

LE PHYTOPLANCTON DES ENVIRONS DE NOSY-BE (MADAGASCAR) ET SES VARIATIONS AU COURS DE 1965 (1)

PAR

Michel ANGOT (2)

RÉSUMÉ

Trois stations situées autour de Nosy-Be (Madagascar) dans la zone littorale tropicale ont été échantillonnées tous les mois pendant l'année 1965. La liste du phytoplancton observé est donnée. Les variations annuelles des nombres de cellules permettent de définir des espèces caractéristiques selon leur localisation géographique (espèces océaniques, cosmopolites ou néritiques) ou selon les caractéristiques de l'eau de mer (espèces d'eaux chaudes et dessalées ou moins chaudes et plus salées). Une étude est faite des variations de taille par espèce au cours de l'année. Enfin, les variations de l'indice de diversité en 1965 confirment les données de MARCALEF qui les relie à la plus ou moins grande stabilité du milieu.

SUMMARY

Three stations situated around Nosy-Be (Madagascar) in the tropical littoral area were sampled every month during 1965. The list of the observed phytoplankton is given. The annual variations of the cell numbers show that some species are characteristics either by their geographical localisation (oceanic, cosmopolit or neritic species) or by the sea water properties (not very salted and warm waters or salted and less warm waters). The study of the size variations is made for every important species during 1965. The variations of the specific diversity index during 1965 confirm the data given by MARCALEF where diversity index and stability of the environment are connected.

I. INTRODUCTION

Le phytoplancton de la région de Nosy-Be n'a pas fait l'objet d'étude détaillée jusqu'en 1963. Dès cette

époque, et en même temps que le Centre ORSTOM de Nosy-Be commençait ce type de recherches, SOURNIA a effectué une étude limitée à la baie d'Ambanoro à proximité immédiate du Centre (SOURNIA, 1965 a, 1965 b). Les résultats ci-dessous complètent les renseignements de cet auteur en les élargissant à une zone maritime plus étalée. Les prélèvements ont en effet été effectués aux trois stations, dénommées 1,11 et 12 (voir la carte de la figure 1). Ils ont tous été obtenus de décembre 1964 à décembre 1965.

II. LISTE DES ESPÈCES

PHYTOPLANCTONIQUES

Pour les Diatomées, la classification retenue est celle de HENDEY (1937) déjà adoptée, après quelques modifications, par CROSBY et WOOD (1958, 1959). SCHUTT (1896) avait divisé les Diatomées en deux grands groupes, les *Centricae* et les *Pennatae*, selon qu'elles avaient, ou non, une symétrie radiale. HENDEY a montré qu'il existe trop d'exceptions pour s'adapter à ce plan et que l'étymologie même des deux termes choisis peut conduire à des erreurs. Il est cependant certain que les divisions de SCHUTT sont intéressantes sur le plan écologique, la plupart des formes planctoniques étant les diatomées Centriques, et la plupart des formes benthiques et épontiques se classant parmi les Pennées. Les avantages taxonomiques de la classification de HENDEY sont cependant trop importants pour ne pas se plier aux groupements définis par ce dernier auteur. Toutefois, et en accord avec CROSBY et WOOD, il ne paraît pas très justifié de multiplier les sous-familles où n'entrent fréquemment qu'un seul genre; l'argument principal est que nous ignorons encore si une classification basée sur les caractéristiques et les ornementsations des frustules possède une réelle signification phylogénétique ainsi que l'a précisé BOYER (1916). La classification que nous avons finalement adoptée est donc celle de HENDEY (1937) en restant au niveau des familles, sans aucune mention de sous-famille.

(1) Ce texte est extrait de la thèse de doctorat d'Etat de l'auteur soutenue à Paris le 23 novembre 1967.

(2) Océanographe biologiste de l'ORSTOM, centre ORSTOM de Nosy-Be, Madagascar.

O. R. S. T. O. M. 6*

9 SEP. 1971 Collection de Référence

n° 4963

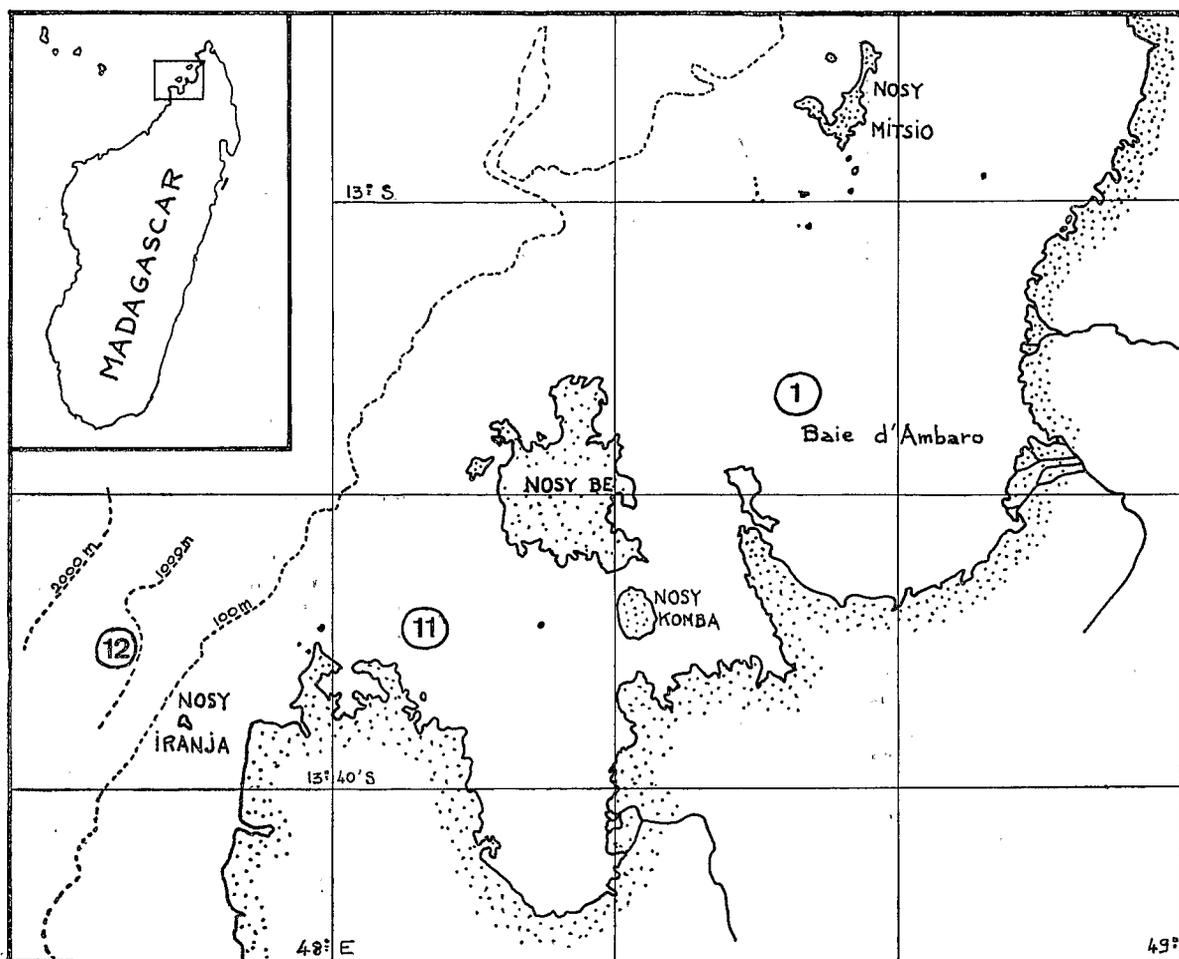


FIGURE I

Localisation géographique des trois stations de récoltes.

