

Intérêts et signification écophysiological de l'estimation de la biomasse et de l'activité photosynthétique de diverses fractions de taille phytoplanktonique en milieu lacustre eutrophe

Interests and ecophysiological significance of the estimation of biomass and photosynthetic activity in three phytoplanktonic size fractions in an eutrophic lake

L. ALEYA, J. DEVAUX (1)

RÉSUMÉ

L'évolution saisonnière de la biomasse phytoplanktonique (estimée par les biovolumes après dénombrements cellulaires et par le dosage de la chlorophylle α), de la production primaire et des coefficients d'activité (P/"BComptage" et P/"BChlorophylle") a été étudiée, par classes de taille, de mars à novembre 1985 dans un lac eutrophe (lac d'Aydat, Massif Central).

Il apparaît que la fraction de taille 12-45 μm contribue pour environ 50 % à la biomasse phytoplanktonique totale quelque soit le descripteur de la biomasse utilisé et pour 65 % à l'activité photosynthétique totale. L'importance quantitative de cette fraction de taille se traduit au niveau des phénomènes d'extinction de la lumière par une relation inverse et hautement significative entre concentrations en chlorophylle α associée à cette classe et les profondeurs de disparition du disque de Secchi (Zs).

Si les corrélations linéaires établies entre la production primaire et les rapports surface/volume (S/V) sont significatives au sein de chaque classe, confirmant ainsi l'existence d'une relation directe entre ces 2 paramètres, les valeurs moyennes de P/B de la fraction de taille < 12 μm sont très différentes selon le mode d'expression de la biomasse. L'explication de cette divergence est à rattacher aux divers biais méthodologiques introduits dans les estimations de biomasse retenues dans notre étude. D'une part, la sous estimation de

(1) Laboratoire de zoologie et protistologie, U.A. C.N.R.S. : 138, GRECO lacs : 81, 63177 Aubière Cédex, France.

La fraction nanoplanktonique par la technique des dénombrements cellulaires entraîne par voie de conséquence une surestimation des valeurs de P/B "Comptage" attribuées à la fraction < 12 μm . D'autre part, il est reconnu que les teneurs en pigments sont, par unité de volume, supérieures pour la fraction nanoplanktonique que pour les cellules de grande taille. L'adoption d'un facteur unique de conversion entraîne donc une surestimation de la biomasse de cette fraction.

Mots clés : *fraction de taille, P/B, production primaire, biomasse, chlorophylle a, lac.*

SUMMARY

The seasonal distribution of phytoplanktonic biomass (estimated by biovolumes after cell counts and by chlorophyll *a* concentrations), primary production and primary production to biomass ratios (P/B "Counts" and P/B "Chlorophyll *a*") was studied by size fractionation in a eutrophic lake (Lake Aydat, Massif Central).

It appears that the 12-45 μm size fraction contributes about 50 % of the total phytoplanktonic biomass, regardless of what descriptor of the biomass is used and up to 65 % of the total photosynthetic activity. Clearly, the quantitative predominance of this fraction affects the water transparency (*Zs*) through the highly significant negative correlation obtained between *Zs* and the 12-45 μm chlorophyll *a* size fraction.

The highly significant linear correlations obtained between the primary production of each fraction and surface to volume ratios (S/V) confirm the direct link between these two parameters. The mean values relative to the P/B of the < 12 μm fraction depend largely on the method used for the biomass estimates. First, the underestimation of the nanoplanktonic fraction by cell counts leads to an over-estimation of the < 12 μm P/B "Counts" fraction. Second, it is well known that chlorophyll *a* concentrations per unit volume are higher for nanoplankton than for larger cells. Thus, the use of the same biomass conversion factor for all the fractions, overestimates the nanoplankton biomass.

Key-words : *size fractionation, P/B, primary production, biomass, chlorophyll a, lake.*

1 - INTRODUCTION

Le fractionnement en classe de taille des communautés phytoplanktoniques a fait l'objet de nombreux travaux tant en milieu lacustre (KALFF, 1972 ; MUNAWAR et MUNAWAR, 1975 ; PLATT et DENMAN, 1977 ; SIEBURTH *et al.*, 1978 ; RAI, 1982 ; ELSER *et al.*, 1986 ; MUNAWAR et MUNAWAR, 1986 ; TAKAMURA *et al.*, 1986, MUNAWAR *et al.*, 1988) que marin

(MALONE, 1971 ; CARON, 1983 ; REID, 1983 ; HEWES et HOLM-HANSEN, 1983 ; MARGALEF et ESTRADA, 1987). L'analyse du peuplement algal pris dans sa globalité, peut masquer d'importantes différences, notamment au niveau des caractéristiques écophysologiques des diverses espèces présentes. Plusieurs études réalisées en milieux marins et lacustres ont montré que des phénomènes tels que la respiration (LAWS, 1975 ; SPODNIIEWSKA, 1978, 1979 ; RAI, 1988), le recyclage des nutriments (PAERL et MACKENZIE, 1977 ; HERBLAND et BOUTEILLER, 1981 ; PETERS, 1983), les quotas cellulaires en éléments nutritifs (SHUTER, 1978 ; SMITH et KALFF, 1982) le taux de sédimentation (SMAYDA, 1970 ; BIENFANG, 1985) l'activité photosynthétique et le taux de croissance (BANSE, 1976 ; TAGUCHI, 1976 ; MALONE, 1980 ; REYNOLDS, 1984 ; CRAIG, 1984 ; MURPHY et HAUGEN, 1985), la toxicité (MUNAWAR *et al.*, 1988) sont largement dépendants du spectre de taille des cellules phytoplanctoniques. Par ailleurs, les travaux récents relatifs aux relations trophiques entre producteurs et consommateurs ont mis en évidence une sélectivité du broutage par les espèces zooplanctoniques en fonction des capacités de filtration, elles-mêmes directement liées à la taille des cellules phytoplanctoniques disponibles (STEELE et FROST, 1977 ; MAC CAULEY et KALFF, 1980 ; LYNCH et SHAPIRO, 1981 ; POURRIOT, 1982 ; BERGQUIST *et al.*, 1985 ; ELSER *et al.*, 1986 ; STOCKNER et ANFIA, 1986). Enfin, la prédation exercée sur les algues par les poissons (DRENNER *et al.*, 1984 ; SPRULES et MUNAWAR, 1986) et les ciliés (GATES et LEWG, 1984 ; FINLAY et BERNINGER, 1984 ; ADMIRAL et VENEKAMP, 1986) dépend elle aussi des variations du spectre de taille du phytoplancton.

Dans le cadre d'une étude globale des communautés planctoniques d'un petit lac eutrophe du Massif-Central français (lac d'Aydat), les évolutions de la biomasse phytoplanctonique, de la production primaire et du coefficient d'activité (P/B) de trois classes de taille phytoplanctoniques : 1 - 12 μm ; 12 - 45 μm et 45 - 160 μm ont été suivies de mars à novembre 1985.

2 - MATÉRIEL ET MÉTHODES

2-1 Le site

Le lac d'Aydat est situé dans le Massif Central (département du Puy-de-Dôme, France). Il s'agit d'un lac dimictique à caractère eutrophe (MILLERIOUX, 1976 ; ALEYA *et al.*, 1988a) dont les caractéristiques morphométriques et physico-chimiques sont représentées dans le tableau 1.

2-2 Echantillonnage

La présente étude a été réalisée du 26 mars au 26 novembre 1985 à partir de campagnes hebdomadaires de prélèvements. Les échantillons ont été récoltés à la verticale du point central (profondeur - 14,5 m) aux niveaux suivants : (près de la surface, -1, -2, -4, -7, -10 et -14 m) à l'aide d'une bouteille de type Van Dorn en PVC noir, modifiée pour prélever horizontalement en raison de l'importante stratification des eaux.

