

**CONDITIONS DE DEVELOPPEMENT DU PHYTOPLANCTON.
ETUDE COMPARATIVE
DU COMPORTEMENT DE HUIT ESPECES EN CULTURE.**

**I. DETERMINATION DES PARAMETRES DE CROISSANCE
EN FONCTION DE LA LUMIERE ET DE LA TEMPERATURE**

par A. DAUTA¹

La croissance de huit espèces d'algues du phytoplancton d'eau douce (6 Chlorophycées, 1 Diatomée, 1 Cyanophycée) a été étudiée en culture. Plusieurs méthodes d'évaluation de la biomasse ont été comparées : poids sec, comptages cellulaires, densité optique, chlorophylle. Selon les espèces, l'extraction de pigments par l'acétone donne des valeurs inférieures de 5 à 50 % par rapport à l'éthanol. S'il n'a pas de carence en nutriments, une assez bonne approximation du taux de croissance peut être calculée à partir des paramètres acquis par des expériences de photosynthèse (P_{max}). Les variations de taille des cellules au cours du cycle de division sont également décrites. Le taux de croissance des huit espèces est décrit en fonction de la température et de la lumière selon un système d'équations inspirées de la formulation de Steele (1965). Les paramètres obtenus permettent de bien modéliser l'évolution d'une culture en tenant compte du phénomène d'ombre propre.

**Conditions for phytoplankton development,
a comparative study of the behaviour of eight species in culture.**

**I. Determination of growth parameters
in relation to light and temperature.**

The growth of eight algal species from freshwater phytoplankton (6 Chlorophyceae, 1 Diatom, 1 Cyanophyceae) has been studied in culture. Several methods of biomass evaluation have been compared: dry weight, cell counts, optical density, chlorophyll. Amongst the species, the extraction of pigments by acetone provides estimates that are lower 5 - 50 % compared with ethanol. If there is not a lack of nutrients, a close approximation of growth rate can be calculated beginning with the parameters acquired from the processes of photosynthesis (P_{max}). Variations in the size of cells during their division cycle are likewise described. The growth rate of eight species is described as a function of temperature and light, and according to a basic equation based on that of Steele (1965). The parameters obtained can be used to model the development of a culture, taking into account the phenomenon of self-shading.

1. Laboratoire d'Hydrobiologie, ERA 702 du CNRS, Université Paul-Sabatier, 118, route de Narbonne, 31062 Toulouse Cedex.

Ce travail a été accompli dans le cadre d'une action concertée DGRST (convention n° 78 7 2543) et de l'ASP PIREN CNRS « Ressources en Eau ». Nous remercions M^{lle} Mur qui a effectué les analyses chimiques.

I. — INTRODUCTION

« Limnologists have adressed themselves for more than fifty years to the distribution of phytoplankton and their biomass in relation to the environment factors in lakes of different trophy. Although this activity has resulted in an enormous and still rapidly growing litterature, progress in understanding and prediction has being very slow. »

Cette citation empruntée à Kalff et Knoechel (1978) prend encore plus de poids si l'on y joint une reflexion de Chu (1942) :

« Various factors have been taken into consideration to explain the periodicity and distribution of phytoplankton during the last 50 years... Numerous attemps have been made to correlate the occurence of planktonic organisms with one or other factor, but all have met with serious criticism in one respect of another. »

Ce raccourci de presque 100 ans de recherches dont découle une abondante bibliographie, illustre :

- l'intérêt manifesté par les chercheurs vis-à-vis du phytoplankton
- les problèmes d'interprétation que soulèvent la distribution, l'évolution et la succession des algues dans les milieux naturels
- les difficultés de modélisation et de prédiction relatives aux développements des algues.

Ensemble hétérogène d'algues microscopiques dont la taille varie entre 1 et 250 μm , le phytoplankton joue un rôle dans le métabolisme des lacs et rivières régulées. Son développement dépend à chaque instant des facteurs climatiques (éclairage, température) qui contrôlent l'activité métabolique des algues, de la quantité d'éléments nutritifs disponibles et des facteurs biotiques : nature des espèces, prédation, compétition (Capblancq 1982).

Les travaux relatifs au phytoplankton ont connu depuis l'ouvrage de référence de Hutchinson (1967) un développement considérable. Cependant les premières observations relatives à l'écophysiologie des algues furent réalisées par Zacharias (1894) sur la vitesse de chute des filaments de *Melosira*. Whipple (1895) produit le premier travail important sur le rôle des nutriments, de la température et de la lumière sur le taux de croissance des microorganismes, tandis que la première interprétation du cycle annuel basée sur la température et la lumière est développée en 1943 par Findenegg.

Avant 1950, la plupart des sujets d'intérêt actuels furent abordés :

- assimilation de l'azote par les Cyanophycées : la première publication sur ce phénomène revient à Drewes (1928), suivi par Allison

et Morris (1930); de nombreux chercheurs dont Fogg (1942) et Than Tun (1949) poursuivront ces recherches

— assimilation de nutriments tels azote et phosphore, études de croissance sur des milieux de culture variés : Ketchum (1939), Harvey (1940), Chu (1942, 1943), Wurtz (1949)

— physiologie de la nutrition des Chlorophycées : Algeus (1946)

— assimilation de diverses sources de carbone : Osterlind (1947, 1948, 1949)

— flottabilité et vitesse de sédimentation des cellules : Klebahn (1895), Utermohl (1925), Ruttner (1930), Fritz (1935), Einsele et Grimm (1938), Gross et Zeuthen (1948)

— quotas cellulaires de Diatomées et de Cyanophycées : Einsele et Grimm (1938), Grimm (1939)

— influence de la température sur la croissance des algues : Ruttner (1937); Lund (1949). Rhode (1948) propose une étude expérimentale de la température sur la base d'un concept physiologique moderne.

L'analyse des travaux concernant les 30 dernières montrent nettement qu'une ré-orientation des axes de recherches s'effectue dans les années soixante.

— Il s'agit d'une part de l'utilisation des modèles en écologie.

La photosynthèse en est le premier thème; le but est de modéliser l'intégration de la production primaire, soit dans une tranche d'eau, soit sur un jour (Talling 1955, 1957, Vollenweider 1960, Steele 1965, Vollenweider 1965).

Le deuxième type de modèle est induit par les problèmes d'eutrophisation et la nécessité de prédire l'évolution à long terme de l'état trophique d'un lac, en réponse à une modification de la charge annuelle en phosphore. Les premiers modèles sont proposés par Brezonik (1968) et Vollenweider (1968), ce dernier utilisant une formulation comportant une seule équation, système repris par Dillon et Rigler (1974). Depuis, l'utilisation des modèles de simulation s'est considérablement étendue. Compte tenu du caractère non exhaustif de mes recherches bibliographiques, les trois chiffres suivants sont très significatifs de cette progression dans l'utilisation des modèles :

période	nombre de modèles parus (tous modèles confondus)
Du premier modèle, proposé par Fleming (1939) à 1970	20
1970 — 1974	29
1975 — 1979	91

Remarque : de 1939 à 1970, il s'agit essentiellement de modèles mathématiques, et recensés par Patten (1968).

Cette évolution est liée de toute évidence, au développement des ordinateurs, et à leur utilisation croissante dans des disciplines variées (Chahuneau et al. 1980). De plus, les structures des modèles devenant de plus en plus complexes, la formulation stochastique a fait place à un formalisme mathématique à base d'équations différentielles impossible à gérer autrement que par des modèles de simulation (Meyer 1980).

— Le deuxième axe de recherche est d'abord lié à un nouveau concept développé en 1969 par Droop : la prise en compte des réserves intracellulaires en nutriments. Jusqu'alors, la croissance d'une population en fonction des nutriments était décrite selon une équation de type Monod (1949), liant la croissance à la concentration de l'élément limitant par une fonction hyperbolique. L'utilisation des quotas cellulaires permet alors de découpler dans les modèles les phénomènes d'assimilation et de croissance. Cette nouvelle attitude vis-à-vis des stocks cellulaires en nutriments génère une vague d'études sur l'assimilation des algues à l'aide de turbidostats (Fuhs 1969, Azad et Borchardt 1970) ou de chemostats (Eppley et al. 1971). Caperon et Meyer (1972), Droop (1973), Rhee (1973) sont les principaux artisans de cette petite révolution.

Une des principales préoccupations des années soixante-dix reste le phosphore et l'eutrophisation (Vollenweider 1968, Bowen 1970, Kuentzel 1970, Jenkins et al 1973, Griffith et al. 1973). Ce constat amène de nombreuses études sur les paramètres relatifs à l'assimilation du phosphore dont, entre autres, celles de Rhee (1973, 1974), Healey (1973), Droop (1974).

Cependant l'utilisation accrue des modèles de simulation demande de plus en plus de données relatives à l'écologie des algues. Les sources les plus utilisées sont en grande partie les mesures de terrain, et quelques valeurs déterminées en cultures (Strickland 1958, Caperon et Meyer 1972, Rhee 1973, 1974, Droop 1974, 1975, Kilham 1975) et susceptibles d'être modélisables. Certains modèles ont eux-mêmes servi de sources, à l'exemple de celui proposé par Lehman et al. (1975). L'analyse des références des modèles montre alors que la plupart d'entre eux utilisent les mêmes paramètres, en particulier pour la croissance, les rapports stoechiométriques C/N/P, les vitesses d'assimilation et les constantes de demi-saturation (K_s), les constantes de biodégradation. Ces modèles basés sur des paramètres d'origines diverses et de qualités différentes sont remis en question par Talling (1979) qui met l'accent sur l'inadéquation des formules multiplicatives, et préconise l'emploi de paramètres interdépendants dans le cadre de la modélisation.

En outre, les modélisateurs sont généralement confrontés aux difficultés suivantes :

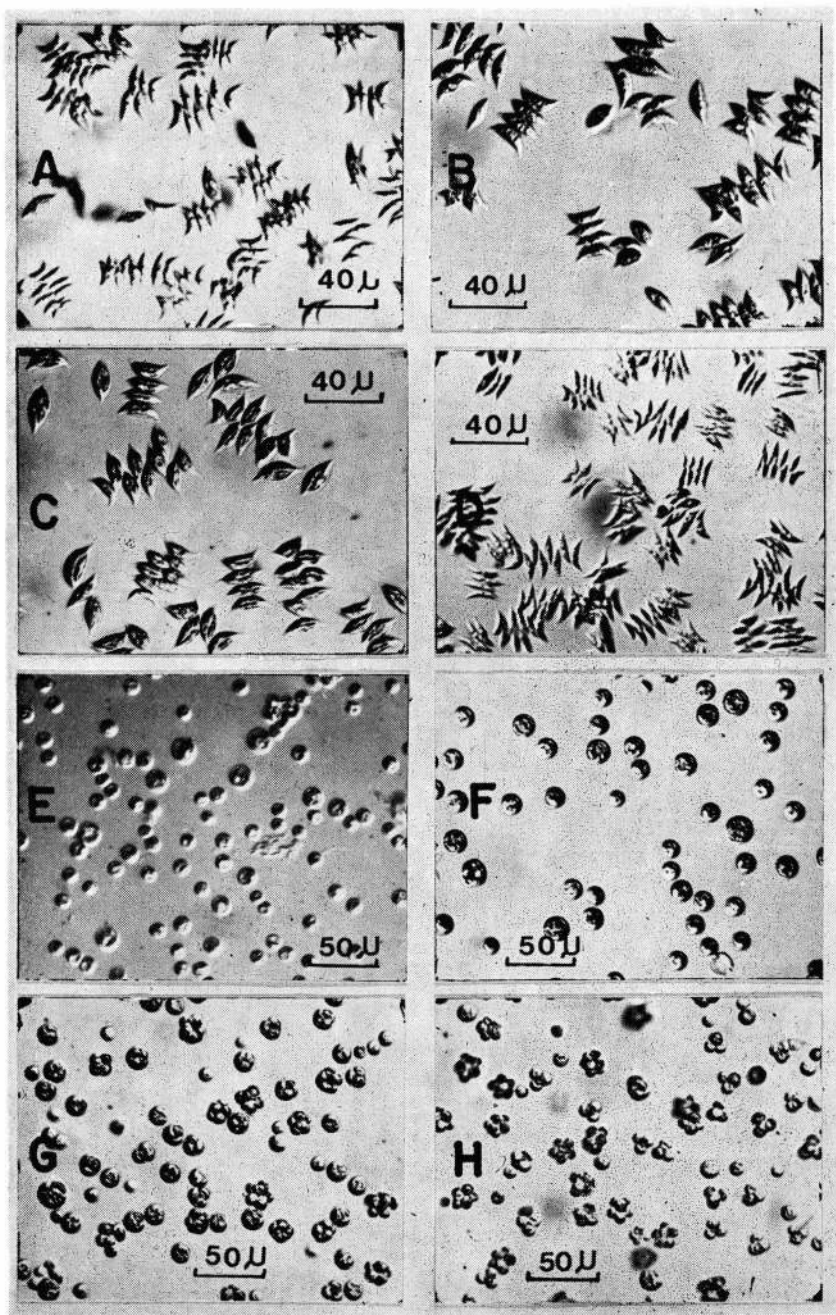


FIG. 1. — Cycle de division sur 24 heures. 1a à 1d: *Scenedesmus crassus*, $t = 0$, $t = 12$, $t = 19$, $t = 24$ heures. 1e à 1h: *Coelastrum microsporum*, $t = 0$, $t = 14$, $t = 19$, $t = 24$ heures.

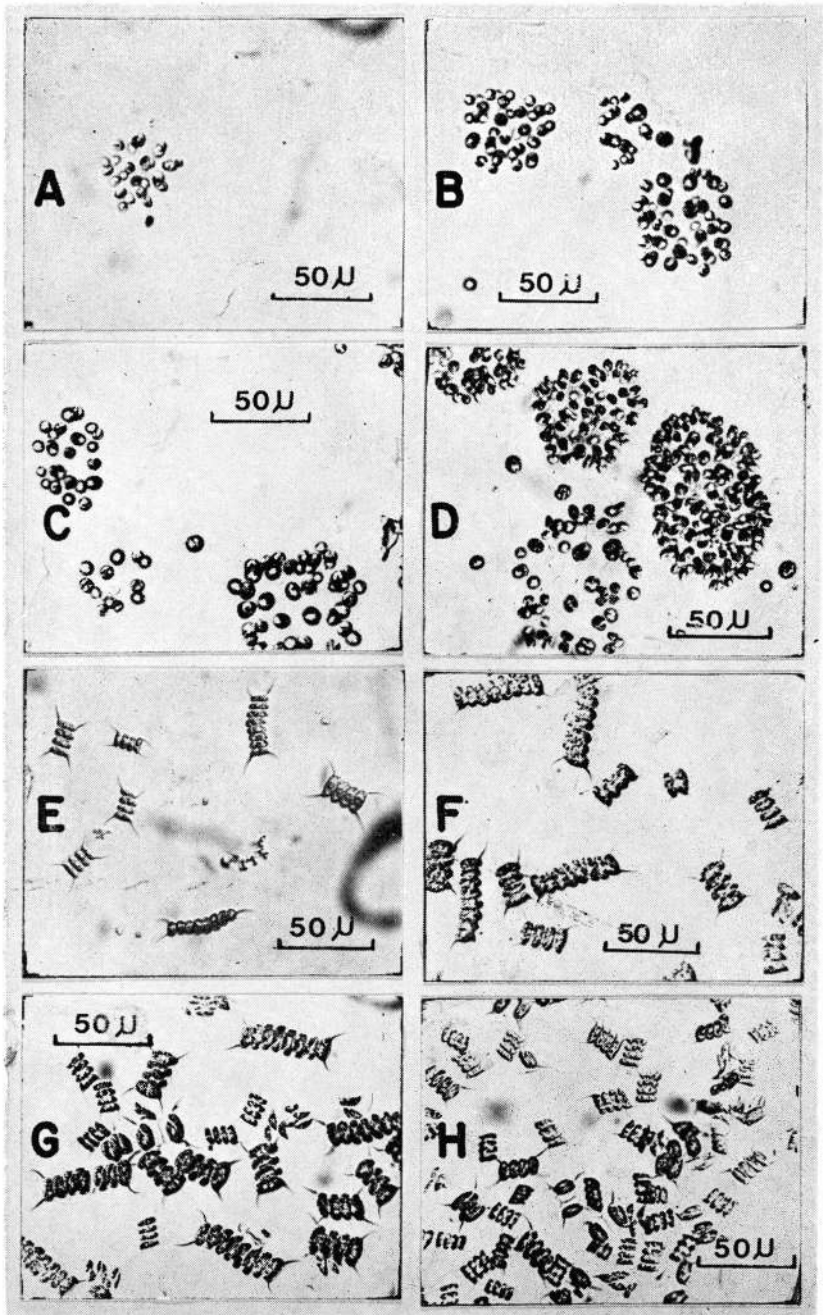


FIG. 2. — Cycle de division sur 24 heures. 2a à 2 d : *Dictyosphaerium pulchellum*, t = 0, t = 14, t = 21, t = 24 heures. 2e à 2h : *Scenedesmus quadricauda*, t = 0, t = 13, t = 20, t = 24 heures.