Pour les Péridiniens, nous avons suivi la taxonomie de WOOD (1954) qui, en accord avec PAULSEN (1949), s'est basé sur celle de LEBOUR (1925) après de très légères modifications. Il paraît utile d'insister ici sur une remarque de WOOD (1954). Cet auteur discute du concept de l'espèce chez les Dinoflagellés (et il en est de même en ce qui concerne les Diatomées) et précise qu'il est impossible d'aboutir à une classification basée sur la phylogénèse au sens linnéen du terme puisqu'on ne connaît pas de processus sexuel à l'intérieur de ce groupe. Déjà PAULSEN (1949) disait : «... Comme les Dinoflagellés sont asexués (autant qu'on le sache, cf. note), on ne peut pas parler d'espèces. Dans ces conditions, on peut poser cette question : quelles déviations par rapport à la forme principale

sont simplement phénotypiques et lesquelles sont génotypiques ? En d'autres termes, est-ce que les formes et les variétés sont les résultats directs d'influence du milieu extérieur, ou est-ce qu'elles sont dues à un changement génétique au sein de l'organisme, peut-être provoqué par des influences extérieures, mais conduisant à des formes maintenant constantes et ainsi devenues de nouveaux types ? ». De plus, certains Dinoflagellés sont décrits à partir de un ou quelques spécimens seulement, la tendance étant à créer des espèces sur de simples différences morphologiques dont on ne connaît pas la valeur réelle. SOURNIA (1966) a montré, par exemple, que le genre *Ceratium* présente fréquemment des variations morphologiques continues qui sont en relation avec la température du milieu. Dans ces conditions, la classification actuelle ne peut certainement pas être considérée comme phylogénétiquement sûre. Celle que nous avons retenue divise les Dinoflagellés en deux ordres : les *Adiniferidea* (aucun représentant n'a été observé par nous autour de Nosy-Be) et les *Deniferidea* (qui groupe toutes les espèces rencontrées).

Depuis lors, la reproduction sexuée de certains Dinoflagellés est connue, mais elle n'a été observée que chez un petit nombre d'espèces.

**DIATOMÉES : CLASSE DES BACILLARIO-
PHYCEAE, ORDRE DES BACILLARIALES****A. Sous-ordre des DISCINEAE****1^o Famille des COSCINODISCACEAE :**

- Melosira sulcata* : (EHRENBERG) Kütz, 1844.
Stephanopyxis sp.
Stephanopyxis palmeriana (GREVILLE) GRUNOW, 1884.
Skeletonema costatum (GREVILLE) CLEVE, 1878.
Thalassiosira sp.
Thalassiosira bioculata (GRUNOW), 1903.
Lauderia sp.
Lauderia annulata CLEVE, 1873.
Schroederella delicatula (PERAGALLO) Pavillard, 1913.
Ethmodiscus gazellae (JANISCH) Hustedt, 1928.
Coscinodiscus sp.
Planktoniella sol (WALLICH) Schütt, 1893.
- 2^o Famille des ACTINODISCACEAE :**
Actinoptychus sp.
Actinoptychus splendens (SHADBOLT) Ralfs, 1861.

B. Sous-ordre des AULISCINEAE**1^o Famille des AULISCACEAE :**

- Asterolampra marylandica* EHRENBERG, 1884.
Asteromphalus sp.
Asteromphalus heptactis (BRÉBISSON) Ralfs, 1861.
Asteromphalus flabellatus BRÉBISSON, 1857.

2^o Famille des BIDDULPHIACEAE :

- Cerataulina bergonii* H. PERAGALLO, 1892.
Biddulphia sinensis GREVILLE, 1866.
Biddulphia aurita (LYNDBYE) Brébisson, 1838.
Triceratium sp.
Hemiaulus hauchii GRUNOW, 1880.
Hemiaulus sinensis GREVILLE, 1865.
Hemiaulus indicus KARSTEN, 1907.
Hemiaulus membranaceus CLEVE, 1873.
Bellerochea malleus (BRIGHTWELL) Van Heurck, 1885.
Ditylum brightwellii (WEST) GRUNOW, 1885.
Ditylum sol (GRUNOW) De Toni, 1894.
Eucampia zodiacus EHRENBERG, 1839.
Eucampia cornuta (CLEVE) GRUNOW, 1880.
Eucampia groenlandica CLEVE, 1896.
Climacodium frauenfeldianum GRUNOW, 1868.
Streptotheca tamesis SHRUBSOLE, 1890.
Hemidiscus jardmanianus (GREVILLE) Mann, 1907.

3^o Famille des CHAETOCERACEAE :

- Chaetoceros* sp.
Chaetoceros atlanticum CLEVE, 1873.

Chaetoceros atlanticum var. *neapolitana* (SCHRÖDER) Hustedt, 1930.

Chaetoceros atlanticum var. *skeleton* (SCHÜTT) Hustedt, 1930.

Chaetoceros tetrastichon CLEVE, 1897.

Chaetoceros coarctatum LAUDER, 1864.

Chaetoceros peruvianum BRIGHTWELL, 1856.

Chaetoceros peruvianum var. *robusta* (CLEVE) Hustedt, 1920.

Chaetoceros pendulum KARSTEN, 1905.

Chaetoceros delicatulum OSTENFELD, 1901.

Chaetoceros lorenzianum GRUNOW, 1863.

Chaetoceros teres CLEVE, 1896.

Chaetoceros lauderi RALFS, 1864.

Chaetoceros compressum LAUDER, 1864.

Chaetoceros didymum EHRENBERG, 1845.

Chaetoceros didymum var. *protuberans* SCHÜTT, 1901.

Chaetoceros didymum var. *anglica* GRUNOW, 1883.

Chaetoceros affine LAUDER, 1864.

Chaetoceros affine var. *circinalis* (MEUNIER) Hustedt, 1930.

Chaetoceros lacinosum SCHÜTT, 1895.

Chaetoceros breve SCHÜTT, 1895.

Chaetoceros diversum CLEVE, 1873.

Chaetoceros laevis LEUDUGER-FORTMOREL, 1892.

Chaetoceros messanensis, CASTRACANE, 1875.

Chaetoceros pseudocurvisetum MANGIN, 1910.

Chaetoceros curvisetum, CLEVE, 1889.

Chaetoceros tortissimum GRAN, 1900.

C. Sous-ordre des SOLENIINEAE**1^o Famille des BACTERIASTRACEAE :**

- Bacteriastrum* sp.
Bacteriastrum delicatulum CLEVE, 1897.
Bacteriastrum hyalinum (CASTRACANE) Ikari, 1927
Bacteriastrum varians LAUDER, 1864.
Bacteriastrum elongatum CLEVE, 1897.
Bacteriastrum biconicum PAVILLARD, 1916.
Bacteriastrum comosum PAVILLARD, 1916.

2^o Famille des RHIZOSOLENIACEAE :

- Rhizosolenia* sp.
Rhizosolenia fragilissima BERGON, 1903.
Rhizosolenia cylindrus CLEVE, 1897.
Rhizosolenia curvatulus WOOD, 1959.
Rhizosolenia bergonii PERAGALLO, 1892.
Rhizosolenia stolterfothii PERAGALLO, 1888.
Rhizosolenia robusta (NORMAN) Ralfs, 1861.
Rhizosolenia imbricata BRIGHTWELL, 1858.
Rhizosolenia imbricata var. *shrubssolei* (CLEVE) Schröder, 1906.
Rhizosolenia styliiformis BRIGHTWELL, 1858.
Rhizosolenia styliiformis var. *longispina* HUSTEDT, 1914.

Rhizosolenia hyalina OSTENFELD et SCHMIDT, 1901.

Rhizosolenia setigera BRIGHTWELL, 1858.

Rhizosolenia pungens CLEVE, 1937.

Rhizosolenia hebetata (BAILEY) GRAN, 1904.

Rhizosolenia hebetata f. *semispina* (HENSEN) GRAN, 1904.

Rhizosolenia calcar avis SCHULTZE, 1858.

Rhizosolenia cochlea LEUDUGER - FORTMOREL, 1893.

Rhizosolenia alata BRIGHTWELL, 1858.

Rhizosolenia alata f. *gracillima* (CLEVE) GRUNOW, 1880.

Rhizosolenia alata f. *indica* (H. PERAGALLO) OSTENFELD, 1901.

Rhizosolenia squamosa KARSTEN, 1907.

Guinardia flaccida (CASTRACANE) PERAGALLO, 1892.

3° Famille des LEPTOCYLINDRACEAE :

Leptocylindrus sp.

Leptocylindrus minimus GRAN, 1915.

Leptocylindrus danicus CLEVE, 1889.

Dactyliosolen antarcticus CASTRACANE, 1896.

4° Famille des CORETHRONACEAE :

Corethron hystrix HENSEN, 1887.

Corethron criophilum CASTRACANE, 1886.

D. Sous-ordre des ARAPHIDINEAE

1° Famille des FRAGILARIACEAE :

Thalassiothrix sp.

Thalassiothrix longissima CLEVE et GRUNOW, 1880.

Thalassiothrix frauenfeldii GRUNOW, 1880.

Thalassiothrix delicatula CUPP, 1943.

Thalassionema nitzchioides (GRUNOW) HUSTEDT, 1932.

Asterionella sp.

Asterionella notata GRUNOW, 1881.

Grammatophora sp.

Licmophora sp.