Tableau 1.- Caractéristiques morphométriques (a) et physico-chimiques (b) du lac d'Aydat.

Table 1.- Morphometric characteristics (a) and abiotic parameters (b) of Aydat Lake.

Altitude du plan d'eau	825 m	
Superficie (A)	$60,3 \times 10^4 \text{ m}^2$	
Volume	$4,14 \times 10^6 \text{ m}^3$	
Longueur	1 175 m	
Largeur maximale	456 m	
Profondeur maximale (Zm)	15,50 m	(a)
Profondeur moyenne (Z)	7,40 m	
Z/Zm	0,48	
Surface du bassin versant	$30 \times 10^6 \text{ m}^2$	
Creux du lac (Zm/\sqrt{A})	0,020	

	Unités	Moyennes	Ecart-types
Résistivité	μS^{-1}	9 013,87	451,42
O ₂	mg.l^{-1}	8,16	4,04
t°	°C	12,20	6,20
Secchi	m	1,70	0,26
NO ₃ ⁻	mg.l^{-1}	1,02	1,24
NO ₂ ⁻	"	0,38	0,26
NH ₄ ⁺	"	0,09	0,06
PO ₄ ³⁻	"	0,07	0,05
SiO ₂	"	14,59	2,41

2-3 Estimation de biomasse

Deux méthodes ont été retenues :

a) Calcul des biovolumes par la technique de LOHMAN (1908) appliquée aux dénombrements cellulaires effectués au microscope inversé selon la méthode d'UTERMOHL (1958) modifiée par LEGENDRE et WATT (1971-1972).

La répartition des différentes espèces au sein de chacune des classes de taille retenues ici a été réalisée en considérant la longueur du plus grand axe des cellules ou des colonies (ALEYA et DEVAUX, 1989).

b) Dosage de la chlorophylle *a* : selon un protocole expérimental dérivé de celui préconisé par SCOR-UNESCO (1966). Le fractionnement en classe de taille a été réalisé par filtration différentielle au travers de membranes WHATMAN GF/C (porosité moyenne de 1 μm), Sartorius en nitrate de cellulose de 12 μm de porosité et de nylon à bluter de 45 μm de vide de maille. Les limites des trois fractions 1-12 μm , 12-45 μm et 45-160 μm ont été choisies arbitrairement, en fonction des porosités de membranes disponibles dans le commerce, dans la mesure où dans la littérature il n'existe pas de définition stricte de la fraction nanoplanctonique, la limite supérieure de cette classe fluctuant selon les auteurs entre 10 et 60 μm (RAI, 1982 ; SICKO-GOAD et STROEMER, 1984). Le choix de la classe 12-45 μm a été dicté par le fait que dans la

littérature il est admis que le zooplancton broute électivement sur les algues dont les dimensions n'excèdent pas la borne supérieure de taille retenue ici (GLIWICZ, 1977).

2-4 Mesure de la production primaire

La méthode adoptée est directement issue de celle décrite par STEEMAN-NIELSEN (1952) utilisant le ^{14}C comme traceur de l'incorporation de carbone selon un protocole expérimental décrit dans (ALEYA *et al.*, 1988b). Après incubation (3 heures), des aliquots de 10 à 25 cm^3 sont immédiatement filtrés sur des membranes de porosité identique à celle utilisée pour le dosage de la chlorophylle *a*, les membranes Whatman GF/C étant remplacées par des Millipore HAWP en raison de l'utilisation d'un compteur de radioactivité à fenêtre mince (TRACERLAB).

2-5 Calcul des rapports Production/biomasse

Si les données relatives à la biomasse et à l'activité photosynthétique des peuplements présentent un intérêt écologique certain, en nous renseignant d'une part sur l'importance du stock de nourriture disponible pour les consommateurs de premier ordre et, d'autre part sur la quantité de matière synthétisée par les producteurs par unité de temps, elle ne nous apporte aucune information sur l'état physiologique de la communauté algale. C'est dans cette perspective que NAUWERCK (1963) a introduit la notion de coefficient d'activité exprimé par le rapport Production/Biomasse. Afin de rendre comparables les valeurs de ce rapport obtenues pour chacune des deux estimations de biomasse retenues, nous avons choisi d'exprimer ce paramètre en terme de carbone.

Pour les biovolumes transformés en terme de poids frais selon la relation $10^6 \mu\text{m}^3 = 1 \mu\text{g}$ nous avons admis à la suite de la grande majorité des auteurs, que le carbone représentait 12 % de ce poids-frais (STRATHMANN, 1967 ; HAMILTON et HOLM-HANSEN, 1967 ; PRIDMORE et HEWITT, 1984).

Pour la transformation en carbone des teneurs en chlorophylle *a*, la valeur du coefficient de conversion est beaucoup plus controversée (STRICKLAND, 1960). A la suite des travaux de RYTHER *et al.*, (1971), RIEMAN *et al.*, (1982) et DESSERTY *et al.*, (1984), nous avons retenu une valeur de 30 ($\text{C} = \text{chlorophylle } a \times 30$). A la suite de ces transformations, les valeurs de P/B seront donc exprimées en h^{-1} . Bien que représentant l'inverse d'un temps de renouvellement de la biomasse, ce rapport doit être considéré comme biaisé dans la mesure où la production primaire n'est assurée que durant la journée solaire et que, durant cette période, son intensité varie considérablement (et de manière non proportionnelle) avec l'intensité lumineuse.

3 - RÉSULTATS

3-1 Fraction de taille < 12 µm

a) Biovolumes

La biomasse de cette fraction de taille fluctue entre 0 et 2,3 mg.l⁻¹ (le 23-04, à 1 m). Cette dernière valeur, liée à la présence de la Cryptophycée *Cryptomonas caudata*, est cependant exceptionnelle puisque 75 % des biomasses mesurées sont comprises entre 0 et 0,2 mg.l⁻¹ (valeur moyenne 0,12 mg.l⁻¹), (tableau 2) (fig. 1a).

b) Chlorophylle a

Les concentrations en chlorophylle a, varient de l'état de traces (le 2-07, à 10 m ; le 23-07, au fond) à 22,5 µg.l⁻¹ (le 23-04, à 10 m), lors du développement de la Chlorophycée *Chlorella* sp. (fig. 2a).

c) Production primaire

Les valeurs de l'activité photosynthétique évoluent de 0 à 24,03 mg C m⁻³h⁻¹ (fig. 3a). Cette dernière valeur est à relier au développement de diverses Chlorophycées : *Chlamydomonas* sp., *Tetraedon minimum*, *Chlorella* sp. (fig. 4a).

d) P/B "Comptage"

Les valeurs relatives à cette fraction de taille varient de 0 à 0,2 h⁻¹, les plus importantes étant essentiellement enregistrées en été (voisines de 0,18 h⁻¹) (tableau 3).

Etant admis que les cellules de petite taille sont douées d'une grande capacité d'assimilation photosynthétique (RAI, 1982 ; MUNAWAR et al., 1988), l'obtention de 21 % seulement de valeurs comprises entre 0,08 et 0,2 h⁻¹, nous semble traduire la sous estimation de la biomasse calculée à partir des biovolumes. 66 % des valeurs sont comprises entre 0 et 0,04 (moyenne : 0,09 h⁻¹) (fig. 5a).

e) P/B "Chlorophylle a"

Bien qu'atteignant un maximum de 0,187 h⁻¹ le 30/7 à 1 m, les valeurs de ce rapport sont le plus souvent voisines de 0,01 h⁻¹ (tableau 3), 70 % étant comprises entre 0 et 0,02 h⁻¹ (moyenne : 0,023 h⁻¹) (fig. 6a).

