 273-297.
- MITSUI (A.), ROSNER (D.), GOODMAN (A.), REYES-VASQUEZ (G.), 1989. — « Hemolytic toxins in the marine Cyanobacterium *Synechococcus* sp. ». In Okaichi (O.), Anderson (D. M.), Nemoto (T.), éd. : *Red tides Biology, environmental science and toxicology*, New York, Elsevier Science Publ. Co. : 367-370.
- NAGI-TOTH (F.), 1987. — Notes on the pleomorphism of *Scenedesmus intermedius* Chod. *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. 68 (3-4) : 325-342.
- NORRIS (J. S.), KHOLER (P. O.), 1976. — Blue-green algae : their excretion of non-selective chelators enables them to dominate other algae. *Science*, 192 : 900-902.
- ODERBRECHT (C.), SELLIGER (U.), COUTINHO (R.), TORGAN (L.), 1987. — « Florações de *Microcystis* (Cyanobacteria) na lagoa dos Patos, RS ». In : *Simpósio sobre Ecossistemas da Costa Sul e Sudeste Brasileira*, São Paulo, Publicações ACIESP, 554 (2) : 280-287.
- OLIVEIRA (L. P. H.), NASCIMENTO (R. K. L.), KRAU (L.), MIRANDA (A. S. A.), 1955. — Observações biogeográficas e hidrobiológicas sobre a lagoa de Maricá, Rio de Janeiro. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 53 (2-4) : 171-227.
- OLIVEIRA (L. P. H.), NASCIMENTO (R. K. L.), MIRANDA (A. S. A.), 1957. — Observações hidrológicas e mortalidade de peixes na lagoa Rodrigo de Freitas. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 55 (2) : 211-271.
- PANKOW (H.), 1979. — *Ostsee-Algenflora*. Jena, Gustav Fisher, 648 p.
- PICK (F. R.), LEAN (D. R. S.), 1987. — The role of macronutrients (C, N, P) in controlling cyanobacterial dominance in temperate lakes. *N. Z. J. Marine & Freshwater Res.*, 21 : 425-434.
- RAI (H.), JACOBSEN (T. R.), 1990. — Phosphate (31P) uptake capabilities of natural picoplankton and ultraplankton communities in lakes of differing degrees of eutrophication. *Arch. Hydrobiol.*, 118 (4) : 421-435.
- RAVEN (J. A.), JOHNSTON (A. M.), 1991. — Mechanisms of inorganic-carbon acquisition in marine phytoplankton and their implications for the use of other resources. *Limnol. Oceanogr.*, 36 (8) : 1701-17113.
- REYNOLDS (C. S.), 1984. — *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge, Cambridge University Press. 384 p.
- ROBARTS (R. D.), ZOHARY (T.), 1987. — Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria. *N. Z. J. Marine & Freshwater Res.*, 21 : 391-399.
- SAKASHAUG (G.), HOLM-HANSEN (O.), 1977. — Chemical composition of *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve and *Pavlova (Monochrysis) lutheri* (Droop) Green as a function of nitrate, phosphate and iron-limited growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 29 : 1-34.
- SCHINDLER (D. W.), 1977. — Evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, 179 : 382-384.
- SHANNON (C. E.), WEAVER (W.), 1963. — *The mathematical theory of communication*. Urbana, Illinois University Press, 177 p.
- SHAPIRO (J.), 1990. — Currents beliefs regarding dominance by blue-greens : the case for the importance of CO₂ and pH. *Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 24 (1) : 38-54.
- SHUTTER (B. J.), 1978. — Size dependence of phosphorous and nitrogen subsistence quotas in unicellular microorganisms. *Limnol. Oceanogr.*, 27 : 1248-1255.
- SMETACEK (V.), 1975. — *Die Sukzession des Phytoplankton in der Westlichen Kieler Buchl*. Kiel, univ. Kiel, 152 p.

- SMITH (V. H.), 1986. — Predicting the proportion of blue-green algae in lake phytoplankton. *Can. J. Fish. Aquatic Sci.*, 43 : 148-153.
- SOARES (L. O.), 1964. — *Florescimento de "Red Water" em consequência da poluição*. Bogotá, AIDIS, IX Congresso da Associação Interamericana de Engenharia Sanitaria, 14 p.
- SOMMER (U.), 1989 a. — «The role of competition for resources in phytoplankton succession». In Sommer (U.), éd. : *Plankton ecology; succession in plankton communities*, Berlin, Springer-Verlag : 57-106.
- SOMMER (U.), 1989 b. — Nutrient status and nutrients competition of phytoplankton in a shallow, hypereutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.*, 34 (7) : 1162-1173.
- STOCKNER (J. G.), HYATT (K. D.), 1984. — Lake fertilization : state of the art after 7 years of application. *Can. Tech. Rpt. Fish. Ag. Sci.*, 1324, 37 p.
- STRATHMANN (R. R.), 1967. — Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 411-418.
- TURPIN (D. H.), 1988. — «Physiological mechanisms in phytoplankton resource competition». In Sandgren (C. D.), éd. : *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*, Cambridge, Cambridge University Press : 316-368.
- UHELINGER (V.), 1964. — Étude statistique des méthodes de dénombrement planctonique. *Arch. Sci.*, 17 (2) : 121-223.
- UTERMÖHL (H.), 1958. — Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mill. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 9 : 1-38.
- ZEVENBOOM (W.), MUR (L. R.), 1982. — N₂-fixing cyanobacteria : why they do not become dominant in Dutch hypertrophic lakes. *Hydrobiol. Bull.*, 16 (2-3) : 289-290.