Climacosphenia moniligera EHRENBERG, 1843.

Striatella unipunctata (LYNGBYE) AGARDH, 1830.

E. Sous-ordre des BIRAPHIDINEAE

1° Famille des NAVICULACEAE :

Navicula sp.

Pleurosigma sp.

Pleurosigma elongatum Wm. SMITH, 1853.

Pleurosigma angulatum (QUECKETT) Wm. SMITH, 1853.

Pleurosigma directum (GRUNOW) CLEVE et GRUNOW, 1880.

Tropidoneis lepidoptera (GREGORY) CLEVE, 1894.

2° Famille des CYMBELLACEAE :

Amphora sp.

3° Famille des BACILLARIACEAE :

Nitzschia sp.

Nitzschia closterium (EHRENBERG) SMITH, 1853.

Nitzschia longissima (BRÉBISSON) RALFS, 1861.

Nitzschia seriata CLEVE, 1883.

Nitzschia paradoxa (GMELIN) GRUNOW, 1880.

F. Sous-ordre des SURIRELLINEAE

1° Famille des SURIRELLACEAE :

Surirella sp.

Surirella fluminensis GRUNOW, 1862.

Surirella reniformis GRUNOW, 1908.

Campylodiscus sp.

G. Note : Cette liste de Diatomées n'a pas la prétention d'être exhaustive. Nous avons toujours observé, dans nos échantillons, des espèces qui n'ont pu être déterminées. Le nombre de celle-ci reste cependant fort réduit.

PERIDINIENS : CLASSE DES DINOPHYCEAE

SOUS-CLASSE DES DINOPHYCIDEAE

Ordre des DINOPHYSALES

1° Famille des DINOPHYSIACEAE :

Phalacroma sp.

Phalacroma rapa STEIN, 1883.

Phalacroma doryphorum STEIN, 1883.

Dinophysis sphaerica (STEIN) KOFOID et SKOGSBERG, 1928.

Dinophysis caudata SAVILLE-KENT, 1881.

Dinophysis miles CLEVE, 1900.

Dinophysis schuettii MURRAY et WHITTING, 1899.

Amphisolenia sp.

Ornithocercus sp.

Ornithocercus magnificus STEIN, 1895.

Ordre des PÉRIDINIALES

1° Famille des GLENODINIACEAE :

Gymnodinium sp.

Gyrodinium sp.

Pyrophacus horologicum var. *steinii* SCHILLER, 1937.

2° Famille des PERIDINIACEAE :

Peridiniopsis sp.

Peridinium sp.

Peridinium granii OSTENFELD, 1906.

Peridinium sphaericum OKAMURA, 1912.

Peridinium crassipes KOFOID, 1907.

Peridinium grande KOFOID, 1907.
Peridinium depressum BAILEY, 1885.
Goniaulax sp.
Goniaulax kofoidi PAVILLARD, 1909.

3^o Famille des CERATIACEAE :

Ceratium sp.
Ceratium candelabrum (EHRENBERG) Stein, 1883.
Ceratium furca (Ehrenberg) CLAPARÈDE et LACHMANN, 1859.
Ceratium pentagonum GOURRET, 1883.
Ceratium lineatum (EHRENBERG) Cleve, 1899.
Ceratium setaceum JÖRGENSEN, 1911.
Ceratium kofoidii JÖRGENSEN, 1911.
Ceratium inflatum (KOFOID) Jørgensen, 1911.
Ceratium fusus (EHRENBERG) Dujardin, 1841.
Ceratium extensum (GOURRET) Cleve, 1901.
Ceratium dens OSTENFELD et SCHMIDT, 1901.
Ceratium tripos (MÜLLER) Nitzsch, 1817.
Ceratium contortum (GOURRET) Cleve, 1900.
Ceratium concilians JÖRGENSEN, 1920.
Ceratium gibberum GOURRET, 1883.
Ceratium declinatum KARSTEN, 1907.
Ceratium azoricum CLEVE, 1900.
Ceratium limulus GOURRET, 1883.
Ceratium massiliense (GOURRET) Jørgensen, 1911.
Ceratium trichoceros (EHRENBERG) Kofoid, 1908.
Goniodoma sp.
Ceratocorys horrida STEIN, 1883.
Oxytoxum sp.
Oxytoxum scolopax STEIN, 1883.
Podolampas sp.
Podolampas bipes STEIN, 1883.
Podolampas palmipes STEIN, 1883.

Ordre des DINOCOCCALES

Pyrocystis sp.
Pyrocystis robusta KOFOID, 1907.

SILICOFLAGELLES

Dictyocha sp.
Dictyocha fibula EHRENBERG, 1839.

CYANOPHYCÉES

Trichodesmium thiebautii (GOMONT), 1890.
Richelia intracellularis SCHMIDT, 1901.

Cette dernière espèce a été rencontrée, au cours de nos observations, chez les hôtes suivants :

Rhizosolenia hebetata var. *semispina* : 1 filament à une extrémité de la cellule.

Rhizosolenia styliformis var. *longispina* : 2 filaments à une extrémité de la cellule.

Rhizosolenia cylindrus : 2 filaments à chacune des extrémités de la cellule.

Rhizosolenia styliformis : plus de 2 filaments dans chaque cellule.

Rhizosolenia hyalina : de nombreux filaments dans chaque cellule.

Précisons que chacun de ces hôtes était toujours habité par un ou des filaments de *Richelia*, sans exception.

Un simple examen de cette liste montre qu'il existe un profond mélange d'espèces pélagiques et benthiques (ou épontiques) d'une part, océaniques et néritiques d'autre part. Ceci découle évidemment de la localisation de nos stations d'échantillonnage, dont deux sont situées au-dessus du plateau continental par des profondeurs voisines de 30 mètres et dont la troisième est placée au-dessus d'une colonne d'eau profonde de près de 1 500 mètres mais distante de 8 milles marins seulement de la bordure supérieure du talus continental. En particulier dans le premier cas, les espèces benthiques rencontrées risquent d'avoir été placées temporairement en suspension dans l'eau, en accord avec GRONTVED (1962)).

Par ailleurs, on constate que d'assez nombreuses espèces réputées d'eaux froides vivent aux environs de Nosy-Be dans un milieu incontestablement tropical. Il est ainsi mis en évidence un cosmopolitisme des espèces beaucoup plus large qu'il n'est généralement admis et il est probable que cette caractéristique apparaîtra de plus en plus nettement au fur et à mesure que les études phytoplanktoniques seront étendues à toutes les mers du globe.

III. VARIATIONS DU NOMBRE DES CELLULES

A. ESPÈCES PRINCIPALES

Parmi toutes les espèces, certaines doivent être considérées comme principales en raison de leur abondance ou de leur fréquence.

Un premier groupe comprend des espèces toujours, ou presque toujours, présentes et abondantes. Ce sont :

Skeletonema costatum.
Chaetoceros compressum.
Chaetoceros affine.
Chaetoceros lacinosum.
Bacteriastrium delicatulum.
Rhizosolenia fragilissima.
Rhizosolenia stolterfothii.
Rhizosolenia setigera.
Rhizosolenia alata f. *gracillima*.
Leptocylindrus minimus.
Thalassiothrix frauenfeldii.
Nitzschia longissima.
Nitzschia seriata.
Trichodesmium thiebautii.

Mise à part la cyanophycée en fin de liste, tous les autres organismes sont des Diatomées. Il faut cependant noter que, parmi les espèces non déterminées, celles du genre *Peridinium* ont autant d'importance en nombre que celle du genre *Chaetoceros*. Il n'en reste pas moins que l'une des caractéristiques de ce plancton est la dominance des Diatomées sur tous les autres composants de la population échantillonnée. Ceci paraît s'opposer à ce qu'il est considéré comme classique dans un phytoplancton tropical ; on ne doit cependant pas perdre de vue que nos stations d'étude sont toutes assez proches du littoral pour que le plancton soit avant tout néritique. C'est ainsi que, dans la liste ci-dessus, seul *Bacteriastrum delicatulum* est une espèce réputée franchement océanique ; tous les autres organismes sont néritiques, soit de manière permanente (comme *Skeletonema costatum* et *Nitzschia seriata*), soit de manière sporadique (tel *Rhizosolenia alata f. gracillima*).