3-2 Fraction de taille 12 - 45 µm

a) Biovolumes

La biomasse de cette fraction de taille est importante puisqu'elle varie de 0,3 mg.l⁻¹ (le 23-07, au fond) à 9,78 mg.l⁻¹ le 02-09 à 2 m) (fig. 1b).

Les plus fortes valeurs (comprises entre 4 et 9 mg.l⁻¹) sont observées en été (du 11/6 au 3/9), dans la zone supérieure du lac. Elles coïncident avec la présence de différentes formes coloniales parmi lesquelles la Cyanophycée *Gomphosphaeria lacustris* et les Chlorophycées *Coelastrum cambricum* et *Sphaerocystis schroeteri*.

Tableau 2.- Pourcentages moyens de la biomasse (estimée à partir des biovolumes et de la chlorophylle a) et de la production primaire pour les trois fractions de taille (σ : écart-type ; \bar{m} : moyenne ; c.v. : coefficient de variation).

Table 2.- Mean percentages of the three fractions biomass (expressed by biovolumes and chlorophyll a) and primary production (σ : standard deviation ; \bar{m} : average ; c.v. : variation coefficient).

Classes de taille	Bio "Comptage" (mg/l)			Bio "Chlorophylle" ($\mu\text{g/l}$)			Production primaire ($\text{mg.C/m}^3/\text{h.}$)								
	sur 0 m - 4 m			sur 0 m - 4 m			sur 0 m - 4 m								
	\bar{m}	σ	c.v.	\bar{m}	σ	c.v.	\bar{m}	σ	c.v.						
< 12 μm	6	7	129	5	6	127	27	14	54	26	14	55	15	14	100
12 - 45 μm	58	24	42	56	24	43	49	22	46	47	22	46	65	25	39
45 - 160 μm	36	23	62	39	24	62	24	13	57	27	14	53	20	18	91

Tableau 3.- Valeurs moyennes des P/B "Comptage" et P/B "Chlorophylle" pour les trois classes de taille phytoplanctoniques.
Table 3.- Mean values of P/B "Counts" and P/B "Chlorophyll" relative to the three fractions.

P/B (Comptage) en h^{-1}	Moyenne	Ecart-type	Coefficient de variation
fraction < 12 μm	0,090	0,085	95
12 - 45 μm	0,050	0,040	93
45 - 160 μm	0,026	0,038	145
P/B (Chlorophylle) en h^{-1}			
fraction < 12 μm	0,023	0,034	125
12 - 45 μm	0,047	0,041	88
45 - 160 μm	0,036	0,115	299

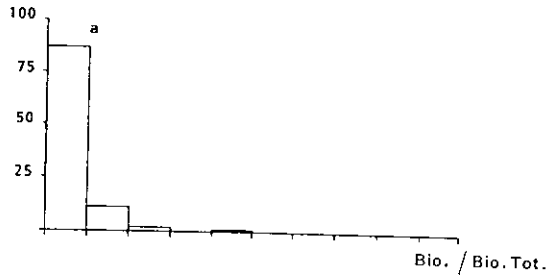


Figure 1, abc.- Histogrammes des fréquences du pourcentage de la biomasse de chaque classe de taille par rapport à la biomasse totale.

Figure 1, abc.- Percentages of the three biomass size fractions frequencies to the total biomass.

- a : classe 1 - 12 μm ;
- b : classe 12 - 45 μm ;
- c : classe 45 - 160 μm .

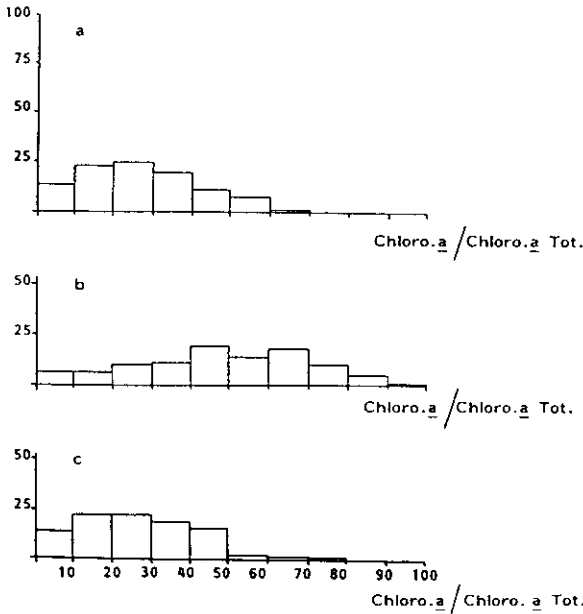
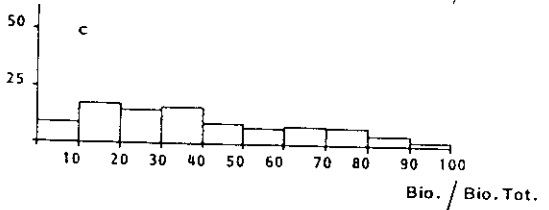
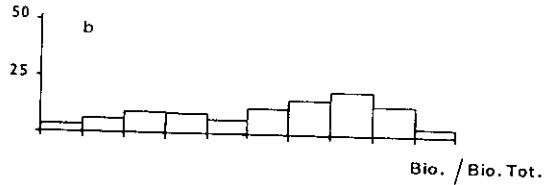


Figure 2, abc.- Histogrammes des fréquences du pourcentage des teneurs en chlorophylle a de chaque classe par rapport à la chlorophylle a totale.

Figure 2, abc.- Percentages of the three chlorophyll a concentrations size fractions frequencies to the total chlorophyll a.

- a : classe 1 - 12 μm ;
- b : classe 12 - 45 μm ;
- c : classe 45 - 160 μm .

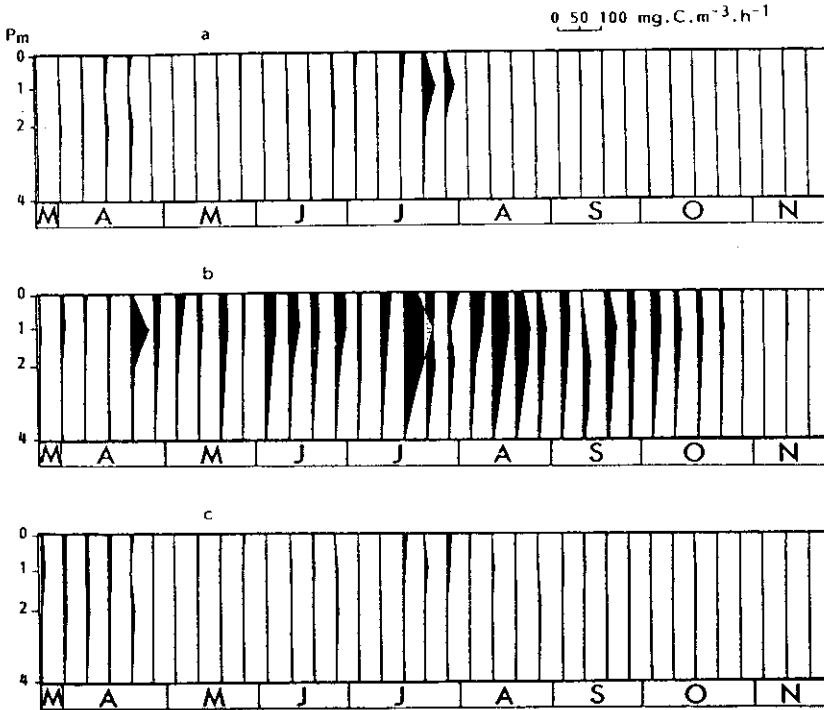


Figure 3, abc.- Profils verticaux de l'activité photosynthétique.

