

UTILITE DES MESURES DIMENSIONNELLES ET DES CALCULS DE SURFACE ET BIOVOLUME DU PHYTOPLANCTON : COMPARAISONS ENTRE DEUX ECOSYSTEMES DIFFERENTS

Ki-Tai KIM⁽¹⁾ et Marc TRAVERS⁽²⁾

(1) Marine Science Institute, Yeungnam University, 712-749 Gyongsan, Republic of Korea

(2) C.O.M., Station Marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France

ABSTRACT : The quantitative assessment of phytoplankton generally is made by microscopic counting of organisms, or chlorophyll *a* measurement. However the meaning of this biomass indicator is too closely dependent on the highly variable volume of the ratio of chlorophyll to organic matter or carbon. It may be better to extend the advantages of microscopical examination of microalgae to the measurement of their cell dimensions. Then one can compute cell biovolume *V* (equivalent to true biomass), plasma volume *VP* ('useful' biomass) and simultaneously cell surface area *S* and *S/V* ratio, other parameters bound to phytoplankton productivity and metabolism. But do these additional data really justify the important expenditure of time required by measurements and calculations?

This problem is examined comparatively on phytoplankton from sea and from a neighbouring lagoon, with variable but usually very low salinity, and hence a strong prevalence of freshwater species. Data are given regarding more than 300 taxa and phytoplankton estimates during two years. The size of lagoon microalgae is generally more varied and smaller than that of marine species, with a *S/V* ratio twice higher on an average. Because of larger size variations in the lagoon, the image of plankton evolution, as described by cell numbers, is more changed by the use of biovolumes in the lagoon than in the sea. Nevertheless cell volumes computations are useful also in the sea, as biomass estimates. With respect to *V*, the estimate of *VP* is only essential when diatoms participation is important, i.e. principally in the sea station here.

RESUME : La quantification du phytoplancton est habituellement réalisée par dénombrement des organismes au microscope ou par dosage de chlorophylle *a*. La signification de cet indice de biomasse est toutefois trop étroitement dépendante de la valeur très fluctuante du rapport entre chlorophylle et carbone ou matière organique. Il peut être préférable d'étendre les avantages de l'observation microscopique des microalgues à la mesure de leurs dimensions cellulaires. On calcule ensuite le biovolume cellulaire *V* (équivalent à la vraie biomasse), le volume plasmique *VP* (biomasse 'utile') et, simultanément, la surface cellulaire *S* et le rapport *S/V*, autres paramètres liés à la productivité et au métabolisme du phytoplancton. Mais ces informations supplémentaires justifient-elles vraiment les importantes dépenses supplémentaires de temps exigées par ces évaluations ?

Ce problème est examiné comparativement sur du phytoplancton marin et sur le phytoplancton d'un étang proche, à salinité variable mais en général très faible, où abondent surtout les espèces d'eau douce. Des données sont apportées sur plus de 300 taxons et sur l'évolution du phytoplancton pendant deux ans dans les deux écosystèmes étudiés. Les microalgues de l'étang ont des tailles plus variées et généralement plus petites que le phytoplancton marin, avec un rapport *S/V* deux fois supérieur en moyenne. Du fait de variations dimensionnelles plus importantes, c'est dans l'étang que la prise en compte des biovolumes modifie le plus les images de l'évolution obtenues par les dénombrements. Le calcul des biovolumes est néanmoins utile en mer aussi, comme évaluation de biomasse. Par rapport à *V*, l'apport du calcul de *VP* n'est essentiel que lorsque la participation des Diatomées est importante, c'est-à-dire surtout en mer dans le cas présent.

Introduction

Les méthodes usuelles de quantification des peuplements phytoplanctoniques (et microphytobenthiques) naturels se ramènent essentiellement à deux ensembles : celles qui sont fondées sur l'observation microscopique des organismes, et celles qui s'appuient sur le dosage des pigments photoassimilateurs (chlorophylle *a* essentiellement).

Les méthodes microscopiques, dont la plus répandue est celle d'Utermöhl (1958), sont encore les seules susceptibles d'apporter des informations détaillées sur l'identité taxinomique des microalgues tout en estimant leur abondance. Les résultats des dénombrements sont exprimés en densités de populations par unité de volume (le plus souvent en nombres de cellules par litre ou par millilitre) ou de surface (surface du fond pour le microphytobenthos ; section droite de la colonne verticale pour le phytoplancton). Mais ce mode de quantification n'est pas entièrement satisfaisant car il existe de très importantes variations de taille entre les espèces, ou entre les individus d'une même espèce, selon le lieu ou la saison. Il peut donc d'être préférable d'évaluer la biomasse végétale plutôt que le nombre des cellules.

À cet égard la chlorophylle *a* est très généralement considérée comme un bon indicateur de la biomasse végétale et de nombreux auteurs en parlent même abusivement comme de la biomasse elle-même. Elle présente l'avantage de pouvoir être dosée rapidement (les techniques les plus rapides étant tout de même les moins précises et les moins fiables). Mais la part de la chlorophylle *a* dans la biomasse est extrêmement variable, de même que la valeur du rapport pondéral du carbone à la chlorophylle *a*, qui dépend de toutes sortes de paramètres et facteurs écologiques (e.g. réf. in Travers, 1972; Banse, 1977; Hallegraeff, 1977; Jonge, 1980; Owens *et al.*, 1980).

On peut espérer obtenir une meilleure estimation de biomasse, et ceci pour chaque taxon présent, en mesurant la dimension des orga-

nismes observés et calculant leur volume. Ce biovolume présente une excellente équivalence avec la véritable biomasse puisque la masse volumique du phytoplancton est peu variable et très proche de celle de l'eau. 1 μm^3 correspond à 1 pg (ou 1000 μm^3 à 1 ng) de biomasse au sens strict, c'est-à-dire de masse de matière vivante.

À ce calcul du volume cellulaire total on peut adjoindre ou préférer (e.g. Banse, 1962; Hickel, 1967; Smayda, 1978) celui du volume plasmique, proposé dès 1908 par Lohmann. En effet les grandes vacuoles, que possèdent surtout les Diatomées, ne participent guère au métabolisme cellulaire. En conséquence, pour évaluer plus particulièrement la biomasse vraiment active d'une cellule, on peut soustraire du volume cellulaire total la quasi-totalité du volume des vacuoles. La différence obtenue représente le volume plasmique.

Du volume total ou plasmique on peut passer à l'évaluation du poids de matière organique sèche, du contenu énergétique ou, surtout, de la teneur en carbone organique grâce à des équations de régression (Banse, 1956; Mullin *et al.*, 1966; Strathmann, 1967; Holm-Hansen, 1969; Eppley *et al.*, 1970; Taguchi, 1976; Pavlovskaya et Kondrat'yeva, 1981; Hitchcock, 1982). On remplace ainsi la vraie biomasse par un indice de biomasse qui peut permettre, malheureusement au prix d'erreurs supplémentaires, de contribuer à l'étude du cycle du carbone, ou de disposer d'estimations énergétiques fort utiles en écologie trophique, ou encore de faire des comparaisons souvent plus significatives avec d'autres catégories d'organismes.

L'évolution de la surface (ou aire) cellulaire est de toute façon nécessaire, comme on va le voir, au calcul du volume plasmique, mais sa connaissance est souhaitable en elle-même car l'étendue de cette frontière avec le milieu extérieur joue un rôle essentiel dans l'assimilation photosynthétique et le métabolisme : échanges gazeux, absorption de nutrilites, photosynthèse ou excrétion/exsudation... (e.g. Paasche, 1960; Smayda, 1965; Taguchi, 1976;

Friebele *et al.*, 1978).

La valeur du rapport Surface/Volume, qui tend à varier en raison inverse de la taille des cellules, présente également des liens importants et incontestables avec l'activité cellulaire et la productivité du phytoplancton, même s'il reste encore beaucoup à faire pour aboutir à des

conclusions claires et expliquer certaines contradictions (e.g. Taguchi, 1976; Malone, 1980; Furnas, 1983; Reid, 1983).

Toutes ces évaluations fondées sur des mesures dimensionnelles effectuées pendant l'observation microscopique, et sur des séries de calculs ultérieures, ont par conséquent un

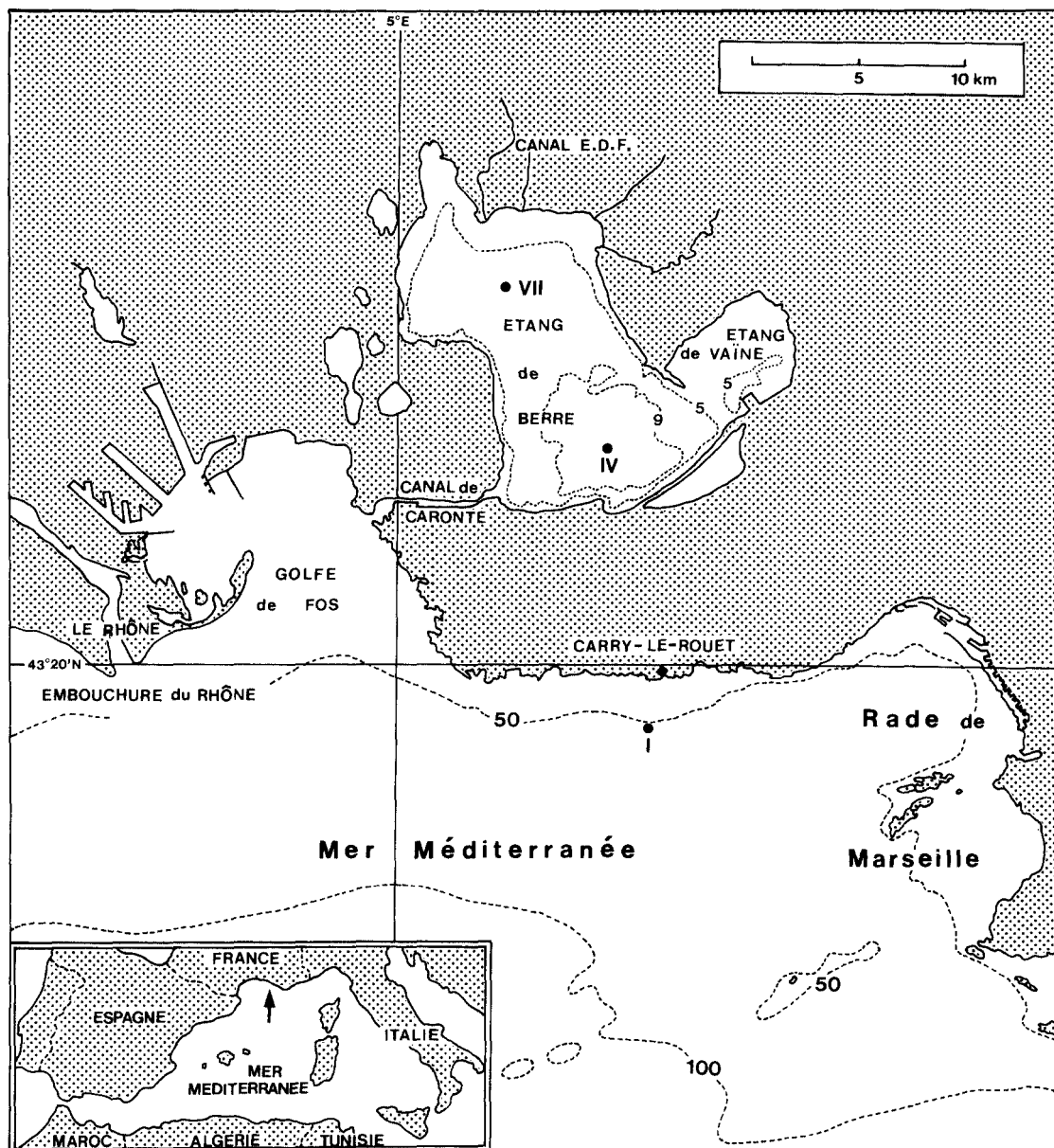


Figure 1. Emplacement des stations de prélèvements.

intérêt indiscutable, qui peut être encore accru par leurs relations possibles avec le degré de dystrophie du milieu (e.g. Viličić, 1986), et par la précision qu'elles apportent dans l'étude des spectres dimensionnels (e.g. Viličić, 1985; Rodríguez *et al.*, 1986; Geider, 1988). Mais ces mesures et calculs requièrent beaucoup de temps. Il importe donc de s'interroger sur la rentabilité générale d'un tel travail: les bénéfices qu'on peut en tirer justifient-ils le temps et les efforts qu'ils coûtent? Cette question va être examinée à la fois dans deux milieux voisins mais bien différents.

Matériel et méthodes

Pendant deux ans le phytoplancton a été régulièrement étudié, d'une part dans l'étang de Berre (Figure 1), étang saumâtre très dessalé pendant la majeure partie de l'année, d'autre part dans les principales arrivées d'eau douce qui alimentent cet étang, ainsi que dans le Golfe de Fos, où il se déverse, et dans des eaux plus typiquement marines, peu influencées par les apports telluriques.

Les résultats relatifs à la composition spécifique, à la densité de populations et aux pigments du phytoplancton ont déjà fait l'objet de diverses publications (notamment Kim, 1979 a, 1979 b; Kim et Travers 1984, 1985; Travers et Kim, 1985 a, 1985 b, 1988).

Parmi les 18 stations étudiées (11 dans l'étang de Berre et son extension dite étang de Vaine, et 7 ailleurs), il ne sera retenu ici que trois stations pour lesquelles les mesures et calculs dimensionnels ont été réalisés. Ce sont la station I (Figure 1), franchement marine ($43^{\circ}18'26''\text{N}$; $5^{\circ}8'28''\text{E}$; 54 m de profondeur), et deux stations d'eau saumâtre, respectivement représentatives de la partie méridionale et de la partie septentrionale de l'étang de Berre : la station IV ($43^{\circ}25'23''\text{N}$; $5^{\circ}6'52''\text{E}$; 9,4 m de profondeur) et la station VII ($43^{\circ}29'28''\text{N}$; $5^{\circ}3'56''\text{E}$; profondeur, 7,4 m).