Un deuxième groupe de plantes comprend des espèces qui sont encore fréquentes, ou même très fréquentes, mais dont l'abondance est nettement moindre que celle des constituants précédemment cités. Ce sont :

Schroederella delicatula.
Cerataulina bergonii.
Hemiaulus hauckii.
Hemiaulus sinensis.
Eucampia cornuta.
Chaetoceros atlanticum.
Chaetoceros peruvianum.
Chaetoceros lorenzianum.
Chaetoceros diversum.
Bacteriastrum hyalinum.
Bacteriastrum comosum.
Rhizosolenia imbricata var. *shrubsolei*.
Corethron hystrix.
Thalassiothrix longissima.
Thalassiothrix delicatula.
Thalassionema nitzschioides.
Pleurosigma directum.
Gyrodinium sp.
Ceratium furca.
Ceratium lineatum.
Ceratium fusus.
Ceratium trichoceros.

Cette deuxième liste comprend, elle aussi, fort peu de Péridiniens et une très large majorité de Diatomées. Elle diffère cependant de la précédente par un assez grand nombre d'espèces océaniques : presque la moitié du total. Bien que relativement peu abondantes, les espèces océaniques sont donc encore fréquentes dans notre plancton.

B. VARIATIONS DE CHACUNE DES ESPÈCES PRINCIPALES

a. Espèces fréquentes et abondantes

1° *A la station 12*, soit la station la plus au large des côtes, on peut distinguer trois ensembles. Le premier comprend :

Rhizosolenia fragilissima, *R. alata f. gracillima*, *Peridinium* sp. et *Thrichodesmium thiebautii*. Leurs variations d'abondance sont simples avec un maximum en janvier et un minimum d'août à octobre. Ce sont les seules espèces qu'on rencontre presque toujours et qui peuvent donc être définies comme les plus océaniques.

Le deuxième ensemble groupe : *Chaetoceros* sp., *Bacteriastrum delicatulum*, *Rhizosolenia stolterfothii*, *R. setigera*, *Leptocylindrus minimum*, *Thalassiothrix frauenfeldii*, *Nitzschia longissima* et *N. seriata*. En plus des variations identiques à celles du premier groupe, il existe un maximum secondaire en juin. L'abondance de chacune de ces espèces est toujours moindre que celle des espèces du groupe précédent. Elles sont donc plus néritiques que celles citées plus haut.

Le troisième groupe enfin, représenté par *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros compressum*, *C. affine* et *C. lacinosum* se caractérise par une présence seulement sporadique à la station 12 : en décembre-janvier d'une part (et là avec leur maximum d'abondance) et en juin d'autre part. Ces espèces sont donc toutes néritiques et n'apparaissent à cette station qu'occasionnellement grâce en particulier aux abondantes pluies de la saison chaude qui drainent au large des eaux aux caractéristiques en partie littorales.

2° *A la station 11*, qui se trouve déjà sur le plateau continental, on peut distinguer quatre groupes. Le premier comprend *Skeletonema costatum*, *Rhizosolenia stolterfothii* sp. et *Thrichodesmium thiebautii* ; le maximum d'abondance se trouve en février et le minimum en septembre.

Le deuxième est formé par *Chaetoceros compressum*, *Rhizosolenia fragilissima* et *Thalassiothrix frauenfeldii* ; l'allure des variations est à peu près l'inverse de celle du groupe précédent avec un minimum d'abondance en février et un maximum en novembre. Si les premières espèces citées réagissent favorablement à une dessalure de l'eau et à une température élevée, les secondes ou contraire sont les plus florissantes au moment où l'eau est la plus salée et la plus froide.

Un troisième groupe s'apparente au premier mais possède un maximum secondaire en juillet. Il comprend : *Chaetoceros* sp., *C. lacinosum*, *C. affine*, *Bacteriastrum delicatulum*, *Rhizosolenia alata f. gracillima* et *Leptocylindrus minimus*. On retrouve ici le second maximum situé au début de la saison fraîche et déjà apparent dans l'étude de la station 12.

Cependant, le maximum absolu se trouvant au cœur de la saison chaude et humide, on peut dire que ces espèces s'accommodent au mieux d'une salinité basse et d'une température élevée.

Enfin, il faut mettre à part les deux *Nitzschia* (*N. longissima* et *N. seriata*) qui possèdent deux maximums d'abondance, l'un en mars-avril et le second en octobre-novembre, c'est-à-dire à la fin de chacune des deux saisons hydrologiques à savoir, une saison estivale chaude à faible salinité de décembre à mai et une saison hivernale froide à forte salinité de juin à novembre (ANGOT, 1965 a). On peut penser que ces deux espèces se sont alors acclimatées pleinement au milieu habité et qu'elles réagissent alors par un rythme de multiplication accru.

Rappelons encore que, à la station 11, les prélèvements ont eu lieu deux fois, la première à 6 heures et la seconde à 12 heures le même jour. On peut remarquer que le nombre d'individus dans chaque espèce est resté à peu près le même lors des deux prélèvements sauf pour *Skeletonema costatum* et *Bacteriastrum delicatulum* où l'échantillonnage de midi a presque toujours été plus riche que celui de 6 heures.

3° A la station 1, située à l'intérieur d'une baie très franchement littorale, on distingue encore des ensembles.

Le premier comprend d'abord *Skeletonema costatum* qui se caractérise toujours par une variation très simple avec un maximum en février et un minimum en août-septembre. L'espèce se révèle donc bien comme très néritique avec une prédilection pour l'eau chaude et dessalée. Les espèces évoluant de manière identique sont les *Peridinium sp.* et *Trichodesmium thiebautii*. Cependant, nous avons vu que ces deux espèces étaient bien représentées dans le plancton océanique présent à la station 12. Leur variation parallèle à celle de *Skeletonema costatum* à la station 1 indique deux faits : elles sont sensibles aux variations de salinité et de température, réagissant favorablement à une baisse de la première et à une hausse de la dernière ; elles sont cosmopolites dans leur habitat, étant aussi bien océaniques que néritiques.

Le deuxième ensemble groupe *Chaetoceros compressum* et *Thalassiothrix frauenfeldii*. La variation est inverse de celle de l'espèce précédente avec un maximum en octobre et un minimum en décembre-janvier. Quoique vivant près du littoral, ces organismes sont donc mal adaptés aux conséquences de la saison chaude et humide qui provoque une nette diminution de leur nombre.

Se rattachant au premier ensemble, on rencontre un nombre assez considérable d'espèces dont l'évolution avec le temps diffère quelque peu du schéma simple de *Skeletonema costatum*. Pour *Rhizosolenia fragilissima* et *R. stolterfothii* : la diminution d'août et septembre est à peine marquée si bien que ces espèces paraissent présentes en nombre à peu

près constant tout au long de l'année. Pour *Chaetoceros sp.*, *C. affine*, *C. lacinosum*, *Bacteriastrum delicatulum* et *Nitzschia seriata* : il existe, par rapport au type d'évolution ci-dessus, une soudaine et temporaire diminution du nombre en juin. Pour *Rhizosolenia setigera*, *R. alata f. gracillima* et *Nitzschia longissima* : l'évolution reste identique à celle de *Skeletonema costatum* avec un second minimum en décembre-janvier.

Se rattachant enfin au deuxième ensemble, on trouve *Leptocylindrus minimus* qui possède, par rapport à la variation de *Chaetoceros compressum*, un second maximum en janvier.

b. Espèces fréquentes mais peu abondantes

Les algues fréquentes mais relativement peu abondantes, se répartissent de la manière suivante :

1° A la station 12, un groupe d'abondance moyenne constante au cours de l'année est formé de *Pleurosigma directum*, *Ceratium lineatum* et *C. trichoceros*. Un deuxième groupe, encore présent toute l'année mais avec un premier maximum en janvier, un second en juin et un minimum en octobre-novembre comprend : *Chaetoceros lorenzianum*, *Rhizosolenia imbricata* var. *shrubssolei*, *Corethron hystrix*, *Thalassiothrix longissima* et *T. delicatula*. Un troisième groupe est présent seulement en décembre-janvier et en juin (maximum secondaire) ; il comprend toutes les autres espèces sauf *Gyrodinium sp.* qu'on ne rencontre que de janvier à août, étant absent le reste de l'année. En bref, à part les algues du premier groupe, toutes les autres espèces paraissent favorisées, avec plus ou moins d'ampleur, par la saison chaude et humide.

2° A la station 11, un groupe de plantes toujours présentes, et en nombre à peu près constant, est formé de *Schroederella delicatula*, *Chaetoceros lorenzianum*, *C. diversum*, *Bacteriastrum hyalinum*, *B. comosum*, *Rhizosolenia imbricata* var. *shrubssolei*, *Ceratium furca*, *C. fusus*. Un deuxième groupe se caractérise par un minimum situé entre avril et juillet, avec deux maximums en février-mars d'une part et en septembre-octobre d'autre part ; ce sont *Cerataulina bergonii*, *Hemiaulus sinensis*, *Chaetoceros atlanticum*, *C. peruvianum*, *Thalassiothrix delicatula*, *Pleurosigma directum*, *Ceratium lineatum*, *C. trichoceros*.

