

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

**II. ROLE DES NUTRIMENTS :
ASSIMILATION ET STOCKAGE INTRACELLULAIRE**

par A. DAUTA¹

Huit algues du phytoplancton d'eau douce ont été étudiées en culture (6 Chlorophycées, 1 Diatomée, 1 Cyanophycée). Les vitesses d'assimilation de l'azote (NNO₃), du phosphore (PPO₄) et de la silice ont été mesurées en batch par des expériences de perturbation. Les vitesses maximales d'assimilation et les Ks correspondants sont exprimés en fonction de la température. Les réserves intracellulaires (quota maximal et quota minimal) ont été déterminées pour les huit espèces. L'utilisation des paramètres ainsi déterminés permet une bonne prédiction des vitesses d'assimilation.

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

**II. Role of nutrients :
assimilation and intracellular storage.**

Eight algal species from the freshwater phytoplankton have been studied in culture (6 Chlorophyceae, 1 Diatom, 1 Cyanophyceae). The rates of assimilation of nitrogen (NNO₃), phosphorus (PPO₄) and silica have been measured in a batch by the techniques of perturbation. Maximum rates of assimilation and their corresponding Ks were expressed as a function of temperature. Intracellular reserves (maximum quota and minimum quota) have been determined for the eight species. A good prediction of assimilation rate could be made by using the parameters estimated from the experiments.

1. — INTRODUCTION

La littérature offre de multiples exemples de limitation de la croissance des algues par les éléments nutritifs. Le phosphore, l'azote et la silice pour les diatomées peuvent être considérés comme les trois facteurs essentiels.

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 ».

REMERCIEMENTS. — Nous remercions M^{lle} Mur qui a effectué les analyses chimiques.

Lorsqu'une population n'est pas limitée en éléments nutritifs, sa croissance dépend uniquement des propriétés intrinsèques des cellules et tend vers un taux de croissance optimal pour les conditions de température et d'éclairement. Si les conditions nutritives s'écartent de l'optimum, la croissance de la population est déterminée par l'élément nutritif, qui en liaison avec les besoins de l'organisme, est le moins abondant dans le milieu (Loi du minimum). L'équation de Monod (1949) a longtemps été utilisée pour décrire la relation liant la croissance (μ) à la concentration de l'élément nutritif limitant (S), par une fonction hyperbolique :

$$\mu = \mu_m * S / (S + K_S)$$

Cependant, cette expression ne permet pas de rendre compte du phénomène de consommation de luxe, connu depuis fort longtemps (Ketchum 1939). En 1969, Droop propose une formulation tenant compte de ce phénomène de stockage intracellulaire des éléments nutritifs qu'il développera dans des travaux ultérieurs (Droop 1973, 1974, 1975). La croissance y apparaît comme une fonction des réserves cellulaires en nutriments. Signalons cependant que Caperon (1967, 1968) avait implicitement décrit cette situation en distinguant deux étapes dans l'assimilation, de même que Fuhs (1969 b) qui aboutissait à l'expression :

$\mu = \mu_m * (1 - \exp(-0,693 * (a/a_0 - 1)))$, reliant le taux de croissance aux quotas cellulaires a et a_0 .

Cette notion de stock est alors également utilisée pour décrire les vitesses d'assimilation : pour une même concentration en nutriment, les algues carencées assimilent plus rapidement. La croissance des algues en fonction d'un seul élément nutritif S est alors décrite par le système d'équation suivant :

$$\mu = \mu_m (T, I) * (Q - Q_0) / (Q_m - Q_0) \quad (1)$$

$$V = V_m (T) * S * (Q_m - Q) / [(S + K_s) * (Q_m - Q)] \quad (2)$$

$$dQ/dt = V - \mu * Q$$

avec μ : taux de croissance, I : Lumière, T : Température, μ_m : taux optimal de croissance lié à T et I, S : concentration externe en substrat, K_s : constante de demi-saturation, Q : Quota cellulaire à l'instant t, Q_m : Quota maximal, Q_0 : Quota minimal.

Ce type de formulation, repris par la quasi totalité des auteurs à partir de 1972, Caperon et Meyer (1972), Grenney et al. (1973), Rhee (1973, 1974), Droop (1973, 1974) Lehman et al. (1975), Cloern (1976), Tilman et Kilham (1976), Nyholm (1977 a, 1977 b), Swartzman et Bentley (1979), permet de découpler l'assimilation de la croissance.