Les caractères physiques et chimiques des deux milieux différent à plus d'un titre, mais la

principale différence concerne la salinité (Kim, 1985; Travers et Kim, 1985 b). A la station I sa moyenne pondérée est de 37,6‰ et les valeurs fluctuent assez peu, sauf cas exceptionnels de dessalure en surface par l'arrivée d'eaux en provenance du Rhône ou du Golfe de Fos. Dans l'étang de Berre, au contraire, les eaux sont en général très dessalées, surtout par l'apport des eaux de la Durance (canal EDF, au Nord de l'étang, Figure 1). Souvent elles sont seulement méiomésohalines (3~10‰) ou même, plus souvent encore, oligohalines (0,5~3‰). Cependant la valeur de la salinité peut quelquefois redevenir beaucoup plus élevée, notamment à la station IV, soit en raison de l'existence près du fond d'un 'coin salé' relié à la mer par le chenal de Caronte, soit en raison de l'interruption ou de la forte réduction du débit de la dérivation durancienne pendant la saison chaude.

Des prélèvements d'eau ont été effectués périodiquement aux niveaux de 0; 4 et 7 m dans les trois stations, et en outre à 10; 25 et 50 m à la station I. Ils ont été fixés au Lugol et étudiés selon la méthode d'Utermöhl (précisions in Kim, 1979 b; ou Kim et Travers, 1984).

Les calculs de surfaces et volumes cellulaires ont été réalisés, par assimilation à des combinaisons de surfaces et de volumes simples, grâce aux diverses dimensions linéaires observées. Celles-ci ont été mesurées en chaque saison pour tenir compte de leurs variations temporelles, parfois importantes (e.g. Viličić, 1985). La 'troisième' dimension, 'verticale' ou plus précisément parallèle à l'axe optique du microscope, a été obtenue en multipliant par 4/3 (coefficient de correction de la réfraction de la lumière dans l'eau) le déplacement vertical du microscope.

Le volume plasmique (VP, en μm^3) des Diatomées a été calculé au moyen de l'équation de Smayda (1965, 1978; voir aussi Hitchcock, 1983) : $VP = (S \times \epsilon) + (0,1 \times V)$, où S représente la surface cellulaire (en μm^2), V le volume cellulaire total (en μm^3) et ϵ l'épaisseur du cytoplasme pariétal (en μm), elle-même dépendante de la valeur du rapport S/V :

S/V : < 0,35	0,35~0,50	0,51~0,89	≥ 0,90
é : 2	1,5	1	VP = V

Le VP des Dinoflagellés a été calculé selon la méthode de Hagmeier (1961) : $VP = 0,75 \times V$. Surface et volume des cornes y sont exclus de S et V. Dans les autres classes on considère que VP est égal à V.

Résultats

1. Surfaces, volumes et rapports S/V des taxons rencontrés

Le Tableau 1 présente les valeurs moyennes de S, V, VP (quand il diffère de V) et S/V pour plus de 300 taxons rencontrés en une ou plusieurs des trois stations, de la fin de 1976 à la fin de 1978.

Les dimensions des taxons marins sont généralement plus grandes que celles des taxons d'eaux douces. Par conséquent les valeurs du rapport S/V sont donc en général plus faibles en mer qu'en eau douce.

Diatomées : pour les taxons marins, les valeurs du rapport S/V varient de 0,08 (*Coscinodiscus oculis-iridis* et *Rhizosolenia calcar-avis*) à 2,67 (*Nitzschia closterium* : 2,67; *Thalassiothrix mediterranea* : 2,49; *Skeletonema costatum* : 1,79), avec une moyenne arithmétique de 0,61 environ. Pour les taxons d'eau douce, les valeurs de ce rapport vont de 0,32 (*Melosira juergensii* : 0,32; *M. varians* : 0,33; *Cyclotella comta* : 0,34) à 3,70 (*Nitzschia acicularis* : 3,70; *Synedra acus* var. *angustissima* : 3,50) avec une moyenne arithmétique de 0,99. Par conséquent, pour le phytoplancton marin étudié ici, qui est essentiellement composé de Diatomées, on trouvera généralement un rap-

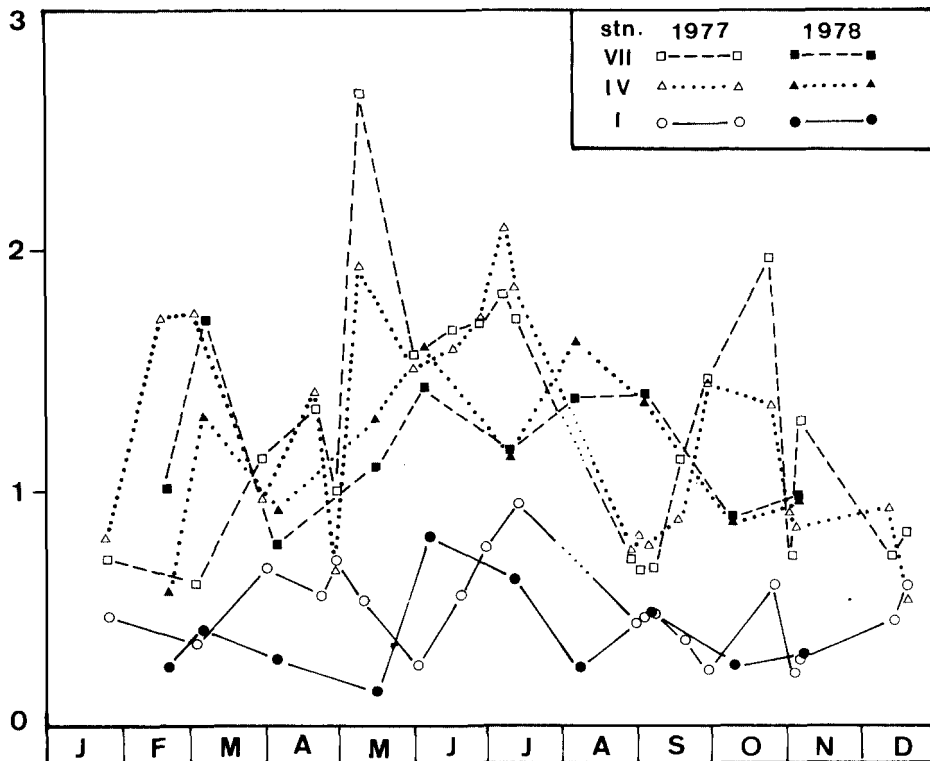


Figure 2. Comparaison de l'évolution des valeurs du rapport surface cellulaire/volume total aux stations VII, IV et I au cours des années 1977 et 1978.

Tableau 1. Valeurs de la surface cellulaire (S, en μm^2), du volume cellulaire (V, en μm^3), du volume plasmique (VP en μm^3) et du rapport S/V pour les taxons microplanctoniques observés.

CYANOPHYCEES				
	S, μm^2	V, μm^3	VP, μm^3	S/V
<i>Agmenellum glaucum</i> (Naegeli) Drouet & Daily	290	100	.	2,90
<i>A. punctatum</i> (Meyen) Drouet & Daily	200	70	.	2,86
<i>Aphanizomenon gracile</i> Lemmermann	1400	1200	.	1,17
<i>Borzia trilocularis</i> Cohn	250	280	.	0,89
<i>Gloetrichia echinulata</i> (Smith) Richter	300	100	.	3,00
<i>Lyngbya</i> (Phormidium) <i>favosa</i> Bory	2500	4100	.	0,51
<i>Microcoleus lacustris</i> (Rabenhorst) Farlow	1300	1200	.	1,09
<i>Nostoc</i> cf. <i>parmelioides</i> Kützing (100 μm)	520	140	.	3,71
<i>Oscillatoria granulata</i> Gardner (100 μm)	1300	1300	.	1,00
<i>O. okenii</i> Agardh (100 μm)	1700	2100	.	0,81
<i>O. rubescens</i> De Cand (100 μm)	1950	2800	.	0,70
<i>Rhabdoderma lineare</i> Schmidle & Lauterborn	40	20	.	2,00
<i>Schizothrix</i> cf. <i>lacustris</i> Braun (100 μm)	320	160	.	2,00
<i>Spirulina major</i> Kützing	600	250	.	2,40
<i>Wolleea saccata</i> (Wolle) Bornet & Flahaut (100 μm)	760	450	.	1,69
DIATOMEES				
<i>Achnanthes exigua</i> Grunow var. <i>heterovalvata</i> Krasske	400	350	350	1,14
<i>Amphora coffeaeformis</i> (Agardh) (Kützing)	600	550	350	1,09
<i>A. ovalis</i> Kützing	3100	6000	3700	0,52
<i>A. perpusilla</i> Grunow	130	70	70	1,86
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	750	450	450	1,67
<i>A. gracillima</i> (Hantzsch) Heiberg	560	300	300	1,87
<i>A. japonica</i> Cleve (= <i>A. glacialis</i> Castracane)	900	1700	1070	0,53
<i>Bacteriastrum delicatulum</i> Cleve	970	2300	1700	0,42
<i>B. elegans</i> Pavillard	2200	6900	5100	0,32
<i>Caloneis obtusa</i> (Smith) Cleve	2300	4200	2700	0,55
<i>Chaetoceros affinis</i> Lauder var. <i>affinis</i>	1300	3000	2250	0,42
<i>Ch. affinis</i> var. <i>willei</i> (Gran) Hustedt	1000	2000	1700	0,50
<i>Ch. atlanticus</i> Cleve f. <i>atlanticus</i>	1500	4200	2700	0,36
<i>Ch. atlanticus</i> f. <i>audax</i> (Schütt) Gran	1800	5100	3200	0,35
<i>Ch. borgei</i> Lemmermann (f. de <i>Ch. muelleri</i>)	230	170	170	1,35
<i>Ch. brevis</i> Schütt	1300	3300	2280	0,40
<i>Ch. compressus</i> Lauder	470	700	540	0,67
<i>Ch. concavicornis</i> Mangin	960	1400	1100	0,68
<i>Ch. convolutus</i> Castracane	2500	7000	4500	0,36
<i>Ch. curvisetus</i> Cleve	1000	1600	1160	0,63
<i>Ch. debilis</i> Cleve	1500	2700	1800	0,56
<i>Ch. decipiens</i> Cleve	3200	6300	2800	0,51
<i>Ch. densus</i> Cleve	1300	2900	2200	0,45
<i>Ch. diadema</i> (Ehrenberg) Gran (= <i>Ch. subsecundus</i> Hustedt)	1800	4500	3200	0,40
<i>Ch. didymus</i> Ehrenberg var. <i>protuberans</i> (Lauder) Gran & Yendo	1000	2400	1700	0,42

<i>Ch. difficilis</i> Cleve	640	1200	760	0,53
<i>Ch. exospermum</i> Meunier	170	120	120	1,42
<i>Ch. gracilis</i> Schütt	380	550	440	0,69
<i>Ch. laciniosus</i> Schütt	2000	6500	4700	0,31
<i>Ch. lauderi</i> Ralfs	2200	7500	5200	0,29
<i>Ch. lorenzianus</i> Grunow	2900	9300	6700	0,31
<i>Ch. messanensis</i> Castracane	1900	6000	4400	0,32
<i>Ch. muelleri</i> Lemmermann	1200	2800	2100	0,43
<i>Ch. pendulus</i> Karsten	570	900	650	0,63
<i>Ch. perpusillus</i> Cleve	190	190	190	1,00
<i>Ch. peruvianus</i> Brightwell	1200	3000	1650	0,40
<i>Ch. pseudocurvisetus</i> Mangin (= <i>Ch. bacteriaströides</i> Karsten)	1400	3500	2500	0,40
<i>Ch. seiracanthus</i> Gran	1400	3400	2400	0,41
<i>Ch. similis</i> Cleve	280	300	300	0,93
<i>Ch. simplex</i> Ostenfeld	1100	2500	1900	0,44
<i>Ch. socialis</i> Lauder	400	460	450	0,87
<i>Ch. teres</i> Cleve	4100	19000	10100	0,22
<i>Ch. vistulae</i> Apstein	180	170	170	1,06
<i>Ch. sp. A</i> (petites tailles)	350	480	380	0,73
<i>Ch. sp. B</i> (tailles moyennes)	1300	3000	2100	0,43
<i>Ch. sp. C</i> (grandes tailles)	2400	8100	5200	0,30
<i>Cocconeis commutatus</i> Grunow	40000	203000	100000	0,20
<i>C. pediculus</i> Ehrenberg	1300	2300	1500	0,57
<i>C. placentula</i> Ehrenberg var. <i>placentula</i>	2300	5300	3100	0,43
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehrenberg) Cleve	1700	4000	2300	0,43
<i>C. scutellum</i> Ehrenberg	1800	3400	2100	0,53
<i>Coscinodiscus nodulifer</i> Schmidt	4200	12000	9600	0,35
<i>C. oculus-iridis</i> Ehrenberg	70000	908000	231000	0,08
<i>C. perforatus</i> Ehrenberg var. <i>pavillardii</i> (Forti) Hustedt	53000	520000	158000	0,10
<i>C. radiatus</i> Ehrenberg	7000	30400	17000	0,23
<i>Cyclotella bodanica</i> Eulenstein	3900	11000	5600	0,35
<i>C. comensis</i> Grunow	310	350	340	0,89
<i>C. comta</i> (Ehrenberg) Kützing var. <i>comta</i>	2400	7100	5500	0,34
<i>C. comta</i> var. <i>oligactis</i> (Ehrenberg) Grunow	570	800	800	1,40
<i>C. glomerata</i> Bacham	150	110	110	1,36
<i>C. kuetzingiana</i> Thwaites	1500	3600	2050	0,42
<i>C. melosiroides</i> (Kirchner) Lemmermann	190	140	140	1,36
<i>C. operculata</i> (Agardh) Kützing	780	1200	900	0,65
<i>C. cf. striata</i> (Kützing) Grunow	1900	3900	2500	0,49
<i>C. sp. A</i> (petites tailles)	220	200	200	1,10
<i>C. sp. B</i> (tailles moyennes)	1000	1900	1300	0,53
<i>C. sp. C</i> (grandes tailles)	2700	7200	4500	0,38
<i>Cymbella affinis</i> Kützing	2200	4800	2900	0,46
<i>C. cymbiformis</i> Agardh	3900	8700	5200	0,45
<i>C. prostrata</i> (Berkeley) Cleve	2000	4100	2600	0,49
<i>C. tumidula</i> Grunow	1100	1500	1250	0,73
<i>C. turgida</i> (Gregory) Cleve	4200	7800	5100	0,54