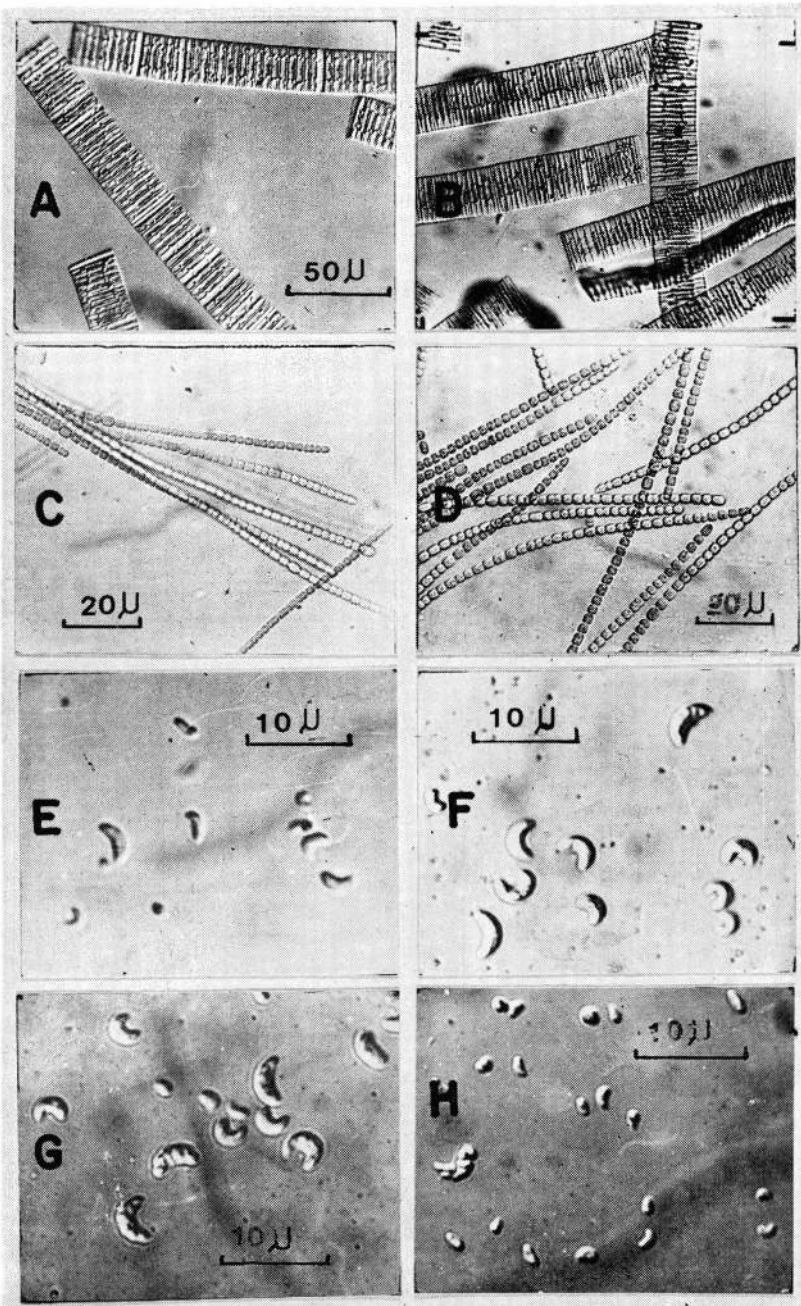


FIG. 3. — Cycle de division sur 24 heures. 3a et 3b : *Fragillaria bidens*, t = 0 et t = 20 heures. 3c et 3d : *Anabaena cylindrica*, t = 0 et t = 21 heures. 3e à 3h : *Monoraphidium minutum*, t = 0, t = 12, t = 17, t = 23 heures.

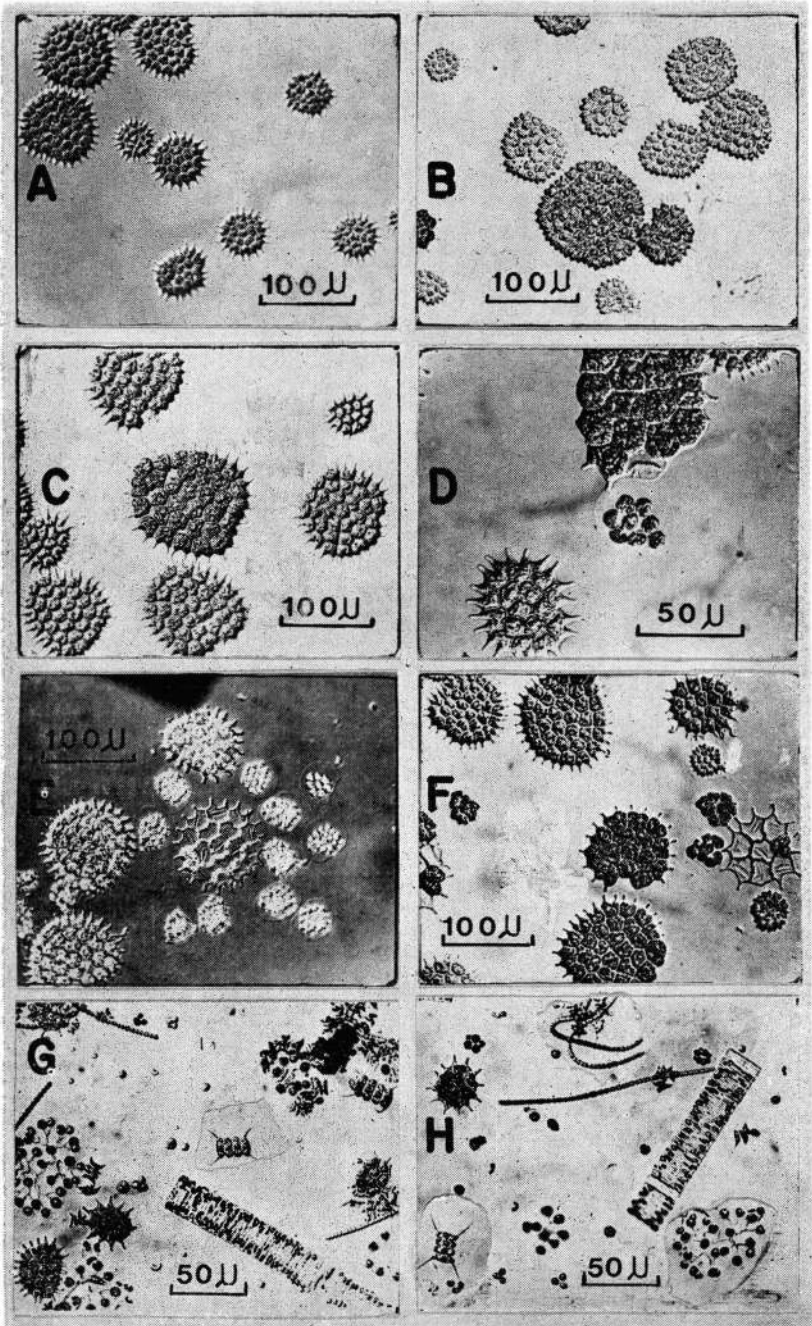


FIG. 4. — 4a à 4f: *Pediatrum boryanum*, cycle de division sur 24 heures, t = 0, t = 13, t = 16, t = 20, t = 24. 4g et 4h: Cultures plurispécifiques.

— réaliser un modèle destiné à être vérifié sur des données n'ayant pas été collectées dans le but d'une modélisation,

— sous-information relative aux variables de forçage, utilisation de valeurs approximatives tirées de la bibliographie pour les paramètres (taux de croissance, vitesses d'assimilation, quotas, taux de photosynthèse, etc.).

Certains paramètres peuvent être évalués, directement ou indirectement, par mesures sur le terrain (ex. taux d'extinction de la lumière). D'autres, évalués d'après les expériences en laboratoire (taux de croissance, K_s), ne sont pas forcément représentatifs des conditions de terrain (Chahuneau et al. 1980).

Dans notre cas, une masse de données était disponible sur un milieu naturel, le Lot : Dauta (1975), Dauta et al. (1975), Massio (1976), Denat (1977), Capblancq et Tourenq (1978), Angelier et al. (1978), Décamps et Casanova-Batut (1978), Capblancq et Dauta (1978).

Les deux premiers essais de modélisation (Capblancq et Décamps 1977, Casanova-Batut 1977) montraient nettement la nécessité d'approfondir l'étude expérimentale des taux de croissance et des cinétiques d'assimilation.

Cette réflexion nous a conduits à étudier, en laboratoire, les paramètres de croissance d'une population monospécifique. L'orientation de ces premières expériences (Guéri et al. 1981, Dauta et al. 1982, Brunel et al. 1982) concernait la mise au point des techniques et des méthodes. Le travail présenté ici complète cette première étude et l'étend à 7 autres espèces d'algues du phytoplancton d'eau douce.

2. — MATERIEL ET METHODES

2.1. Mode de culture

Nous avons utilisé le système de culture en milieu fini (batch cultures). Ce mode de culture simple et fiable dont Pribil et Marvan (1979) rappellent les avantages et inconvénients, est valable aussi bien pour l'étude de la croissance (sur plusieurs jours) que pour celle de l'assimilation (quelques heures) (Kilham 1978). Afin de prévenir un appauvrissement du milieu en dioxyde de carbone, les cultures sont fortement bullées avec de l'air. Le milieu de culture utilisé (Tableau I) est celui élaboré par Brunel-Delclaux et Guéri (1980) : essentiellement minéral pour éviter toute prolifération de bactéries, il s'inspire des milieux de cultures proposés par Chu 1942), Rayburn et Starr (1974), Lecohu et Guéné (1976). Les huit espèces y ont poussé durant toute la durée des études (soit 2 à 5 ans selon le cas) sans inconvénients et sans apparition de signes de dégénérescence. L'éclairage est dis-

pensé selon un cycle de 15 heures de lumière pour 9 heures d'obscurité par des tubes fluorescents blancs. Pour des intensités lumineuses supérieures à $250 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, une lampe de 400 watts (type Phyto-Claude) est utilisée. Les mesures de lumière incidente ont été réalisées à l'aide d'un quantamètre LI-COR 185 A.

TABLEAU I. — Composition du milieu de culture.

		Composés chimiques	Concentrations mg/litre
Milieu de base		MgSO ₄ , 7H ₂ O	25
		FeSO ₄ , 7H ₂ O	1
		CaCl ₂ , 2H ₂ O	25
		Na ₂ EDTA	1
		NaHCO ₃	50
		Na ₂ CO ₃	5
Oligo- éléments		ZnSO ₄ , 7H ₂ O	0,020
		CuCl ₂ , 2H ₂ O	0,020
		MnCl ₂ , 4H ₂ O	0,400
		CoCl ₂ , 6H ₂ O	0,010
		Bo ₃ H ₃	0,001
		Na ₂ MoO ₄	0,035
Nutriments		KNO ₃	200
		K ₂ HPO ₄	25
		SiO ₂ Na ₂ O ₅ , H ₂ O	212

2.2. Espèces étudiées

Les huit espèces étudiées appartiennent au phytoplancton des eaux douces.

Il s'agit de 6 Chlorophycées :

Scenedesmus crassus Chod. (fig. 1 a-1 d)

Coelastrum microsporum Näg. (fig. 1 e-1 h)

Dictyosphaerium pulchellum Wood. (fig. 2 a-2 d)

Scenedesmus quadricauda (Turp.) Breb. (fig. 2 e-2 h)

Pediastrum boryanum (Turp.) Menegh. (fig. 4 a-4 f)

Monoraphidium minutum (Leslie) Komarkova-Legnerova ou

Selenastrum minutum (Nag.) Collins (fig. 3 e-3 h)

d'une Diatomée :

Fragillaria bidens Heib. (fig. 3 a-3 b)

et d'une Cyanophycée :

Anabaena cylindrica Lemm. (fig. 3 c-3 d).

Les photographies 4 g et 4 h réalisées sur une culture plurispécifique illustrent les différences de tailles existant entre les espèces étudiées.

Les souches de *Scenedesmus crassus* et de *Coelastrum microsporum* m'ont été fournies par l'Algothèque du Laboratoire de Cryptogamie

(Muséum d'Histoire Naturelle, Paris). La souche d'*Anabaena cylindrica* m'a été gracieusement prêtée par C. Brawers (Laboratoire d'Ecologie végétale, Université catholique de Louvain).

Les autres souches¹ ont été isolées par mes soins à partir du milieu naturel (Lac de Vinça, Pyrénées-Orientales).

Parmi ces espèces, certaines ont déjà fait l'objet d'études écophysiologiques assez approfondies. Ainsi, *Scenedesmus quadricauda* a été particulièrement étudié par les chercheurs de l'Académie des Sciences Tchécoslovaque :

— phases et particularités de la division cellulaire : Setlik et al. 1972, Berkova et al. 1972),

— influence de la température et de la lumière sur la morphologie des cellules (Komarek et Ruzicka 1969, Ruzicka 1971),

— relation entre croissance, température et synchronisation (Komarek et Simmer 1965, Doucha et Vendlova 1970, Zachleder et al. 1975, Doucha 1979),

— besoins nutritionnels en cultures (Pribil et Marvan 1970 a, 1970 b, 1971 ; Bumbu et Mokryak 1973).

Anabaena cylindrica a été et reste encore le support des études sur le phénomène de fixation de l'azote atmosphérique, entre autres :

— processus de fixation de l'azote (Fogg 1942, Fogg et Than Tun 1949, Cox et Fay 1969),

— différenciation cellulaire (Fay 1969),

— photosynthèse et fixation d'azote (Cobb et Myers 1964),

— production extracellulaire (Fogg 1952, Walsby et Fogg 1975),

— rôle des oligo-éléments dans la croissance (Arnon 1958, Ward et Wetzel 1975).

Les autres espèces ont été peu étudiées.

Pour *Scenedesmus crassus*, on peut citer les recherches effectuées sur des espèces voisines par Trainor (1963), Trainor et Burg (1965 b), Shubert et Trainor (1974), Mathew et Chowdary (1977), Tezuka (1977) et Dor (1978).

Pour *Coelastrum microporum*, il faut signaler les études de Trainor et Burg (1965 a), Gates et al. (1966), Yau et Chan (1973), Chan (1976), respectivement sur la mobilité des cellules, l'utilisation d'un substrat organique, la réponse à un traitement à l'auxine et la formation des colonies.

1. Je remercie MM. P. Bourrelly et R. Lecohtu qui ont bien voulu déterminer ces espèces.

Dictyosphaerium pulchellum a servi au test d'un milieu de croissance (Trainor et Shubert 1973).

A notre connaissance les autres espèces n'ont pas fait l'objet d'études relatives à leur physiologie. Cependant, une masse considérable de mesures a été réalisée sur une espèce voisine de *Monoraphidium minutum* : *Selenastrum capricornutum*, souche mondialement utilisée pour les bio-essais, dont la bibliographie a été collationnée par Leischman et al. (1979).

Dans cette bibliographie, il n'est pas tenu compte du nombre très important d'études ou de tests de toxicité ayant mis en jeu l'une ou l'autre de ces espèces considérées.

2.3. Estimation de la biomasse

La croissance d'une culture est généralement exprimée comme l'augmentation d'une biomasse, d'un nombre de cellules ou d'un taux de chlorophylle par unité de temps. L'éventail des critères utilisés pour exprimer la quantité d'algues par unité de volume engendre des difficultés de comparaison de données (Vollenweider 1969). On peut considérer (Lukavsky et al. 1979) que les méthodes d'évaluation de croissance peuvent être regroupées :

- en méthodes directes (nombre de cellules, poids sec, biomasse),
- en méthodes indirectes (densité optique, pigments, protéines, ATP, Carbone, Azote, etc.).

Ici, le choix de la densité optique pour évaluer la biomasse est lié :

- à l'existence de très bonnes corrélations entre densité optique et densité de cellules,
- à la facilité de conversion de la densité optique, étalonnée par des comptages au microscope inversé (selon la méthode préconisée par Uthermohl 1958).

Ce choix de la densité optique en tant que paramètre d'estimation de biomasse est en accord avec l'étude récente de Butterwick et al. (1982) qui classe cette méthode comme étant la plus rapide et la plus précise, après l'estimation des pigments (extraction puis mesure en fluorimétrie).

Cependant, afin de faciliter une comparaison avec d'autres unités couramment utilisées, les correspondances avec la chlorophylle et le poids sec ont été établies (Tableau II).

La chlorophylle a été évaluée selon la méthode SCOR-UNESCO, en comparant l'efficacité d'extraction de deux solvants : acétone (équations d'après Golterman 1969) ou éthanol bouillant (équations d'après Marker et al. 1980).

TABLEAU II. — Relation Nbre de cellules = f (D. optique), pour une cuve de 5 cm, Nbre de cellules en 10⁸ Cel./l. — Chlorophylle = f (Nbre de cellules), Chlorophylle en μg . — Poids sec = f (Nbre de cellules), Poids sec en mg.