L'acquisition de données utilisables en modélisation et relatives à la croissance des algues, a conduit dans une première étape à étudier les paramètres de croissance liés à la lumière et à la température pour

huit espèces d'algues du phytoplancton d'eau douce (Dauta 1982). Cet article présente les résultats des expériences relatives aux cinétiques d'assimilation et aux capacités de stockage des nutriments.

2. — MATERIEL ET METHODES

2.1. Espèces étudiées

Les espèces étudiées appartiennent au phytoplancton d'eau douce.

— Chlorophycées : *Scenedesmus crassus*, *Coelastrum microsporum*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Scenedesmus quadricauda*, *Pediastrum boryanum* et *Monoraphidium minutum*.

— Diatomée : *Fragillaria bidens*.

— Cyanophycée : *Anabaena cylindrica*.

Pour ces huit espèces, les variations morphologiques des cellules et l'étude du taux de croissance en fonction de la lumière et de la température ont été décrites dans un article antérieur (Dauta 1982).

2.2. Conditions de carences

Les nutriments considérés sont l'azote N—NO₃, apporté sous forme de KNO₃, le phosphore P—PO₄, apporté sous forme de K₂HPO₄ et la silice apportée sous forme de SiO₂Na₂O₅H₂O.

Des cultures en phase exponentielle sont placées dans un milieu riche en nutriments (1 mmole NO₃, 1 mmole SiO₂, 70 μmoles PO₄/l) durant 6 à 8 heures, et dans des conditions optimales de température et de lumière : durant cette étape, il est supposé que les cellules constituent des réserves proches de la limite supérieure (Q_m). Récupérées par filtration douce, et abondamment lavées avec un milieu de culture dépourvu du nutriment à étudier, les cultures sont remises dans un milieu neuf où les autres nutriments sont fournis en excès. La densité des cultures, suivie quotidiennement permet de déterminer l'arrêt de la croissance : on admet alors que cet arrêt correspond à l'instant où les réserves cellulaires tendent vers le minimum (Q₀).

2.3. Mesures des vitesses de consommation

Le préconditionnement des algues par un carence présente un double intérêt :

— le quota cellulaire minimal est ramené à sa valeur minimale (Q₀) qui peut être facilement déterminée

— selon l'équation (2), lorsque $Q = Q_0$, la vitesse d'assimilation tend vers la vitesse maximale V_m.

Les cultures privées de nutriments sont cultivées sous un cycle lumière : obscurité égal à 15/9. Lorsque la croissance cesse, les algues sont remises en suspension dans du milieu neuf et réparties dans des flacons placés selon des combinaisons de température-lumière durant 24 heures. Dans le cas de l'azote, les algues reçoivent un très faible apport ($1 \mu\text{mole}$ de $\text{NNO}_3/1$) : cet ajout a pour but de revitaliser la culture carencée et de régénérer l'activité de la nitrate réductase. Ce détail technique s'inspire des observations et du protocole donné par Carpenter et Guillard (1970). En effet, si le milieu ne doit plus contenir de nitrates, il est nécessaire que les cellules présentent encore une activité enzymatique intacte, la production de nitrate-réductase étant induite par la présence de nitrates : si les algues ne sont pas carencées, ou au contraire si la carence est trop poussée, la vitesse d'assimilation n'est plus linéaire. Ainsi Eppley et Coastworth (1968) ont montré qu'après une période de carence en nitrates, plusieurs heures sont nécessaires pour que le taux d'enzyme par cellules s'accroisse significativement. Après cette adaptation aux nouvelles conditions climatiques, des doses croissantes du nutriment étudié sont ajoutés et l'assimilation de ce nutriment est suivie dans le temps. Pour chaque expérience, le nombre de cellules par unité de volume est estimé par une mesure de densité optique étalonnée à partir de comptages.

Dans ce type d'expériences, dites de perturbation, le temps d'incubation est d'une extrême importance, et doit être choisi le plus court possible : en effet, la méthode donne une valeur moyenne sur le temps d'incubation considéré, ignorant à la fois la reconstitution des stocks internes et la baisse en nutriment externe durant cette même période. Des études préliminaires (Brunel et Guerri, 1980) montrent qu'une incubation de 0,25 heure permet d'approcher les vitesses maximales d'assimilation : au-delà de cette durée, et pour de faibles concentrations externes, les vitesses déduites des mesures sont nettement minorées. Afin d'améliorer la précision, il est également possible de jouer sur la densité de cellules des cultures utilisées.