<i>C. ventricosa</i> Kützing	1000	1200	1100	0,83
<i>Detonula pumila</i> (Castracane) Schüff	2400	9100	5700	0,26
<i>Diatoma anceps</i> (Ehrenberg) Kirchner	1100	1100	1100	1,00
<i>D. elongatum</i> (Lyngbye) Agardh	960	470	470	2,04
<i>D. vulgare</i> Bory var. <i>breve</i> Grunow	1500	2900	1800	0,51
<i>D. vulgare</i> var. <i>capitulatum</i> Grunow	670	560	560	1,20
<i>D. vulgare</i> var. <i>grande</i> (Smith) Grunow	1900	2800	2300	0,68
<i>D. vulgare</i> var. <i>productum</i> Grunow	700	650	650	1,08
<i>D. vulgare</i> var. <i>vulgare</i>	2900	4000	3300	0,73
<i>Ditylum brightwellii</i> (West) Grunow	16500	106000	43600	0,16
<i>Eucampia zodiacus</i> Ehrenberg	7700	38000	19200	0,20
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazière	1800	1400	1400	1,29
<i>F. construens</i> (Ehrenberg) Grunow var. <i>construens</i>	500	520	520	0,96
<i>F. construens</i> var. <i>subsalina</i> Hustedt	910	820	820	1,11
<i>F. crotonensis</i> Kitton	1100	500	500	2,20
<i>F. intermedia</i> Grunow	300	200	200	1,50
<i>F. pinnata</i> Ehrenberg	410	300	300	1,37
<i>F. ungeriana</i> Grunow	1900	2200	2100	0,86
<i>F. virescens</i> var. <i>capitata</i> Oestrup	2700	3000	3000	0,90
<i>F. sp. A</i> (petites tailles)	370	310	310	1,19
<i>F. sp. B</i> (grandes tailles)	4020	5400	4600	0,74
<i>Gomphonema intricatum</i> Kützing	1500	1800	1700	0,83
<i>G. lanceolatum</i> Ehrenberg	950	1400	1100	0,68
<i>G. olivaceum</i> (Lyngbye) Kützing var. <i>olivaceum</i>	520	550	550	0,95
<i>G. olivaceum</i> var. <i>calcareum</i> Cleve	740	780	780	0,95
<i>G. parvulum</i> Kützing	380	410	410	0,93
<i>G. cf. ventricosum</i> Gregory	2700	5800	3600	0,47
<i>Grammatophora angulosa</i> Ehrenberg	700	600	600	1,17
<i>G. marina</i> (Lyngbye) Kützing	1900	3200	2200	0,59
<i>G. oceanica</i> Ehrenberg	1400	1700	1570	0,82
<i>Guinardia flaccida</i> (Castracane) Peragallo	30000	300000	90000	0,10
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst	11000	45000	26500	0,24
<i>G. attenuatum</i> (Kützing) Rabenhorst	15000	60000	36000	0,25
<i>G. scalproides</i> (Rabenhorst) Cleve	1400	2000	1600	0,70
<i>G. spenceri</i> (Smith) Griffith & Henfrey	20000	90000	49000	0,22
<i>Hemiaulus hauckii</i> Grunow	5800	27000	14300	0,21
<i>H. sinensis</i> Greville	2400	7700	5600	0,31
<i>Lauderia annulata</i> Cleve (= <i>L. borealis</i> Gran)	4800	25000	12100	0,19
<i>Leptocylindrus danicus</i> Cleve	1000	1800	1200	0,56
<i>L. mediterraneus</i> (Peragallo) Hasle	2670	6000	4600	0,45
<i>Licmophora abbreviata</i> Agardh	1300	1500	1450	0,87
<i>Melosira granulata</i> Ralfs var. <i>angustissima</i> Müller	220	150	150	1,47
<i>M. granulata</i> var. <i>muzzanensis</i> (Meister) Hustedt	2100	5000	2900	0,42
<i>M. italica</i> (Ehrenberg) Kützing	1400	3500	2500	0,40
<i>M. juergensii</i> Agardh	4400	13000	10100	0,32
<i>M. varians</i> Agardh	4000	12000	9200	0,33
<i>Navicula bacillum</i> Ehrenberg	2900	8000	5200	0,36

<i>N. carii</i> Ehrenberg	620	530	530	1,17
<i>N. cincta</i> (Ehrenberg) Ralfs	850	900	900	0,94
<i>N. confervacea</i> (Kützing) Grunow	600	750	680	0,80
<i>N. cryptocephala</i> Kützing var. <i>cryptocephala</i>	450	400	400	1,13
<i>N. cryptocephala</i> var. <i>intermedia</i> Grunow	400	360	360	1,11
<i>N. distans</i> (Smith) Ralfs	8300	20000	18600	0,42
<i>N. exigua</i> (Gregory) Grunow	950	1400	1100	0,68
<i>N. gregaria</i> Donkin	390	380	380	1,03
<i>N. laterostrata</i> Hustedt	750	900	840	0,83
<i>N. oblongata</i> Kützing	4400	8500	5300	0,52
<i>N. placentula</i> (Ehrenberg) Grunow f. <i>placentula</i>	1400	1900	1600	0,74
<i>N. placentula</i> f. <i>rostrata</i> (Mayer) Hustedt	1100	1500	1150	0,73
<i>N. pupula</i> Kützing var. <i>mutata</i> (Krasske) Hustedt	580	600	600	0,97
<i>N. pusilla</i> Smith	1000	1400	1100	0,71
<i>N. salinarum</i> Grunow	900	1100	1000	0,82
<i>N. schoenfeldii</i> Hustedt	360	350	350	1,03
<i>N. cf. simplex</i> Krasske	560	510	510	1,10
<i>N. viridula</i> Kützing var. <i>slesvicensis</i> Grunow	900	1300	1000	0,69
<i>N. viridula</i> var. <i>viridula</i>	1650	2500	1900	0,66
<i>N. spp.</i> (petites tailles)	400	370	370	1,08
<i>N. spp.</i> (tailles moyennes)	750	900	800	0,83
<i>N. spp.</i> (grandes tailles)	3000	6000	5000	0,50
<i>Nitzschia acicularis</i> (Kützing) Smith var. <i>acicularis</i>	740	200	200	3,70
<i>N. cf. acicularis</i> var. <i>major</i> Mueller	430	130	130	3,31
<i>N. acuminata</i> (Smith) Grunow	3500	5700	4100	0,61
<i>N. angustata</i> Grunow var. <i>acuta</i> Grunow	250	150	150	1,67
<i>N. angustata</i> var. <i>angustata</i>	550	430	430	1,28
<i>N. clausii</i> Hantzsch	660	400	400	1,65
<i>N. closterium</i> (Ehrenberg) Smith	160	60	60	2,67
<i>N. "delicatissima"</i> Cleve (complexe de plusieurs espèces)	400	310	310	1,29
<i>N. dissipata</i> (Kuetzing) Grunow	850	900	900	0,94
<i>N. filiformis</i> (Smith) Van Heurck	1400	1350	1350	1,04
<i>N. gracilis</i> Hantzsch	700	400	400	1,75
<i>N. hantzschiana</i> Rabenhorst	500	440	440	1,14
<i>N. kuetzingiana</i> Hilse	370	310	310	1,19
<i>N. longissima</i> (Brébisson) Grunow	650	300	300	2,17
<i>N. longissima</i> Grunow var. <i>subtilis</i> Grunow	1950	1900	1900	1,03
<i>N. microcephala</i> Grunow	210	150	150	1,40
<i>N. obtusa</i> Smith	4700	5800	5300	0,81
<i>N. pacifica</i> Cupp	2000	2400	2240	0,83
<i>N. palea</i> (Kützing) Smith	480	260	260	1,85
<i>N. paleacea</i> Grunow	290	210	210	1,38
<i>N. paradoxa</i> (Gmelin) Grunow	1600	1150	1150	1,39
<i>N. pungens</i> var. <i>atlantica</i> Cleve	1500	1100	1100	1,36
<i>N. recta</i> Hantzsch	2800	3600	3200	0,78
<i>N. "seriata"</i> Cleve (complexe de plusieurs espèces)	2100	2100	2100	1,00
<i>N. sigma</i> (Kützing) Smith	3700	5300	4200	0,70

<i>N. sigmoidea</i> (Nitzsch) Smith	4500	6100	5100	0,74
<i>N. stagnorum</i> (Rabenhorst) Grunow	1250	1200	1200	1,04
<i>N. thermalis</i> (Ehrenberg) Auerswald var. <i>minor</i> Hilse	660	470	470	1,40
<i>N. thermalis</i> var. <i>thermalis</i>	2400	3000	2700	0,80
<i>N. vermicularis</i> (Kützing) Hantzsch	2400	2000	2000	1,20
<i>N. sp. A</i> (petites tailles)	320	200	200	1,60
<i>N. sp. B</i> (grandes tailles)	690	450	450	1,53
<i>Odontella aurita</i> (Lyngbye) Agardh (<i>Biddulphia a.</i> (Lyngbye))	150000	74000	37400	0,20
<i>O. mobiliensis</i> (Bailey) Grunow (= <i>B. m.</i> Grunow)	160000	145000	46500	0,11
<i>Pinnularia hemiptera</i> (Kützing) Cleve	2500	4400	2900	0,57
<i>P. microstauron</i> (Ehrenberg) Cleve var. <i>brebissonii</i> (Kützing)	1500	2000	1700	0,75
<i>P. microstauron</i> var. <i>microstauron</i> Mayer	1800	2300	2000	0,78
<i>Pleurosigma longum</i> Cleve var. <i>lonceolatum</i> Peragallo &	14000	44000	32400	0,32
<i>P. nicobaricum</i> Grunow Peragallo	7000	15500	12000	0,45
<i>P. normanii</i> Ralfs	6300	15000	11000	0,42
<i>P. salinarum</i> Grunow	3600	5700	4200	0,63
<i>Rhizosolenia alata</i> Brightwell f. <i>alata</i>	11200	31000	19900	0,36
<i>R. alata</i> f. <i>gracillima</i> (Cleve) Grunow	7600	11000	8700	0,69
<i>R. calcar avis</i> Schultze	80000	1000000	260000	0,08
<i>R. cylindrus</i> Cleve	5200	12000	9000	0,43
<i>R. delicatula</i> Cleve	2300	7000	5300	0,33
<i>R. fragilissima</i> Bergon	3300	7500	5700	0,44
<i>R. hebeta</i> Bailey f. <i>semispina</i> (Hensen) Gran	9000	21000	15600	0,43
<i>R. imbricata</i> Brightwell var. <i>shrubslei</i> (Cleve) Schröder	12200	42000	28600	0,29
<i>R. setigera</i> Brightwell	3600	6800	4300	0,53
<i>R. stolterfothii</i> Peragallo	5400	23000	13100	0,23
<i>R. styliformis</i> Brightwell	62000	470000	171000	0,13
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kützing) Grunow	800	1000	900	0,80
<i>R. curvata</i> (Kützing) Grunow var. <i>subacuta</i> Schmidt	1050	1700	1200	0,62
<i>R. marina</i> Schmidt var. <i>heterosticta</i> Schmidt	800	1100	910	0,73
<i>R. marina</i> var. <i>intermedia</i> Schmidt (var. de <i>R. curvata</i>)	1400	2000	1600	0,70
<i>Schroederella delicatula</i> (Peragallo) Pavillard	2400	9100	5700	0,26
<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve	300	310	310	0,97
<i>S. subsalsus</i> (Cleve-Euler) Hustedt	250	140	140	1,79
<i>Stephanodiscus dubius</i> (Fricke) Hustedt	600	800	680	0,75
<i>Surirella biseriata</i> Brébisson var. <i>constricta</i> Hustedt	2300	3300	2600	0,70
<i>S. gracilis</i> (Smith) Grunow	4400	9200	5800	0,48
<i>S. linearis</i> Smith	3500	7300	4600	0,48
<i>S. ovalis</i> Brébisson	4500	11000	6200	0,41
<i>S. ovata</i> Kützing var. <i>ovata</i>	950	1050	1050	0,90
<i>S. ovata</i> var. <i>salina</i> (Smith) Rabenhorst	800	950	900	0,84
<i>S. tenera</i> Gregory	2000	3100	2300	0,65
<i>Synedra acus</i> Kützing var. <i>acus</i>	3000	1100	1100	2,73
<i>S. acus</i> var. <i>angustissima</i> Grunow	2800	800	800	3,50
<i>S. acus</i> var. <i>radians</i> (Kützing) Hustedt	1400	450	450	3,11
<i>S. affinis</i> Kützing	1600	900	900	1,78
<i>S. capitata</i> Ehrenberg	5700	6200	6200	0,95