En dehors de ces deux grands ensembles, on trouve un petit groupe formé par *Hemiaulus hauckii* et *Thalassionema nitzschioides* qui n'existent que d'avril à décembre. *Corethron hystrix* suit à peu près la même variation mais l'espèce est encore présente le reste de l'année bien qu'avec une abondance très réduite.

Par opposition à ce dernier groupe et variant sur un schéma inverse de ce dernier, *Eucampia cornuta* et *Gyrodinium sp.* ne sont présents que de janvier à septembre tandis que *Thalassiothrix longissima* est encore observable de septembre à

décembre mais avec très peu d'exemplaires. Ces trois dernières espèces sont donc favorisées par la saison chaude et humide (température élevée, salinité basse) au contraire des trois espèces citées immédiatement avant qui sont caractéristiques de la saison fraîche et sèche (température basse, salinité élevée).

3° A la station 1, on trouve exactement les mêmes types de variation qu'à la station 11, mais avec des groupes composés de la manière suivante. Abondance constante toute l'année : *Shroederella delicatula*, *Bacteriastrum hyalinum* et *Ceratium trichoceros* ; s'y rattachent étroitement quoiqu'avec une abondance moindre en décembre-janvier : *Chaetoceros atlanticum*, *C. peruvianum*, *C. lorenzianum*. Minimum en mai-juin avec maximum de part et d'autre : *Cerataulina bergonii*, *Eucampia cornuta*, *Chaetoceros diversum*, *Bacteriastrum comosum*, *Rhizosolenia imbricata* var. *shrubsolei*, *Thalassiothrix longissima*, *T. delicatula*, *Thalassionema nitzschioides*, *Ceratium furca* et *C. lineatum*. Présence presque uniquement limitée en avril-décembre : *Hemiaulus hauckii*, *H. sinensis*, *Corethron hystrix* et *Pleurosigma directum*. Présence presque uniquement limitée à janvier-septembre : *Cyrodinium* sp. et *Ceratium furca*.

c. Espèces caractéristiques

A la suite des éléments qui viennent d'être définis, il est possible de dresser une liste des espèces les plus caractéristiques selon le type d'habitat. Celui-ci peut être choisi en fonction, soit de sa proximité relative des côtes, soit des caractéristiques physico-chimiques principales de l'eau (température et salinité).

En considérant d'abord le plus ou moins grand éloignement du rivage, on obtient les résultats suivants :

- Espèces océaniques : *Rhizosolenia fragilissima*
Rhizosolenia alata f. *gracillima*.
Pleurosigma directum.
Ceratium lineatum.
- Espèces cosmopolites : *Peridinium* sp.
Ceratium trichoceros.
Trichodesmium thiebautii
- Espèces néritiques : *Skeletonema costatum*.
Schroederella delicatula.
Chaetoceros compressum.
Chaetoceros affine.
Chaetoceros lacinosum.
Chaetoceros lorenzianum.

Si l'on considère maintenant l'habitat en fonction des caractéristiques physico-chimiques, on aboutit aux listes ci-après :

Espèces d'eaux tropicales chaudes et dessalées (période estivale).

- Skeletonema costatum*.
Eucampia cornuta.

Thalassiothrix longissima.

Cyrodinium sp.

Peridinium sp.

Ceratium furca.

Trichodesmium thiebautii.

Espèces d'eaux tropicales moins chaudes et salées (période hivernale).

Hemiaulus hauckii.

Chaetoceros compressum.

Rhizosolenia fragilissima.

Corethron hystrix.

Thalassiothrix frauenfeldii.

Thalassionema nitzschioides.

Précisons encore que parmi les espèces rencontrées à la station 12, on ne trouve qu'une seule des quatre espèces dont l'ensemble forme le « complexe de base indo-océanique » de SUHANOVA (1962), à savoir : *Pyrocystis pseudonociluca*, *Ceratium carriense*, *C. trichoceros* et *C. massiliense*. Il s'agit de *Ceratium massiliense*, en dehors de *C. trichoceros* qui, par son habitat très large, ne paraît pas devoir être considéré comme une espèce indicatrice. Le « complexe » de SUHANOVA n'est peut-être typique que dans le Nord-Est de l'océan Indien, à moins qu'il ne soit aussi présent dans les eaux très franchement océaniques du canal de Mozambique.

IV. VARIATIONS DE LA TAILLE DES ESPÈCES

Dans le but d'obtenir ultérieurement une approximation de la biomasse réelle fournie par le phytoplancton, toutes nos opérations de comptage au microscope inversé se sont continuées par des mensurations précises de chaque espèce suivant leurs 3 axes principaux. Celles-ci étaient faites, soit sur les mêmes spécimens que ceux observés au microscope inversé, soit sur des exemplaires prélevés à partir du même flacon que celui ayant servi au comptage mais observés séparément au microscope ordinaire. Toutes les mesures ont été faites à l'aide d'un micromètre oculaire et se sont limitées aux formes de taille supérieure à 5 μ .

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

Les variations de taille des espèces principales du phytoplancton plus grand que 5 μ en fonction du temps, sont toutes suffisamment voisines pour qu'il ne soit pas besoin de les étudier par station. Les volumes des différentes espèces se groupent suivant les types évolutifs ci-après.

Un premier ensemble groupe des espèces dont la taille reste à peu près constante au cours de l'année. L'exemple le plus net est fourni par *Hemiaulus sinensis* et *Chaetoceros atlanticum*. Suivant ce même schéma, mais de manière moins caractéristique : *Bacteriastrum delicatulum*, *Chaetoceros affine*, *C. compressum* et *Thalassiothrix longissima*.

Un deuxième ensemble est caractérisé par l'évolution de taille de *Nitzschia seriata*, dont le type se retrouve chez les *Eucampia cornuta*, *Thalassiothrix delicatula*, *Thalassionema nitzschioides* et *Trichodesmium thiebautii*. La taille reste identique au cours de l'année, sauf en janvier où elle est beaucoup plus grande. C'est ainsi que, pour la Cyanophycée *Trichodesmium thiebautii*, si la longueur des files de cellules reste toujours voisine de 800 μ , le diamètre moyen passe soudainement à 12,5 μ en janvier alors qu'il oscille entre 7 et 10 μ de février à décembre.

Chez *Rhizosolenia alata f. gracillima*, ainsi que *Thalassiothrix frauenfeldii* et *Hemiaulus hauckii* (du moins lorsque cette dernière espèce est présente dans nos échantillons) il n'existe qu'un maximum de taille situé autour de juin.

En même temps que *Bacteriastrum comosum*, les espèces *Chaetoceros peruvianum* et *Gyrodinium sp.* présentent deux maximums subits et de courte durée, l'un en janvier et l'autre en juin-juillet.

Un autre groupe comprend *Skeletonema costatum*, *Corethron hystrix*, *Bacteriastrum hyalinum* et *Ceratium fusus*. De juin à janvier, la taille de ces espèces est grande : d'août à décembre, elle est au contraire réduite après une chute brutale de sa valeur toujours située de fin juin au début d'août. Une évolution inverse existe chez *Schroederella delicatula* et *Pleurosigma directum*.

Deux ensembles se caractérisent encore par des variations opposées : chez *Ceratium lineatum*, *C. trichoceros*, *C. furca* et *Nitzschia longissima*, la taille s'accroît régulièrement de janvier à décembre ; chez *Chaetoceros sp.*, *Rhizosolenia stolterfothii*, *R. setigera* et *Cerataulina bergonii*, la taille diminue constamment du début à la fin de l'année.

On rencontre enfin quelques espèces, parmi les plus fréquentes et les plus abondantes, aux variations de taille irrégulières : *Leptocylindrus minimum*, *Chaetoceros lorenzianum*, *C. lacinosum*, *Rhizosolenia fragilissima* et *R. imbricata var. shrubsolei*.