Espèce	Nbre de Cel. =		Chlorophylle =		Poids sec =	
	A * Dopt	B * Nbre Cel.	valeur de B	LC 0,05	C * Nbre Cel.	LC 0,05
<i>Scenedesmus crassus</i>	valeur de A	valeur de A	valeur de B	LC 0,05	r	r
	1,455 + 0,29	430	+ 32 %	0,981	78,5	+ 38 %
<i>Coelastrum microsporium</i>	1,900 + 0,38	300	+ 36 %	0,985	50	+ 26 %
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	1,200 + 0,24	500	+ 36 %	0,973	70	+ 40 %
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0,820 + 0,16	950	+ 38 %	0,986	250	+ 58 %
<i>Fragillaria bidens</i>	1,360 + 0,27	900	+ 33 %	0,987	190	+ 38 %
<i>Anabaena cylindrica</i>	4,800 + 0,24	120	+ 17 %	0,995	17,5	+ 23 %
<i>Pediastrum boryanum</i>	0,900 + 0,20	1 120	+ 41 %	0,961	77,5	+ 44 %
<i>Monoraphidium minutum</i>	4,600 + 0,80	114	+ 38 %	0,920	13,75	+ 50 %

2.4. Estimation du taux de croissance

2.4.1. PRINCIPE

La lumière, la température et les quantités d'éléments nutritifs disponibles sont les valeurs susceptibles de diminuer le taux spécifique de croissance lorsqu'elles s'éloignent des valeurs optimales. Parmi les éléments nutritifs, sont retenus l'azote, le phosphore et la silice, constituants limitant généralement la croissance des communautés naturelles.

L'équation permettant de décrire l'évolution d'une population A selon le temps t s'écrit : $dA/dt = \mu A$. Le taux de croissance μ de la population à chaque instant peut être considéré comme un taux maximal de croissance (μ_{max}), affecté de facteurs de réduction liés aux variables Lumière (I), température (T), et aux éléments nutritifs : Azote (N), Phosphore (P.). Ici, la lumière intervient directement dans le calcul du taux de croissance (il n'y a pas de facteur de réduction lié au carbone, l'expression inclut la variation du taux de photosynthèse qui apparaît à part).

$$\mu = \mu_{max} * \frac{\text{Red I}}{\text{terme 1}} * \frac{\text{Red T}}{\text{terme 2}} * \text{Red N} * \text{Red P}$$

où les symboles « * » représentent une combinaison des différents facteurs.

+ Dans ce premier pas vers la modélisation d'une population d'algues, μ est considéré comme constant par rapport au temps. Ce cas correspond à des conditions optimales de croissance, ou lorsque μ dépend de variables considérées elles-mêmes comme indépendantes du temps, à l'exemple des variables de forçage I et T. Alors, on peut écrire que pour deux évaluations d'une population A (A_1 et A_2) réalisées aux temps t_1 et t_2 :

$$\mu = \text{Log} (A_2/A_1) * (1/t_2 - t_1).$$

Si l'on appelle q le rapport A_2/A_1 , pour un intervalle de temps ($t_2 - t_1 = 1$ jour), alors $\mu = \text{Log} (q)$.

Cette démarche a été utilisée pour décrire μ (I, T) en conditions nutritionnelles non limitantes.

+ Dans le cas de populations en milieu fini (cultures en batch), μ devient une variable par rapport au temps, et décroît alors en fonction des variables dépendantes de la densité de la population (baisse de lumière disponible par l'ombre propre, épuisement des éléments nutritifs et variations des stocks internes). L'extinction de la lumière incidente par la densité de cellules a été calculée pour pouvoir prendre en compte l'effet d'ombre propre.

2.4.2. PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

Une culture mère est maintenue en phase exponentielle par des repiquages fréquents dans un milieu riche en nutriments (1 mmole KNO_3 , 70 μmoles K_2HPO_4 , 1 mmole SiO_2), dans des conditions sub-optimales de température et de lumière, et synchronisée selon un cycle de 15 heures de lumière pour 9 heures d'obscurité. Avant l'expérience destinée à mesurer μ (I, T), la culture est placée 24 heures à l'obscurité. A $t = 0$, soit au début du cycle lumineux, la culture est alors transférée et diluée dans un milieu neuf en abaissant la densité optique de façon à annuler pratiquement tout effet d'ombre propre. Ainsi sont minimisés les risques éventuels de limitation par les nutriments, le carbone ou la lumière (Marvan et Pribil 1979).

Pour chaque température, la culture diluée, répartie dans une quinzaine de flacons, est soumise à des intensités lumineuses comprises entre 5 et 750 $\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

La densité optique est ensuite mesurée le lendemain (t_1) et le surlendemain (t_2). En début et en fin d'expérience, ont été mesurées la chlorophylle a, la biomasse sèche, les concentrations en N et P du milieu de culture.

2.5. Mesures d'assimilation du carbone

Il était intéressant de vérifier l'existence d'une corrélation permettant d'estimer un taux de croissance par une mesure du carbone assimilé, ce qui autoriserait une méthode plus rapide que celle consistant à suivre la densité de cellules. Le taux d'assimilation de carbone est en effet une unité utilisée par les océanographes et les limnologues, mesure qui a l'avantage d'intégrer l'influence des conditions nutritives, de la lumière et de la température, mais aussi l'inconvénient d'être subordonnée à une loi de préconditionnement à la lumière et d'être souvent exprimée par unité de chlorophylle a.

Malgré ce problème, nous avons tenté de relier la photosynthèse brute aux taux de croissance mesurés, dans le cas de nutriments non limitants.

Les cultures en phase exponentielle sont préconditionnées pendant 3 jours à des lumières faibles (20 $\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Pour ces mesures, le milieu de culture est modifié par un mélange avec une eau naturelle minérale, très chargée en HCO_3^- : cet ajout permet d'obtenir une alcalinité assez élevée (100 mg $\text{CO}_3\text{Ca/l}$), évitant des variations trop importantes de pH durant l'expérience et une diminution possible de la vitesse d'assimilation par une baisse trop rapide du substrat en carbone. Il est utile de savoir que l'eau minérale employée (Vittel) ne contient ni NO_3^- -N, ni PO_4^- -P, ce qui autorise son emploi pour des cultures carencées.

Après un rajout de $14 \text{ CO}_3\text{NaH}$ ($10 \mu\text{Ci.l}^{-1}$), la culture est répartie dans des flacons rodés de 60 ml, et placés dans une enceinte thermostatée conçue spécialement pour les expériences d'assimilation de carbone. Cette enceinte (décrite par Brunel-Delclaux et Guerri 1980, proche du système proposé par Fee 1973) est réglable en température (10 à 35 °C) et permet d'incuber simultanément une grande quantité de flacons répartis dans des valeurs d'intensités lumineuses comprises entre 0 et $1\,000 \mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Après une heure d'incubation, un volume de 10 ml de chaque flacon est filtré sur filtre en nitrate de cellulose. La radioactivité du filtre est mesurée en scintillation liquide sur compteur à scintillation Beckman LS 133. Un témoin (bruit de fond) pris à $t = 0$ est déduit de la valeur obtenue. Les résultats de P_{max} sont exprimés en mg de Carbone assimilé/ 10^9 cellules/heure, et en mg de Carbone assimilé par mg Chlorophylle a/heure.

3. — RESULTATS

3.1. Résultats expérimentaux

3.1.1. EXPRESSION DE LA BIOMASSE

Les spectres d'absorption en fonction de la longueur d'onde ont été établis pour les 8 espèces (fig. 5). Dans tous les cas, les cultures ont deux pics d'absorption dans les plages 400-440 nm et 660-700 nm. Pour toutes les espèces, le deuxième pic (660-700 nm) est plus stable et les mesures plus productibles, à l'exception de *Fragillaria* qui présente un comportement inverse. En conséquence, les densités optiques ont été mesurées à 680 nm et 440 nm, respectivement.

Ces longueurs d'onde correspondent par ailleurs aux choix faits par Sorokin (1973) et Cloern (1976) : 678 nm, Margulies (1970) : 440 nm, Foy et Gibson (1982) : 436 nm, Condit (1972) : 665 nm ou Feuillade et al. (1976) : 650 nm.

Les relations entre densités optiques et nombre de cellules (fig. 6) ont été établies par comptages cellulaires (Tableau II). Le traitement statistique des résultats montre que la relation nombre de cellules/densité optique est fiable (précision 80 %) tant que la densité optique ne dépasse pas 1,3. On peut noter que cette incertitude n'influe pas sur le taux de croissance qui peut être calculé directement à partir des densités optiques.

Le plus remarquable (fig. 6) est la variabilité de la relation nombre de cellules/densité optique en fonction de l'état nutritionnel (cultures non limitées ou carencées en N, P, Si) et selon les espèces. Ce phéno-

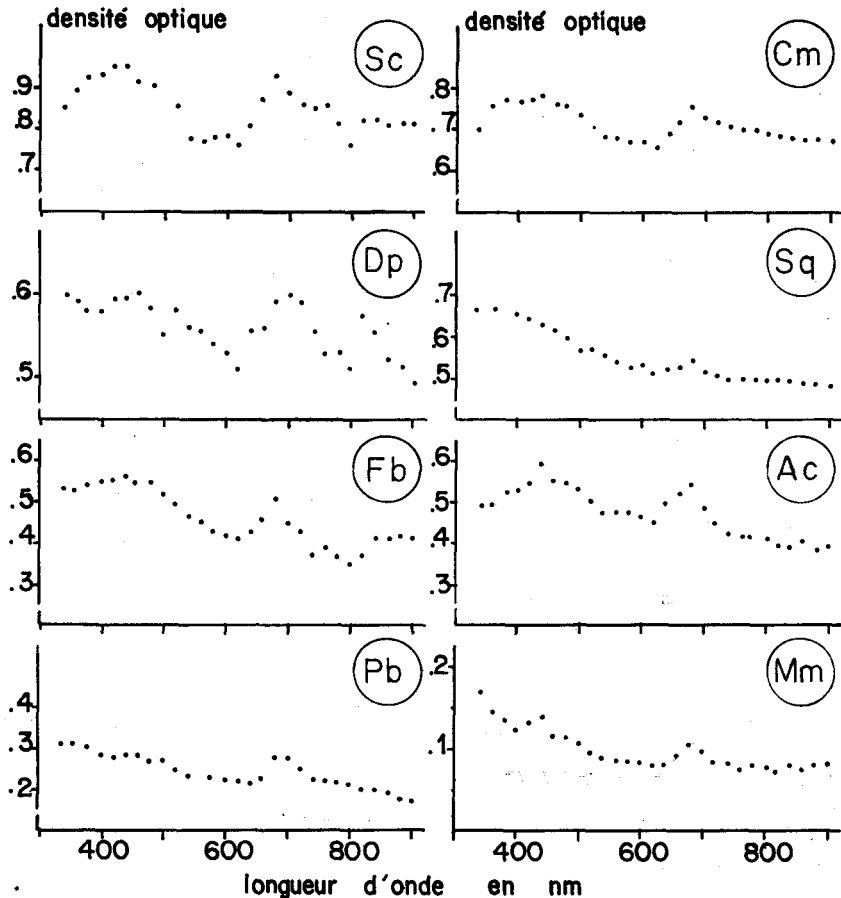


FIG. 5. — Spectres d'absorption des différentes espèces étudiées. (Sc) : *Scenedesmus crassus*; (Cm) : *Coelastrum microsporum*; (Dp) : *Dictyosphaerium pulchellum*; (Sq) : *Scenedesmus quadricauda*; (Fb) : *Fragillaria bidens*; (Ac) : *Anabaena cylindrica*; (Pb) : *Pediastrum boryanum*; (Mm) : *Monoraphidium minimum*.

mène est simplement lié à la taille des cellules ou au nombre de cellules constituant un cénobe, caractères variables selon que l'espèce est carencée ou non. Cependant, pour certaines espèces (*Dictyosphaerium*, *Anabaena*, *Monoraphidium*) il y a peu de variations.

Pour les autres espèces, les limitations en nutriments induisent les phénomènes suivants :

— *Coelastrum* : la proportion des cénobes diminue, les cellules isolées deviennent prépondérantes,

— les deux espèces de *Scenedesmus* : au lieu de cénobes de 4 cellules, il apparaît des cénobes de 2, 4 cellules et des cellules isolées.

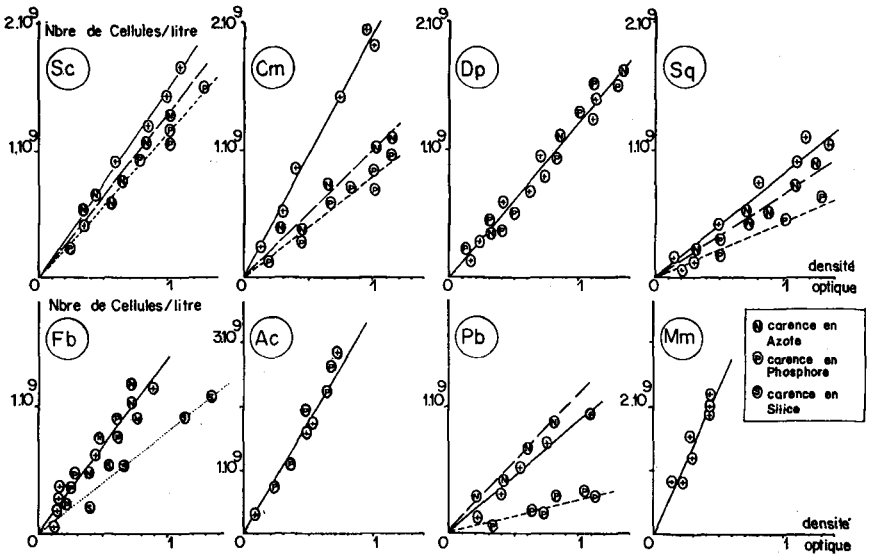


FIG. 6. — Relations Nombre de Cellules = F (Densité optique) * F (Etat nutritionnel).

— *Pediastrum* : la taille des cénobes (fig. 4 a-4 f) et surtout les proportions de cénobes de 4, 8 et 16 cellules varient (en milieu carencé, les cultures sont constituées d'un fort pourcentage de cénobes de 8 ou 16 cellules de fortes dimensions).

— *Fragillaria* : seule la carence en silice donne des variations perceptibles de la frustule qui peut accuser une diminution de taille de 20 % par rapport à la normale.

Le tableau II donne les relations et les rapports poids sec et chlorophylle a/10⁹ cellules. Ces deux derniers ont été définis à partir de cultures non carencées et pour des stades divers : croissance exponentielle, phase stationnaire. L'intervalle de confiance des rapports est généralement le plus élevé pour les espèces présentant les plus fortes variations de volumes au cours de la croissance (cf. § 3.1.2.) ; tandis que les variations des teneurs en chlorophylle englobent des cultures exposées à des lumières très différentes en intensités.

La figure 7 compare l'efficacité d'extraction de deux solvants (éthanol, acétone). Le rapport d'extraction est toujours favorable à l'éthanol, et varie selon les espèces. Les cas les plus défavorables correspondent aux Chlorophycées. Ces résultats montrent sans ambiguïté que la méthode d'extraction par l'acétone sous-estime généralement la teneur en chlorophylle d'une population d'algues si celle-ci est à base de Chlorophycées.

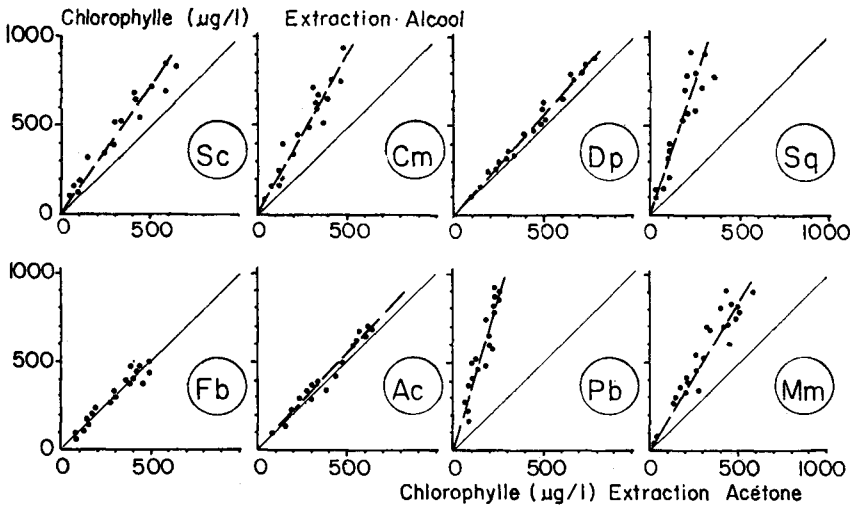


FIG. 7. — Comparaison de l'efficacité d'extraction de l'éthanol et de l'acétone.

TABLEAU III. — Biovolumes et Quotas en Carbone. — Biovolume en micron ^a, Quotas en mg pour 10⁹ Cellules.

Espèce	Biovolume			Quota en Carbone		
	mini	moyen	maxi	mini	moyen	maxi
<i>Scenedesmus crassus</i>	30	100	300	11	17	34
<i>Coelastrum microsporum</i>	50	80	700	10	14	100
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	65	140	520	17	24	85
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	80	180	680	24	30	72
<i>Fragillaria bidens</i>	200	280	560	34	41	84
<i>Anabaena cylindrica</i>	10	30	62	3	4,8	7,5
<i>Pediastrum boryanum</i>	60	350	900	12	60	144
<i>Monoraphidium minutum</i>	12	21	120	2	3,6	20

Le quota cellulaire en carbone (Tableau III) peut être estimé à partir du biovolume moyen cellulaire en utilisant les facteurs de conversion donnés par Mullin et al. (1966), et Strathman (1967).