<i>S. tabulata</i> (Agardh) Kützing var. <i>obtusa</i> (Arnett) Hustedt	2400	1800	1800	1,33
<i>S. ulna</i> (Nitzsch) Ehrenberg var. <i>danica</i> (Kützing) Grunow	2500	1400	1400	1,79
<i>S. ulna</i> var. <i>ulna</i>	4300	3800	3800	1,13
<i>S. sp. A</i> (petites tailles)	470	250	250	1,88
<i>S. sp. B</i> (grandes tailles)	880	680	680	1,29
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Van Heurck	600	530	530	1,13
<i>Thalassiosira condensata</i> Cleve	2700	9000	6300	0,29
<i>T. decipiens</i> (Grunow) Jørgensen	2500	7000	4500	0,36
<i>Thalassiothrix frauenfeldii</i> Grunow	3900	2800	2800	1,39
<i>T. mediterranea</i> Pavillard	11200	4500	4500	2,49

CHRYSTOPHYCEES

	$S, \mu m^2$	$V, \mu m^3$	S/V
<i>Dinobryon cylindricum</i> Ehrenberg var. <i>palustre</i> Lemmermann	900	1200	0,75
<i>D. sertularia</i> Ehrenberg	500	450	1,11

DICTYOCOPHYCEES

<i>Dictyocha fibula</i> var. <i>aculeata</i> Lemmermann	2500	4100	0,61
<i>D. fibula</i> Ehrenberg var. <i>fibula</i>	1800	2700	0,67

PRYMNESIOPHYCEES

<i>Syracosphaera oculata</i> Lecal-Schlauder	380	520	0,73
<i>S. pulchra</i> Lohmann	670	1650	0,41

PRASINOPHYCEES

<i>Pyramimonas disomata</i> Butcher	270	250	1,08
<i>P. sp. A</i> (petites tailles)	70	40	1,75
<i>P. sp. B</i> (tailles moyennes)	550	900	0,61
<i>P. sp. C</i> (grandes tailles)	950	2300	0,41

CHLOROPHYCEES

<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerheim	720	340	2,12
<i>Ankistrodesmus convolutus</i> Corda var. <i>minutus</i> (Nägeli) Rabenhorst	30	20	1,50
<i>A. falcatus</i> (Corda) Ralfs var. <i>falcatus</i>	570	280	2,04
<i>A. falcatus</i> var. <i>mirabilis</i> (West & West) Smith	450	220	2,05
<i>A. falcatus</i> var. <i>radiatus</i> (Chodat) Lemmermann	470	240	1,96
<i>Chlamydomonas altera</i> Skuja	200	260	0,77
<i>C. Angulosa</i> Dill.	540	800	0,68
<i>C. boampopara</i> Rodhe & Skuja	110	110	1,00
<i>C. kldnsbasis</i> Skuja	800	1500	0,35
<i>C. sinica</i> Skvortzow	300	470	0,64
<i>C. viridemaculata</i> Pascher	130	130	1,00
<i>C. sp. A</i> (petites tailles)	100	70	1,30

<i>C. sp. B (tailles moyennes)</i>	400	700	0,57
<i>C. sp. C (grandes tailles)</i>	1200	3850	0,31
<i>Chlorella miniata</i> (Nägeli) Oltman	30	10	3,00
<i>C. vulgaris</i> Beijerinck	150	180	0,83
<i>Chloromocum wimmeri</i> Rabenhorst (Lemmermann) Bourrelly	800	2150	0,37
<i>Chodatella (Lagerheimia) genevensis</i> Lemmermann var. <i>subglobosa</i>	120	120	1,00
<i>Closteriopsis longissima</i> Lemmermann var. <i>tenuissima</i> Smith	1300	850	1,53
<i>Closterium calosporum</i> Wittrock	10200	57500	0,18
<i>C. Kützingii</i> Brébisson	440	280	1,57
<i>C. parvulum</i> Nægeli var. <i>angustum</i> West & West	190	120	1,58
<i>Crucigenia cf. rectangularis</i> (Nægeli) Gay	560	520	1,08
<i>Desmidium swartzii</i> Agardh	190	110	1,73
<i>Francia droescheri</i> (Lemmermann) Smith	130	140	0,93
<i>Hyaloraphidium cf. controtum</i> Pascher & Korchikoff	200	90	2,22
<i>Hyalotheca dissiliens</i> (Smith) Brébisson f. <i>bidentula</i> Nordstedt	2600	10000	0,26
<i>H. mucosa</i> (Dillwell) Ehrenberg	1800	5700	0,32
<i>Kirchneriella elongata</i> Smith	100	50	2,00
<i>K. obesa</i> (West) Schmidle	150	110	1,36
<i>Koliella tatrae</i> Hindak var. <i>bratislavensis</i> Hindak	140	30	4,67
<i>Micractinium pusillum</i> Fresenius	80	70	1,14
<i>Ourococcus bicaudatus</i> Grobety	210	250	0,84
<i>Scenedesmus acuminatus</i> (Lagerheim) Chodat	560	270	2,07
<i>S. armatus</i> Chodat var. <i>bicaudatus</i> (Guglielmetti-Printz) Chodat	1000	650	1,54
<i>S. crassus</i> Chodat	2000	2800	0,71
<i>S. dimorphus</i> Kützing	500	300	1,67
<i>S. falcatus</i> Chodat	950	600	1,58
<i>S. flexuosus</i> (Lemmermann) Ahlstrom	1600	1800	0,89
<i>S. javanensis</i> Chodat	1900	1200	1,58
<i>S. longus</i> Meyen	300	140	2,14
<i>S. opoliensis</i> Richter	1500	2000	0,75
<i>S. protuberans</i> Fritsch & Richter	1300	1700	0,76
<i>S. quadricauda</i> (Turpin) Brébisson	750	1200	0,63
<i>S. spinosus</i> Chodat	1100	700	1,57
<i>S. tenuispina</i> Chodat	490	330	1,48
<i>S. wisconsinensis</i> (Smith) Chodat	860	950	0,90
<i>S. sp. (petites tailles)</i>	420	300	1,40
<i>S. sp. (grandes tailles)</i>	810	580	1,40
<i>Schroederia setigera</i> Lemmermann	850	1000	0,85
<i>Selenastrum bibraianum</i> Reinsch Krieg & Bourrelly	120	70	1,71
<i>Staurastrum sebalidii</i> Reinsch var. <i>ornatum</i> Nordstedt f. <i>elongatum</i>	200	100	2,00
<i>S. zahlbruckneri</i> Meyen var. <i>africanum</i> Fritsch & Richter	1100	3600	0,31
<i>Tetraspora gelatinosa</i> (Wahlenberg) Agardh	100	50	2,00
<i>Ulothrix zonata</i> Kützing	1400	3800	0,37
<i>Chlorococcum sp. + Chloronomala sp. (taille moyenne d'une cellule)</i>	500	1100	0,45
Chlorophycées A (petites tailles)	110	110	1,00
Chlorophycées B (tailles moyennes)	300	500	0,60
Chlorophycées C (grandes tailles)	600	1400	0,43

EUGLENOPHYCEES

<i>Euglena gracilis</i> Klebs	2300	8800	0,26
<i>Eutreptia viridis</i> Perty	1500	4700	0,32
<i>Phacus pyrum</i> (Ehrenberg) Stein	1800	7100	0,25
<i>P. rudicola</i> (Playfair) Pochmann	1700	3300	0,52
<i>P. splendens</i> Pochmann	4700	28000	0,17

CRYPTOPHYCEES

<i>Cryptomonas major</i> Butcher	440	800	0,55
<i>C. sp. A</i> (la plus petite taille)	110	100	1,10
<i>C. sp. B</i> (petites tailles)	210	270	0,78
<i>C. sp. C</i> (tailles moyennes)	500	900	0,56
<i>C. sp. D</i> (grande taille)	1100	3000	0,37
<i>C. sp. E</i> (la plus grandes taille)	1800	5500	0,33
<i>Hemiselmis rufescens</i> Parke	80	70	1,14
<i>Rhodomonas cf. lens</i> Pascher & Ruttner	70	50	1,50
<i>R. pusilla</i> Bachmann	250	330	0,76

DINOFLAGELLES

	$S, \mu m^2$	$V, \mu m^3$	$VP, \mu m^3$	S/V
<i>Ceratium extensum</i> (Gourret) Cleve	23000	46000	34500	0,50
<i>C. fusus</i> (Ehrenberg) Dujardin var. <i>seta</i> (Ehrenberg) Sournia	5800	14000	10500	0,41
<i>C. hirundinella</i> (Müller) Bergh	14000	63000	47300	0,22
<i>C. kofoidii</i> Jörgensen (Karsten) Jörgensen	4900	20000	15000	0,25
<i>C. massiliense</i> (Gourret) Jörgensen f. <i>macroceroides</i>	37000	110000	82500	0,34
<i>C. ranipes</i> Cleve f. <i>palmatum</i> (Schröder) Jörgensen	22000	72000	54000	0,31
<i>C. symmetricum</i> Pavillard	15000	117000	87800	0,13
<i>C. tripos</i> (Müller) Nitzsch var. <i>tripodioides</i> Jörgensen	30000	202000	151500	0,15
<i>Dinophysis caudata</i> Saville-Kent	8100	58000	43500	0,14
<i>Glenodinium inaequale</i> Chodat	550	880	660	0,63
<i>Gymnodinium lacustre</i> Schiller	490	730	550	0,67
<i>G. variabile</i> Herdman	480	630	470	0,76
<i>G. varians</i> Maskell	160	190	140	0,84
<i>Oxytoxum parvum</i> Schiller	1100	2600	1950	0,42
<i>O. scolopax</i> Stein	8300	39000	29300	0,21
<i>Peridinium balticum</i> (Levander) Lemmermann	2700	13000	9800	0,21
<i>Prorocentrum gracile</i> Schütt	1800	4300	3230	0,42
<i>P. micans</i> Ehrenberg	2900	11000	8250	0,26
<i>P. schilleri</i> Böhm(f. de <i>P. micans</i>)	3200	12700	9500	0,25
<i>P. triestinum</i> Schiller	570	1050	800	0,54
<i>Protoperidinium depressum</i> (Bailey) Balech	8500	57000	42800	0,15
<i>P. diabolus</i> (Cleve) Balech	4200	22000	16500	0,19
<i>P. oceanicum</i> (Van Höffen) Balech	40000	740000	555000	0,05
Dinoflagellés nus (petites tailles)	800	2000	1500	0,40
Dinoflagellés nus (tailles moyennes)	3200	16000	11000	0,20
Dinoflagellés nus (grandes tailles)	45000	27000	20000	0,17

port S/V nettement plus faible que dans les autres milieux, comme on le voit clairement sur la Figure 2. C'est aussi ce que montrent bien les Figures 3 et 4 si l'on compare, d'un milieu à l'autre, les positions relatives des courbes qui représentent l'évolution de S et de V ou VP.

Dans les eaux douces on trouverait une valeur moyenne de S/V encore plus élevée qu'en eau saumâtre, mais on s'en approche déjà beaucoup dans l'étang de Berre puisque les Diatomées marines y sont beaucoup moins nombreuses que les Diatomées d'eau douce, et que les autres composants du phytoplancton ont un rapport S/V encore plus grand, comme on va le voir.

Dinoflagellés : Les valeurs du rapport S/V se situent entre 0,05 et 0,63, avec une moyenne arithmétique de 0,34. Cette faible valeur est due à la grande taille moyenne des cellules observées. Dans la présente étude, les Dinoflagellés n'ont pas autant d'importance que les Diatomées, car ils sont peu nombreux et n'appartiennent qu'à un nombre restreint de taxons.

Cyanophycées : Cette classe ne renferme ici que des taxons d'eaux douces. On les observe généralement sous forme de filaments, et la taille des cellules est très petite. Chez les espèces filamenteuses, les calculs ont été exprimés pour un fragment de filament d'une longueur de 100 μm . Les valeurs du rapport S/V sont fortes, avec une moyenne arithmétique de 2 environ. Cette classe est très abondante dans l'étang de Berre, et les valeurs ou les variations du rapport surface/volume jouent donc un grand rôle. Ce sont surtout *Oscillatoria rubescens* (0,70) et *Wolleea saccata* (1,69) qui prennent une place importante.

Chlorophycées : Le spectre des valeurs du

rapport S/V est très étendu, entre 0,18 (*Closterium calosporum*) et 4,67 (*Koliella tatrae* var. *bratislavensis*), avec une moyenne arithmétique de 1,11 environ. En réalité, il est sans doute plus essentiel de remarquer que S/V vaut environ 3 chez *Chlorella miniata* et les espèces très proches. Ce genre et cette classe sont prédominants dans les étangs de Berre et Vaïne et influent considérablement sur les valeurs ou les variations globales du rapport S/V moyen.

Autres classes : Les six autres classes mentionnées dans le tableau 2 montrent des valeurs relativement faibles du rapport S/V

Dans l'étang de Berre les Cryptophycées et les Prasinophycées sont en général peu nombreuses et les quatre autres classes groupées ici (Chrysophycées, Euglénophycées, Dictyochophycées et Prymnésiophycées) ont encore moins d'influence sur les valeurs des rapport S/V dans les échantillons.

2. Variations de la surface cellulaire et du biovolume du phytoplancton, comparées à celles de la densité de populations.

Les Figures 5 à 8 permettent de comparer pour les stations IV, VII et I la répartition verticale et l'évolution en 1977 et 1978, de la densité des populations phytoplanctoniques, de leur surface cellulaire, de leur volume total et de leur volume plasmique. Les Figures 3 et 4 comparent l'évolution des moyennes pondérées de ces paramètres et la Figures 2 celles du rapport S/V.