La figure 2 présente les variations par mois de tailles des espèces types (moyennes de nos stations). Nous y avons superposé la courbe des variations des nombres moyens obtenus à partir de nos divers prélèvements mensuels. Il apparaît que ces deux variations ne sont généralement pas simultanées. La plupart du temps, le volume des organismes du phytoplancton paraît dépendant de facteurs différents de ceux qui contrôlent leur abondance. Il n'en est pas toujours ainsi puisque, chez *Chaetoceros affine* et *Rhizosolenia setigera*, il existe un

parallélisme presque parfait entre les deux courbes de variations (voir figure 2). Mais ceci reste exceptionnel parmi nos observations où la non-concordance est la règle sans qu'on puisse d'ailleurs dégager un indice permettant de relier les variations de taille et de nombre.

V. VARIATIONS DE L'INDICE DE DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE

Deux formules de l'indice de diversité spécifique sont disponibles, ce sont :

1° L'indice de GLEASON (1922) où la diversité spécifique (d) s'exprime par :

$$d = \frac{s - 1}{\log_e N}$$

Avec s = nombre d'espèces présentes ;
N = nombre total d'individus.

Cet indice est simple à calculer. Cependant, la formule suppose une répartition logarithmique des individus en espèces ; ceci est fréquemment proche de la réalité dans les populations naturelles mais n'est certainement pas toujours vrai.

2° L'indice de MARGALEF (1958), obtenu à partir de la formule d'entropie, où la diversité (I) d'un échantillon, en bits par individu, s'exprime par :

$$I = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{N_a! N_b! N_s!}$$

Avec N = nombre total d'individus ;

N_a = nombre d'individus de l'espèce a

N_b = nombre d'individus de l'espèce b

N_s = nombre d'individus de l'espèce s.

Le calcul de cet indice n'est pas simple. Il a cependant le mérite de ne pas supposer une distribution particulière des individus en espèces.

Dans notre étude, nous avons volontairement abandonné l'indice de MARGALEF pour nous en tenir à l'indice de GLEASON. Ceci a été fait pour deux raisons principales. La première est que nous recherchons ici une simple tendance de la variation de l'indice sans nous attacher à la valeur absolue de ce dernier. La deuxième est qu'il a déjà été montré que les deux indices donnent des résultats très proches l'un de l'autre lorsqu'ils s'appliquent à des populations phytoplanctoniques (GRALL *et al.*, 1964). Tout ceci nous paraît suffisant pour motiver un choix qui conduit à l'emploi de la formule la plus simple à utiliser.

A la station 12 :

L'indice de diversité spécifique est à peu près constant pendant toute l'année (et voisin de 5) sauf en juin où il s'accroît de manière subite (voisin de 8) en décroissant ensuite un peu moins rapidement.

A la station II :

Les valeurs de l'indice, aussi bien lors du prélèvement de 6 heures qu'à celui de midi, montrent la même évolution : indice constant et voisin de 5) de janvier à mai ; indice constant (et voisin de 7) de juillet à novembre, avec toutefois un léger minimum

temporaire en septembre ; indice fortement croissant en juin et décroissant en décembre.

A la station I :

L'indice passe par un minimum en janvier (voisin de 5) et un maximum en août (voisin de 8) ;

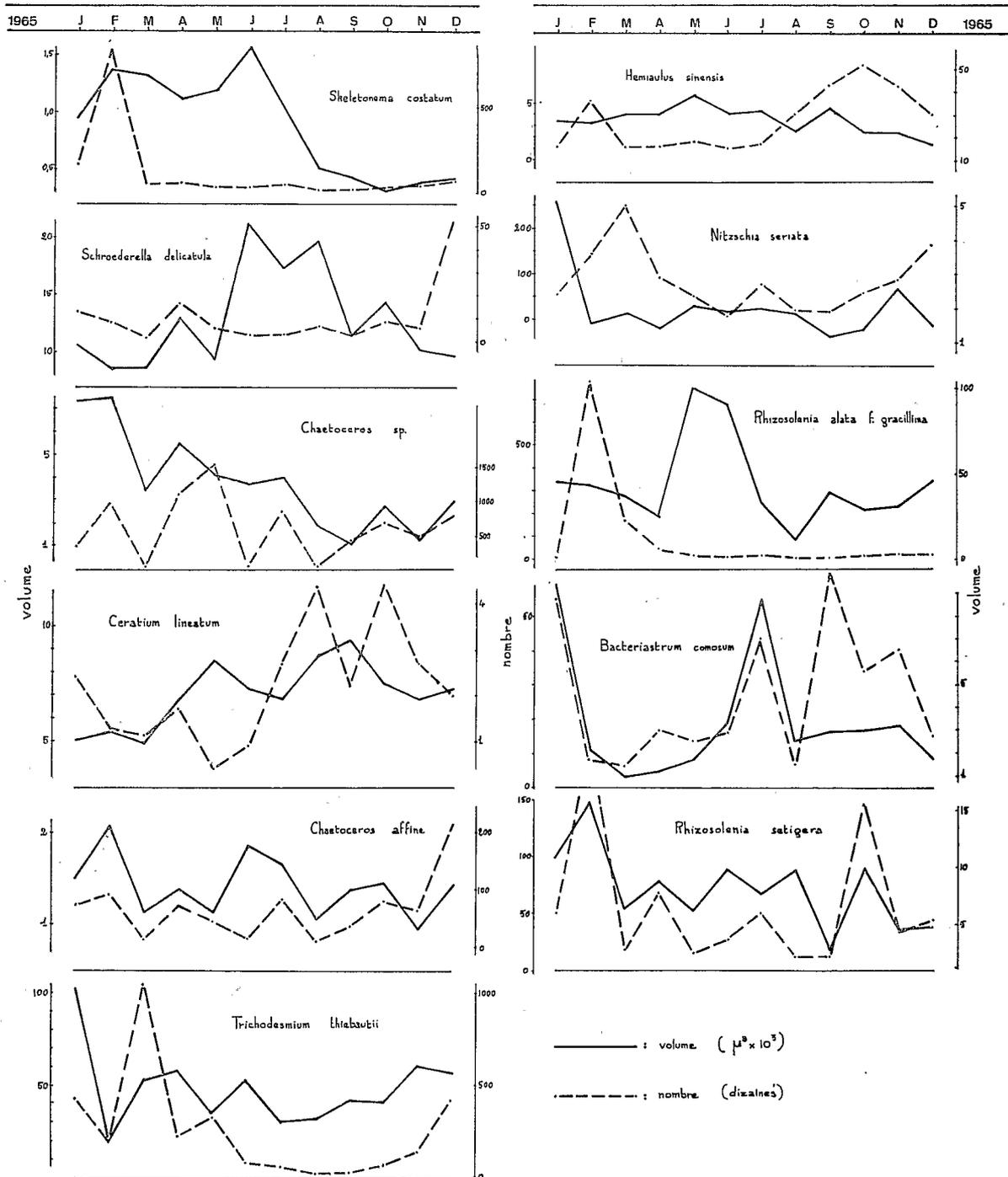


FIGURE II

Variations, au cours des mois, de la taille et du nombre d'individus pour quelques espèces caractéristiques du phytoplancton de Nesy-Be.

il est à peu près stable de février à mai (avec une valeur voisine de 6,5) ; il croît rapidement en mai et juin où il atteint déjà une valeur proche de 8 qu'il garde jusqu'en août ; il décroît d'août à janvier en marquant cependant un palier en septembre, octobre et novembre où sa valeur reste voisine de 7.

L'étude des variations dans le temps de l'indice de diversité montre donc qu'il existe deux types d'évolution différents, l'un concernant l'« eau pélagique » (station 12), l'autre les « eaux néritiques » tant externes (station 11) qu'internes (station 1). Sans changement bien net dans le premier cas, la valeur de l'indice accuse l'existence de deux saisons distinctes dans le second cas, janvier-mai (ou période estivale) d'une part, juillet-novembre (ou période hivernale) d'autre part, séparées par deux périodes de transition en juin et décembre.

Pendant la période estivale, la valeur de l'indice de diversité est basse. Notons qu'il en est de même à toutes les stations, y compris à la station 12. Pendant la période hivernale, on note toujours un accroissement de cette même valeur. Juin, qui se trouve être le mois de transition, se caractérise ainsi par une montée subite de cet indice. Par la suite, ou bien l'indice redescend rapidement vers sa valeur estivale comme à la station 12, ou bien il reste élevé pour ne retrouver sa valeur estivale qu'en janvier après un mois de décembre caractérisé par une chute de l'indice de diversité.

MARGALEF (1958, 1961) estime qu'il faut s'attendre à une augmentation de l'indice de diversité spécifique lorsque la succession naturelle des espèces avance, ceci dans un milieu aquatique où les phénomènes de transport sont réduits ; la population phytoplanctonique s'adapterait au milieu pour une meilleure utilisation de l'énergie.