Figure 3, abc.- Vertical profiles of primary production.

a : classe 1 - 12 μm ; b : classe 12 - 45 μm ; c : classe 45 - 160 μm .

b) Chlorophylle a

Les concentrations en chlorophylle a évoluent de l'état de traces à 29,5 $\mu\text{g.l}^{-1}$ (le 16-07, à 2 m) lors du développement des Diatomées *Cyclotella* sp., et des Chlorophycées *S. schroeteri*, *C. cambricum* et *C. microporum* (fig. 2b).

c) Production primaire

Pour cette classe de taille, l'activité photosynthétique varie de 0 (le 8/10 à 4 m) à 50,58 $\text{mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$ (le 16/7 à 1 m) (fig. 3b).

Au cours de la période mars-avril, la valeur maximale 30,95 $\text{mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$ est obtenue le 23/4 à 1 m. Celle-ci est associée au développement de *Cyclotella glomerata* et *C. catenata*. Fin mai, l'activité photosynthétique diminue pour atteindre 6 $\text{mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$ dans les deux premiers mètres en raison du déclin des Diatomées précitées. A partir du mois de juin et jusqu'à la fin août, l'intensité des processus photosynthétiques s'accroît, essentiellement dans la zone 0 - 2 m, atteignant la valeur maximale de 50,58 $\text{mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$ le 16/7 à 1 m. Cette intensification de la production primaire coïncide avec le développement dans le milieu de *S. schroeteri*, *Chodatella ciliata*, *C. cambricum* et *G. lacustris* (fig. 4b).

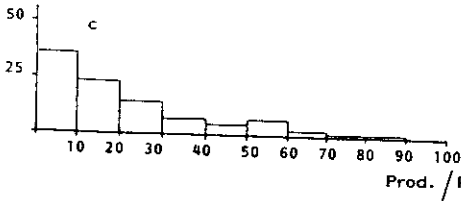
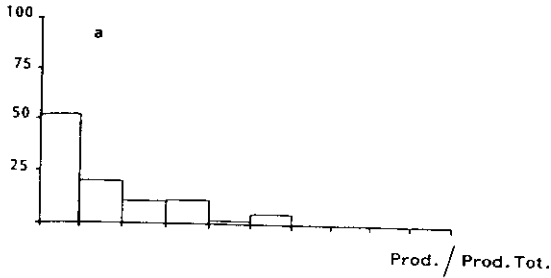


Figure 4, abc.- Histogrammes des fréquences du pourcentage de la production primaire de chaque classe de taille par rapport à la production totale. Figure 4, abc.- percentages of the three primary production size fractions frequencies to the total primary production.

a : classe 1 - 12 μm ;
 b : classe 12 - 45 μm ;
 c : classe 45 - 160 μm .

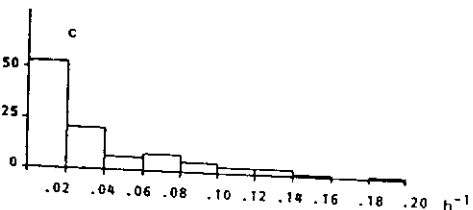
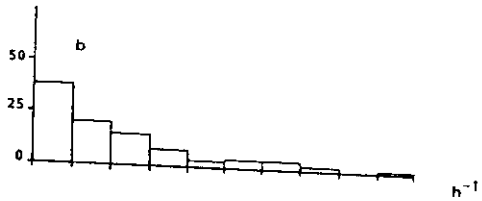
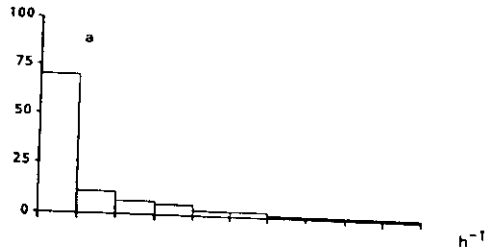


Figure 5. abc.- Histogrammes des fréquences des valeurs des coefficients d'activité P/B "Comptage".

Figure 3.- Histograms of P/B "Counts" frequencies values.

a : classe 1 - 12 μm ;
 b : classe 12 - 45 μm ;
 c : classe 45 - 160 μm .

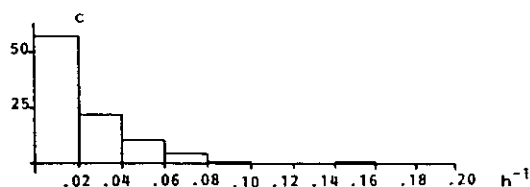
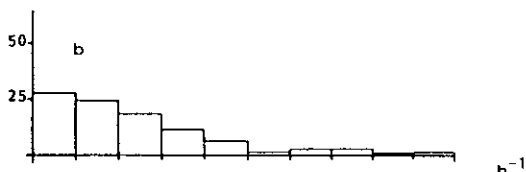
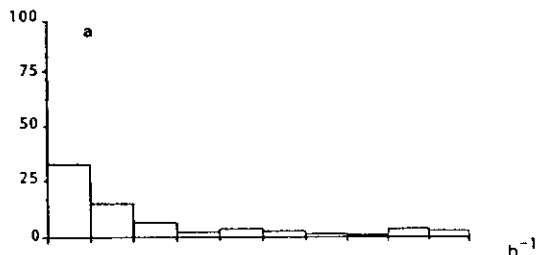


Figure 6, abc.- Histogrammes des fréquences des valeurs des coefficients d'activité P/B "Chlorophylle".

Figure 6, abc.- Histogrammes of P/B "Chlorophyll" frequencies values.

a : classe 1 - 12 μm ;
 b : classe 12 - 45 μm ;
 c : classe 45 - 160 μm .

d) P/B "Comptage"

Les valeurs enregistrées varient de 0 à 0,20 h^{-1} (tableau 3). Ce maximum étant atteint les 17/9 et 24/9 à la suite du développement de *G. lacustris*. D'importantes valeurs de ce coefficient d'activité sont également obtenues au printemps, 0,16 h^{-1} le 2/4 et 0,18 le 23/4, associées au développement de *Cryptomonas ovata*.

En été, la valeur la plus élevée enregistrée est de 0,18 h^{-1} le 21/8 à 1 m, lors du développement de *C. microponum*. La moyenne des coefficients d'activité de cette classe est de 0,05 h^{-1} . 70 % des valeurs étant comprises entre 0 et 0,06 h^{-1} (fig. 5b).

e) P/B "Chlorophylle a"

Pour cette fraction de taille, les valeurs de ce rapport varient de 0 à 0,16 h^{-1} (tableau 3). Aussi bien au printemps qu'en été, les coefficients d'activité sont faibles variant peu autour d'une moyenne de 0,03 h^{-1} exceptions faites des sorties du 2/4 et du 21/8 au cours desquelles ont été respectivement enregistrées des valeurs de 0,1 h^{-1} et 0,12 h^{-1} .

Durant l'automne, l'élévation relative des valeurs qui atteignent 0,13 h^{-1} le 8/10 à 2 m et 0,16 h^{-1} le 1/10 à 1 m, est essentiellement liée à la diminution de la biomasse. 62 % des valeurs des P/B chlorophylle sont comprises entre 0 et 0,04 (moyenne : 0,047 h^{-1}) (fig. 6b).

3-3 Fraction 45 - 160 μm

a) biovolumes

La biomasse associée à cette classe de taille apparaît comme très variable, les valeurs extrêmes relevées étant de 0 (le 20/08, au fond) et 10,5 mg.l^{-1} (le 28/05, en surface).