Ces rapports Chlorophylle/carbone (de 1,87 à 3,16 %) et Chlorophylle/poids sec (0,38 à 1,44 %) correspondent aux valeurs citées par Parsons et al. (1961), Antia et al. (1963), Sloan et Strickland (1966), Parsons (1961), Meeks (1974) et Capblancq (1982) qui donnent un pourcentage de chlorophylle compris entre 0,3 et 2 % du poids sec. Le rapport entre quota minimal et maximal de carbone exprime à la fois les variations de tailles des cellules d'une même espèce, et le pouvoir de division (nombre de cellules filles produites à partir d'une cellule adulte). En fait, ces rapports évoluent constamment dans le temps ainsi que le montrent Doucha et Vendlova (1970), Setlik et al. (1972) et Doucha (1979). Setlik (1979) indique que le taux élevé de chlorophylle

par unité de poids sec, dans le cas d'une population approchant de la phase stationnaire, est la conséquence d'une part de l'adaptation à une faible intensité lumineuse, et d'autre part de la variation du profil d'âge de la population (rapport cellules jeunes/cellules âgées).

3.1.2. VARIATIONS MORPHOLOGIQUES DES CELLULES AU COURS DE LA CROISSANCE

Les différentes phases d'un cycle de division cellulaire ont été étudiées pour chaque espèce. Des cultures synchronisées, en phase exponentielle et dans des conditions climatiques sub-optimales, sont suivies (mesure de densité optique et photographie) toutes les heures (fig. 8) durant un jour. Pour les Chlorophycées, la division cellulaire se produit durant la phase obscure (fig. 8). Pour les espèces filamenteuses (*Fragillaria* et *Anabaena*) la croissance se manifeste par une augmentation graduelle de la densité de la culture. Parmi les photographies prises à intervalles réguliers durant toute la durée du cycle, j'ai sélectionné les clichés les plus représentatifs des différentes étapes de la croissance d'une algue (fig. 1 à 4). Ils montrent bien que l'extraordinaire variation de taille survenant au sein d'une espèce lors de sa croissance modifie sans cesse des valeurs comme le biovolume cellulaire ou le rapport chlorophylle/cellule. Le pouvoir de multiplication des Chlorophycées y est mis en valeur.

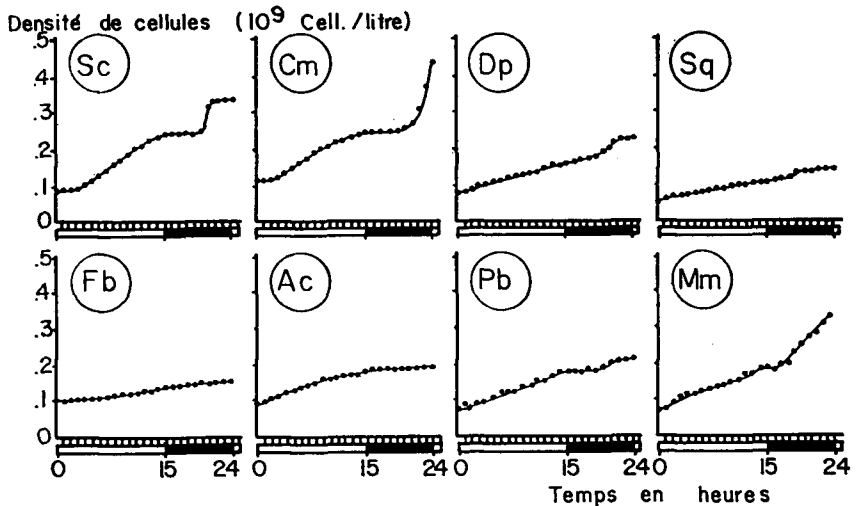


FIG. 8. — Suivi de l'évolution d'une culture sur 24 heures.

Je me suis un peu plus attaché à photographier les différents stades de grossissement et de division des cénobes de *Pediastrum boryanum*. Cette espèce qui possède un taux de croissance légèrement moins

élevé que les autres Chlorophycées étudiées (cf. § 3.1.4.) présente une variation de biovolume passant de 60 à 900 μm^3 (valeur moyenne = 350 μm^3). A partir d'une cellule adulte plurinucléée, la formation des cénobes fils débute par l'expulsion d'une vésicule (fig. 4 d) où les zoospores libérées à l'intérieur nagent peu de temps (5 à 15 mn), puis se regroupent autour d'une d'entre elles pour former un nouveau cénobe qui s'aplatit (fig. 4 e et 4 f) et prend peu à peu ses contours définitifs (10 à 30 mn). Ce scénario avait été décrit par Bourrelly (1966). La vésicule englobant le cénobe, bien visible lorsqu'il est jeune, semble disparaître lorsqu'il augmente de taille.

3.1.3. IMPORTANCE DU FACTEUR LUMIÈRE EN CULTURE

Afin d'être capable de modéliser une culture dans un milieu fini, il est indispensable d'évaluer le phénomène d'ombre propre. En écosystème naturel, la lumière s'atténue rapidement avec la profondeur, ce qui est généralement exprimé par la loi de Beer-Lambert :

$$I = I_0 * \exp. (-K * Z), \text{ où } Z \text{ est la profondeur,}$$

I_0 l'intensité disponible et K un coefficient d'extinction. En culture, le coefficient K dépend à la fois de la géométrie (paramètre constant) du flacon employé (principalement sa hauteur d'eau) et de la concentration de cellules. Ainsi, pour une culture placée dans un flacon exposé à une lumière incidente I_i , l'intensité lumineuse disponible (I_d) devient une fonction de la densité d'algues (exprimée en densité optique DO) :

$$I_d = I_i * \exp. (-K * DO).$$

Pour le type de flacon utilisé dans le cas des mesures de taux de croissance (erlenmeyer de 300 ml), l'extinction de la lumière a été évaluée par rapport à la densité de cellules et pour chaque espèce (fig. 9). Compte tenu de la lumière incidente, l'ajustement de la courbe, entre la densité optique de la culture (valeur unitaire qui peut être calculée à partir du Tableau II) et la lumière disponible (valeur mesurée au quantamètre), donne une valeur $K = -0,8$ (fig. 10). Cette valeur qui doit être redéfinie pour chaque type de flacon de culture utilisé, permet en particulier d'effectuer des corrections sur les conditions lumineuses liées à la mesure d'un taux de croissance. K peut varier de $-0,5$ à -4 et plus, selon la géométrie du système de culture utilisée.

Myers (1953) avait relié le taux de croissance d'une culture de *Chlorella* à la baisse d'intensité lumineuse par self-shading mais l'importance de cette correction a parfaitement été mise en évidence par Livansky (1979) qui tient compte des radiations non absorbées pour décrire un taux de croissance. Cette correction en fonction de la densité des cellules est également importante pour les incubations destinées aux mesures de photosynthèse (Senger et Fleischhacker 1978).

Extinction de la Lumière

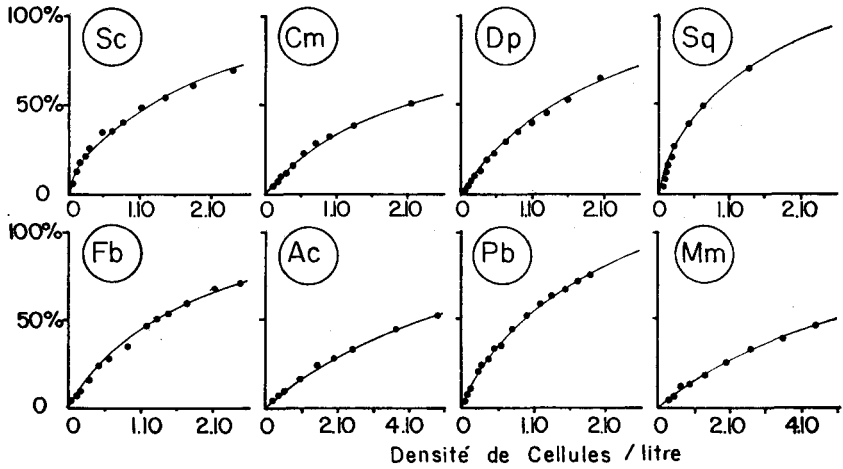


FIG. 9. — Extinction de la lumière (%) en fonction de la densité de cellules.

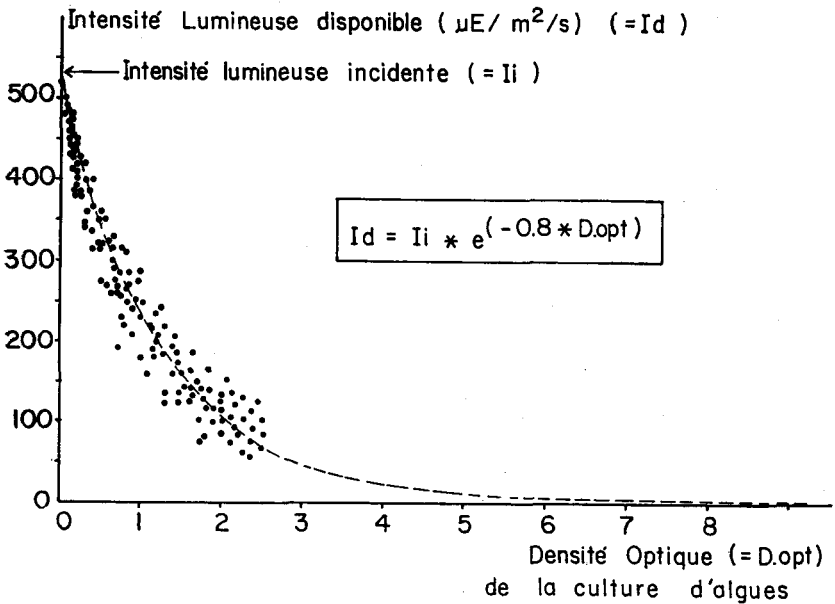


FIG. 10. — Calcul de la lumière disponible. Ajustement du coefficient d'extinction (K).

3.1.4. INTERACTION LUMIÈRE-TEMPÉRATURE

Les figures 11 à 18 reportent les taux de croissance des huit espèces considérées. Les cultures ont été soumises à des températures comprises entre 15 °C et 33 °C, excepté pour *Fragillaria* qui fut testée à rée au quantamètre), donne une valeur de $K = -0,8$ (fig. 10). Cette 10 °C. Pour chaque température, peuvent être définis (ajustement graphique — trait continu) un taux de croissance optimal $\mu_m(T)$, et une intensité lumineuse optimale $I_{opt}(T)$. Les variations de $I_{opt}(T)$ en fonction des espèces et selon la température est reportée fig. 19. L'examen des figures 11 à 18 appelle les remarques suivantes :

- pour toutes les espèces à l'exception de *Fragillaria*, $\mu_m(T)$ s'accroît avec la température, la valeur asymptotique correspondant à 30 °C ou plus ;

- les Chlorophycées atteignent les taux de croissance les plus élevés pour des températures excédant 25 ou 30 °C, alors que l'optimum est de 20 °C pour *Fragillaria* ;

- le taux de croissance le plus élevé a été mesuré sur une culture de *Monoraphidium*, $\mu_m(35\text{ °C}) = 1,9$;

- la croissance de *Anabaena* requiert des intensités lumineuses nettement plus basses que les autres espèces ;

- $I_{opt}(T)$ varie dans le même sens que la température. *Fragillaria* semble ne pas suivre ce même schéma.

Les paramètres de croissance ont été mesurés avec une photopériode de 15/9. Afin d'estimer les conséquences de ce choix arbitraire, une expérience supplémentaire à 25 °C a été réalisée pour replacer cette valeur parmi une gamme d'éclairéments journaliers allant de 1 à 24 heures (fig. 20).

Les résultats expriment les relations complexes existantes entre d'une part le taux de croissance, les phases de division, la morphologie des cénobes, l'adaptation à l'éclairément, et d'autre part l'intensité lumineuse, la photopériode, la température et le cas échéant les conditions nutritionnelles. Le lien entre rythme de division et synchronisation a été évoqué par de nombreux auteurs (Komarek et Simmer 1965 ; James 1966 ; Carroll et al. 1970 ; Darley et Volcani 1971). Les modalités de morphogenèse des cellules filles, rappelées pour les principales espèces par Setlik (1979), ont été remarquablement décrites pour *Scenedesmus quadricauda* par Doucha et Vendlova (1970), Steenbergen (1975), et Zachleder et al. (1975). La formation de chaque cénobe ou stade cellulaire est déterminée par la durée de la photopériode, la division proprement dite et la libération des cellules filles se produisant durant la phase obscure, la distribution en taille des cénobes étant liée au taux de croissance (Setlik 1979). Les variations de la morphologie des cénobes ou des cellules peut varier (Setlik

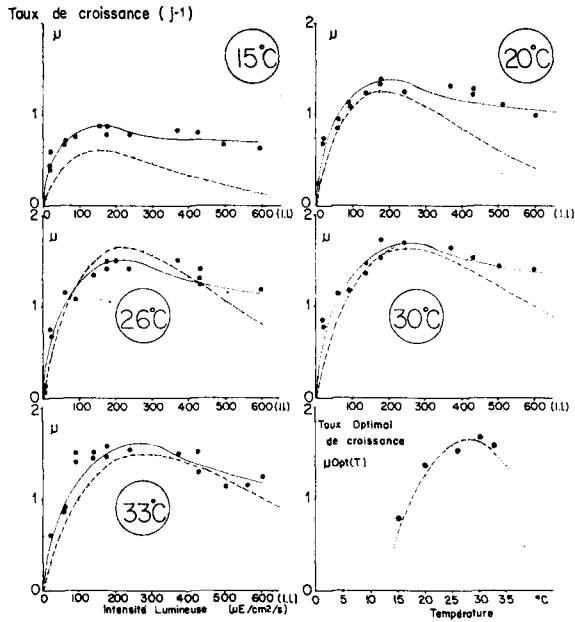


FIG. 11. — *Scenedesmus crassus*. Variations du taux de croissance pour différentes combinaisons Lumière-Température. Variation de μ_{opt} en fonction de la température.

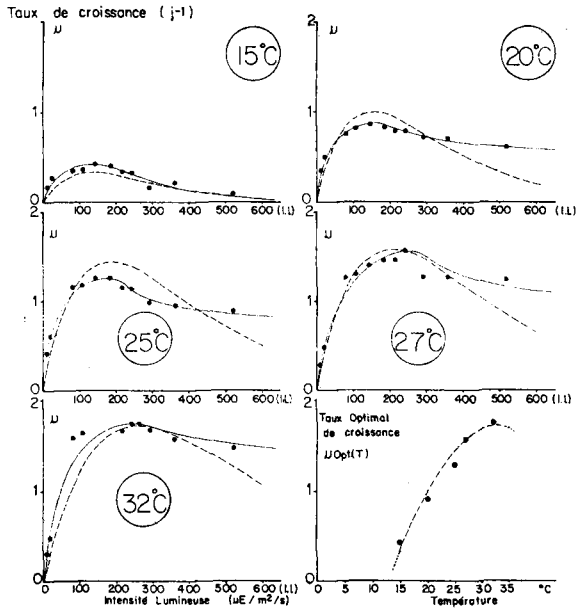


FIG. 12. — *Coelastrum microsporum*. Variations du taux de croissance pour différentes combinaisons Lumière-Température. Variation de μ_{opt} en fonction de la température.

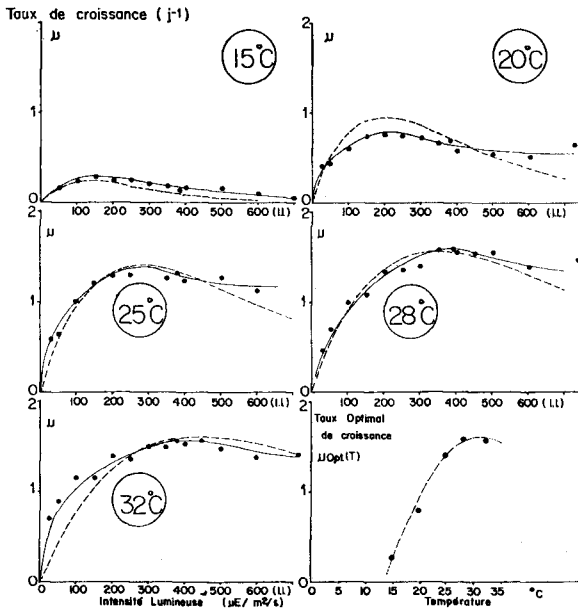


FIG. 13. — *Dictyosphaerium pulchellum*. Variations du taux de croissance pour différentes combinaisons Lumière-Température. Variation de μ_{opt} en fonction de la température.

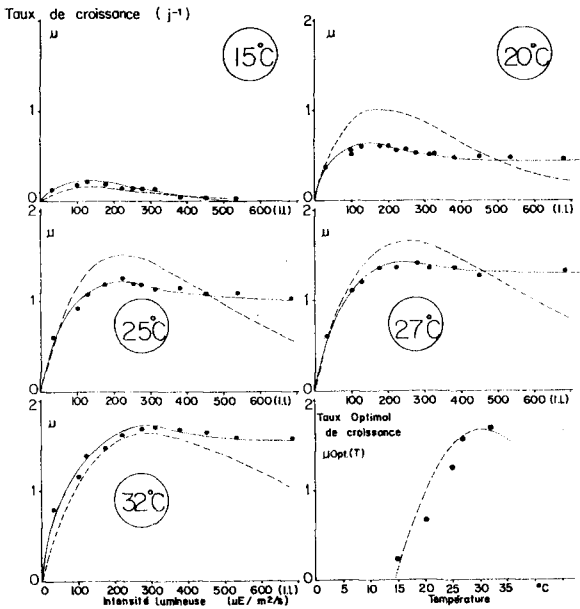


FIG. 14. — *Scenedesmus quadricauda*. Variations du taux de croissance pour différentes combinaisons Lumière-Température. Variation de μ_{opt} en fonction de la température.