Les dosages des nitrates et du SiO_2 sont effectués sur les filtrats, les premiers par la méthode au salicylate de sodium modifié de Rodier (1978), le second par la méthode HACH. Les mesures d'assimilation de phosphore ont été réalisées à l'aide de $\text{NaH}_2 \text{ }^{32}\text{PO}_4$ rajouté au phosphore inerte. Après la période d'incubation, une fraction de la culture filtrée sur membrane en acétate de cellulose est mesurée par comptage des désintégrations en scintillation liquide (les valeurs sont ensuite corrigées pour tenir compte de l'adsorption de phosphore sur le filtre).

Les vitesses maximales et des constantes de demi-saturation (K_s)

ont été calculées après linéarisation de l'équation de Michaelis Menten :

$$S/V = (1/V_m) * S + (K/V_m)$$

Les vitesses maximales d'assimilation de phosphore, azote et silice ont été déterminées avec une précision de l'ordre de 8 %, 15 % et 16 %, respectivement. L'incertitude sur les Ks correspondants est de 16 %, 25 % et 26 %.

2.4. Estimation des quotas

La détermination des quotas cellulaires est réalisée selon le protocole décrit par Dauta et al. (1982). Des algues, en provenance d'une culture en phase exponentielle dans un milieu riche en nutriments, sont récupérées par filtration, rincées et placées dans un milieu exempt du nutriment étudié (t_0). L'évolution de cette culture en batch est suivie : lorsque le taux de croissance devient nul (t_1), une quantité connue de nutriment est rajoutée à la culture dont la croissance reprend et s'arrête de nouveau à t_2 . Si l'on exprime par A_0 , A_1 et A_2 , respectivement le nombre de cellules à t_0 , t_1 et t_2 , et par S la quantité de nutriment rajoutée, les stades successifs de l'expérience sont décrits par les relations :

$$A_0 * Q_m = A_1 * Q_0 \text{ et } (A_1 * Q_0) + S = A_2 * Q_0$$

Il vient: $Q_0 = S/(A_2 - A_1)$ et $Q_m = Q_0 * A_1/A_0$

Cette méthode relativement simple et basée sur l'annulation du taux de croissance lorsque le quota minimal (Q_0) est atteint, donne des résultats reproductibles (Dauta et al. 1982). Les résultats obtenus diffèrent nettement des évaluations de quotas obtenues par des mesures globales de phosphore total, mais présentent l'avantage de correspondre exactement à la définition de stock employée en modélisation : c'est-à-dire que par rapport à une cellule, elle indique la quantité de phosphore stockée (Q_m), et le nombre de cellules filles qui seront produites sur ce stock avant que le taux de croissance ne s'annule (pour $Q = Q_0$).

Parallèlement à l'estimation des stocks cellulaires en nutriments, l'évolution du quota en chlorophylle a été suivie sur des cultures privées des nutriments azote ou phosphore. L'extraction des pigments a été réalisée avec de l'éthanol bouillant, les équations données par Marker et al. (1980) ont été utilisées par le calcul des teneurs en pigments.