En mars et avril, c'est la Diatomée *Melosira italica* subsp. *subartica* qui représente l'essentiel de la biomasse phytoplanctonique. Par la suite, au mois de mai, ce sont les Cyanophycées *Anabaena flos-aquae* et *A. spiroïdes* qui représentent les espèces dominantes.

En été et en automne, cette classe de taille ne présente que de faibles biomasses, fréquemment inférieures à 2 mg.l^{-1} . L'espèce dominante est alors *Anabaena macrospora* accompagnée de *Microcystis aeruginosa* (fig. 1c).

b) Chlorophylle a

Les concentrations en chlorophylle a varient de l'état de traces à 20,2 $\mu\text{g.l}^{-1}$, le 23/04, à 10 m, en raison de la présence simultanée d'*A. flos-aquae* et de *M. italica* (alors en voie de sédimentation) (fig. 2c).

c) Production primaire

Pour cette classe de taille, les valeurs de production varient de 0 à 12,18 $\text{mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$ (fig. 3c). L'essentiel de l'activité photosynthétique printanière se situe au mois d'avril en raison du développement de *M. italica* la valeur de production atteinte le 2/04 en surface est de 10,28 $\text{mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$. La fin du mois d'avril est caractérisée par des valeurs voisines de 8 $\text{mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$ dans la zone 0 - 1 m coïncidant avec le développement d'*A. flos-aquae*. La plus forte valeur de production enregistrée de mai à la 1ère moitié de juillet est de 6,47 $\text{mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$, le 13/05 en surface. Cette valeur est concomitante du développement sporadique d'*A. spiroïdes*.

Dès le début de la seconde moitié de juillet, on assiste à une intensification de l'activité photosynthétique avec des valeurs de 12,18 et 11,52 $\text{mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$, en surface, respectivement les 16 et 30 juillet. Ces valeurs sont associées au développement d'*A. macrospora* mais ne correspondent pas au maximum de biomasse enregistrée pour cette fraction. Le reste de l'année est caractérisé par des valeurs faibles se situant en moyenne autour de 2 $\text{mg C m}^{-3}\text{h}^{-1}$ en moyenne dans la zone 0 - 2 m et principalement liées à la présence d'*A. macrospora* (fig. 4c).

d) P/B "Comptage"

Le coefficient d'activité varie de 0 à 0,2 h^{-1} . A l'exception des sorties du 17/09 et du 22/10 au cours desquelles est enregistrée une valeur de 0,19 h^{-1} en surface et à 1 m, les coefficients d'activité sont faibles tout au long de l'année, (moyenne : 0,026 h^{-1}) (tableau 3), (fig. 5c).

e) P/B "Chlorophylle a"

Les valeurs de ce rapport évoluent de 0 à 0,2 h^{-1} . Cette dernière valeur étant enregistrée le 30/07 en surface, alors que dominait *A. macrospora* (tableau 3). 53 % des valeurs sont comprises entre 0 et 0,02 h^{-1} (moyenne : 0,038 h^{-1}) (fig. 6c).

4 - DISCUSSION

Les résultats obtenus mettent en évidence l'importance relative majeure de la fraction de taille 12 - 45 μm au sein du peuplement phytoplanctonique global du lac d'Aydat. Cette fraction représente en moyenne 47 à 58 % de la biomasse totale selon que les estimations sont respectivement basées sur le dosage de la chlorophylle *a* ou le calcul des biovolumes et assure 65 % de l'activité photosynthétique totale. Ces résultats sont conformes à ceux rapportés par de nombreux auteurs. Ainsi RAI (1982) signale des pourcentages moyens de biomasse et d'activité photosynthétique associés à la fraction < 35 μm atteignant respectivement 70 % et 75 % dans un lac eutrophe alors que pour ELSEY *et al.*, (1986) 40 à 90 % de la production primaire sont assurés par la fraction 22 - 75 μm au sein d'un lac faiblement eutrophe (tableau 2). Cette prédominance de la fraction 12 - 45 μm est confirmée par le rôle majeur qu'elle exerce sur la turbidité des eaux comme le traduit l'existence, seulement pour cette classe d'une corrélation négative hautement significative entre les teneurs en chlorophylle qui lui sont associées et la profondeur de disparition du disque de Secchi ($r = - 0,472$, $p < 1 \%$, 33 ddl). Ces observations corroborent les résultats de nombreux travaux mettant en évidence l'importance des algues et des particules de petite taille dans les phénomènes d'extinction de la lumière (BACKMANN et JONES, 1974 ; HAFNER et EVANS, 1974 ; LORENZEN, 1980). EDMONSON (1980), rapporte que pour une même quantité de matière, les particules de petite taille affectent davantage la transparence de l'eau que les particules de grande taille. Dans le cas du lac d'Aydat, l'absence de corrélation statistiquement significative entre Z_s et les teneurs en chlorophylle *a* de la fraction < 12 μm est liée à la faible contribution relative de cette classe de taille à la biomasse phytoplanctonique totale. Deux types de causes, vraisemblablement additives sont à invoquer pour interpréter l'existence de cette faible proportion de cellules de petite taille.

□ En premier lieu, si l'on se réfère au schéma proposé par PAVONI (1963) pour relier l'importance relative du nanoplancton et niveau trophique des lacs, il apparaît que le pourcentage moyen des teneurs en chlorophylle *a* associées à la classe < 12 μm mesuré à Aydat (26 %), situe cet écosystème dans la catégorie des lacs eutrophes modérés. Ce résultat est tout à fait conforme au statut trophique attribué au lac d'Aydat à partir de la prise en compte des paramètres classiquement utilisés en ce domaine (teneurs en éléments nutritifs, en chlorophylle *a*, assimilation photosynthétique ...) (ALEYA, 1987). En fait, tous les travaux réalisés sur ce sujet mettent en évidence une importance quantitative prépondérante de la fraction nanoplanctonique en milieu oligotrophe (GLIWICZ, 1967 ; MUNAWAR et MUNAWAR, 1975 ; MUNAWAR *et al.*, 1978 ; ROSS et DUTHIE, 1981 ; WATSON et KALFF, 1981 ; BRUNO *et al.*, 1983 ; FAHNENSTIEL *et al.*, 1986), importance qui diminue en milieux mésotrophe et eutrophe modéré et réaugmente en milieu eutrophe très marqué (KALFF, 1972 ; SPODNIEWSKA, 1983). Le retour à la prépondérance des cellules de petite taille dans les lacs très eutrophes est à rattacher aux conditions limitantes du développement du phytoplancton qui sont alors essentiellement liées à l'auto-ombrage (MUNAWAR *et al.*, 1977. PAERL, 1977 ; SPODNIEWSKA, 1983), en raison de la relation non linéaire qui existe entre volume cellulaire et ombrage (HARRIS, 1978), les petites cellules étant alors favorisées par leur importante teneur en chlorophylle par unité de volume. Ces études ont aussi démontré que les algues de petite dimension supportent plus facilement les conditions extrêmes que les algues de grande taille sans pour autant s'y développer de façon optimale

étant essentiellement adaptées à résister à une grande variété de conditions environnementales (PAVONI, 1963 ; MUNAWAR *et al.*, 1978). Dans la mesure où, aucun élément nutritif ne semble affecter de manière drastique le développement algal global du lac d'Aydat, il est vraisemblable que les algues de la plus petite fraction de taille ($< 12 \mu\text{m}$) ne tirent aucun avantage compétitif de leur rapports S/V élevés qui, s'ils leur permet une meilleure exploitation des nutriments engendrent également des pertes plus importantes par respiration et excrétion que les algues de grande taille (GELIN et RIPL, 1978 ; RAI, 1988), l'intensité de ces deux types de phénomènes étant largement dépendante de surfaces d'échanges avec le milieu extérieur (SMITH et KALFF, 1983).