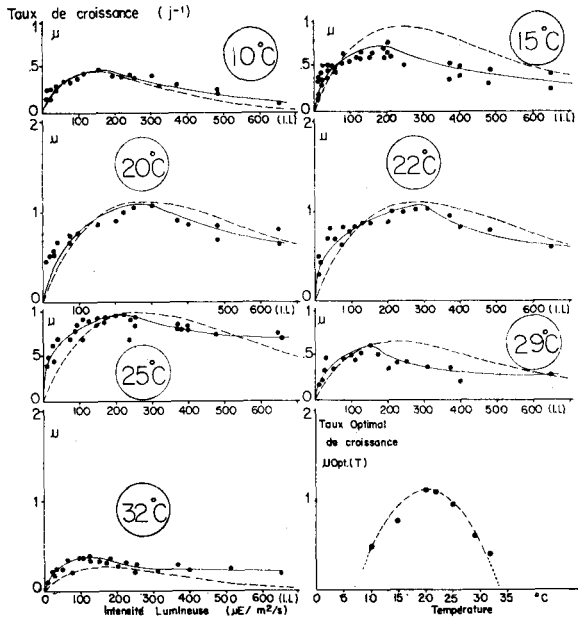


FIG. 15. — *Fragillaria bidens*. Variations du taux de croissance pour différentes combinaisons Lumière-Température. Variation de μ_{Opt} en fonction de la température.

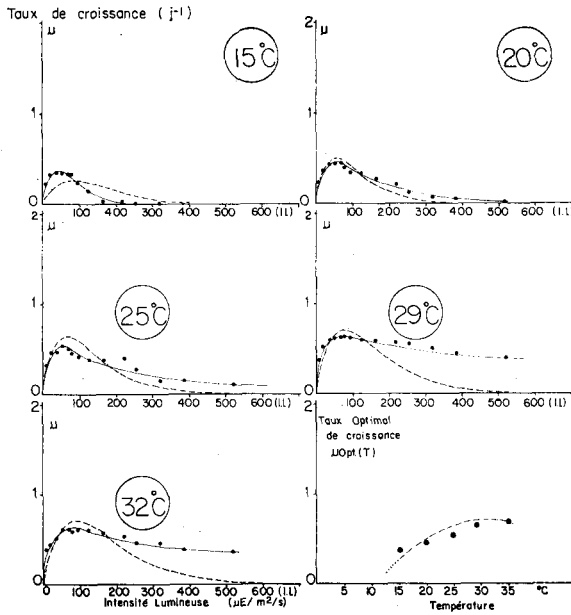


FIG. 16. — *Anabaena cylindrica*. Variations du taux de croissance pour différentes combinaisons Lumière-Température. Variation de μ_{Opt} en fonction de la température.

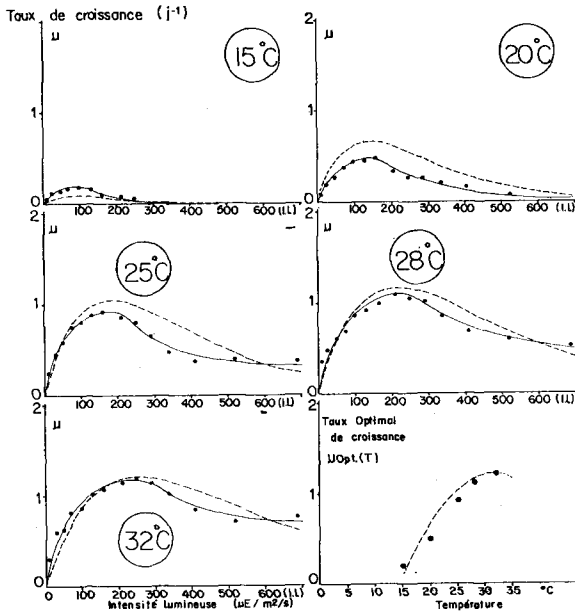


FIG. 17. — *Pediastrum boryanum*. Variations du taux de croissance pour différentes combinaisons Lumière-Température. Variation de μ_{opt} en fonction de la température.

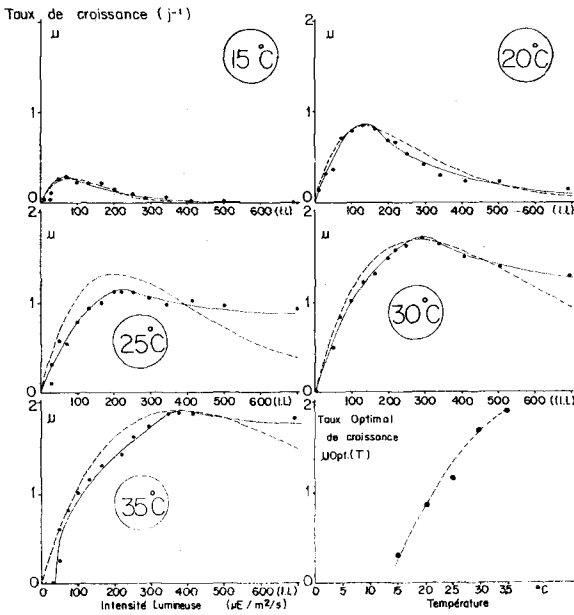


FIG. 18. — *Monoraphidium minutum*. Variations du taux de croissance pour différentes combinaisons Lumière-Température. Variation de μ_{opt} en fonction de la température.

1979) : pour une phase de croissance plus longue, la proportion de cellules mères dans la population est supérieure à celle qui résulte d'un taux de croissance élevé. Les variations morphologiques induites par les limitations en nutriments (§ 3.1.1.) ont été remarquées par d'autres auteurs :

- apparition de stades unicellulaires chez *Scenedesmus obliquus*, cas d'une carence en phosphore (Shubert et Trainor 1974),
- apparition de cellules isolées sexuées chez *Scenedesmus obliquus*, cas d'une carence en azote (Trainor et Burg 1965 a),
- contrôle du nombre de cellules par cénobe (4, 8, 16) chez *Coelastrium microsporum* par la concentration en phosphore dans le milieu (Chan 1976).

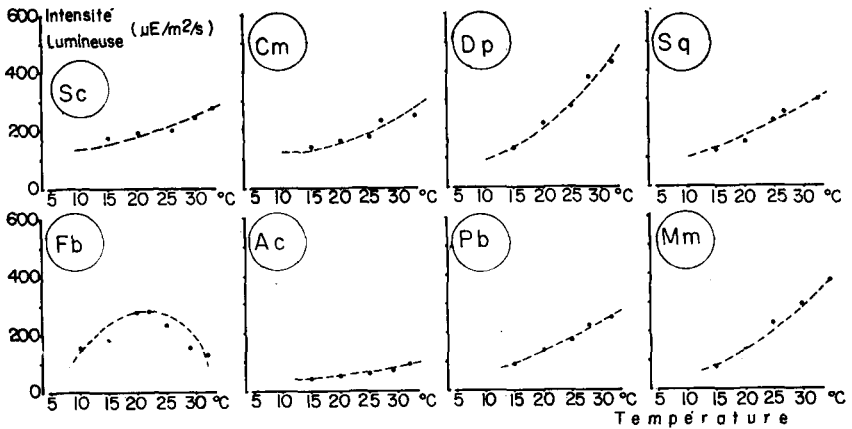


FIG. 19. — Variation de I_{opt} en fonction de la température.

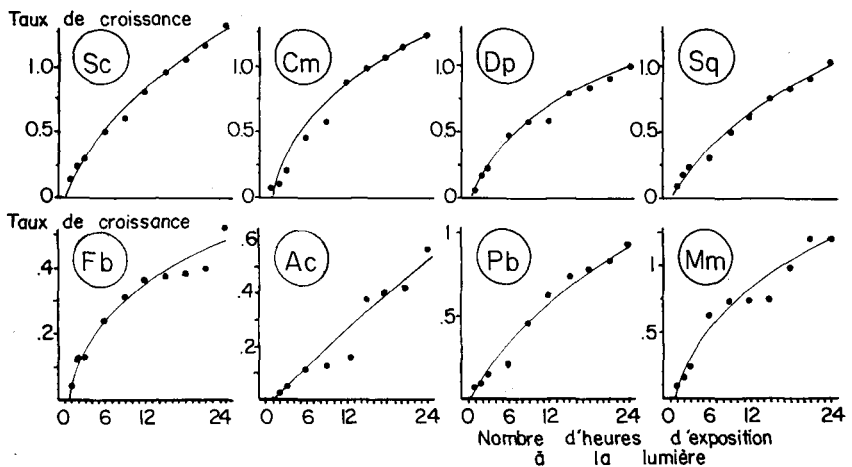


FIG. 20. — Croissance d'une population : influence du nombre d'heures d'éclaircissement.

3.1.5. ASSIMILATION DE CARBONE

Les profils de photosynthèse obtenus n'ont pas été représentés. Ils sont semblables aux profils obtenus par des incubations sur le terrain : inhibition plus ou moins prononcée pour les fortes intensités lumineuses et optimum variables selon la température et les espèces. Conformément au modèle proposé par Talling (1955 et 1957), deux paramètres peuvent être reliés à la forme des profils et à leurs variations :

- la capacité photosynthétique optimale (Pmax),
- l'intensité seuil de saturation de la photosynthèse par la lumière (Ik).

Ces deux paramètres sont déterminés graphiquement à partir des profils. La capacité photosynthétique (Pmax) varie de 0,88 (*Scenedesmus quadricauda*, 15 °C) à 13,6 mg Carbone assimilé/mg Chlorophylle a/heure (*Dictyosphaerium*, 30 °C). Pmax et Ik évoluent tous deux dans le même sens que la température, Ik variant dans une plage assez étroite : entre 90 (15 °C) et 244 (30 °C) pour l'ensemble des autres espèces, à l'exception de *Anabaena* pour laquelle les faibles valeurs de IK (40 à 54 $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) confirment la sensibilité aux forts éclairagements.

Les valeurs trouvées de Pmax paraissent un peu plus élevées que celles trouvées par Aruga (1965) en culture. On remarque cependant que l'augmentation de Pmax avec la température (*fig. 22*) correspond à un Q10 voisin de 2, ce qui est en accord avec la relation établie par (Capblancq 1982) à partir de plus de 1 000 données relevées dans la littérature. De même, les valeurs prises par Ik appartiennent à la plage de valeurs citées par Rhode (1965) et Harris (1978).

Un troisième paramètre [Iopt (PS)] peut être déterminé sur les courbes de photosynthèse en fonction de l'éclairement. Malgré les imprécisions liées à la détermination graphique et les effets toujours possibles du préconditionnement des cultures, ce paramètre est assez voisin de Iopt (T) (cf. § 3.1.4. et *fig. 23*), les plus grands écarts correspondent à *Pediastrum* et *Fragillaria*.

3.2. Modélisation du taux de croissance

3.2.1. ECRITURE DU MODÈLE

Trois familles d'équations peuvent rendre compte de la relation croissance-intensité lumineuse. Ces expressions ont été employées par divers auteurs pour décrire un taux de croissance ou un taux de photosynthèse en fonction de la lumière. Il s'agit des équations suivantes :

- équation de Michaelis-Menten : $\mu = \mu_m * I/(kI + I)$, utilisée Chen-Orlob (1968) ;

— équation de Steele : $\mu = \mu_m * a * I * \exp. (1 - a * I)$, donnée par Steele (1962), utilisée par Lehman (1975), Cloern (1976) ;

— équation de Smith : $\mu = \mu_m * a * I / [1 + (a * I)^2]^{\frac{1}{2}}$, donnée par Smith (1936) et utilisée par Talling (1957), Vollenweider (1965) et Fee (1969), avec $a = 1/I_{opt}$.

Dans une précédente étude (Guéri et al. 1981), les tests d'ajustement nous ont conduit à retenir l'équation de Smith. Cependant, cette formulation ne restitue pas l'inhibition de la croissance par les fortes lumières, phénomène important pour certaines espèces telles *Anabaena* ; dans ce cas, le taux de croissance est surestimé. L'équation de Michaelis-Menten présentant le même défaut, l'équation de Steele est choisie pour traduire l'influence de la lumière sur le taux de croissance.

TABLEAU IV. — Paramètres de modélisation du taux de croissance. — $U_{opt}(T) = A * T^2 + B * T + C$ et $I_{opt}(T) = D * T^2 + E * T + F$ avec T en °C, I_{opt} en $\mu E.m^{-2}.s^{-1}$. et μ en $j.l$. — Domaine de définition : $15^\circ C < T < 35^\circ C$ pour toutes les espèces sauf $10^\circ C < T < 30^\circ C$ pour *Fragillaria*.

	U _{opt} (T)			D	I _{opt} (T)	
	A	B	C		E	F
<i>Scenedesmus crassus</i>	-0,0062	0,3474	-3,2045	0,1157	1,2476	111,7
<i>Coelastrum microsporum</i>	-0,0042	0,2805	-2,9170	0,30	- 6,50	160
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	-0,0050	0,3180	-3,390	0,450	- 3,0	78,75
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	-0,0068	0,410	-4,4490	0,120	3,80	50
<i>Fragillaria bidens</i>	-0,0062	0,252	-1,440	-1,110	47,30	-222
<i>Anabaena cylindrica</i>	-0,0016	0,1031	-0,904	0,055	- 0,025	33,1
<i>Pediastrum boryanum</i>	-0,0041	0,2597	-2,877	0,13	3,3	19
<i>Monoraphidium minutum</i>	-0,0023	0,1995	-2,203	0,2875	0,425	9,25

3.2.2. CALIBRATION DES PARAMÈTRES

Les estimations de $\mu_m(T)$ et $I_{opt}(T)$ peuvent être décrites par une fonction polynomiale de la température (ajustement par méthodes des moindres carrés).

Exemple pour *Coelastrum* :

$$\mu_m(T) = -0,00425 * T^2 + 0,2805 * T - 2,917 \quad (1)$$

$$I_{opt}(T) = 0,3 * T^2 - 6,5 * T + 160 \quad (2)$$

où $\mu_m(T)$: taux maximal spécifique de croissance (par jour)

$I_{opt}(T)$: intensité lumineuse optimale en $\mu E.m^{-2}.s^{-1}$.

T : température en degré Celsius.

Pour *Coelastrum*, ces fonctions sont définies pour $15 \leq T \leq 35^\circ C$.

L'utilisation d'un système d'équation formé de (1) et (2) et de l'équation de Steele permet d'estimer simplement un taux de croissance maximal en conditions optimales en fonction de la température, et l'intensité lumineuse optimale correspondante.

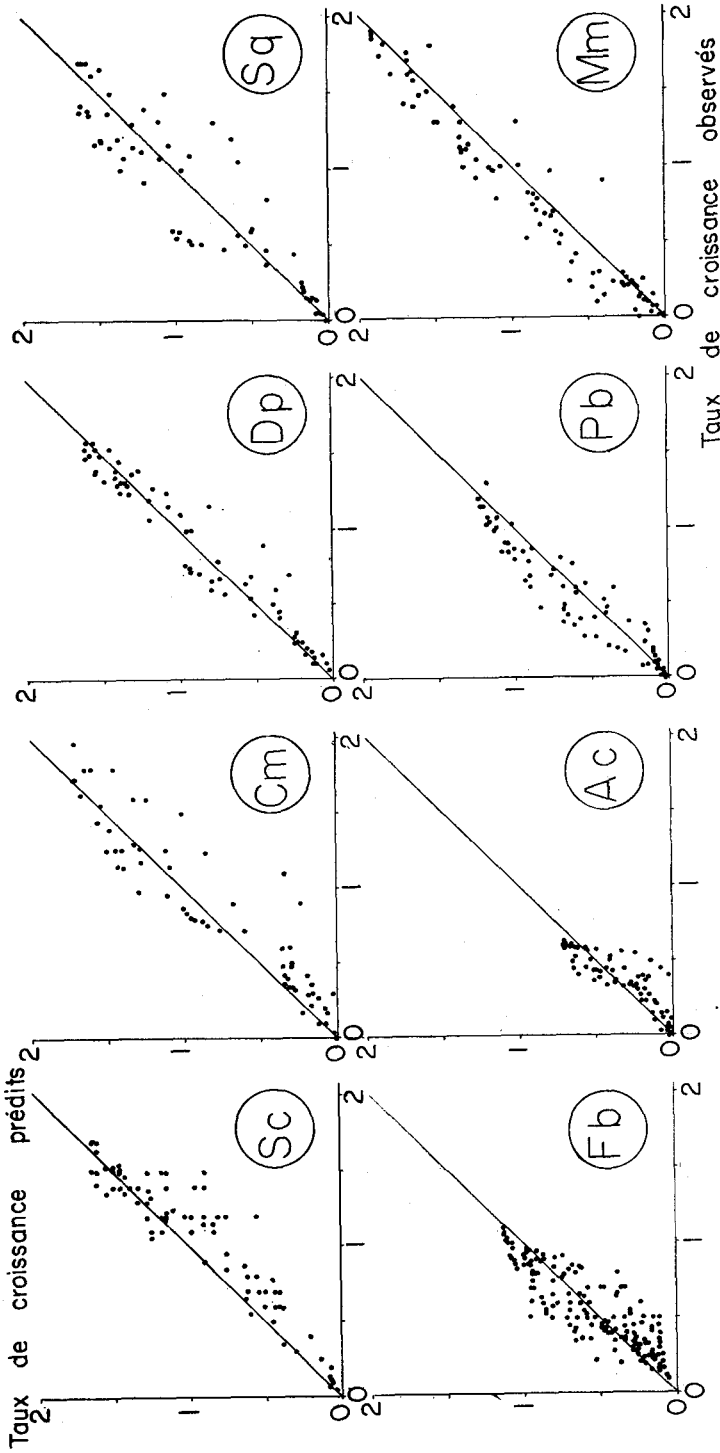


FIG. 21. — Comparaison entre Taux de croissance prédit et Taux de croissance observé.