Pour faciliter la lecture de ces figures, il peut être utile de se rendre compte que les valeurs des paramètres se superposent exactement lorsque les cellules ont en moyenne une surface

Tableau 2. Valeurs du rapport S/V dans divers classes

Valeur Classe	minimale	maximale	moyenne
Chrysophycées	0,75	1,11	0,93
Cryptophycées	0,33	1,50	0,79
Euglénophycées	0,17	0,52	0,30
Prasinophycées	0,41	1,75	0,96
Dictyochophycées	0,61	0,67	0,64
Prymnésiophycées	0,41	0,73	0,57

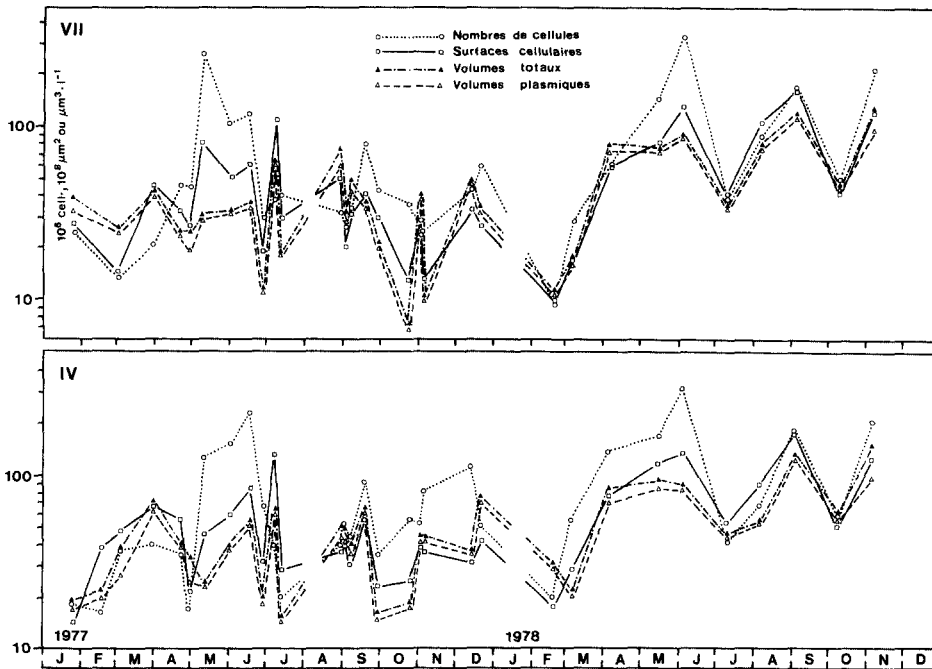


Figure 3. Comparaison de l'évolution des nombres de cellules, surfaces cellulaires, volumes totaux et volumes plasmatiques des stations VII et IV (valeurs moyennes pondérées) au cours des années 1977 et 1978.

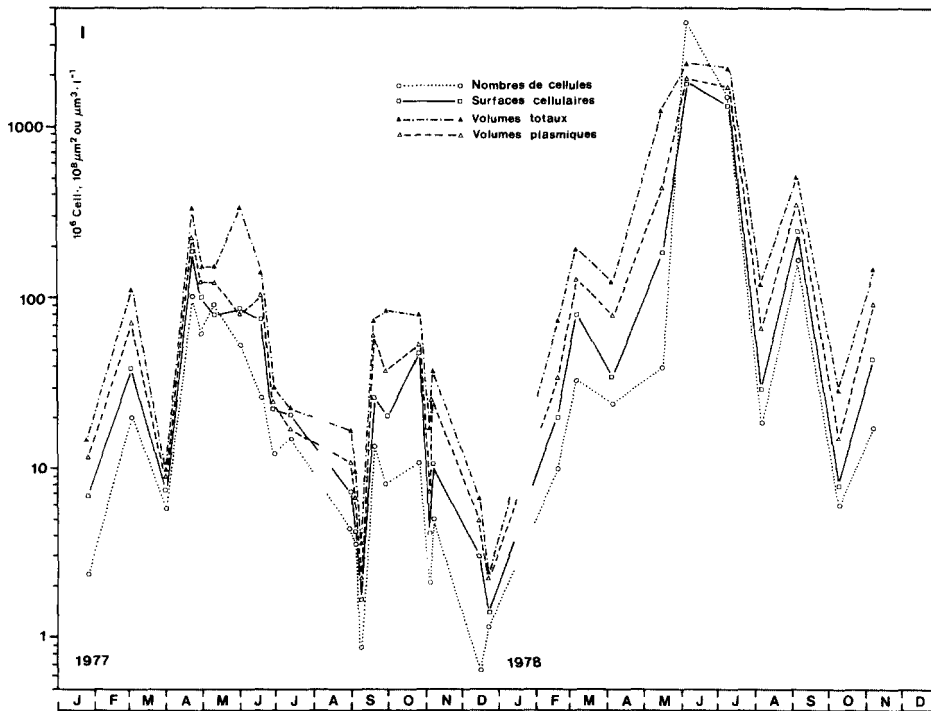


Figure 4. Comparaison de l'évolution des nombres de cellules, surfaces cellulaires, volumes totaux et volumes plasmatiques de la station I (valeurs moyennes pondérées) au cours des années 1977 et 1978.

de 100 μm^2 et un volume total et plasmique de 100 μm^3 , donc un rapport S/V égal à 1.

Étang de Berre (stations IV et VII)

On constate tout d'abord (Figure 3) que les valeurs des volumes plasmiques ne sont guère inférieures à celles des volumes totaux dans l'étang de Berre, car celui-ci est presque toujours riche en Cyanophycées, Chlorophycées, Cryptophycées et Prasinophycées, algues chez lesquelles les estimations de volume total et de volume plasmique n'ont pas été différenciées.

Quant aux valeurs de surfaces cellulaires, elles occupent souvent une situation intermédiaire entre celles des volumes et des dénombrements cellulaires. Ainsi, c'est le calcul du volume qui entraîne les plus grandes différences par rapport aux simples dénombrements des organismes.

On voit que l'utilisation de ces résultats dimensionnels ne change pas fondamentalement l'image de la répartition spatiale et de l'évolution temporelle du phytoplancton mais y apporte cependant des modifications très notables dont on peut citer des exemples significatifs.

On note en comparant les Figures 5 à 8 qu'avec l'emploi de ces nouvelles données, surtout des données volumiques, les poussées printanières de mai-juin 1977 et 1978 décrites aux stations IV et VII se trouvent très fortement atténuées. Cette observation est nettement confirmée par la Figure 3 : par exemple, à la station VII, on voit que la densité des populations augmente considérablement de mars à mai alors que les volumes cellulaires diminuent. Ceci est dû au développement massif et à la forte prépondérance de minuscules Chlorophycées, ainsi qu'au développement de *Cyclotella glomerata*, bien moins petite, mais de volume inférieur à celui des organismes principaux du phytoplancton préexistant.

Au printemps 1978, un phénomène analogue, bien que moins net, est dû à la multiplication de petites Chlorophycées dominées par *Chlorella miniata* et *Tetraspora gelatinosa*.

De même, le développement de petites Cryptophycées en septembre 1977 à la station VII accroît le nombre de cellules alors que les volumes totaux ou plasmiques diminuent. Enfin, en automne 1977, surtout à la station IV, les différences mises en évidence par la Figure 3 sont essentiellement le fait de microalgues appartenant aux Chlorophycées, Cryptophycées et Prasinophycées.

Bien que les rapports entre les deux stations ne soient que peu touchés par la mise en oeuvre des données dimensionnelles, on pourrait cependant aussi trouver quelques cas faisant exception à cette règle générale. Notons que la valeur moyenne de S/V est de 1,16 à la station VII et de 1,09 à la station IV.

En conclusion, il est donc certain que ces évaluations dimensionnelles, notamment volumétriques, modifient sensiblement le schéma de l'évolution spatiotemporelle quantitative du phytoplancton, du moins en 1977, où la 'grande poussée printanière' perd beaucoup de son importance relative pour se retrouver au même niveau, ou même plus bas, que le phytoplancton de mars ou de l'été.

En mer (station I)

Par rapport à ce que l'on vient de voir dans l'étang de Berre, on constate davantage d'écart entre volume plasmique et volume total (Figure 4) car le rôle des Diatomées, algues aux vacuoles parfois très grandes, est beaucoup plus important dans le phytoplancton marin que dans celui des étangs.

On remarque aussi sur les Figures 3 et 4 que l'ordre de superposition des graphiques diffère d'un milieu à l'autre (bien sûr cet ordre dépend des échelles, et leur choix est arbitraire, mais ce sont les mêmes dans les deux Figures). En mer, on observe assez régulièrement la succession, de bas en haut, des graphiques représentant les densités de populations, puis les surfaces cellulaires et enfin les volumes, alors que l'ordre est éminemment variable dans l'étang de Berre, selon la part que prennent dans le phytoplanc-

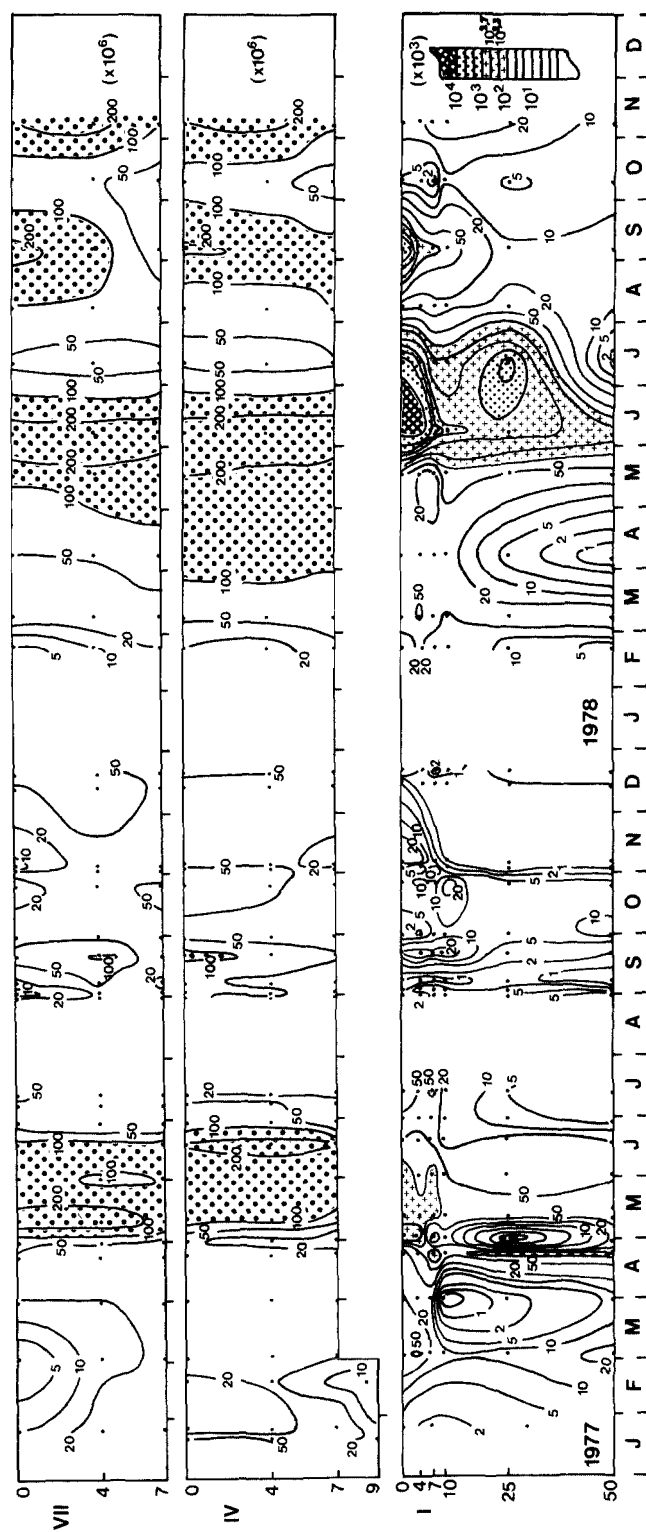


Figure 5. Evolution de la densité des populations phytoplanctoniques au cours des années 1977 et 1978 aux stations VII et IV (exprimée en $10^6 \text{ cell} \cdot \text{l}^{-1}$) ; I (en $10^3 \text{ cell} \cdot \text{l}^{-1}$).

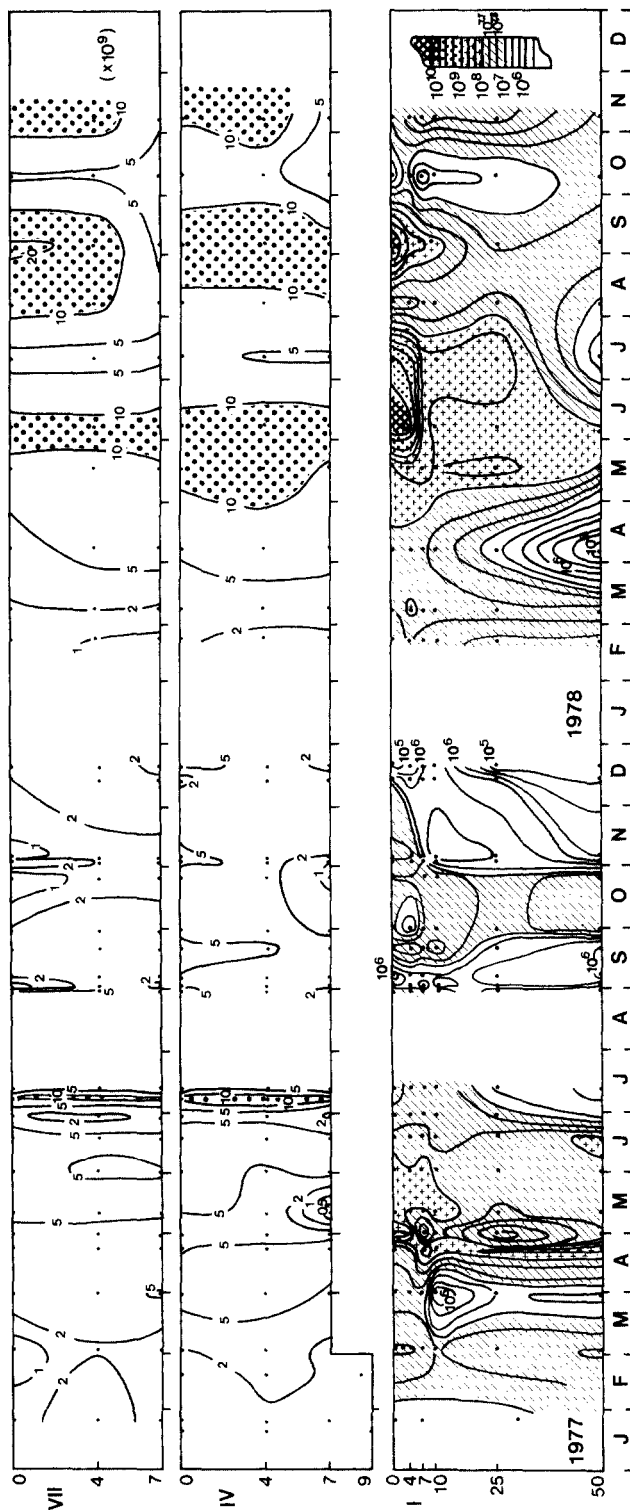


Figure 6. Evolution de la surface cellulaire au cours des années 1977 et 1978 aux stations VII et IV (exprimée en $10^9 \mu\text{m}^2 \cdot \text{l}^{-1}$).