Si l'on ne peut parler de transport véritable dans la masse d'eau de mer que nous avons échantillonnée par contre l'irrégularité manifeste des caractéristiques hydrologiques au cours de la saison chaude et humide dans les eaux néritiques (ANGOT, 1965 a) peut être assimilée à un phénomène identique dans ses conséquences. L'hétérogénéité résultante conduit à des variations très rapides vers des valeurs extrêmes qui peuvent certes favoriser l'explosion de telle ou telle espèce mais empêche la cohabitation d'espèces variées et nombreuses. Les espèces les plus préadaptées aux nouvelles conditions de milieu, même si celles-ci ne sont que fugitives, sont nettement favorisées. La compétition entre espèces est ainsi régie par des caractéristiques propres à chaque espèce avant même qu'on puisse parler d'adaptation véritable. Comme l'ont déjà indiqué HULBURT *et al* (1960) pour expliquer la succession en Mer des Sargasses, la période estivale exerce des « pressions sélectives » sur le phytoplancton. Dans le cas qui nous occupe, ces pressions sélectives varient trop rapidement pour que la diversité spécifique ait quelque chance de s'accroître.

Au contraire, l'étude de l'hydrologie des eaux néritiques pendant la période hivernale montre une

beaucoup plus grande stabilité des facteurs du milieu (ANGOT, 1965 a). Après une chute relativement rapide de la température en juin (rapide pour des eaux tropicales, l'ampleur de la variation restant toujours très réduite), température et salinité n'ont que d'étroites variations de juillet à novembre. Nous nous trouvons alors en présence d'eaux beaucoup plus proches de celles définies par MARCALEF et nous assistons effectivement à une augmentation de la diversité spécifique. Les espèces vivent alors dans un milieu stable et la compétition entre espèces est surtout fonction des facultés d'adaptation de chacune d'entre elles, facultés qui peuvent alors intervenir sur un temps relativement long. Le milieu n'exerce pas alors de « pression sélective » et la séquence des populations observée a toutes les chances d'être le reflet de la succession naturelle des espèces avec une diversité spécifique élevée.

La variation de l'indice de diversité spécifique à la station 12 se caractérise principalement par un sommet temporaire au niveau de juin. A partir de la fin de mai, la salinité du milieu reste stable tandis que la température décroît. La stabilisation de la salinité n'est cependant pas telle qu'elle entraîne une augmentation persistante de la diversité spécifique et l'indice retrouve sa valeur estivale dès juillet-août. Les espèces ont varié, mais leur nombre n'a guère changé. Nous nous trouvons là en présence d'un phytoplancton pélagique typiquement tropical où les variations de milieu ne sont pas assez grandes pour provoquer d'importantes perturbations dans la population. Cependant, une petite variation, telle celle de juin, suffit à rompre un équilibre précaire et à entraîner aussitôt une réaction biologique qui disparaît rapidement dès que la stabilité du milieu est retrouvée.

En valeur absolue, il est intéressant de noter que l'indice de diversité spécifique est à peu près le même (proche de 5) aux 3 stations durant la période estivale. A cette époque, eaux pélagiques et eaux néritiques ont donc une variété d'espèces à peu près comparable bien que ces espèces soient différentes d'un groupe d'eau à l'autre. En période hivernale, on constate que le sommet de juin dans les eaux pélagiques atteint une diversité maximum (voisine de 8) qui ne se retrouve qu'en août dans les eaux néritiques internes. Celles-ci, comme les eaux néritiques externes, sont caractérisées pendant cette période par un indice très comparable, le plus souvent proche de la valeur 7.

CONCLUSION

Le phytoplancton des environs de Nosy-Be, typique de la zone littorale tropicale, est formé en majorité de Diatomées. La présence d'espèces réputées d'eaux froides laisse supposer que le cosmopolitisme des algues microscopiques est plus grand qu'il n'est généralement admis. Certaines espèces peuvent être considérées comme caracté-

ristiques de leur milieu, celui-ci étant défini ou bien par son plus ou moins grand éloignement du rivage, ou bien par ses caractéristiques physicochimiques.

Des variations de taille à l'intérieur des espèces principales ont été notées au cours de 1965. Enfin, les variations annuelles de l'indice de diversité spécifique correspondent bien aux variations de la stabilité du milieu.

Manuscrit, reçu le 15 octobre 1963.

VI. BIBLIOGRAPHIE

- ALLEN (W.E.). — 1937. — *Plankton Diatoms of the Gulf of California obtained by the G. Allan Hancock Expedition of 1936*. « Hancock Pac. Exp. », 3 (4), pp. 47-59.
- ALLEN (W.E.) et CUPP (E.E.). — 1935. — *Plankton Diatoms of the Java Sea*. « Ann. Jard. Bot. Buitenz », 44 (2), pp. 1-174.
- ANGOT (M.). — 1965 a. — *Cycle annuel de l'hydrologie dans la région proche de Nosy-Be (mars 1963 à mars 1964)*. « Cah. ORSTOM sér. Océanogr. », 3 (1), pp. 55-66.
- ANGOT (M.). — 1965 b. — *Le phytoplancton de surface pendant l'année 1964 dans la baie d'Ambaro près de Nosy-Be*. « Cah. ORSTOM sér. Océanogr. », 3 (4), pp. 5-18.
- BAINBRIDGE (V.). — 1960. — *The plankton of inshore waters off Freetown, Sierra Leone*. « Colonial Office, Fish. Publ. », 13, pp. 1-48.
- BOYER (C.S.). — 1916. — *The Diatomaceae of Philadelphia and vicinity*. J.B. Lippincott, Philadelphia.
- BRUNEL (J.). — 1962. — *Le phytoplancton de la Baie des Chaleurs*. « Contr. Min. Chasse Pêcheries », 91, pp. 1-365.
- CASTRACANE DEGLI ANTELMINELLI (A.B.). — *Report on the Diatomaceae collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-1876*. « Chall. Rep. Bot. », 2, pp. 1-178.
- CROSBY (L.H.) et WOOD (E.J.F.). — 1958. — *Studies on Australian and New Zealand Diatoms. I — Planktonic and Allied Species*. « Trans Roy. Soc. N.Z. », 85 (4), pp. 483-530.
- CROSBY (L.H.) et WOOD (E.J.F.). — 1959. — *Studies on Australian and New Zealand Diatoms. II. — Normally Eponitic and Benthic Genera*. « Trans. Roy. Soc. N.Z. », 86 1 et 2, pp. 1-58.
- CUPP E.E. — 1943. — *Marine plankton diatoms of the West coast of North America*. « Bull. Scripps Inst. Océanogr. », 5 (1), pp. 1-238.
- CUPP (E.E.) et ALLEN (W.E.). — 1938. — *Plankton Diatoms of the Gulf of California obtained by Allan Hancock Pacific Expedition of 1937*. « Hancock Pa. Exp. », 3 (5), pp. 61-99.
- DANGEARD (P.). — 1927. — *Phytoplancton de la croisière du « Sylvana » (février-juin 1913)*. « Ann. Inst. Ocean », 4 (8), pp. 287-405.
- GRALL (J.R.) et JACQUES (G.). — 1964. — *Etude dynamique et variations saisonnières du plancton de la région de Roscoff. I*. « Cah. Biol. Marine », 5 (4), pp. 423-455.
- GRAN (H.H.). — 1908. — *Diatomeen in Nordisches plankton (Brandt et Apstein)*. 19 (5), pp. 1-146.
- GRONTVED (J.). — 1962. — *Preliminary report on the productivity of microbenthos and phytoplankton in the danish Wadden Sea*. « Medd. Dann. Fisk. Hav., n.s. », 3 (12), pp. 347-378.
- HENDEY (N.I.). — 1937. — *The plankton Diatoms of the Southern Seas*. « Discovery Rep. », 16, pp. 151-364.
- HENDEY (N.I.). — 1964. — *An Introductory Account of the Smaller Algae of British Coastal Waters. Part. 5 : Bacillariophyceae (Diatoms)*. « Fish Invest. », sér. 4, London, pp. 1-317.
- HEURCK VAN (H.). — 1899. — *Traité des Diatomées*. Anvers 574 p.
- HULBURT (E.M.), RYTHER (J.H.) et GUILLARD (R.R.L.). — 1960. — *The phytoplankton of the Sargasso Sea off Bermuda*. « J. Cons Int. Expl. Mer », 25 (2), pp. 115-128.
- HUSTEDT (F.). — 1930. — *Die Kieselalgen in Rabenhorst's Kryptogamen Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz* 7 (1), pp. 1-920.
- KARSTEN (G.). — 1907. — *Das Indische Phytoplankton, nach dem Material der Deutschen Tiefsee Expedition 1898-1899*. « Deut. Tiefsee Exp. », 2 (2), pp. 3-547.
- LEBOUR (M.V.). — 1925. — *The dinoflagellates of Northern Seas*. Mar. Biol. Assoc. U.K., Plymouth, 250 p.
- MANN (A.). — 1925. — *Marine Diatoms of the Philippine Islands*. « Smiths. Inst. Bull. », n° 100, 6 (1), pp. 1-183.
- MARGALEF (R.). — 1958. — *Temporal sucession and spatial heterogeneity in phytoplankton in « Perspectives in Marine Biology », ed. Buzzati-Traverso A., « Univ. Calif. Press », pp. 323-349.*
- MARGALEF (R.). — 1961. — *Corrélations entre certains caractères synthétiques des populations du phytoplancton*. « Hydrobiologia », 18, pp. 155-164.
- MARGALEF (R.). — 1961 a. — *Communication of structure in planktonic populations*. « Limnol. Oceanogr. », 6 (2), pp. 124-128.
- MARGALEF (R.). — 1961 b. — *Hidrografia y fitoplancton de un area marina de la costa meridional de Puerto Rico*. « Inv. Pesq. », 18, pp. 33-96.
- MARGALEF (R.). — 1963. — *Algunas regularidades en la distribución a escala pequena y media de la poblaciones marinas de fitoplancton y en sus características funcionales*. « Invest. Pesquera », 23, pp. 169-230.
- MARGALEF (R.). — 1965. — *Ecological correlations and the relationship between primary productivity and community structure*. « Mem. Ist. Ital. Idrobiol. », 18 suppl. (Primary Productivity in aquatic environments, Proc. of an IBP-PF symposium, Pallanza), pp. 355-364.
- PAULSEN (O.). — 1908. — *Peridinales in Nordisches plankton (Brandt et Apstein)*. 18 (1), pp. 1-124.
- PAULSEN (O.). — 1949. — *Observations on Dinoflagellates*. « K. Danske. Vidensk. Selsk. », 6 (4), pp. 1.
- PAVILLARD (J.). — 1930. — *Sur quelques formes intéressantes ou nouvelles du phytoplancton (Diatomées et Péridiniens) des croisières du prince Albert 1^{er} de Monaco*. « Bull. Inst. Océan », 558, 12 p.
- PRATT (D.M.). — 1959. — *The phytoplankton of Narragansett Bay*. « Limn. Oceanogr. », 4 (4), pp. 425-440.
- REYSSAC (J.). — 1966 a. — *Le phytoplancton entre Abidjan et l'Equateur pendant la saison chaude*. Doc. scient. provisoire, 002 SR, « Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan », 11 p.
- REYSSAC (J.). — 1966 b. — *Quelques données sur la composition et l'évolution annuelle du phytoplancton au large d'Abidjan (mai 1964 — mai 1965)*. « Doc. scient. provisoire, 003 SR, « Centre de Recherches Océanographiques d'Abidjan », 31 p.
- SCHUTT (F.). — 1896. — *Bacillariales in Engler u. Prantl. « Die Natürlichen Pflanzenfamilien », v. 1 (1), pp. 31-150.*
- SILVA (E.S.). — 1956. — *Contribution à l'étude du microplancton de Dakar et des régions maritimes voisines*. « Bull. IFAN. », sér. A, 18 (2), pp. 335-371.
- SOURNIA (A.). — 1965 a. — *Phytoplankton et productivité primaire dans une baie de Nosy-Be (Madagascar)*. « C.R. Acad. Sci. Paris », 261 (11), pp. 2245-2248.
- SOURNIA (A.). — 1965 b. — *Premier inventaire du phytoplancton littoral de l'île Maurice*. « Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris », 2^e sér., 37 (6), pp. 1046-1050.
- SOURNIA (A.). — 1966. — *Sur la variabilité infraspécifique du genre Ceratium (Péridinien planctonique) en milieu marin*. « C.R. Acad. Sci. Paris », 263 (25), pp. 1980-1983.