Les valeurs des paramètres permettant de modéliser $\mu_m(T)$ et $I_{opt}(T)$ en fonction de la température (T) sont donnés Tableau III.

L'incertitude relative sur le taux de croissance prédit à l'aide de ces paramètres est comprise entre 3 et 20 % (Brunel et Guerri 1980).

3.2.3. VÉRIFICATION ET VALIDATION DU MODÈLE

Pour chaque espèce, et pour chaque combinaison Température-Lumière, le taux de croissance a été modélisé par l'équation de Steele (en utilisant les coefficients du tableau IV) et reporté sur les figures 11 à 18 (trait discontinu).

On enregistre certains écarts avec les valeurs expérimentales, comme par exemple pour *Scenedesmus crassus* (fig. 11 pour 15 °C) ou *Scenedesmus quadricauda* (fig. 14 pour 20 °C), mais dans l'ensemble le taux de croissance estimé par le modèle est proche du taux mesuré expérimentalement et l'inhibition par les fortes intensités lumineuses est bien retracé pour *Anabaena*.

Afin de valider ces modèles, les taux de croissance n'ayant pas servi à la détermination des paramètres et mesurés au cours d'expériences diverses (ex. : suivi 24 heures, cultures mères, cultures utilisées pour estimer les relations poids sec, chlorophylle, etc.) ont été comparés aux taux de croissance calculés en fonction des conditions expérimentales. Dans de nombreux cas, l'intensité lumineuse incidente disponible pour les algues a dû être corrigée (coefficient K, cf. § 3.1.3.) pour ce calcul. La comparaison entre valeurs calculées et valeurs mesurées (fig. 21) montre que les modèles donnent une estimation satisfaisante du taux de croissance en conditions optimales en nutriments.

3.3. Approximation du taux de croissance à l'aide des mesures d'assimilation photosynthétique

Les données de l'assimilation de carbone par photosynthèse peuvent être utilisées pour calculer un taux de croissance μ de la population. Si l'on estime que le carbone cellulaire représente une constante pour une espèce donnée, tout doublement de ce stock implique une division cellulaire. La multiplication q du carbone cellulaire est telle que :

$q = e^{\mu}$, avec $e^{\mu} = 2^p$ (p = nombre de division par jour). Si dC/dt représente le taux de photosynthèse nette d'une population d'algues, il est possible de déduire un taux de croissance (Eppley 1968, Peterson 1978, Capblancq 1982) : $\mu = 1/dt \cdot \text{Log}(1 + dC/C)$, où C représente le carbone cellulaire.

L'application aux valeurs mesurées au § 3.1.5., pour un cycle d'éclairement de 15 heures et en supposant que le rapport respiration/ P_{max}

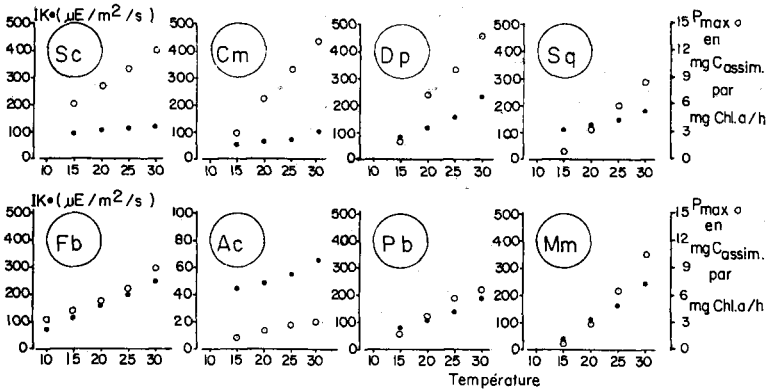


FIG. 22. — Paramètres de la photosynthèse. Evolution de I_k et P_{max} en fonction de la température.

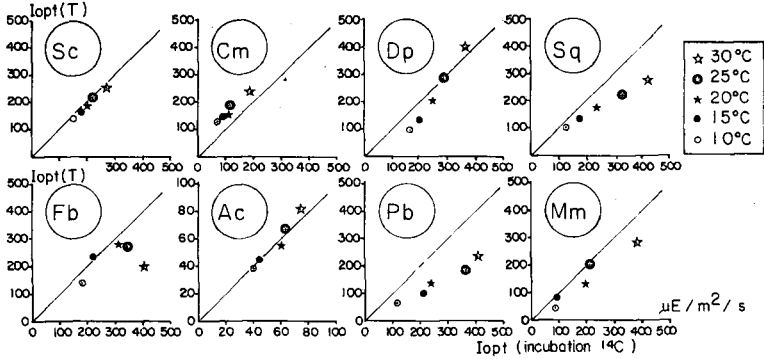


FIG. 23. — Comparaison entre l'Intensité optimale estimée I_{opt} (incubation 14°C) et l'Intensité optimale prédite par le modèle: $I_{opt}(T)$.

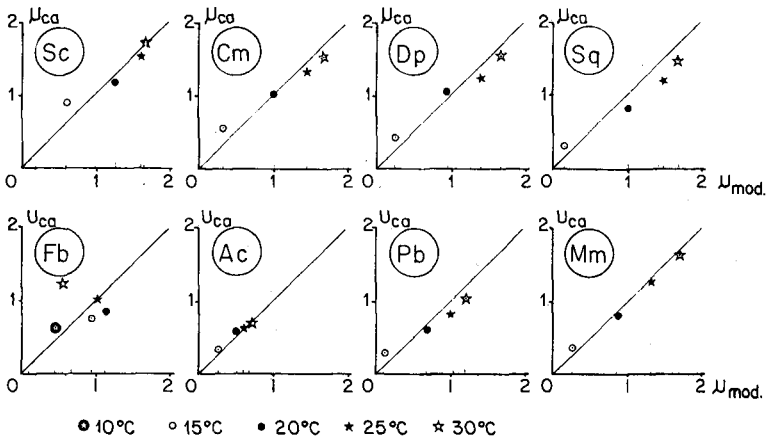


FIG. 24. — Comparaison entre le taux de croissance (μ_{ca}) calculé à partir de P_{max} et le taux de croissance (μ_{mod}) calculé par modélisation.

= 0,1 [valeur moyenne généralement admise, bien que Harris (1978) indique des variations entre 0,01 et 0,05] s'écrit :

$$\mu = \text{Log} [1 + (15 * P_{\text{max}} - 24 * P_{\text{max}} * R)/C] \quad (3)$$

avec μ exprimé par jour, et P_{max} exprimé en carbone assimilé par cellule.

La figure 24 donne la comparaison entre le taux de croissance calculé par le modèle de Steele (μ_{mod}) et celui calculé d'après l'assimilation de carbone (μ_{ca}). La corrélation est relativement bonne pour la majorité des espèces, sauf pour *Fragillaria* où le calcul par le carbone assimilé prévoit un taux de croissance trop élevé.

4. — DISCUSSION

En conditions nutritionnelles non limitantes, le taux de croissance d'une population d'algues est une fonction de l'éclairement et de la température. L'interdépendance entre ces deux paramètres, encore mal quantifiée malgré le nombre d'études consacrées à l'écologie du phytoplancton, a été étudiée pour huit espèces d'algues d'eau douce.

La détermination de la croissance d'une population d'algues en culture étant basée sur l'augmentation de la biomasse, plusieurs modes d'expression de celle-ci ont été comparés. Le suivi d'une culture par densité optique paraît être le paramètre le plus fiable. La corrélation de cette mesure avec d'autres unités d'expression de la biomasse est satisfaisante mais doit être cependant utilisée avec précaution. Par exemple, si l'on se réfère à la densité de cellules, les variations morphologiques au cours de la croissance ou liées aux conditions nutritionnelles peuvent modifier la relation linéaire Nombre de cellules = A * Densité Optique. Au cours de la croissance, la variation continue de paramètres tels le poids sec/cellule ou le carbone/cellule ne permet pas d'établir avec précision des relations linéaires avec le nombre de cellules. Ces variations, mises en évidence pour des cultures non limitées en nutriments par Doucha et Vendlova (1970), sont encore plus marquées (Healey et Hendzel 1979) dans le cas de cultures carencées : changement de rapports stoechiométriques, des tailles des cénobes ou des cellules — par exemple, l'accroissement de taille des cellules observé chez *Pediastrum duplex* par Fuhs et al. (1972) et Lehman (1976) dans le cas de carence en azote. Dans ce travail, le rôle de la photopériode a été étudié de façon très fragmentaire. Les relations complexes existant entre photopériode, synchronisation et rythme de division ont été mises en valeur par de nombreux auteurs dont Paasche (1968) et Setlik (1979). Si les cultures permettent de calculer les taux de croissance des populations à partir de paramètres de biomasse mesurés dans des conditions d'éclairement très précises,

il n'en est pas de même dans les milieux naturels où les mesures portent sur un ensemble plurispécifique, extrêmement dilué dans un milieu multi-directionnel non contrôlé. C'est pourquoi il nous a paru intéressant de tester la valeur des paramètres généralement utilisés par les phytoplanctonologues (chlorophylle, assimilation photosynthétique de carbone).

Nos résultats confirment d'une part l'extrême variabilité des rapports nombre de cellules/poids sec/chlorophylle. Ils montrent que s'il existe une assez bonne correspondance entre les taux de photosynthèse et de croissance, les informations fournies par les mesures de photosynthèse sont plus aléatoires. En dehors des problèmes posés par le préconditionnement à la lumière (Jorgensen 1964), la conversion des taux de photosynthèse en taux de croissance suppose la prise en compte de paramètres tels le quota cellulaire en carbone et la respiration. Or, ces paramètres sont susceptibles de varier au cours d'un cycle de division cellulaire et avec les conditions nutritionnelles. Senft (1978) montre par exemple qu'en conditions nutritionnelles défavorables, P_{max} dépend des réserves cellulaires en phosphore ; il établit ainsi un modèle hyperbolique tel que : $P_{opt} = P_{opt}^s * (1 - K_q/Q)$ où K_q et Q sont les stocks intracellulaires en phosphore. Pour des cultures carencées en azote, Rhee (1978), Eppley et Renger (1974) et Glover (1980) trouvent une bonne corrélation entre P_{max} et le taux de croissance dans le cas où P_{max} est exprimé par unité de chlorophylle, et pas de correspondance si P_{max} est exprimé par cellule, ce qui résulte à la fois des variations du quota cellulaire en chlorophylle et de la taille des cellules en fonction du degré de carence. Enfin, la valeur moyenne de respiration utilisée dans l'équation (3), déduite des valeurs de la littérature, peut difficilement être considérée comme une constante, mais plutôt comme une fonction complexe de la température (Jones 1977), de la taille des cellules (Banse 1976), de l'âge de la culture (Ryther 1954, 1956 a, 1956 b) et vraisemblablement de l'état nutritionnel des algues (Capblancq 1982). Laws et Wong (1978) donnent la respiration comme une fonction complexe $= (A + B_{\mu}) / (2\mu + A + B_{\mu})$ où A est la respiration basale et l'excrétion, et B_{μ} la perte en carbone dépendant de la croissance. Malgré ce nombre impressionnant d'incertitudes qui démontrent la nécessité de poursuivre les recherches sur les problèmes liés à la respiration, on peut considérer que les mesures de production donnent des informations sur les potentialités de développement d'une population en fonction de la lumière, à défaut d'une mesure du taux d'accroissement réel. Toutefois, dans le cas de cultures non limitées en nutriments et moyennant quelques précautions relatives au protocole expérimental, on peut utiliser cette méthode pour déterminer rapidement le taux d'accroissement des algues.

Les taux de croissance les plus élevés concernent les Chlorophycées et ce pour des températures supérieures à 20 °C. Les valeurs de l'optimum thermique déduites de nos expériences corroborent les observations de nombreux auteurs ; les températures optimales des Chlorophycées sont le plus souvent supérieures à 30 °C (Felföldy 1962, Aruga 1965, Gargas 1978), celles des Cyanophycées comprises entre 27 et 35 °C (Krüger et Elof 1978). L'optimum est plus bas pour la Diatomée *Fragillaria bidens* (20 °C), et comparable à ceux trouvés pour différentes Diatomées marines par Eppley (1977), les valeurs pour les Diatomées d'eau douce restant rares. *Anabaena* ne possède pas un taux de croissance maximal très élevé ($\mu_{\max} = 0,7$) mais pousse à de faibles intensités lumineuses ; Van Liere et al. (1978) ont observé un comportement similaire en comparant une Chlorophycée et *Oscillatoria agardhii*, mais dont l'intensité lumineuse optimale (20 à 40 w.m^{-2}) est cependant plus élevée que celle d'*Anabaena*. Les variations de l'intensité optimale requise, déjà observées par divers auteurs tels Sorokin et Krauss (1962), Smayda (1969), Cloern (1976) ou Eppley (1977), sont ici clairement quantifiées. Une comparaison des résultats obtenus avec les données bibliographiques montre que ces valeurs sont assez proches de celles recensées par Fogg (1965), Stankovic (1960), Hutchinson (1967), Moss (1973), Eppley (1977), Patrick (1979) ou Gargas (1978), valeurs estimées sur le terrain ou mesurées en laboratoire.

A partir des deux paramètres I_{opt} et μ_{opt} et de leur relation avec la température, il est possible de prédire avec une assez grande certitude le taux de croissance d'une population. Cependant, les valeurs prédites surestiment généralement l'inhibition par les fortes intensités lumineuses. Deux explications peuvent être formulées :

— l'équation de Steele ne donne qu'une approche encore imparfaite du phénomène d'inhibition par la lumière,

— le taux de croissance mesuré aux fortes intensités lumineuses intègre une certaine capacité des algues à s'adapter rapidement (24 heures) aux conditions lumineuses (Steeman-Nielsen et Jorgensen 1968).

Le modèle présenté décrit le taux de croissance et l'intensité optimale comme des fonctions paraboliques de la température (méthode empirique utilisée par Ahlgren 1978), ce qui permet en particulier de modéliser une chute assez brutale du taux de croissance lorsque la température optimale est dépassée. Par contre, ce type de formulation ne tend pas tangentiellement vers zéro pour les faibles températures, ce qui correspondrait mieux aux observations réalisées dans le milieu naturel. En fait, dans la plage de température qui nous intéresse et qui représente une réalité écologique (10 à 30 °C), on peut admettre que le modèle restitue bien les phénomènes mesurés. La littérature

fournit une variété d'équations reliant le taux de croissance optimal à la température ou à la lumière. Citons par exemple :

$\mu = \mu_m * a * I * \exp(1 - b * I)$, Vollenweider (1965). Cette formulation permet de modéliser les effets stimulants et inhibiteurs, mais μ reste toujours inférieur à μ_{opt} .

$\mu = \mu_m * T$, Di Toro et al. (1971), le taux de croissance est considéré dans une première approche comme linéairement dépendant de la température.

$\mu = \mu_m * \exp(a * T)$, Eppley (1972). La dépendance exponentielle, également employée par Cloern (1976), est la formulation la plus utilisée et sans doute la plus exacte tant que l'on ne dépasse pas la température optimale.

$\mu = \mu_m * \exp(-2,3 * (T - T_{opt}) / (T_s - T_{opt}))$ pour $T > T_{opt}$
ou $\mu_m * \exp(-2,3 * (T - T_{opt}) / (T_i - T_{opt}))$ pour $T < T_{opt}$

Cette approche basée sur la loi Normale est donnée par Lehman et al. (1975)

$\mu = \mu_m^{(T - T_{opt})}$, Bierman (1976).

En réalité, toutes les formulations citées, y compris celle adoptée dans cet article, présentent un défaut, et il appartient au modélisateur de choisir la formule qui décrit le mieux le taux de croissance dans l'intervalle de température choisi. Une formulation par un système de deux équations décrivant indépendamment le taux de croissance respectivement au-dessous et au-dessus de la température serait peut-être une solution à envisager.

TRAVAUX CITES

- AHLGREN (G.). 1978. — Growth of *Oscillatoria agardhii* in chemostat culture. 2. Dependence of growth constants on temperature. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 21 : 88-102.
- ALGEUS (S.). 1946. — Untersuchungen über die Ernährungsphysiologie des Chlorophyceen. C. W. K. Gleerup, Forlag., Lund (Ed.) : 278 p.
- ALLISON (F. E.) & MORRIS (H. J.). 1930. — Nitrogen fixation by blue-green algae. *Science*, 71 : 221-223.
- ANGELIER (E.), BORDES (J. M.), LUCCHETTA (J. C.) & ROCHARD (M.). 1978. — Analyse statistique des paramètres physico-chimiques de la rivière Lot. *Annls Limnol.*, 14 (1-2) : 39-57.
- ANTIA (N. J.), McALLISTER (C. D.), PARSONS (T. R.) & STEPHENS (K.). 1963. — Further measurements of primary production using a large volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, 8 : 166-183.
- ARNON (D. I.). 1958. — The role of micronutrients in plant nutrition with special reference to photosynthesis and nitrogen assimilation. In *Trace elements*, C. A. LAMB, O. G. BENTLEY and J. M. BEATTIE (Eds.), N. Y., Academic Press, pp. : 1-32.
- ARUGA (Y.). 1965. — Ecological studies of photosynthesis. II. Photosynthesis of algae. *Bot. Mag. Tokio* (78) : 360-365.