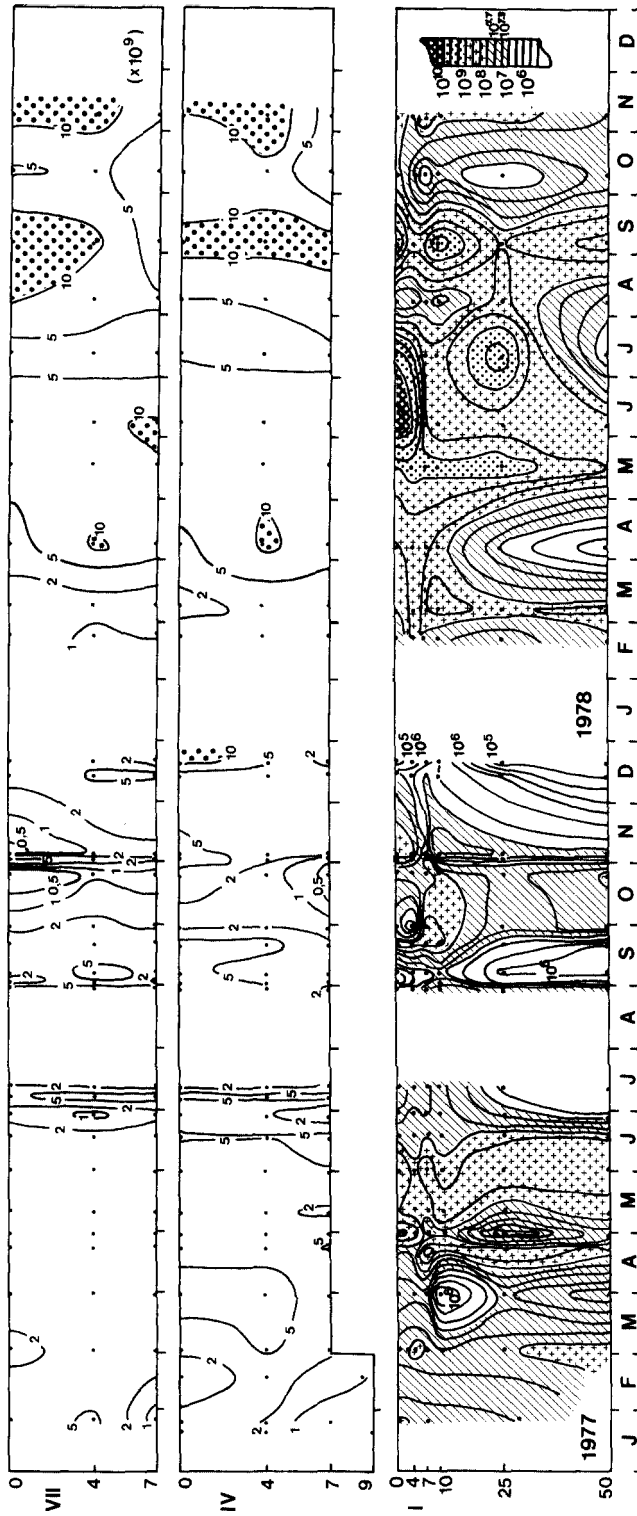


Figure 7. Evolution du volume total au cours des années 1977 et 1978 aux stations VII et IV (exprimée en $10^9 \mu\text{m}^3 \cdot \text{l}^{-1}$).

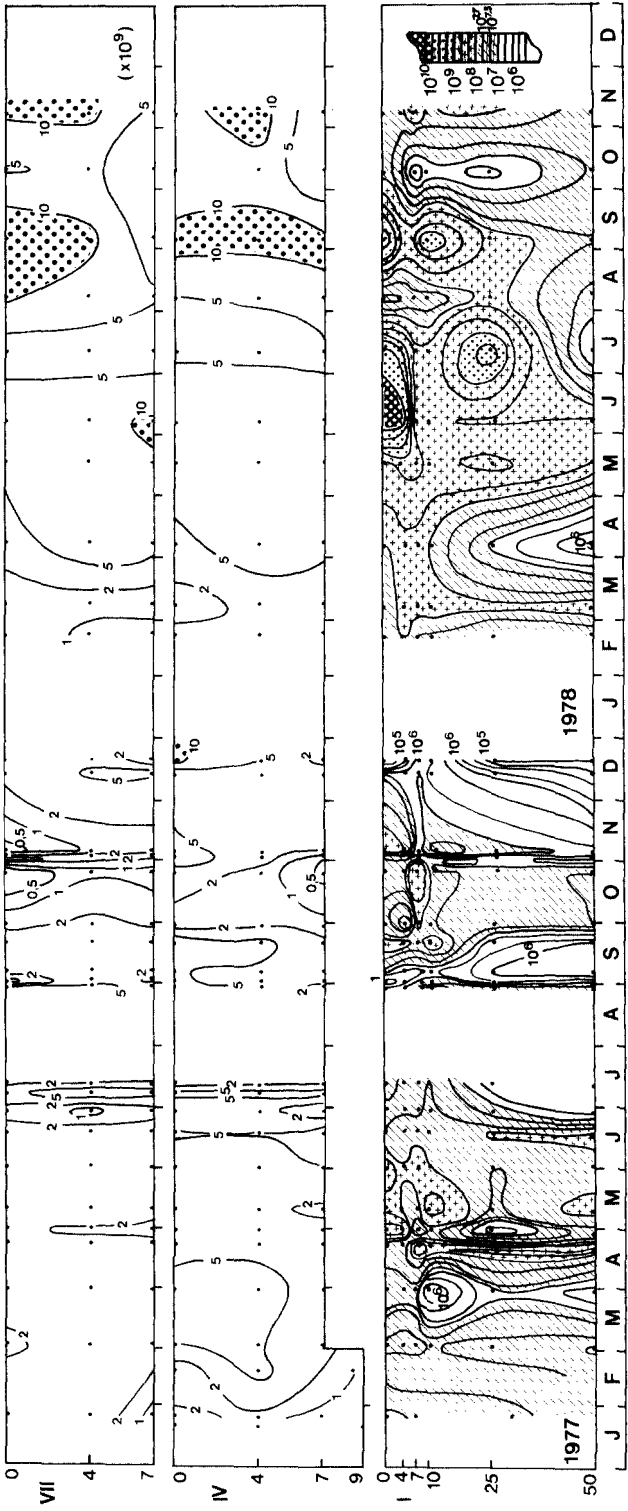


Figure 8. Evolution du volume planctique au cours des années 1977 et 1978 aux stations VII et IV (exprimée en $10^6 \mu m^3 \cdot l^{-1}$).

ton les algues les plus petites ou caractérisées par une valeur élevée du rapport S/V.

D'ailleurs, la valeur moyenne de ce rapport à la station 1 n'est que de 0,46, contre 1,12 environ dans l'étang de Berre. Ceci est également dû à l'importance prédominante, en mer, de Diatomées dont la taille est supérieure à celle de la plupart des phytoplanctons des étangs.

Remarquons que le classement observé à la station 1 est conforme aux résultats de Travers (1974). Du reste l'ensemble des données calculées pour la station 1, qu'il s'agisse de surfaces cellulaires, de volumes plasmiqes ou de volumes totaux, concorde de façon très satisfaisante avec les résultats publiés par cet auteur pour le golfe de Marseille.

Les seuls cas où le graphique des densités de populations ne se trouve pas au-dessous des autres (mai 1977 et surtout juin et juillet 1978), s'expliquent par l'arrivée de quantités importantes de petites cellules d'organismes dulçaquicoles, plus précisément de petites *Chlorelles*, et, en nombres moindres, de *Cyclotella melosiroides*.

Dans l'ensemble, la prise en compte des divers résultats d'ordre dimensionnel change beaucoup moins la répartition spatio-temporelle des valeurs à la station 1 que dans l'étang de Berre, comme on le constate facilement sur la Figure 3 ou en comparant les Figures 5 à 8. C'est que les variations de taille y sont beaucoup moins importantes, à l'exception des incursions accidentelles de petits organismes provenant des eaux douces ou saumâtres.

Le rapprochement ou l'éloignement relatif des divers graphiques de la Figure 3 correspond cependant bien à l'importance relative de petites ou de grosses cellules et par conséquent à des propriétés physiologiques un peu différentes du phytoplancton. Par conséquent, ici encore, le recours aux surfaces et volumes cellulaires apporte bien une information supplémentaire notable sur le phytoplancton présent dans les eaux.

Les résultats de calculs similaires aux nôtres, en mer ou en eau douce, ont été publiés par divers auteurs, tels que Lohmamm (1908), Bernard (1938), Morozova-Vodianitskaya (1954), Cushing (1955), Ussachev (in Bogorov, 1959), Paasche (1960), Antia *et al.* (1963), Bernhard *et al.* (1963, 1969), Nauwerck (1963), Smayda (1965), Kovala et Larrence (1966), Mullin *et al.* (1966), Hickel (1967), Strathmann (1967) Bernhard et Rampi (1967), Eppley *et al.* (1968), Gillbricht (1968), Goldman *et al.* (1968), Hasle (1969), Reid *et al.* (1970), Makarova et Pichkily (1970), Capblancq (1972), Iltis (1973), Kell (1973, 1985), Travers (1974), Hobro et Willén (1975), Dévaux (1976), Bourgade (1977), Hallegraeff (1977), Friebele *et al.* (1978), Maurer (1978), Beers *et al.* (1980, 1982), Halim *et al.* (1980), Cullen *et al.* (1982), Hitchcock (1982), Furnas (1982, 1983), Reid (1983), Marshall (1984, 1985), Viličić (1985), Beker (1986), Jiménez *et al.* (1987), Guillocheau (1988), Folack *et al.* (1989).

Certaines valeurs calculées pour le présent travail sont comparées dans le Tableau 3 aux estimations, pour les mêmes taxons, de quelques-uns des auteurs énumérés ci-dessus. La comparaison se limite d'ailleurs aux volumes cellulaires totaux, paramètre beaucoup plus souvent évalué et publié que les autres, et aussi celui qui offre les fluctuations les plus importantes d'un auteur à un autre. On constate en effet parfois de très grandes différences selon les écosystèmes étudiés.

Pour les taxons marins, nos données s'insèrent bien parmi les autres, et sont notamment assez voisines de celles concernant des régions très proches (Travers, 1974, qui donne un Tableau de comparaison plus étendu; Beker, 1986; Folack *et al.*, 1989). En ce qui concerne les eaux douces, il est plus délicat de faire des comparaisons car il existe moins de données similaires.