3. — RESULTATS

3.1. Assimilation

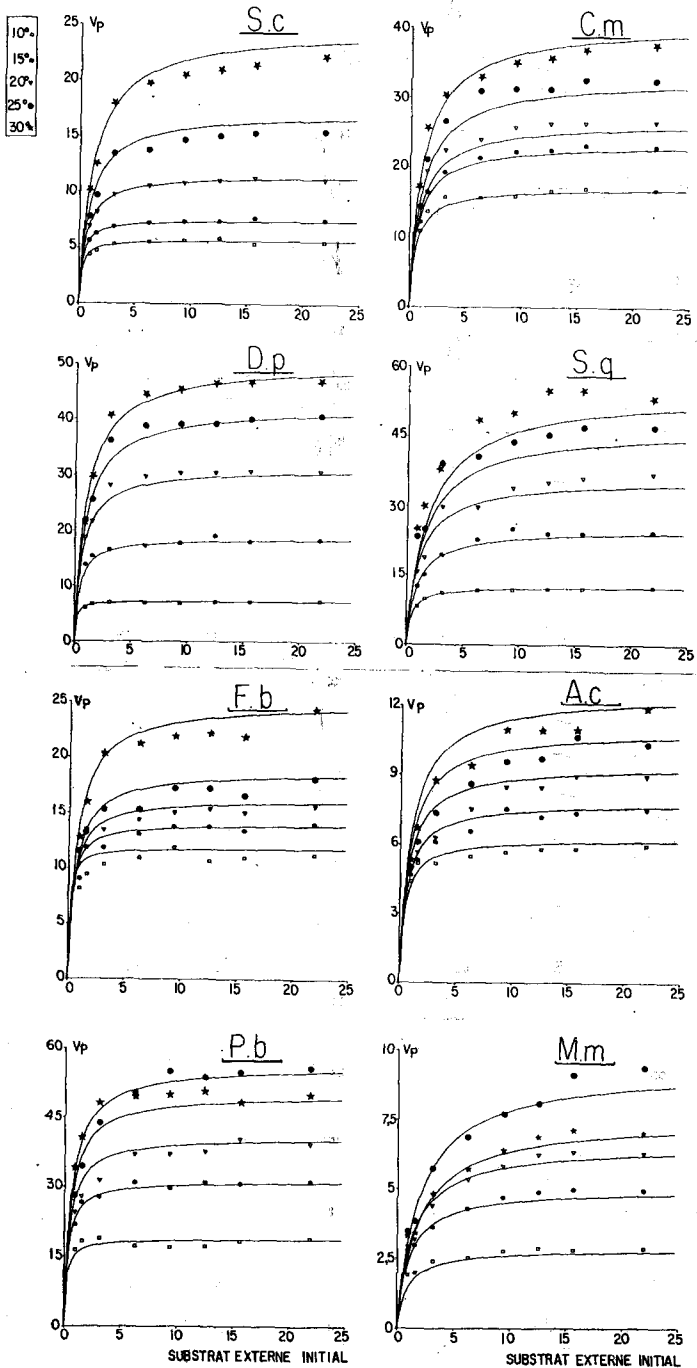
3.1.1. ASSIMILATION DE L'AZOTE ET DU PHOSPHORE

Les mesures d'assimilation par la méthode des perturbations ont été réalisées dans une gamme de concentrations externes comprises entre 1 et 22 $\mu\text{g-at P/litre}$ pour le phosphore et 5 à 85 $\mu\text{g-at N/litre}$ pour l'azote. Ces mesures ont été répétées pour les températures suivantes : 10, 15, 20, 25, 30 °C.

Les figures 1 et 2 représentent les vitesses d'assimilation du phosphore et de l'azote en fonction de la concentration externe initiale et de la température, pour les huit espèces étudiées. Pour chaque élément considéré, les autres nutriments étaient apportés en excès de façon à ne pas provoquer une autre limitation (Dugdale 1967). Les consommations d'azote et de phosphore mesurées sont ramenées à une vitesse d'assimilation exprimée par 10^9 cellules et par heure. Pour chaque température, une linéarisation de l'équation de Michaelis-Menten appliquée à l'ensemble des points permet d'estimer les vitesses maximales d'assimilation $V_{mP}(T)$, $V_{mN}(T)$ liées à la température (T) de l'expérience et les constantes de demi-saturation associées $K_{sP}(T)$ et $K_{sN}(T)$. Il faut noter que dans tous les cas, une cinétique d'assimilation de type Michaelis-Menten s'adapte bien aux données. Le report de ces deux paramètres par rapport à la température (fig. 4 pour le phosphore et l'azote) permet de les définir comme des fonctions de la température, selon une équation empirique du type polynôme ajustée par la méthode des moindres carrés. Le tableau I indique la valeur des constantes employées pour évaluer les paramètres $V_{mP}(T)$ et $K_{sP}(T)$, et $V_{mN}(T)$ et $K_{sN}(T)$ en fonction de T.

Deux espèces, *Coelastrum* et *Scenedesmus quadricauda*, n'ont pas consommé de nitrates à 10 °C. Pour le reste, il apparaît que les vitesses d'assimilation sont nettement corrélées avec la température, et on peut considérer que dans l'intervalle 10-25 °C, les vitesses maximales d'assimilation varient linéairement avec la température. Les constantes de demi-saturation (K_{sN} et K_{sP}) montrent une évolution analogue.

FIG. 1. — Assimilation du phosphore. Vitesse d'assimilation en fonction du substrat externe initial et de la température. Vitesses en $\mu\text{g-at P}/10^9$ Cellules/heure, Substrat en $\mu\text{g-at P/litre}$. — (Sc) : *Scenedesmus crassus*; (Cm) : *Coelastrum microsporium*; (Dp) : *Dictyosphaerium pulchellum*; (Sq) : *Scenedesmus quadricauda*; (Fb) : *Fragillaria bidens*; (Ac) : *Anabaena cylindrica*; (Pb) : *Pediastrum boryanum*; (Mm) : *Monoraphidium minutum*.