□ En second lieu, il est communément admis que les zooplanctontes, généralement plus abondants en milieux eutrophes qu'en milieux oligotrophes, exercent une pression de broutage préférentiellement orientée vers les espèces de petite taille (GLIWICZ, 1977). Tel semble bien être le cas au lac d'Aydat où les résultats rapportés par OULAD ALI (1988) font apparaître d'une part une contribution majeure des Rotifères au taux de filtration global du peuplement zooplanctonique et d'autre part une corrélation significative ($r = 0,39$; $p < 5 \%$, 32 ddl) entre densité des Rotifères et activité photosynthétique des algues de la classe $< 12 \mu\text{m}$. Cela semblerait traduire la simultanéité d'une activation de la production primaire nanoplanctonique par les excréments des Rotifères et une consommation quasi immédiate, par ces herbivores, de la biomasse ainsi formée.

Au niveau de la comparaison des valeurs moyennes des coefficients d'activité (P/B) associés aux diverses fractions, nos résultats apparaissent quelque peu ambigus. En effet, il est communément admis que les cellules de petite taille présentent l'activité métabolique la plus intense, donc les P/B les plus élevés, en raison de rapports Surface/Volume (S/V) particulièrement importants (BANSE, 1976 ; TAGUCHI, 1976 ; PETERS, 1983 ; MURPHY et HAUGEN, 1985). Dans le même ordre d'idée c'est à l'élévation de la valeur moyenne du rapport S/V au sein des peuplements algaux qu'est le plus souvent attribuée l'optimisation des transferts de matière et d'énergie (MALONE, 1971 ; GELIN et RIPL, 1978 ; SCHLESINGER *et al.*, 1981 ; MALONE et NEALE, 1981 ; TAKAHASHI et BIENFANG, 1983 ; SMITH et KALFF, 1983 ; HUTTUNEN et KUPARINEN, 1986) au niveau des producteurs primaires.

Si les corrélations linéaires établies entre activité photosynthétique et valeurs de S/V au sein de chacune des classes de taille considérée isolément apparaissent dans le cas de nos données comme statistiquement significatives (tableau 4) confirmant ainsi l'existence d'une relation directe entre les 2 paramètres, les valeurs moyennes de P/B associées à la fraction $< 12 \mu\text{m}$ sont très différentes selon le mode d'expression de la biomasse. En effet, alors que conformément aux hypothèses généralement admises, la hiérarchisation des valeurs obtenues pour P/B "Comptage" met clairement en évidence une décroissance de l'activité métabolique avec l'augmentation de taille, il n'en va pas de même avec les valeurs de P/B "Chlorophyllie" qui apparaissent minimales pour la classe $< 12 \mu\text{m}$.

Deux types de causes, non exclusives sont susceptibles d'être invoquées pour interpréter ces divergences.

□ Au premier type se rattachent les divers biais introduits dans les estimations de biomasses par les deux méthodes retenues ici.

. En ce qui concerne le calcul des biovolumes basé sur les dénombrements cellulaires, il est démontré par de nombreux travaux réalisés tant en lacs et en réservoirs (PAERL, 1978 ; BOSWEL *et al.*, 1980, ELSER *et al.*, 1986 ; ALEYA et AMBLARD, 1988) qu'en mer ou estuaires (MEL'NIKOV, 1976 ; SINCLAIR *et al.*, 1979 ; BOOTH *et al.*, 1982 ; DAVIS et SIEBURTH, 1982 ; CARON, 1983 ; REID, 1983) qu'ils sousestiment fortement l'importance relative de la fraction nanoplanctonique en raison :

a) d'une mauvaise préservation, de ces formes particulièrement fragiles par les fixateurs usuels tel que le Lugol utilisé ici (BLOEM et BÄR GILISSEN, 1988).

b) d'une mauvaise sédimentation dans les chambres de comptage des cellules de petite taille.

c) d'une omission pure et simple lors des dénombrements cellulaires.

Tableau 4.- Valeurs des coefficients de corrélation de Pearson obtenues entre activité photosynthétique et rapports S/V pour les trois classes de taille.

Table 4.- Results of the correlations : primary production to the three fractions S/V ratios.

Prod. primaire Rapports S/V	Prod. primaire		
	1 - 12 μm	12 - 45 μm	45 - 160 μm
1 - 12 μm	0,630	0,221	0,331
12 - 45 μm	0,228	0,468	0,038
45 - 160 μm	0,234	0,038	0,410

$r(p < 0,05) = 0,349$

$r(p < 0,01) = 0,449$.

Ces trois sources d'erreurs, fréquemment cumulées conduisent donc dans notre cas à une sous-estimation de la biomasse nanoplanctonique et par voie de conséquence à une surestimation des valeurs de P/B attribuées à la fraction $< 12 \mu\text{m}$.

. Dans le cas des estimations basées sur le dosage des teneurs en chlorophylle *a*, de nombreuses sources d'erreur sont également susceptibles d'être invoquées. S'il est généralement admis qu'elles assurent une meilleure prise en compte des cellules de petite taille que le calcul des biovolumes, il est toutefois reconnu que les teneurs en pigments sont, par unité de volume, supérieures pour la fraction nanoplanctonique que pour les cellules de grande taille (MUNAWAR *et al.*, 1978, MALONE *et al.*, 1979 ; ELSER *et al.*, 1986). L'adoption d'un facteur unique de conversion entraîne donc simultanément une surestimation des biomasses associées à la fraction $< 12 \mu\text{m}$ et une sous-estimation de celles liées à la classe 45 - 160 μm . Dans le cas particulier de notre étude cette dernière sous-estimation semble de surcroît amplifiée par la faible teneur en chlorophylle *a* des Cyanophycées, algues largement dominantes parmi les espèces retenues sur les filtres de 45 μm de porosité.

□ Le second type de biais introduit dans les valeurs de P/B attribués à chacune des classes de taille est inhérent à la nature des espèces rencontrées lors de la présente étude. En effet, la classe 45 - 160 μm est composée ici dans sa quasi totalité par des formes coloniales (*Anabaena* spp., *M. italica*) dont les cellules présentent des rapports S/V voisins de ceux des espèces associées à la classe de taille < 12 μm . Nous devons donc considérer ici, à la suite de TAKAMURA *et al.*, (1986) que ces espèces coloniales doivent être assimilées à des formes nanoplanctoniques.

Au terme de cette étude, il nous apparaît utile de dégager un certain nombre de conclusions quant à l'intérêt écophysicologique du fractionnement en classes de taille des peuplements phytoplanctoniques.

Au niveau des prélèvements ponctuels cette méthodologie apparaît comme très informative. En effet, il apparaît fréquemment un décalage important entre contributions à la biomasse et à l'activité photosynthétique selon les différentes classes de taille. Cette analyse autorise de ce fait une interprétation beaucoup plus précise que celle déduite de l'étude globale du peuplement non seulement au niveau du processus successional mais également quant aux relations trophiques entre producteurs primaires et herbivores.

Les biais méthodologiques introduits tant au niveau du fractionnement que de la détermination des biomasses associée à chacune des classes de taille doivent inciter à la prudence quant à l'analyse comparative des valeurs prises par les indices d'activité métabolique tels que le rapport P/B.

REMERCIEMENTS

Nous remercions la fondation J. Moulin qui nous a permis l'accès au site d'Aydat. Cette étude a été réalisée grâce au financement accordé par le CNRS dans le cadre du GRECO 81, le PIREN (ASP eau) et la Région Auvergne.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ADMIRAL W., VENEKAMP L.A.H. (1986). Significance of Tintinnid grazing during blooms of *Phaeocystis Pouchetii* (Haptophyceae) in Dutch coastal waters. *Neth. J. Sea Res.*, 20(1): 61-66.