- Sousa (E.), SILVA (E.). — 1953. — *Diatomaceas do plancton marinho de Angola*. « Trab. Miss. Biol. Mar. », 3, pp. 9-74.
- Sousa (E.), SILVA (E.). — 1956. — *Contribuição para o estudo do microplâncton marinho de Moçambique*. « Ext. Ens. Doc. Junta Invest. Ultramar. », 28, Lisboa, pp. 1-97.
- Sousa (E.), SILVA (E.). — 1957. — *Nova contribuição para o estudo do microplâncton marinho de Angola*. « Trab. Miss. Biol. Mar. », 18, pp. 29-85.
- Sousa (E.), SILVA (E.). — 1960. — *O microplâncton de superfície nos meses de Setembro e Outubro na estação de Inhaca (Moçambique)*. « Trab. Miss. Biol. Mar. », 28, pp. 9-57.
- Sousa (E.), SILVA (E.). — 1965. — *Dinoflagellados do plâncton marinho de Angola*. « Trab. Miss. Biol. Mar. », 15, pp. 190-191.
- SUBRAHMANYAN (R.). — 1946. — *A systematic account of the marine plankton diatoms of the Madras coast*. « Proc. Indian Ac. Sc. », 24 (4), sec. B, 112 p.
- SUBRAHMANYAN (R.). — 1959 a. — *Studies on the phytoplankton of the west of India. I : Quantitative and qualitative fluctuation of the total phytoplankton crop and production of matter and their relationship to fish landings*. « Proc. Indian. Acad. Sci. », sect. B, 50 (3), pp. 113-187.
- SUBRAMANYAN (R.). — 1959 b. — *Studies on the phytoplankton of the west coast of India. II : Physical and chemical factors influencing the production of phytoplankton, with remarks on the cycle of nutrients and on the relationship of the phosphate content to fish landings*. « Proc. Indian Acad. Sci. », sect. B, 50 (4), pp. 189-252.
- SUBRAHMANYAN (R.) et VISWANATHA SARMA (A.H.). — 1960. — *Studies on the phytoplankton of the west coast of India. III ; Seasonal variations of the phytoplankters and environmental factors*. « India J. Fish. », 7 (2), pp. 307-336.
- SUHANOVA (I.N.). — 1962. — *On the specific composition and distribution of the phytoplankton in the Northern Indian Ocean*. « Trud. Inst. Okeanol. », 58, pp. 27-39 (in Coll. « Repr. IIOE », UNESCO, 2, pp. 447-460).
- THEIMANN (K.). — 1934. — *Das Plankton der Flussmündungen*. « Wiss. Ergebn. deutsch. atlant. exp. Meteor. », 12, pp. 199-273.
- TREGOUBOFF (G.) et ROSE (M.). — 1957. — *Manuel de planctologie méditerranéenne*. « C.N.R.S. », Paris, 2 tomes.
- WOOD (E.J.F.). — 1954. — *Dinoflagellates in the Australian Region*. « Austr. J. Mar. Fresh. Res. », 5 (2), pp. 171-351.
- WOOD (E.J.F.). — 1960. — *Antartic phytoplankton studies*. « Proc. Linn. Soc. N.S. Wales », 35 (2), pp. 215-229.
- WOOD (E.J.F.). — 1961. — *Studies of Australian and New Zealand Diatoms*. « Trans. Roy. Soc. N.Z. », 88 (4), pp. 669-698.
- WOOD (E.J.F.). — 1961. — *Studies of Australian and New Zealand Diatoms*. « Trans. Roy. Soc. N.Z. », 88 (4), pp. 699-712.
- WOOD (E.J.F.). — 1963. — *Dinoflagellates in the Australian Region. III : Further Collections*. « CSIRO Div. Fish. Ocean. », Techn. Pap. n° 17, pp. 1-20.
- WOOD (E.J.F.). — 1963. — *Checklist of Dinoflagellates recorded from the Indian Ocean*. « CSIRO Dir. Fish. Ocean », Rep. n° 28, pp. 1-61.
- WOOD (E.J.F.). — 1963. — *Checklist of Diatoms recorded from the Indian Ocean*. « CSIRO Dir. Fish. Ocean », Rep. n° 36, pp. 1-316.
- WOOD (E.J.F.), CROSBY (L.H.) et CASSIE (V.). — 1959. — *Studies of Australian and New Zealand Diatoms*. « Trans. Roy. Soc. », N.Z., 87 (3 et 4), pp. 211-219.