- AZAD (H. S.) & BORCHARDT (J. A.). 1970. — Variations in phosphorus uptake by algae. *Environ. Sci. Technol.*, 4 (9) : 737-743.
- BANSE (K.). 1976. — Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size. A review. *J. Phycol.*, 12 (2) : 135-140.
- BERKOVA (E.), DOUCHA (J.), KUBIN (S.), ZACHLEDER (V.) & SETLIK (I.). 1972. — Variations in photosynthetic characteristics of *Scenedesmus quadricauda* during the cell cycle. In : G. FORTI, M. AVRON, A. MELANDRI (Eds.), *Proc. IInd. Internat. Congr. Photosynth. Res. Stressa*, 1971, W. Junk ; The Hague : 2019-2032.
- BIERMAN (V. J. Jr). 1976. — Multi-nutrient dynamic models of algal growth and species competition in eutrophic lakes. In : *Modeling the Eutrophication processes in aquatic Ecosystems*, Canale R. P. (Ed.), Ann Arbor Science Publishers, Inc. : 89-109.
- BOURRELLY (P.). 1966. — *Les algues d'eau douce*. Tome 1 : Les algues vertes. Bou-bée & C^o, Paris : 500 p.
- BOWEN (D. M. H.). 1970. — The Great Phosphorus controversy. *Environ. Sci. Technol.*, 4 (9) : 725-726.
- BREZONIK (P. L.). 1968. — Application of a mathematical model to the eutrophication process. *Proc. 11th Conf. Great Lakes Res.* : 16-30.
- BRUNEL-DELCLAUX (L.) & GUERRI (M. M.). 1980. — Cinétiques d'assimilation et de croissance de *Scenedesmus crassus*. Etude expérimentale et modélisation. *Thèse 3^e cycle, Toulouse* : 226 p.
- BRUNEL (L.), DAUTA (A.) & GUERRI (M. M.). 1982. — Croissance algale : Validation d'un modèle à stock à l'aide de données expérimentales. *Annls Limnol.*, 18 (2) : 91-100.
- BUMBU (Y. U.) & MOKRYAK (A. S.). 1973. — Effect of some trace elements on the development of the algae *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. *Izv. Akad. Nauk. Mold. SSR, Ser. Biol. Kim. Nauk, USSR*, 1 : 82-83.
- BUTTERWICK (C.), HEANEY (S. I.) & TALLING (J. F.). 1982. — A comparison of eight methods for estimating the biomass and growth of planktonic algae. *Br. Phycol. J.*, 17 : 69-79.
- CAPBLANCO (J.). 1982. — Phytoplankton et production primaire. In : *Ecologie du plancton des eaux continentales*. R. POURRIOT (Ed.), Masson, Paris : 1-48.
- CAPBLANCO (J.) & DAUTA (A.). 1978. — Phytoplankton et production primaire de la rivière Lot. *Annls Limnol.*, 14 (1-2) : 85-112.
- CAPBLANCO (J.) & DÉCAMPS (H.). 1977. — Dynamics of the phytoplankton in the river Lot. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20 : 1479-1484.
- CAPBLANCO (J.) & TOURENQ (J. N.). 1978. — Hydrochimie de la rivière Lot. *Annls Limnol.*, 14 (1-2) : 25-37.
- CAPERON (J.) & MEYER (J.). 1972. — Nitrogen limited growth of marine phytoplankton. II. Uptake kinetics and their role in nutrient limited growth of phytoplankton. *Deep Sea Res.*, 19 : 601-618.
- CAROLL (J. W.), THOMAS (S.), DUNAWAY (C. H.) & O'KELLEY (J. C.). 1970. — Light induced synchronization of algal species that divide preferentially in darkness. *Photo Chem. Photobiol.*, 12 : 91-98.
- CASANOVA-BATUT (T.). 1977. — Etude préliminaire en vue de la modélisation de l'écosystème Lot. *Thèse 3^e cycle, Toulouse* : 109 p.
- CHAHUNEAU (F.), DES CLERS (S.) & MEYER (J. A.). 1980. — Les modèles de simulation en écologie lacustre. Présentation des différentes approches et analyse des modèles existants. *Acta Oecologia, Oecol. Gener.*, 1980, 1 (1) : 27-50.
- CHAN (K. Y.). 1976. — Control of colony formation in *Coelastrum microsporum* (Chlorococcales, Chlorophyta). *Phycologia*, 15 (2) : 149-154.
- CHEN (C. W.) & ORLOB (G. T.). 1975. — Ecologic simulations for aquatic environments in : *Systems analysis and simulations in ecology*. III. Patten (B. C.) Ed., Academic Press Inc. : 475-528.

- CHU (S. P.). 1942. — The influence of the mineral composition of the medium on the growth of plankton algae. Part I. Methods and culture media. *J. Ecol.*, 30 : 284-325.
- CHU (S. P.). 1943. — The influence of the mineral composition of the medium on the growth of plankton algae. Part II. The influence of the concentration of inorganic nitrogen and phosphate phosphorus. *J. Ecol.*, 31 (2) : 109-148.
- CLOERN (J. E.). 1976. — Population dynamics of *Cryptomonas ovata*. A laboratory, field and computer study. *These P.H.D. Washington State University. Department of Zoology* : 102 p.
- COBE (H. D.) & MYERS (J.). 1964. — Comparative studies of nitrogen fixation and photosynthesis in *Anabaena cylindrica*. *Am. J. Bot.*, 51 : 753-762.
- CONDIT (R. J.). 1972. — Phosphorus and algal growth in Spokane River. *North Sci.*, 46 (3) : 177-189.
- COX (R. M.) & FAY (P.). 1969. — Special aspects of nitrogen fixation by blue green algae. *Proc. R. Soc. B*, 172 : 537-366.
- DARLEY (W. M.) & VOCANI (B. E.). 1971. — Synchronised cultures : Diatoms. in : *Methods in Enzymology*. Colowick (S. P.) & Kaplan (N. O.) Eds., (13) : 85-96.
- DAUTA (A.). 1975. — Etude du phytoplancton du Lot. *Annls. Limnol.*, 11 (3) : 219-233.
- DAUTA (A.), DÉCAMPS (H.), DENAT (D.), GALHARAGUE (J.), GIOT (D.), MASSIO (J. C.) & TROLET (J. L.). 1975. — Etude de la turbidité et des matières en suspension dans les eaux du Lot et de leurs relations avec les écoulements. 3. — Evolution des matières en suspension et de la turbidité dans une masse d'eau marquée. *Rapport B.R.G.M.* ; 75 S.G.N. 338 M.P.Y., 31 p.
- DAUTA (A.), BRUNEL (L.) & GUERRI (M. M.). 1982. — Détermination expérimentale des paramètres liés à l'assimilation de l'azote et du phosphore par *Scenedesmus crassus*. *Annls Limnol.*, 18 (1) : 33-40.
- DÉCAMPS (H.) & CASANOVA-BATUT (T.). 1978. — Les matières en suspension et la turbidité de l'eau dans la rivière Lot. *Annls Limnol.*, 14 (1-2) : 59-84.
- DENAT (D.). 1977. — Etude de la production primaire dans le réservoir de Cajarc (Lot). *Thèse 3^e cycle, Toulouse* : 94 p.
- DILLON (P. J.) & RIGLER (F. H.). 1974. — A test of a simple nutrient budget model predicting the phosphorus concentration in lake water. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 31 (11) : 1771-1778.
- DI TORO (D. M.), O'CONNOR (D. J.) & THOMANN (R. V.). 1971. — A dynamic model of phytoplankton populations in the Sacramento-San Joaquin Delta. In : *Advances in Chemistry Series 106: Non equilibrium Systems in natural water chemistry*, R. F. Gould (Ed.), Washington, American Chemical Society : 131-180.
- DOR (I.). 1978. — Effect of the green algae *Scenedesmus obliquus* and *Chlorella vulgaris* on heterotrophic bacteria in polluted waters. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20 : 1930-1933.
- DOUCHA (J.). 1979. — Continuous cultures of algae. in *Algal Assays and Monitoring Eutrophication*. Marvan P., Pribil S., Lhotsky O. (Eds.), Schweizerbart'sche verlagsbuchhandlung, Stuttgart ; pp. : 181-191.
- DOUCHA (J.) & VENDLOVA (J.). 1970. — Growth and synthetic processes in continuous cultures of *Scenedesmus quadricauda*. *Ann. Rep. Lab. Algal.*, 1969 : 129-140.
- DREWES (K.). 128. — Über die assimilation des Lufstikstoffs durch Blaualgen. *Zentr. Bakteriol. Parasiteenk. Abt.*, II. 76 : 88-101.
- DROOP (M. R.). 1969. — New thoughts on nutrient limitation in microalgae. *Br. Phycol. J.*, 4 : 212.

- DROOP (M. R.). 1973. — Some thoughts on nutrient limitation in algae. *J. Phycol.*, 9 (3) : 264-272.
- DROOP (M. R.). 1974. — The nutrient status of algal cells in continuous cultures. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 54 : 825-855.
- DROOP (M. R.). 1975. — The nutrient status of algal cells in batch culture. *J. mar. Biol. Assoc. U.K.*, 55 : 541-555.
- EINSELE (W.) & GRIMM (J.). 1938. — Über den Kieselsäuregehalt planktischer Diatomeen und dessen Bedeutung für Einige Fragen ihrer Ökologie. *Z. Bot.*, 32 : 545-590.
- EPPLEY (R. W.). 1968. — An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples. *Limnol. Oceanogr.* 13 : 574-582.
- EPPLEY (R. W.). 1972. — Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fishery Bulletin*, 70 (4) : 1063-1085.
- EPPLEY (R. W.). 1977. — The growth and culture of diatoms. In: *The Biology of Diatoms*, Werner D. (Ed.), Botanical Monographs, 13 : 24-64.
- EPPLEY (R. W.) & RENGER (E. H.). 1974. — Nitrogen assimilation of an oceanic diatom in nitrogen-limited continuous culture. *J. Phycol.*, 10 : 15-23.
- EPPLEY (R. W.), ROGERS (J. N.), MCCARTHY (J. J.) & SOURNIA (A.). 1971. — Light / dark periodicity in nitrogen assimilation of the marine phytoplankton *Skeletonema costatum* and *Coccolithus Huxleyi* in N-limited chemostat culture. *J. Phycol.*, 7 : 150-154.
- FAY (P.). 1969. — Cell differentiation in *Anabaena cylindrica*. *Br. phycol. J.*, 4 : 212-213.
- FEE (E. J.). 1969. — Numerical model for estimation of P. S. production, integrated over time and depth in natural waters. *Limnol. Oceanogr.*, 14 (6) : 906-911.
- FEE (E. J.). 1973. — A numerical model for determining integral primary production and its application to Lake Michigan. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30 : 1447-1468.
- FELFOLDY (L. J. M.). 1962. — On the role of pH and inorganic carbon sources in photosynthesis in unicellular algae. *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.*, 13 : 207-214.
- FEUILLADE (J.) & FEUILLADE (M.). 1976. — Importance des oligo-éléments pour la croissance d'*Oscillatoria rubescens* D. C. in vitro. *Ann. Hydrobiol.*, 7 (1) : 1-9.
- FLEMING (R. H.). 1939. — The control of diatoms by grazing. *J. Cons. Explor. Mer.*, 14 : 210-2277.
- FINDENEGG (I.). 1943. — Untersuchungen über die Ökologie und die Produktionsverhältniss des Plankton in Kärntner Seegebiete. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 43 : 368-429.
- FOGG (G. E.). 1942. — Studies on nitrogen fixation by blue green algae. I. Nitrogen fixation by *Anabaena cylindrica*. *J. Expl. Biol.*, 19 : 78-87.
- FOGG (G. E.) & THAN-TUN. 1949. — Photochemical reduction of elementary nitrogen in blue green algae *Anabaena cylindrica*. *Biochem. Biophys. Acta*, 30 : 29-219.
- FOGG (G. E.). 1952. — The production of extracellular nitrogenous substances by a blue green alga. *Proc. R. Soc., B*, 139 : 372-397.
- FOGG (G. E.). 1965. — *Algal cultures and phytoplankton ecology*. University of Wisconsin Press. : 126 p.
- FOY (R. H.) & GIBSON (C. E.). 1982. — Photosynthetic characteristics of planktonic blue green algae: the response of twenty strains grown under high and low light. *Br. Phycol. J.*, 17 : 169-182.
- FRITZ (F.). 1935. — Über die Sinkgeschwindigkeit einiger Phytoplanktonorganismen. *Int. Rev. Hydrobiol. Hydrogr.*, 32 : 424-431.

- FUHS (G. W.). 1969. — Phosphorus content and rate of growth in the Diatoms *Cyclotella nana* and *Thalassiosira fluviatilis*. *J. Phycol.* 5 : 312-321.
- FUHS (G. W.), DEMMERLE (S. D.), CANELLI (E.) & CHEN (M.). 1972. — Characteristics of phosphorus limited algae. In : G. E. Likens (ed), *Nutrients and Eutrophication*. Ann. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp., 1 : 113-132.
- GARGAS (E.). 1978. — Phytoplankton production chlorophyll-a and nutrients in the Open Danish Waters 1975-77. *The Belt Project*. The National Agency of environmental Protection, Denmark. : 61 p.
- GATES (J.), ANDERSON (J.), LYNCH (D. L.) & FENWICK (M. G.). 1966. — Some physiological studies on two strains of the green alga *Coelastrum microsporum* Naeg. *Trans. Ill. State Acad. Sci.*, 59 : 399-400.
- GLOVER (H. E.). 1980. — Assimilation numbers in cultures of marine phytoplankton. *J. of Plankton Res.*, 2 (1) : 69-79.
- GOLTERMAN (H. L.). 1969. — Methods for chemical analysis of fresh waters. I.B.P. n° 8. Blackwell Scientific Publ., Oxford : 172 p.
- GRIFFITH (E. J.), BEETON (A.), SPENCER (J. M.) & MITCHELL (D. T.) eds. 1973. — *Environmental phosphorus handbook*. J. Wiley & sons. Inc., N.Y. : 718 p.
- GRIMM (J.). 1939. — Beobachtungen Am Phytoplankton des Bodeersees (Obersee) sowie deren rechnerische Auswertung. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 39 : 193-315.
- GROSS (F.) & ZEUTHEN (E.). 1948. — The buoyancy of plankton diatoms : a problem of cell biology. *Proc. R. Soc.*, 135 B. : 382-389.
- GUERRI (M. M.), BRUNEL (L.) & DAUTA (A.). 1981. — Interaction de la lumière et de la température sur le taux de croissance de *Scenedesmus crassus*. *Annls Limnol.*, 17 (2) : 97-104.
- HARRIS (G. P.). 1978. — Photosynthesis, production and growth : The physiological ecology of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. beih., Ergebn. Limnol.*, 10 : 1-171.
- HARVEY (H. W.). 1940. — Nitrogen and phosphorus required for the growth of phytoplankton. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 24 : 115-123.
- HEALEY (F. P.). 1973. — Characteristics of phosphorus deficiency in *Anabaena*. *J. Phycol.*, 9 : 383-394.
- HEALEY (F. P.) & HENDZEL (L. L.). 1979. — Indicators of phosphorus and nitrogen deficiency in five algal cultures. *J. Fish. Res. Board Can.*, 36 : 1364-1399.
- HUTCHINSON (G. E.). 1967. — *A treatise on Limnology*. vol. 2. J. Wiley & Sons, Inc., N.Y. : 1100 p.
- JAMES (J. W.). 1966. — Cell synchrony, a prologue to discovery. In : *Cell Prologue*, Cameron (I. L.) & Padilla (G. M.) Eds., Academic Press, N.Y. : 1-13.
- JENKINS (S. H.) & IVES (K. I.) eds. 1973. — *Progress in water technology* (Vol. 2). Pergamon Press. : 739 p.
- JONES (R. I.). 1977. — The importance of temperature conditioning to the respiration of natural phytoplankton communities. *Br. Phycol. J.*, 12 : 277-285.
- JORGENSEN (S. E.). 1964. Adaptation to different light intensities in the diatom *Cyclotella meneghiniana* Kütz. *Physiol. Plant.*, 17 : 136-145.
- JORGENSEN (S. E.). 1979. — *Handbook of environmental Data and ecological parameters*. Jorgensen (Ed.), Int. Soc. Ecol. Modell., 1162 p.
- KALFF (J.) & KNOEHEL (R.). 1978. — Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic lakes. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 9 : 475-495.
- KETCHUM (B. H.). 1939. — The absorption of phosphates and nitrates by illuminated cultures of *Nitzschia closterium*. *Am. J. Bot.*, 26 : 399-47.
- KILHAM (S. S.). 1975. — Kinetics of silicon limited growth in freshwater diatom *Asterionella formosa*. *J. phycol.*, 11 : 396-399.
- KILHAM (S. S.). 1978. — Nutrient kinetics of freshwater planktonic algae using batch and semi-continuous methods. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 21 : 147-157.