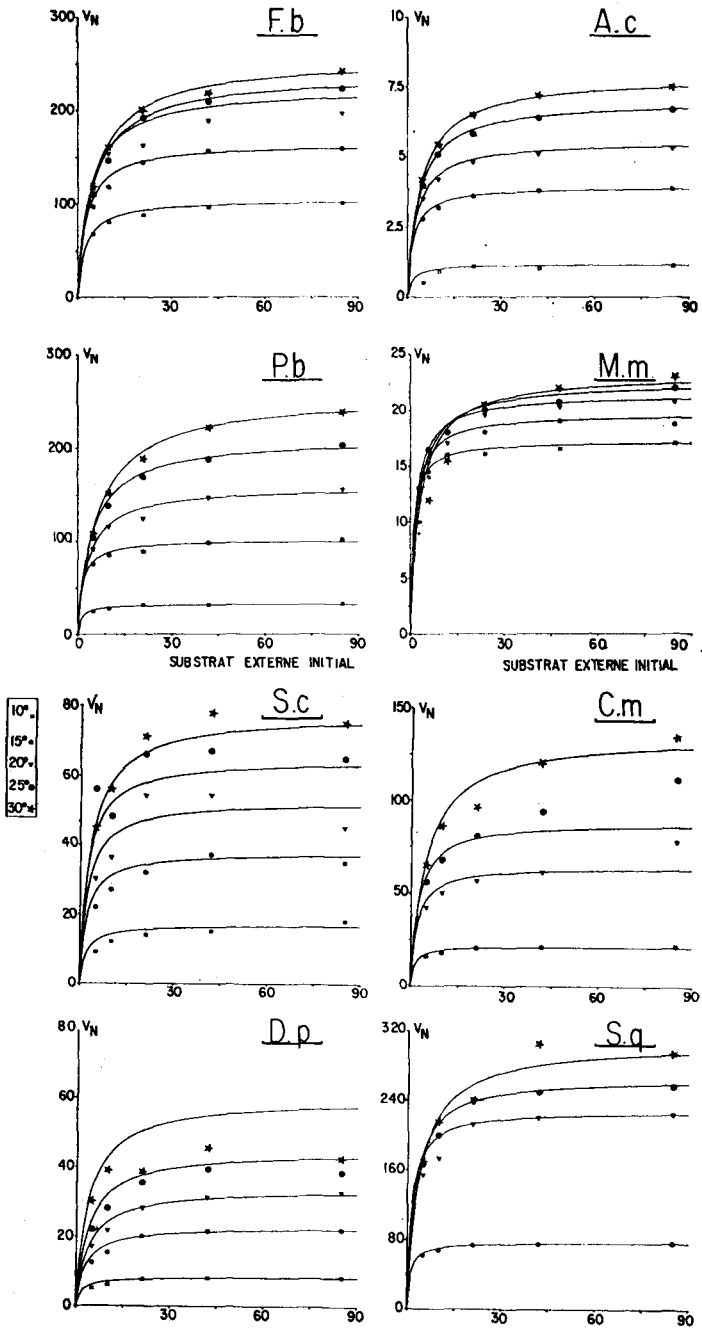


FIG. 2. — Assimilation de l'azote. Vitesse d'assimilation en fonction du substrat externe initial et de la température. Vitesses en $\mu\text{g-at N}/10^9$ Cellules/heure, Substrat en $\mu\text{g-at N}/\text{litre}$.

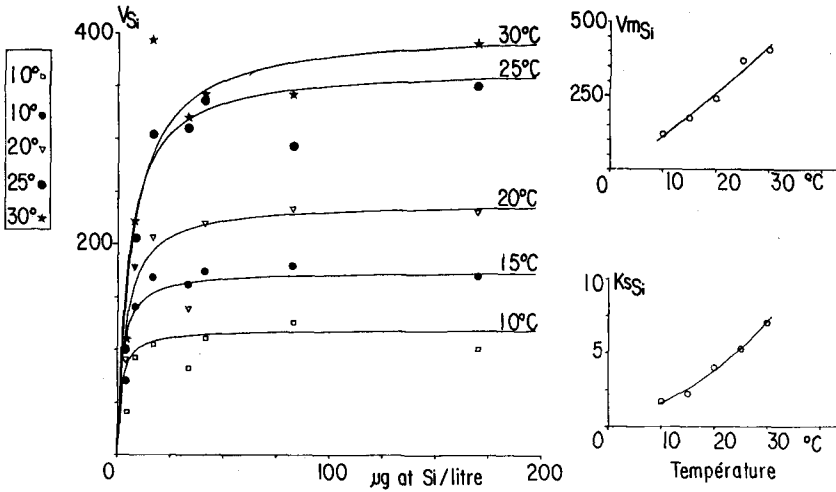


FIG. 3. — Assimilation de la Silice. Vitesse d'assimilation en fonction du substrat externe initial et de la température. Variation de la vitesse maximale d'assimilation en fonction de la température. Vitesses en $\mu\text{g-at Si}/10^9$ Cellules/heure, Substrat en $\mu\text{g-at Si/litre}$.