L'utilité de l'emploi simultané et complémentaire de plusieurs estimations différentes de l'abondance du phytoplancton n'est plus à démontrer. Aucune ne peut être suffisante et le recours aux évaluations volumétriques s'avère souvent des plus

Discussion et Conclusion

Tableau 3. Estimations de volumes cellulaires par divers auteurs

AUTEURS	Nauwerck	Goldman	Wetzel	Devaux	Hallegraeff	Ittis	Kell	Beker	Présente
TAXONS D'EAU DOUCE	1963	et al. 1968	1975	1975-76	1977	1973	1985	1986	étude
<u>Diatomées</u>									
<i>Asterionella formosa</i>	800	780	-	150	200-400	-	600	-	450
<i>Cyclotella comensis</i>	-	390	400	-	-	-	800	-	350
<i>C. comta</i>	10000	-	-	10000	750-5000	-	-	-	7100
<i>Diatoma elongatum</i>	1000	-	-	-	-	-	2000	-	470
<i>D. vulgare</i>	-	-	4350	-	-	-	2500	4319	4000
<i>Fragilaria construens</i>	800000	-	-	500	-	175	500	-	520
<i>F. crotonensis</i>	1500000	230	200000	600	1800	-	600	923	500
<i>Melosira italica</i>	-	-	-	750	150-500	-	-	-	3500
<i>M. varians</i>	2000000	-	-	-	-	-	3000	-	12000
<i>Nitzschia sigmoidea</i>	5000	-	-	-	-	-	5000	-	6100
<i>Synedra acus</i> var. <i>angustissima</i>	200	280	1000	500	-	-	-	-	800
<i>S. ulna</i>	-	-	50	-	-	4000	-	-	3800
<u>Dinoflagellés</u>									
<i>Ceratium hirundinella</i>	75000	-	4000	75000	10000-15000	-	-	23640	63000
<u>Chlorophycée</u>									
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	250	-	250	-	-	-	-	-	280
<i>Scenedesmus acuminatus</i>	-	-	-	-	-	300	-	-	270
<i>S. quadricauda</i>	1000	-	1000	-	-	530	-	-	1200

AUTEURS	Morozova- Vodianitskaya	Ussachev*	Smayda	Bernhard et al., 1963, 69 Bernhard et Rampi, 1967	Travers	Furnas	Kell	Viličić	Beker	Folack et al.	Pré- sente
TAXONS MARINS	1954	1959	1965	1967	1974	1982, 83	1985	1985	1986	1989	étude
<u>Diatomées</u>											
<i>Asterionella japonica</i>	-	2000	603	1700	1900	255	-	560	698	1200	1700
<i>Chaetoceros affinis</i>	3000	2000	2102	5300	2600	-	-	2300	4750	-	3000
<i>Ch. compressus</i>	4500	2000	1165	-	720	-	-	800	1535	1330	700
<i>Ch. decipiens</i>	-	3000	2035	15000	3500	-	6000	3760	4750	2150	6300
<i>Coscinodiscus radiatus</i>	-	10000	-	310000	30000	-	120000	-	-	-	30400
<i>Hemiaulus hauckii</i>	8000	-	1187	14500	42000	-	-	11840	1652	-	27000
<i>Leptocylindrus danicus</i>	1200	1500	1840	3400	2260	1475	600	3530	1114	1700	1800
<i>Nitzschia closterium</i>	100	100-200	121	300	60	-	50	80	54	160	60
<i>N. "delicatissima"</i>	170	-	130	-	400	-	-	590	314	300	310
<i>N. "seriata"</i>	-	500	763	2830	2000	-	4000	760	917	2100	2100
<i>Rhizosolenia alata-avis</i>	170000-490000	-	261600	2800000	1000000	-	-	467000	-	-	1000000
<i>R. fragilissima</i>	6000	8000	4040	11000	4700	2580	3000	5790	3256	5500	7500
<i>R. hebetata</i> f. <i>semispina</i>	-	50000	-	-	25000	-	-	-	5027	5100	21000
<i>R. stollerfothii</i>	-	40000	14500	84000	62000	-	-	29120	26400	16500	23000
			(3000-28000)								
<i>Skeletonema costatum</i>	300	100-300	1000	350	235	168	2000	1030	172	235	310
			(430-1300)								
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	400-2200	400-600	460	580	600	610	800	530	1057	770	530
<i>Thalassiothrix frauenfeldii</i>	-	-	2969	990	1800	-	-	1420	3108	2000	2800
<u>Dinoflagellés</u>											
<i>Prorocentrum micans</i>	13000	-	-	11000	12000	2260	-	11800	(3923)	12400	11000

* Les résultats originaux ont été divisés par 10 pour corriger une erreur probable de l'auteur.

fructueux (e.g. Travers, 1974; Reid, 1983; Marshall, 1985; Travers et Kim, 1985 b; Jiménez *et al.*, 1987). C'est bien ce que l'on constate ici une nouvelle fois. En effet le calcul des surfaces cellulaires totales ou des volumes cellulaires plasmatiques ou totaux apporte bien un très utile complément d'information à l'étude des simples dénombrements organismes. Mais il exige au préalable un important travail supplémentaire et l'on est en droit de se demander quel en est le rendement. Il apparaît que celui-ci diffère selon les milieux puisque les données dimensionnelles ont apporté beaucoup plus de changements pour l'étang de Berre que pour la station I. Cette plus grande utilité des mesures cellulaires dans les eaux saumâtres était d'ailleurs prévisible dès lors qu'on y connaissait l'importance primordiale d'organismes minuscules comme les *Chlorelles*.

La comparaison des Figures 9 et 10 qui relient les surfaces et volumes aux densités des populations, d'une part dans l'étang de Berre, d'autre part à la station I confirme bien ce point de vue.

En effet, on constate que les nuages des points concernant le plancton marin sont beaucoup plus étroits que ceux qui caractérisent le plancton saumâtre, c'est-à-dire que les données dimensionnelles varient bien davantage, et donc, informent aussi davantage, pour le plancton des étangs que pour celui de la station I.

On peut aussi comparer entre eux les trois diagrammes de chacune des Figures. Dans les deux milieux, mais surtout en mer, la corrélation positive est meilleure avec les surfaces cellulaires qu'avec les données volumétriques. C'est peut-être avec les volumes totaux que le niveau est le plus bas. Ces constatations sont bien conformes à ce qui a été vu dans les relations entre les différents graphiques de chacune des stations (Figures 3 et 4).

Constatons enfin que les nuages de points des Figures 9 et 10 sont à peu près rectilignes en ce qui concerne les surfaces cellulaires, tandis qu'ils présentent une légère convexité vers le haut pour les volumes, puisque les populations très abondantes ont des cellules généralement

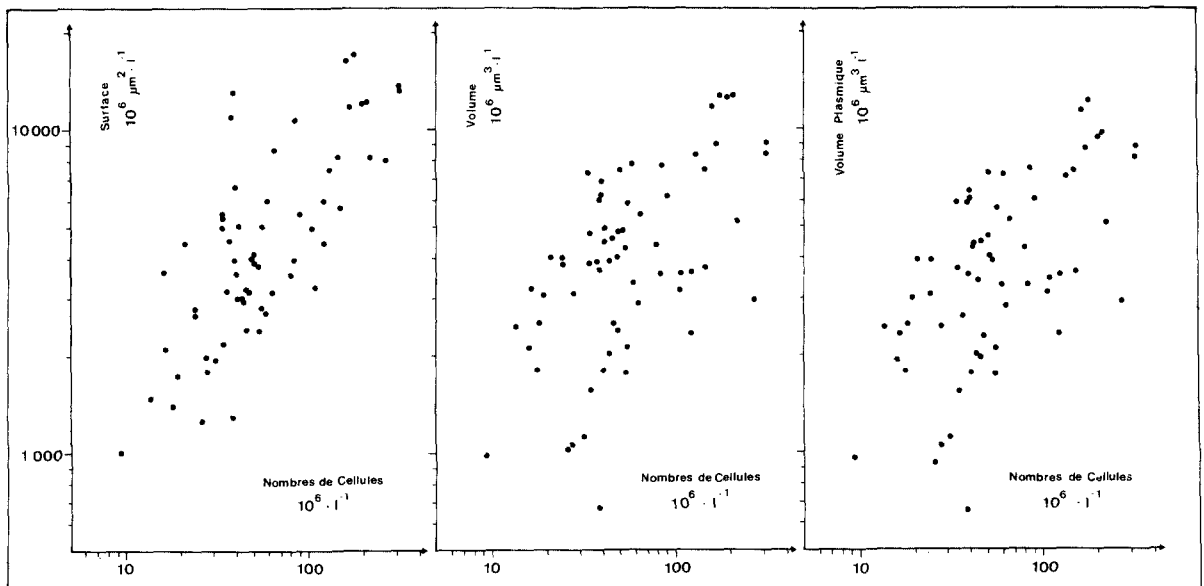


Figure 9. Relations entre la surface cellulaire et le nombre de cellules, entre le volume total et le nombre de cellules, et entre le volume plasmatique et le nombre de cellules dans l'étang de Berre au cours des années 1977 et 1978 (valeurs moyennes pondérées des stations VII et IV).

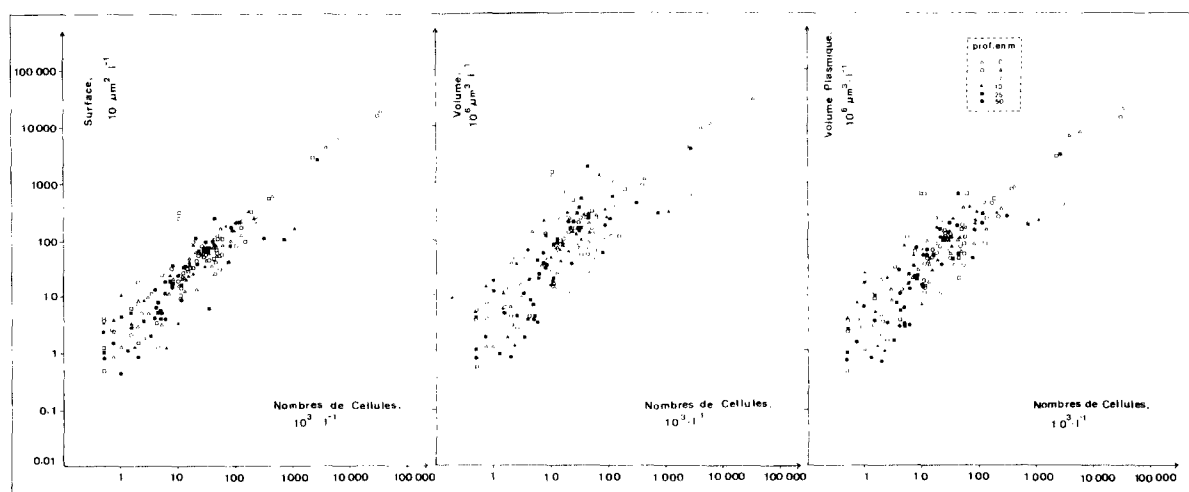


Figure 10. Relations entre la surface cellulaire et le nombre de cellules, entre le volume total et le nombre de cellules, entre le volume plasmique et le nombre de cellules dans l'eau de mer (station I).

plus petites que les autres.

On aurait pu s'attendre à trouver une corrélation positive entre le rapport S/V et la densité des populations puisque les cellules les plus nombreuses sont habituellement les plus petites, et que celles-ci ont un rapport S/V généralement élevé. Les diagrammes de points qui ont été réalisés montrent, dans l'étang de berre et en mer, une corrélation significative en 1978, mais pratiquement nulle en 1977.

Le Tableau 4 rassemble une série de valeurs moyennes, soit pondérées, soit géométriques, comparant les résultats globaux de ces estimations dimensionnelles dans les trois stations.

La légère différence de richesse des deux stations de l'étang de berre se maintient pour les 4 types d'estimations, la station IV étant toujours un peu plus chargée en nombre ou même en biomasse, bien que ses cellules soient un peu plus petites.

Il n'en est pas de même si l'on compare les caractéristiques de l'étang à celles de la station I (dernières colonnes du Tableau 4). On constate que les différences entre milieux, mesurées par la valeur du rapport $(1/2)(VII + IV) / I$, demeurent considérables mais s'atténuent pourtant beaucoup lorsqu'on passe des densités numériques aux surfaces cellulaires, puis aux

volumes plasmiques et aux volumes totaux; les valeurs des rapports se trouvent en effet divisées par 10 ou 20 environ des numérations aux surfaces cellulaires, puis encore par 2 de celles-ci aux volumes totaux.

Compte tenu des effets des pondérations et des moyennes, on retrouve sensiblement les mêmes conséquences dans les rapports entre milieux des valeurs moyennes des surfaces et volumes cellulaires. Les organismes marins ont en effet une surface moyenne 10 à 20 fois supérieure à ceux des étangs et un volume 20 à 40 fois supérieur, ce qui correspond bien à un rapport moyen S/V deux fois plus faible.

Pour conclure, on peut se demander si les trois estimations dimensionnelles sont toutes utiles et laquelle est la plus rentable ou la plus significative. Ici encore, les réponses peuvent varier selon les milieux. En effet, du fait de la composition différente du phytoplancton, les volumes plasmiques et volumes totaux sont beaucoup plus proches dans les étangs qu'en mer. Cette différence, qui apparaît encore dans le Tableau 4 milite évidemment pour le calcul des volumes plasmiques en mer, mais non en eau saumâtre, si le temps est sévèrement compté.

On a vu que, quel que soit le milieu, les changements entraînés par l'usage des surfaces

Tableau 4. Valeurs moyennes de la densité des populations phytoplanctoniques (N), de leur surface cellulaire (S), de leur volume plasmique (VP), de leur volume total (V) et de rapports entre ces paramètres

station	VII		IV		I		1/2 (VII + IV) / I	
moyenne paramètre	moyenne pondérée	moyenne géométrique	moyenne pondérée	moyenne géométrique	moyenne pondérée	moyenne géométrique	moyenne pondérée	moyenne géométrique
N (10 ⁶)	73	46	88	56	0,322	0,012	250	4250
S (10 ⁶)	5240	3720	5660	4370	218	19	25	213
VP(10 ⁶)	4460	3160	4960	3800	271	23	17,4	151
V (10 ⁶)	4740	3390	5170	3980	395	33	12,5	112

Rapport des valeurs indiquées ci-dessus

S/V	1,11	1,10	1,09	1,12	0,55	0,60	2,0	1,9
S/VP	1,17	1,18	1,14	1,15	0,80	0,80	1,4	1,5
S/N	71,8	80,9	64,3	78,0	667	1583	0,1	0,05
VP/N	61,1	68,7	56,4	67,9	842	1916	0,07	0,04
V/N	64,9	73,7	58,8	71,1	1227	2750	0,05	0,03

cellulaires étaient moins importants que ceux résultant de la prise en compte des volumes. Or, bien que ceux-ci soient les seuls à donner une véritable estimation de biomasse, ou de biomasse 'utile' (VP), et par conséquent aussi une bonne idée de l'énergie disponible pour les consommateurs, il n'est pas interdit de penser que le calcul de surfaces cellulaires a autant d'intérêt si l'on préfère essayer d'évaluer les capacités de production, ou même les possibilités métaboliques, plutôt que la biomasse du plancton.