- KLEBHAN (H.). 1895. — Gasvacuolen, ein Bestandtheil der Zellen der wasserblüthebildenden Phycchromacean. *Flora, Jena*, 80 : 241-242.
- KOMAREK (J.) & SIMMER (J.). 1965. — Synchronisation of the cultures of *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. *Biol. Plant. (Praha)*, 7 : 406-424.
- KOMAREK (J.) & RUZICKA (J.). 1969. — Effect of temperature on the growth and variability of *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. *Stud. in Phycology. (Praha)* : 75-144.
- KRUEGER (G. H. J.) & ELOFF (J. N.). 1978. — The effect of temperature on specific growth rate and activation energy of *Microcystis* and *Synechococcus* isolates relevant to the onset of natural blooms. *J. Limnol. Soc. Sth. Afr.*, 4 (1) : 9-20.
- KUENTZEL (L. E.). 1970. — Phosphorus Innocent pawn in pollution politics. In « Chem. Spec. Manufacturers Ass. Proc. 56th Mid. Year Meetg. Chicago, Ill., USA, 1970. ». New York, Chem. Spec. Manufacturers Ass. : 92-95.
- LAWS (E. A.) & WONG (D. C. L.). 1978. — Studies of carbon and nitrogen metabolism by three marine phytoplankton species in nitrate-limited continuous culture. *J. Phycol.*, 14 : 406-416.
- LECOHU (R.) & GUENE (Y.). 1976. — Influence de différentes formes d'azote sur la croissance de *Staurastrum polymorphum*. *C. R. hebdom. Sc. Acad. Sci., Paris, sér. D*, 283 (10) : 1165-1168.
- LEHMAN (J. T.). 1976. — Photosynthetic capacity and luxury uptake of carbon during phosphate limitation in *Pediastrum duplex* (Chlorophyceae). *J. Phycol.*, 12 : 190-193.
- LEHMAN (J. T.), BOTKIN (D. B.) & LIKENS (G. E.). 1975. — The assumptions and rationales of a computer model of phytoplankton population dynamics. *Limnol. Oceanogr.*, 20, 3 : 343-364.
- LEISCHMAN (A.), GREENE (J. C.) & MILLER (W. E.). 1979. — Bibliography of literature pertaining to genus *Selenastrum*. Report EPA-600/9-79. 21 : 192 p.
- LIVANSKY (K.). 1979. — Productivity of algal suspensions in cultivation systems with different geometry. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.)*, 53 (3) : 339-346.
- LUKAVSKY (J.), SIMMER (J.) & KUBIN (S.). 1979. — Methods for algal growth evaluation in algal assays. In : *Algal Assays and monitoring eutrophication*. Marvan P., Pribil S. & Lhotsky O. (Eds.), Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung, Stuttgart : 77-85.
- LUND (J. W. G.). 1949. — Studies on *Asterionella* Hass. I. The origin and nature of cells producing seasonal maxima. *J. Ecol.*, 37 : 389-419.
- MARKER (A. F. H.), CROWTHER (C. A.) & GUNN (R. J. M.). 1980. — Methanol and phaeopigments by spectrophotometry. *Ergebn. Limnol.*, 14 : 52-69.
- MARGULIES (M. M.). 1970. — Changes in absorbance spectrum of the diatom *Phaeodactylum tricornerutum* upon modification of protein structure. *J. Phycol.*, 6 : 160-164.
- MARVAN (P.) & PRIBIL (S.). 1979. — Factors limiting growth of algal cultures. in *Algal Assays and monitoring Eutrophication*, Marvan P., Pribil S. & Lhotsky O. (Eds.), Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung, Stuttgart : 47-56.
- MASSIO (J. C.). 1976. — Facteurs d'évolution des matières en suspension minérales et organiques dans les eaux du Lot. *Thèse 3^e cycle, Toulouse* : 122 p.
- MATHEW (T.) & CHOUDARY (Y. B. K.). 1977. — Colony development in *Scenedesmus*. *Phykos*, 16 (2) : 47-50.
- MEEKS (J. C.). 1974. — Chlorophylls. in : *Algal Physiology and Biochemistry.*, Stewart W. D. P. (Ed.), Blackwell Scientific publications, Oxford : 161-175.
- MEYER (J. A.). 1980. — L'analyse des systèmes écologiques. Revue des principaux thèmes de recherche. In Textes des communications au Colloque « La contribution des disciplines scientifiques à la notion de système ». CNRS.

- MONOD (J.). 1949. — The growth of bacterial cultures. *Ann. Rev. Microbiol.*, 3 : 371-394.
- MOSS (B.). 1973. — The influence of environmental factors on the distribution of freshwater algae : an experimental study. 3. Effects of temperature, vitamin requirements and inorganic nitrogen compounds on growth. *J. Ecol.*, 61 (1), 179-192.
- MULLIN (M. M.), SLOAN (P. R.) & EPPLEY (R. W.). 1966. — Relationship between carbon content, cell volume and area in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 307-311.
- MYERS (J.). 1953. — Growth characteristics of algae in relation to the problem of mass culture. In : *Algal Culture from Laboratory to Pilot Plant.*, Burlew J. S. (Ed.), Carnegie Institution of Washington Publication, 600 : 37-54.
- OSTERLING (S.). 1947. — Growth of planktonic green alga at various carbonic and hydrogen-ion concentration. *Nature, Lond.*, 159 : 199-200.
- OSTERLIND (S.). 1948. — Influence of low concentrations on the growth of a green alga. *Nature, Lond.*, 161 : 319-320.
- OSTERLIND (S.). 1949. — Growth conditions of *Scenedesmus quadricauda* with special reference to inorganic carbon sources. *Symb. Bot. Upsal.*, 10 (2) : 1-141.
- PAASCHE (E.). 1968. — Marine plankton algae grown with light-dark cycles. II. *Ditylum brightwellii* and *Nitzschia turgidula*. *Physiologia Pl.*, 21 : 66-77.
- PARSONS (T. R.). 1961. — On the pigment composition of eleven species of marine phytoplankton. *J. Fish. Res. Board Can.*, 18 : 1017-1025.
- PARSONS (T. R.), STEPHENS (K.) & STRICKLAND (J. D. H.). 1961. — On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankton. *J. Fish. Res. Board Can.*, 18 : 1001-1016.
- PATRICK (R.). 1977. Ecology of freshwater diatoms and diatoms communities. In : *The Biology of Diatom*, Werner D. (Ed.), Botanical Monographs, 13 : 284-332.
- PATTEN (B. C.). 1968. — Mathematical models of phytoplankton production. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 53 (3) : 357-408.
- PETERSON (B. J.). 1978. — Radiocarbon uptake, its relation to net particulate carbon production. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 179-184.
- PRIBIL (P.) & MARVAN (P.). 1970 a. — Der Verlauf des Mineralnährstoffbedarfes in Kultur von *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. 1. Kalium-aufnahme. *Archiv. Hydrobiol. suppl. 39, Algolog. stud.*, 1 : 41-46.
- PRIBIL (S.) & MARVAN (P.). 1970 b. — Der Verlauf des Mineralnährstoffbedarfes in Kultur von *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. 2. Phosphor-aufnahme. *Arch. Hydrobiol. suppl. 39, Algolog. Stud.*, 2/3 : 17-25.
- PRIBIL (S.) & MARVAN (P.). 1971. — Der Verlauf des Mineralnährstoffbedarfes in Kultur von *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. 3. Stickstoff-Aufnahme. *Archiv. Hydrobiol. suppl. 39, Algolog. Stud.*, 5 : 334-348.
- PRIBIL (S.) & MARVAN (P.). 1979. — Batch cultivations. in *Algal assays and Monitoring Eutrophication*. Marvan P., Pribil S., Lhotsky O. (Eds.), Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung, Stuttgart : 175-180.
- RAYBURN (W. R.) & STARR (R. C.). 1974. — Morphology and nutrition of *Pandorina unicocca* sp. nov. *J. Phycol.*, 10 : 42-49.
- RHEE (G. Y.). 1973. — A continuous culture study of phosphate uptake, growth rate and polyphosphate in *Scenedesmus* sp. *J. Phycol.*, 9 : 495-506.
- RHEE (G. Y.). 1974. — Phosphate under nitrate limitation by *Scenedesmus* sp. and its ecological implications. *J. Phycol.*, 10 : 470-475.
- RHEE (G. Y.). 1978. — Effect of N : P atomic ratios nitrate uptake. *Limnol Oceanogr.*, 23 (1) : 10-25.
- RODHE (W. Y.). 1948. — Environmental requirements of freshwater plankton algae.

- Experimental studies in the ecology of phytoplankton. *Symb. Bot. Upsal.*, 10 (1) : 1-149.
- RODHE (W.). 1965. — Standard correlations between pelagic photosynthesis and light. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 (Suppl.) : 365-381.
- RUTTNER (F.). 1930. — Das Plankton des Lunzer Untersees seine Verteilung in Raum und Zeit während des Jahre 1908-1913. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 23 : 1-138.
- RUTTNER (F.). 1937. — Limnologische Studien an einigen Seen des Ostalpen, *Arch. Hydrobiol.*, 32 : 167-319.
- RUZICKA (J.). 1971. — Morphologische Variabilität der Algen hervorgerufen durch Kultivierungsbedingungen. *Arch. Hydrobiol. suppl. 39, Algol. Stud.*, 4 : 146-171.
- RYTHER (J. H.). 1954. — The ratio of photosynthesis to respiration in marine plankton algae and its effect on the measurement of productivity. *Deep-Sea Res.*, 2 : 223-225.
- RYTHER (J. H.). 1956 a. — Interrelation between photosynthesis and respiration in the marine flagellate, *Dunaliella euchlora*. *Nature (Lond.)*, 178 : 861-862.
- RYTHER (J. H.). 1956 b. — Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnol. Oceanogr.*, 1 : 61-70.
- SENFIT (W. H.). 1978. — Dependence of light saturated rates of algal photosynthesis on intracellular concentrations of phosphorus. *Limnol. Oceanogr.*, 23 (4) : 709-718.
- SENGER (H.) & FLEISCHHACKER (Ph.). 1978. — Adaptation of the photosynthetic apparatus of *Scenedesmus obliquus* to strong and weak light conditions. I. Differences in pigments, photosynthetic capacity, quantum yield and dark reactions. *Physiol. Plant.*, 43 : 35-42.
- SETLIK (I.). 1979. — Cell growth and division of unicellular algae and Cyanophyceae. In: *Algae assays and monitoring eutrophication*. Marvan P., Pibril S. & Lhotsky O. (Eds.), Schweizerbart'sche Verlagbuchhandlung, Stuttgart : 23-40.
- SETLIK (I.), BERKOVA (E.), DOUCHA (J.), KUBIN (S.), VENDLOVA (J.) & ZACHLEDER (V.). 1972. — The coupling of synthetic and reproduction processes in *Scenedesmus quadricauda*. *Archiv. Hydrobiol. suppl. 41, Algolog. Stud.*, 7 : 172-217.
- SHUBERT (L. E.) & TRAINOR (F. R.). 1974. — *Scenedesmus* morphogenesis control of the unicellular stage with phosphorus. *Br. Phycol. J.*, 9 : 1-17.
- SLOAN (P. R.) & STRICKLAND (J. H. D.). 1966. — Heterotrophy of four marine phytoplankters at low substrate concentrations. *J. Phycol.*, 2 : 29-32.
- SMAYDA (T. J.). 1969. — Experimental observations on the influence of temperature, light and salinity on cell division of the marine diatom *Detonula confervacea* (Cleve) Gran. *J. Phycol.*, 5 : 150-157.
- SMITH (E. L.). 1936. — Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proc. Nat. Acad. Sc. Wash.*, 22 : 504-511.
- SOROKIN (C.). 1973. — Dry weight, packed cell volume and optical density. In: *Handbook on phycological methods*, Stein J. R. (Ed.), Cambridge : 321-343.
- SOROKIN (C.) & KRAUSS (R. W.). 1962. — Effects of temperature and illuminance on *Chlorella* growth uncoupled from cell division. *Pl. Physiol.*, 37 : 37-42.
- STANKOVIC (S.). 1960. — The Balkan Lake Ohrid and its living world. *Monographiae Biol.*, 9 : 357 p.
- STEELE (J. H.). 1965. — Notes on some theoretical problems in production ecology. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 suppl. : 383-398.
- STEEMAN-NIELSEN (E.) & JORGENSEN (E. G.). 1968. — The adaptation of plankton algae. I. General part. *Physiol. Plant.*, 21 : 401-413.
- STEENBERGEN (C. L. M.). 1975. — Light dependant morphogenesis of unicellular sta-

- ges in synchronized cultures of *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb., Chlorophyceae. *Acta Bot. Neerl.*, 24 (5-6) : 391-396.
- STRATHMAN (R. R.). 1967. — Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 411-418.
- STRICKLAND (J. D. H.). 1958. — Solar radiation penetrating the ocean. A review of requirements data and methods of measurements, with particular reference to photosynthetic productivity. *J. Fish. Res. Board. Can.*, 15 : 453-493.
- TALLING (J. F.). 1955. — The light relations of phytoplankton populations. *Verh. internat. Verein. Limnol.*, 12 : 141.
- TALLING (J. F.). 1957. — The phytoplankton as a compound photosynthetic system. *New Phyto.*, 56 : 133-149.
- TALLING (J. F.). 1979. — Factors interactions and implications for the prediction of lake metabolism. *Arch. Hydrobiol.*, 13 : 96-109.
- TEZUKA (Y.). 1977. — The effect of nutrient concentration on the standing crop *Scenedesmus obliquus* grown under continuous culture conditions. *Jap. J. Limnol.*, 38 (3) : 90-93.
- TRAINOR (F. R.). 1963. — Zoospores in *Scenedesmus obliquus*. *Science*, 142 : 1673.
- TRAINOR (F. R.) & BURG (C. A.). 1965 a). — *Scenedesmus obliquus* sexuality. *Science*, 148 : 1094-1095.
- TRAINOR (F. R.) & BURG (C. A.). 1965 b). — Motility in *Scenedesmus dimorphus*, *Scenedesmus obliquus*, *Coelastrum microsporum*. *J. Phycol.*, 1 : 15-18.
- TRAINOR (F. R.) & SHUBERT (L. E.). 1973. — Growth of *Dictyosphaerium*, *Selenastrum* and *Scenedesmus* (Chlorophyceae) in a dilute algal medium. *Phycologia*, 12 (1/2) : 35-39.
- UTERMOHL (H.). 1925. — Limnologische Plankton Studien beseidlung ostholsteiner Seen mit Schwespflanzen. *Arch. Hydrobiol., Suppl.*, 5 : 1-524.
- UTERMOHL (V. H.). 1958. — Zur Vervollkommung der quantitative phytoplankton metodik. *Mitt. Intern. Verein. Theor. Angew. Limnol.*, 9 : 1-38.
- VAN LIERE (L.), LOOGMAN (J. G.) & MUR (L. R.). 1978. — Measuring light-irradiance in cultures of phototropic micro-organisms. *FEMS Microbiology Letters*, 3 : 161-164.
- VOLLENWEIDER (R. A.). 1960. — Beiträge zur Kenntnis optischer Eigenschaften der Gewässer und Primärproduktion. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 13 : 87-113.
- VOLLENWEIDER (R. A.). 1965. — Calculation models of photosynthesis depth curves and some implications regarding day rates estimates in primary production measurement. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol. (suppl.)*, 18 : 427-457.
- VOLLENWEIDER (R. A.). 1968. — Les bases scientifiques de l'eutrophisation des lacs et des eaux courantes sous l'aspect particulier du phosphore et de l'azote comme facteur d'eutrophisation. *Rapport O.C.D.E. D.A.S./C.S.I.*, 68-27 : 128 p.
- VOLLENWEIDER (R. A.) ed. 1969. — A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. I.B.P. n° 12. Blackwell Scientific Publ., Oxford, 213 p.
- WALSBY (A. E.) & FOGG (G. E.). 1975. — The extracellular products of *Anabaena cylindrica* Lemm. III. Excretion and uptake of fixed nitrogen. *Br. Phycol. J.*, 10 : 339-345.
- WARD (A. K.) & WETZEL (R.). 1975. — Some effects on blue green algal growth. *J. Phycol.*, 11 (4) : 357-363.
- WHIPPLE (G. C.). 1895. — Some observations of the temperature of surface waters and the effects of temperature on the growth of microorganisms. *J. New Engl. Wat. Wks Ass.*, 9 : 202-222.
- WURTZ (A.). 1949. — Croissance d'une Volvolcaie : *Pandorina morum* (Müll.) Bory dans divers milieux minéraux et organiques. *Comptes rendus des Séances de la Société de Biologie*, tome CXLIII : pl. 483.

- YAU (P. C.) & CHAN (K. Y.). 1973. — Some physiological responses of two strains of *Coelastrum* Naeg. after auxin treatment. *New Asia College Acad. Chinese Univ. Hong-Kong*, 15: 17-27.
- ZACHARIAS (O.). 1894. — Beobachtungen auf Plankton des Grossen Plöner Sees. *Forsch. Ber. Biol. Stn Plön.*, 2: 91-137.
- ZACHLEDER (V.), DOUCHA (J.), BERKOVA (E.) & SETLICK (I.). 1975. — The effect of synchronizing dark period on populations of *Scenedesmus quadricauda*. *Biol. Plant. (Praha)*, 17: 416-433.