ALEYA L., DEVAUX J., MAGOURI H., MARVALIN O., AMBLARD C. (1988a). Usefulness of the use of simultaneous methods for the estimation of phytoplankton biomass. *Eur. J. Protistol.*, 23: 334-342.

ALEYA L., DEVAUX J., MARVALIN O. (1988b). Production primaire et activité bactérienne hétérotrophe potentielle au sein d'un lac eutrophe (lac d'Aydat, Puy-de-Dôme, France). *Rev. Sci. Eau*, 1: 23-35.

ALEYA L., DEVAUX J., (1989). Relations entre la transparence de l'eau et les teneurs en chlorophylle *a* de trois fractions de taille phytoplanctoniques d'un lac eutrophe (lac d'Aydat). *Ann. Sc. Nat. Zool.*, Paris, 9: 257-262.

- ALEYA L., AMBLARD C. (1988). Importance quantitative de diverses fractions de taille phytoplanctoniques en milieu lacustre eutrophe. *Hydrobiologia* (sous presse).
- ALEYA L. (1987). *Dynamique des populations phytoplanctoniques du lac d'Aydat (Puy-de-Dôme, France). Biomasse et activité métabolique de diverses fractions de taille.* Thèse Doct. 3ème cycle. Univ. Clermont, 11, 216 pp.
- BACHMANN R.W., JONES J.R. (1974). Phosphorus input and algal blooms in lake. *Iowa State. J. Res.*, 49: 155-160.
- BANSE K. (1976). Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size review. *J. Phycol.*, 12: 135-140.
- BERGQUIST A.M., CARPENTIER S.R., LATINO J.C. (1985). Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 1037-1045.
- BIENFANG P.K. (1985). Size structure and sinking rates of various microparticulate constituents in oligotrophic Hawaiian waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 23: 143-151.
- BLOEM J., BÄR GILISSEN M.J.B. (1988). Fixing nanoflagellates. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 31: 275-280.
- BOOTH B.C., LEWIN J. NORRIS R.E. (1982). Nanoplankton species predominant in the subarctic Pacific in May and June 1978. *Deep Sea Res.*, 29: 185-200.
- BOSWELL J.T., PERRY W.B., STANFORD J.A. (1980). Analysis of Plankton dynamics in a Southwestern U.S.A. reservoir using ATP assays. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, 65(1): 155-167.
- BRUNO S.F., STAKOR R.D., SHARMA G.M., TURNER J.T. (1983). Primary productivity and phytoplankton size fraction dominance in a temperate North Atlantic estuary. *Estuaries*, 6: 200-211.
- CARON D.A. (1983). Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures. *Appl. Environ. Microbiol.*, 46(2): 491-498.
- CRAIG S.R. (1984). Productivity of algal picoplankton in a small meromictic lake. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 22: 351-354.
- DAVIS P.G., SIEBURTH J.M. (1982). Differentiation of the photosynthetic and heterotrophic populations of nanoplankton by epifluorescence microscopy. *Ann. Inst. Océanogr.*, Paris, 58 suppl.
- DESSERTY S., LANCELOT C., BILLEN G. (1984). Primary production and its fate in the storage basin of Mery-sur-Oise. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 1504-1509.
- DRENNER R.W., MUMMERT J.R., DENOYELLES F., KETTLE D. (1984). Selective particle ingestion by a filter-feeding fish and its impact on phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.*, 29: 941-948.
- EDMONSON W.T. (1980). Secchi dish and chlorophyll. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 378-379.
- ELSER J.J., ELSER M.M., CARPENTER S.R. (1986). Size fractionation of algal chlorophyll, carbon fixation and phosphatase activity: relationship with species-specific size distributions and zooplankton community structure. *J. Plankton Res.*, 8: 365-383.
- FAHRENTIEL G.L., SICKO-GOAD L., SCAVIA D., STOERMER E.F. (1986). Importance of picoplankton in Lake superior. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 235-240.
- FINLAY B.J., BERNINGER U.G. (1984). Coexistence of congeneric ciliates (Karyorelictida: *Lorodes*) in relation to food resources in two freshwater lakes. *J. Anim. Ecol.*, 53: 929-943.
- GATES M.A., LEWIS U.T. (1984). Contribution of ciliated protozoa to the planktonic biomass in a series of Ontario lakes: quantitative estimates and dynamical relationships. *J. Plankton Res.*, 6: 443-456.
- GELIN C., RIPL W. (1978). Nutrient decrease and response of various phytoplankton size fractions following the restoration of lake Trumen, Sweden. *Arch. Hydrobiol.*, 81: 339-367.
- GLIWICZ Z.M. (1977). Food size selection and seasonal succession of filter-feeding zooplankton in a eutrophic lake. *Ekol. Pol.*, 25: 179-225.
- HAFFENER G.D., EVANS J.H. (1974). Relation of light penetration to particle distribution in vertically mixed lacustrine environments. *Br. Phycol. J.*, 9: 261-267.
- HAMILTON R.D., HOLM-HANSEN O. (1967). Adenosine triphosphate content of marine bacteria. *Limnol. Oceanogr.*, 12(12): 319-324.
- HARRIS G.P. (1978). Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol.*, 10: 1-171.

- HERBLAND A., BOUTELLER LE.A. (1981). The size distribution phytoplankton and particulate organic matter in the Equatorial Atlantic Ocean : importance of ultraseston and consequences. *J. Plankton. Res.*, 3: 650-665.
- HEWES C.D., HOLM-HANSEN O. (1983). A method for recovering nanoplankton from filters for identification with the microscope : the filter-transfer-freeze (FTF) technique. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 389-394.
- HUTTUNEN M., KUPARINEN J. (1986). Species succession and productivity of ultraphytoplankton in the pelagic off Tvarminne SW coast of Finland. *Ophelia*, Suppl. 4: 73-83.
- KALFF J. (1972). Netplankton and nanoplankton production and biomass in a North temperate zone lake. *Limnol. Oceanogr.*, 17: 712-720.
- LAWS E.A. (1975). The importance of respiration lossess in controlling the size distribution of marine phytoplankton. *Ecology*, 56: 419-426.
- LEGENDRE L., WATT W.D. (1971-1972). On a rapid technic for plankton enumeration. *Ann. Inst. Oceanogr. Paris* **XLVIII**, 173-177.
- LOHMAN H. (1908). Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wiss. Meeresunters.*, *Abt. Kiel N.F.*, 10: 132-170.
- LORENZEN M.W. (1980). Use of chlorophyll-*a* disk relationships. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 371-372.
- LYNCH M., SHAPIRO J. (1981). Predation enrichment and phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.*, 26: 86-102.
- MAC CAULEY E., KALFF J. (1980). Empirical relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 458-463.
- MALONE T.C. (1971). The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in Tropical Oceanic and neritic phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.*, 16: 633-639.
- MALONE T.C., CHEVRIN M.B., BOARDMAN D.C. (1979). The effects of 22 μ m screens on size-frequency distribution of suspended particles and biomass estimates of phytoplankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.*, 24: 956-960.
- MALONE T.C. (1980). Algal size in Morris I. (ed.). *The Physiological Ecology of the phytoplankton*. University of California Press, Berkeley, 433-463.
- MALONE T.C., NEALE P.J. (1981). Parameters of light-dependent photosynthesis for phytoplankton size fractions in temperate estuarine and coastal environments. *Mar. Biol.*, 61: 289-297.
- MARGALEF R., ESTRADA M. (1987). Synoptic distribution of summer microplankton (Algae and Protozoa) across the principal front in the Western Mediterranean. *Inv. Pesq.*, 51(1): 121-140.
- MEL'NIKOV N.S. (1976). Comparison on the magnitude of the microplankton biomass determined from ATP and by direct microscopy. *Oceanology*, 16: 181-183.
- MILLÉRIEUX G. (1976). *Contribution à l'étude du lac d'Aydat*. Thèse Doct. 3ème cycle. Univ. Clermont II, 107 pp..
- MUNAWAR M. et MUNAWAR I.F. (1975). The abundance and significance of phytoflagellates and nanoplankton in the St-Lawrence Great lakes. I. Phytoflagellates. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 19: 705-723.
- MUNAWAR M., MUNAWAR I.F., CULP L.R., DUPUIS G. (1978). Relative importance of nanoplankton in Lake Superior phytoplankton biomass and community metabolism. *J. Great Lakes Res.*, 4: 462-480.
- MUNAWAR M. et MUNAWAR I.F. (1986). The seasonality of phytoplankton in the North American Great Lakes, a comparative synthesis. *Hydrobiologia*, 138: 85-115.
- MUNAWAR M., MUNAWAR I.F., MCCARTHY L.H. (1988). Seasonal succession of phytoplankton size assemblages and its ecological implications in the North American Great Lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 659-671.
- MURPHY L.S., HAUGEN E.M. (1985). The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 47-58.
- NAUWERCK A. (1963). Die Beziehungen zwischen zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symp. Bot. Upsalienses.*, 17(5): 1-163.
- OULAD ALI H. (1988). *Rôle et importance des Rotifères planctoniques dans un lac eutrophe, Le lac d'Aydat (France). Activités de broutage et efficacité d'assimilation*. Thèse Univ. Université, Blaise Pascal, 225 pp..
- PAERL H.W. (1978). Effectiveness of various counting methods in detecting viable phytoplankton. *N.Z.J.Mar. Freshwater Res.*, 12: 67-72.