Références bibliographiques

- Antia N.J., MacAllister C.D., Parsons T.R., Stephens K., Strickland J.D.H., 1963. Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, 8: 166-183.
- Banse K., 1956. Produktionsbiologische Serienbestimmungen im südlichen Teil der Nordsee im März 1955. *Kieler Meeresforsch.*, 12(2): 166-179.
- Banse K., 1962. Chemie und Autökologie bei produktionsbiologischen Untersuchungen des Planktons. *Kieler Meeresforsch.*, 18(3): 132-135.
- Banse K., 1877. Determining the carbon to chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Mar. Biol.*, 41(3): 199-212.
- Beers J.R., Reid F.M.H., Stewart G.L., 1980. Microplankton population structure in Southern California nearshore waters in late spring. *Mar. Biol.*, 59(2): 209-226.
- Beers J.R., Reid F.M.H., Stewart G.L., 1982. Seasonal abundance of the microplankton population in the North Pacific central gyre. *Deep Sea Res.*, 29(2A): 227-245.
- Beker B., 1986. Communautés phytoplanctoniques en milieu côtier à salinité variable (Etang de Berre, Golfe de Fos). *Thèse Dipl. Rech. Univ. Marseille*, 114p.
- Bernard F., 1938. Résultats d'une année de recherches quantitatives sur le phytoplancton de Monaco. Comparaison avec les mers voisines. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 11: 151-166.
- Bernhard M., Boffi V., Lucarelli A., Rampi L., Melchiorri-Santolini V., Benedetti A., 1963. Rapporto sull'attività scientifica e tecnica del laboratorio per lo Studio della Contaminazione Radioattiva del Mare. *Com. nazion. Energia nucl., La Spezia*, 178p.
- Bernhard M., Rampi L., 1967. The annual cycle

- of the "Utermöhl-phytoplankton" in the Ligurian Sea in 1959 and 1962. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 35: 137-169.
- Bernhard M., Rampi L., Zattera A., 1969 (1971). La distribuzione del fitoplancton nel mar Ligure. *Pubbl. Staz. zool. Napoli*, 37 Suppl.: 73-114.
- Bogorov V.G., 1959. On the standardization of marine plankton investigations. *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 44(4): 621-642.
- Bourgade B., 1977. Impact des rejets thermiques sur les populations phytoplanctoniques aux abords de la centrale thermique E.D.F. Martigues-Ponteau. *Téthys*, 8(1): 47-62.
- Capblancq J., 1972. Phytoplankton et productivité primaire de quelques lacs d'altitude dans les Pyrénées. *Ann. Limnol.*, 8(3): 231-321.
- Cullen J.J., Reid F.M.H., Stewart E., 1982. Phytoplankton in the surface and chlorophyll maximum off southern California in August, 1978. *J. Plankton Res.*, 4(3): 665-694.
- Cushing D.H., 1955. Production and a pelagic fishery. *Fish. Invest.*, Ser II, 18(7), 104p.
- Dévaux J., 1976. Dynamique des populations phytoplanctoniques dans deux lacs du Massif Central français. *Ann. St. biol. Besse-en-Chandesse*, 1975-76, n°10: 185p.
- Eppley R.W., Holmes R.W., Strickland J.D.H., 1968. Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 1(2): 191-208.
- Eppley R.W., Reid F.M.H., Strickland J.D.H., 1970. Estimates of phytoplankton crop size, growth rate, and primary production. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 17 (The ecology of the plankton off La Jolla, California in the period April through September, 1967. J.D.H. Strickland, ed.): 33-42.
- Folack J., Berland B., Travers M., 1989. Les populations phytoplanctoniques d'une zone mytilicole: l'anse de Carteau (Méditerranée nord-occidentale). *Mar. Nat.*, 2(1): 63-78.
- Friebele E.S., Correll D.L., Faust M.A., 1978. Relationship between phytoplankton cell size and the rate of orthophosphate uptake; in situ observations of an estuarine population. *Mar. Biol.*, 45(1): 39-52.
- Furnas M.J., 1982. Growth rates of summer nanoplankton(<10 μ m) populations in Lower Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *Mar. Biol.*, 70(1): 105-115.
- Furnas M.J., 1983. Community structure, biomass and productivity of size-fractionated summer phytoplankton populations in lower Narragansett Bay, Rhode Island. *J. Plankton Res.*, 5(5): 637-655.
- Geider R.-J., 1988. Abundances of autotrophic and heterotrophic nanoplankton and the size distribution of microbial biomass in the southwestern North Sea in October 1986. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 123(2): 127-145.
- Gillbricht M., 1968. The phytoplankton during Norwestlant 1-3. *Int. Comm. northw. Atl. Fish., Spec. publ.*, 7: 73-84.
- Goldman C.R., Gerletti M., Javornicky P., Melchiorri-Santolini V., Amezağa E. de, 1968. Primary productivity, bacteria, phyto-and zooplankton in Lake Maggiore: correlations and relationships with ecological factors. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.*, 23: 49-127.
- Guillocheau N., 1988. Répartition spatio-temporelle du phytoplankton du bassin d'Arcachon. *Thèse Univ. Aix-Marseille* 2: 156p.
- Hagmeier E., 1961. Plankton-Äquivalente. *Kieler Meeresforsch.*, 17(1): 32-47.
- Halim Y., Ghany Khalil A., Al-Handhal A.Y., 1980. The diatom flora of a eutrophic bay, the eastern harbour of Alexandria. *Acta Adriat.*, 21: 271-298.
- Hallegraeff G.M., 1977. A comparison of different methods used for the quantitative evaluation of biomass of freshwater phy-

- toplankton. *Hydrobiologia*, 55(2): 145-165.
- Hasle G.R., 1969. An analysis of the phytoplankton of the Pacific Southern Ocean : abundance, composition, and distribution during the Bratigg expedition, 1947-1948. *Hvalr  d. Skr.*, 52: 1-168.
- Hickel W., 1967. Untersuchungen   ber die Phytoplanktonbl  te in der westlichen Ostsee. *Helgol. wiss. Meeresunters.*, 16(1-2): 3-66.
- Hitchcock G.L., 1982. A comparative study of the size-dependent organic composition of marine diatoms and dinoflagellates. *J. Plankton Res.*, 4(2): 363-377.
- Hitchcock G.L., 1983. An examination of diatom area : volume ratios and their influence on estimates of plasma volume. *J. Plankton Res.*, 5(3): 311-324.
- Hobro R., Will  n E., 1975. Phytoplankton countings and volume calculations from the Baltic -a method comparison. *Vatten*, 31: 317-326.
- Holm-Hansen O., 1969. Determination of microbial biomass in ocean profiles. *Limnol. Oceanogr.*, 14(5): 740-747.
- Iltis A., 1973. Phytoplankton des eaux natron  es du Kanem (Tchad). VI. Estimation des biomasses et groupes d'algues dominants. *Cah. ORSTOM (S  r. Hydrobiol.)*, 7(3-4): 167-194.
- Jim  nez F., Rodr  guez J., Bautista B., Rodr  guez V., 1987. Relations between chlorophyll, phytoplankton cell abundance and biovolume during a winter bloom in Mediterranean coastal waters. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 105(2-3): 161-173.
- Jonge V. N.de, 1980. Fluctuations in the organic carbon to chlorophyll *a* ratios for estuarine benthic diatom population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2(4): 345-353.
- Kell V., 1973. Kurzzeitige Ver  nderungen des Phytoplankton-volumens Ende Mai/Anfang Juni 1972 in den Darsser Boddengew  ssern (s  dliche Ostsee). *Wiss. Zeitschr. Univ. Rostock. Math-nat. R.*, 22: 1105-1110.
- Kell V., 1985. Untersuchungen zur Qualit  t und Quantit  t des Phytoplanktons im Greifswalder Bodden (s  dliche Ostsee) in den Jahren 1977-1984. I. Qualitativer Teil (Artenliste). *Wiss. Zeitschr. Univ. Rostock, Naturw. R.*, H.6: 32-40.
- Kim K.-T., 1979 a. Contribution    l'  tude de l'  cosyst  me p  lagique dans les parages de Carry-le-Rouet. 2. ATP, pigments phytoplanktoniques et poids sestonique. *T  thys*, 9(3): 215-233.
- Kim K.-T., 1979 b. Contribution    l'  tude de l'  cosyst  me p  lagique dans les parages de Carry-le-Rouet. 3. Composition sp  cifique, biomasse et production du microplankton. *T  thys*, 9(4): 317-344.
- Kim K.-T., 1985. La salinit   et la densit   des eaux des   tangs de Berre et de Va  ne (M  diterran  e Nord-Occidentale). Relations avec les affluents et le milieu marin voisin. *J. natural Sciences*, 5: 221-246.
- Kim K.-T., Travers M., 1984. Le phytoplankton des   tangs de Berre et Va  ne (M  diterran  e Nord-Occidentale). *Intern. Rev. ges. Hydrobiol.*, 69(3): 361-388.
- Kim K.-T., Travers M., 1985. L'  tang de Berre : un bassin naturel de culture du phytoplankton. *Comm. int. Mer M  dit.*, 29(4): 101-103.
- Kovala P.E., Larrance J.D., 1966. Computation of phytoplankton cell numbers, cell volume, cell surface and plasma volume per liter, from microscopical counts. *Spec. Rep. Dep. Oceanogr. Univ. Washington (Appl. Math. Sect.)*, 38: 1-80.
- Lohmann H., 1908. Untersuchungen zur Feststellung des vollst  ndigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresunters.*, Abt. Kiel, 10: 132-170.
- Makarova I.V., Pichkily L.O., 1970. K nekatorym voprosam vychisleniya biomassy fitoplanktona. *Bot. Zh.*, SSSR, 55(10): 1488-1494.
- Malone T.C., 1980. Algal size, p. 433-463 in : I. Morris, ed.: *The physiological ecology of*

- phytoplankton. *Oxford, Blackwell*: 625p.
- Marshall H.G., 1984. Phytoplankton distribution along the eastern coast of the USA. Part V. Seasonal density and cell volume patterns for the northeastern continental shelf. *J. Plankton Res.*, 6(1): 169-193.
- Marshall H.G., 1985. Comparison of phytoplankton concentrations and cell volume measurements, from the continental shelf off Cape Cod, Massachusetts, U.S.A. *Hydrobiologia*, 120(2): 171-179.
- Maurer D., 1978. Phytoplankton et pollution. Lagune Ebrié (Abidjan), Secteur de Cortiou (Marseille). *Thèse Univ. Aix-Marseille* 2: 1-112.
- Morozova-Vodieniaskeya I.V., 1954. Fitoplankton Tchernogo Moria. II. *Trudy Sevastopolskoy biol. st.*, 8: 11-99.
- Mullin M.M., Sloan P.R., Eppley R.W., 1966. Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11(2): 307-311.
- Nauwerck A., 1963. Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton in See Erken. *Symb. Bot. Uppsal.*, 17(5): 1-163.
- Owens T.G., Falkowski P.G., Whitledge T.E., 1980. Diel periodicity in cellular chlorophyll content in marine diatoms. *Mar. Biol.*, 59(2): 71-77.
- Paasche E., 1960. On the relationship between primary production and standing stock of phytoplankton. *J. Cons. perm. Explor. Mer.*, 26(1): 33-48.
- Pavlovskaya T.V., Kondra'yeva T.M., 1981. Relationship between the organic carbon content and cell volume in common Black Sea phytoplankton species. *Oceanology*, 21(3): 377-381.
- Reid F.M.H., 1983. Biomass estimation of components of the marine nanoplankton and picoplankton by the Utermöhl settling technique. *J. Plankton Res.*, 5(2): 235-252.
- Reid F.M.H., Fuglister E., Jordan J.B., 1970. The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September 1967. V. Phytoplankton taxonomy and standing crop. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 17: 51-66.
- Rodríguez J., Jiménez P., Rodríguez V., Bautista B., 1986. Dynamics of planktonic biomass spectra during a winter production pulses in the Bay of Malaga (NW Alboran Sea). *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 30(2): 192.
- Smayda T.J., 1965. A quantitative analysis of the phytoplankton of the gulf of Panama. 2. On the relationship between ^{14}C assimilation and the diatom standing crop. *Bull. inter-amer. trop. Tuna Comm.*, 9(7): 465-531.
- Smayda T.J., 1978. From phytoplankters to biomass p.273-279, in : A. Sournia, ed., *Phytoplankton manual*. Unesco, 337p.
- Strathmann R.R., 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, 12(3): 411-418.
- Taguchi S., 1976. Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms. *J. Phycol.*, 12(2): 185-189.
- Travers M., 1972. Le microplancton du Golfe de Marseille : matériel et méthodes générales d'étude. *Téthys*, 4(2): 313-338.
- Travers M., 1974(1975). Le microplancton du Golfe de Marseille : volume, surface et volume plasmique des organismes. *Téthys*, 6(4): 689-711.
- Travers M., Kim K.-T., 1985 a (1986). Le phytoplankton apporté par l'Arc à l'étang de Berre (côte méditerranéenne française) : dénombrement, composition spécifique, pigments et adénosine 5'triphosphate. *Ecologia medit.*, 11(4): 43-60.
- Travers M., Kim K.-T., 1985 b (1986). Comparaison entre plusieurs estimations de biomasse phytoplanktonique dans deux milieux très différents. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 29(9): 155-157.
- Travers M., Kim K.-T., 1988. Le phytoplankton du Golfe de Fos (Méditerranée nord-occidentale). *Mar. Nat.*, 1(1): 21-35.

- Utermöhl H., 1958. Zur Vervollkomnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Ass. internat. Limnol. Theor. appl., Comm.*, 9: 38p.
- Viličić D., 1985. An examination of cell volume in dominant phytoplankton species of the middle and southern Adriatic waters. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 70(6): 829-843.
- Viličić D., 1986. Relationship between distribution of microphytoplankton cell volume fractions and eutrophication in the Adriatic. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 30(2): 193.

This article was presented by professor M. Travers.
It was accepted for printing on 30 September 1994.