- PAERL H.W., MACKENZIE L.A. (1977). A comparative study of the diurnal carbon fixation patterns of nanoplankton and net plankton. *Limnol., Oceanogr.*, 22: 732-738.
- PAVONI M. (1963). Die Bedeutung des Nanoplankton. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 25: 219-341.
- PLATT T., DENMAN K. (1977). Organization in the pelagic ecosystem. *Helgoländer Meeresunters.*, 30: 575-581.
- PETERS R.H. (1983). The ecological implications of body size. *Cambridge Univ. Press.*, Cambridge, 329 pp.
- POURRIOT R. (1982). Ecologie du plancton des eaux continentales. *Collection d'Ecologie n°16*, Masson ed. Paris, 198 pp.
- PRIDMORE R.D., HEWITT J.E. (1984). Chlorophyll *a* as an indicator of phytoplankton cell volume in 12 lakes, North Island, New-Zealand. *N. Z. J. Bot.*, 22(2): 295-301.
- RAI H. (1982). Primary production of various size fractions of natural phytoplankton communities in a north German lake. *Arch. Hydrobiol.*, 95(1-4): 395-412.
- RAI H. (1988). Activity of respiratory electron transport system (ETS) in different size particles as a measure of carbon losses from primary producers. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 503-504.
- REID F. M. H. (1983). Biomass estimation of components of the marine nanoplankton and phytoplankton by the Uthermölh settling technique. *J. Plankton Res.*, 5: 235-252.
- REIMANN B., SONDERGAARD M., SCHEIRUP H.H., CHRISTENSEN G., HANSEN J., NIELSEN B. (1982). Carbon metabolism during a spring diatom bloom in the eutrophic Lake Mossoe. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.*, 67(2): 145-185.
- REYNOLDS C.S. (1984). Phytoplankton periodicity: the interactions of forms, functions and environmental variability. *Freshwater Biol.*, 14: 111-142.
- ROSS P.E., DUTHIE H.C. (1981). Ultraplankton biomass, productivity and efficiency in Lac Matamec, a precambian shield lake. *J. Phycol.*, 17: 181-186.
- RYTHER J.H., MENZEL D.W., HULBERT E.M., LORENZEN C.J., CORWIN N. (1971). The production and utilization of organic matter in the Peru coastal current. *Inv. Pesq.*, 35: 43-60.
- SCHLESINGER D.A., MOLOT L.A., SHUTER B.J. (1981). Specific growth rates of freshwater algae in relation to cell size and light intensity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1052-1058.
- SCOR-UNESCO (1966). Determination of phytoplankton pigments in sea water. *Scor-Unesco.*, 69 pp.
- SHUTER B.J. (1978). Size dependence of phosphorus and nitrogen subsistence quotas in unicellular organisms. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 1248-1255.
- SICKO-GOARD L., STROEMER E.F. (1984). The need for uniform terminology concerning phytoplankton cell size fractions and examples of picoplankton from the Laurentien Great Lakes. *J. Great Lakes Res.*, 10: 90-93.
- SIEBURTH M., SMETACEK V., LENZ J. (1978). Pelagic ecosystem structure: heterotrophic components of the plankton and their relationship to plankton size-fractions. *Limnol. Oceanogr.*, 23: 1256-1263.
- SINCLAIR M.E., KEIGHAN E., JONES J. (1979). ATP as a measure of living phytoplankton carbon in estuaries. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 36: 180-186.
- SMAYDA T.J. (1970). The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Am. Rev.*, 8: 353-414.
- SMITH R.E.H., KALFF J. (1982). Size-dependent phosphorus uptake and cell quota in phytoplankton. *J. Phycol.*, 18: 275-284.
- SMITH R.E.H., KALFF J. (1983). Competition for phosphorus among co-occurring freshwater phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 448-464.
- STEELE J.H., FROST B.W. (1977). The structure of plankton communities. *Philos. Trans. R. Soc. Lond.*, B 280: 485-534.
- SPODNIIEWSKA I. (1978). Phytoplankton as the indicator of lake eutrophication. I. Summer situation in 34 Masurian lakes in 1973. *Ekol. Pol.*, 26: 53-70.
- SPODNIIEWSKA I. (1979). Phytoplankton as the indicator of lake eutrophication. II. Summer situation of 25 Masurian lakes in 1976. *Ekol. Pol.*, 27: 481-496.
- SPODNIIEWSKA I. (1983). Ecological characteristics of lakes in North-Eastern Poland versus their trophic gradient. VI. The phytoplankton of 43 lakes. *Ekol. Pol.*, 31(2): 353-382.

- SPRUELS G., MUNAWAR M. (1986). Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size, and perturbation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 1789-1794.
- STEEMANN-NIELSEN E. (1952). The use of radio-active carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Explor. Mer.*, 18: 117-140.
- STOCKNER, J.G., ANTIA N.J. (1986). Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems : a multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43: 2472-2503.
- STRATHMANN R.R. (1967). Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume of plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, 12(3): 411-418.
- STRICKLAND J.H. (1960). Measuring the production of marine phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Board Can.*, 122, 172 pp..
- TAGUCHI S. (1976). Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms. *J. Physiol.*, 12: 185-189.
- TAKAHASHI M. BIENFANG P.K. (1983). Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters. *Mar. Biol.*, 76: 203-211.
- TAKAMURA N., IWAKUMA T., MASAYUKI Y. (1986). Photosynthesis of size-fractionated phytoplankton population in hypertrophic lake Kasumigaura. *Japan. Arch. Hydrobiol.*, 118, 235-257.
- UTHERMOHL H. (1958). Zur Vervollkommnung der quantitative phytoplankton-Methodik. *Mitt. Intern. Ver. Limnol.*, 9: 1-38.
- WATSON S., KALFF J. (1981). Relationships between nanoplankton and lake trophic status. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 960-967.