Les vitesses mesurées varient dans une plage assez large : par exemple, à 20°C , de 9 (*Anabaena*) à 512 (*Pediastrum*) $\mu\text{g-at N}/10^9$ Cell/H, et de 7 (*Monoraphidium*) à 50 (*Pediastrum*) $\mu\text{g-at P}/10^9$ Cell/H, tandis que les valeurs de $K_{\text{S P}}$ et $K_{\text{S N}}$ varient respectivement de 0,2 à 2 et de 1 à 7,5 pour l'ensemble des espèces et dans la plage de températures considérées. La prise en compte de l'ensemble des résultats montre qu'aux plus fortes vitesses d'assimilation correspondent les espèces possédant les plus forts biovolumes cellulaires.

3.1.2. VITESSE D'ASSIMILATION DE LA SILICE

L'assimilation de la silice par *Fragillaria* a été étudiée sur l'intervalle de température $10\text{-}30^\circ\text{C}$ et pour des concentrations initiales comprises entre 10 et 150 $\mu\text{g-at Si/litre}$. Comme pour l'azote et le phosphore, la vitesse maximale initiale $V_{\text{mSi}}(T)$ et la constante de demi-saturation associée $K_{\text{S Si}}(T)$ sont sous la dépendance de la température, et augmentent avec celle-ci (fig. 3). Dans la plage de température $10\text{-}30^\circ\text{C}$, $V_{\text{mSi}}(T)$ et $K_{\text{S Si}}(T)$ varient respectivement de 110 à 410 $\mu\text{g-at Si}/10^9$ Cell/H et de 1,5 à 7 $\mu\text{g-at Si/litre}$. Les variations de ces deux paramètres sont également définies comme des fonctions de la température (T) par l'intermédiaire d'un polynôme ajusté (constantes employées reportées Tableau I).

TABLEAU I. — Assimilation de l'Azote, du Phosphore et de la Silice. — Valeurs des paramètres décrivant pour chaque espèce l'évolution en fonction de la température de VmN, KsN, VmP, KsP, et VmSi, KsSi. Vitesses exprimées en $\mu\text{g-at}/10^9$ Cellules/heure, Ks en $\mu\text{g-at}/\text{litre}$.

Espèces Paramètres	Scen. c.	Coel. m.	Dict. p.	Scen. q.	Frag. b.	Anab. c.	Pedi. b.	Mono. m.
VmP (T)	A	0,0369	0,0178	- 0,0258	- 0,0267	0,0241	0,0312	-0,0194
	B	- 0,5248	0,4107	3,2169	3,1964	0,3455	1,3437	1,0523
	C	7,1875	11,8750	-22,8125	- 16,8750	13,25	3,1250	2,6262
KsP (T)	D	0,0014	- 0,0004	- 0,0013	0,0005	0	- 0,0010	-0,0006
	E	- 0,0040	0,0459	0,0967	0,0639	0,0312	0,0279	0,0806
	F	0,1602	0,2125	- 0,6182	- 0,3375	- 0,1562	0,2062	- 0,2962
	G	- 0,0516	0,0910	0,0054	- 0,5305	- 0,3674	-0,0114	- 0,1444
VmN (T)	H	5,0237	3,1580	2,2812	37,3489	22,1942	0,7879	16,9287
	I	-27,2800	-41,7100	-14,0820	-332,0200	-81,8819	-5,4910	-121,86
	J	0,0037	0,0065	- 0,0077	0,0042	0,0007	0,0017	0,0068
KsN (T)	K	- 0,0825	- 0,0300	0,4185	0,0185	0,1364	0,0774	0,0023
	L	2,5200	- 0,0800	- 1,4400	- 0,5000	0,9000	0,4600	0,0054
VmSi (T)	M					0,0704		
	N					12,4479		
	O					-19,6000		
KsSi (T)	P					0,0057		
	Q					0,0412		
	R					0,6500		

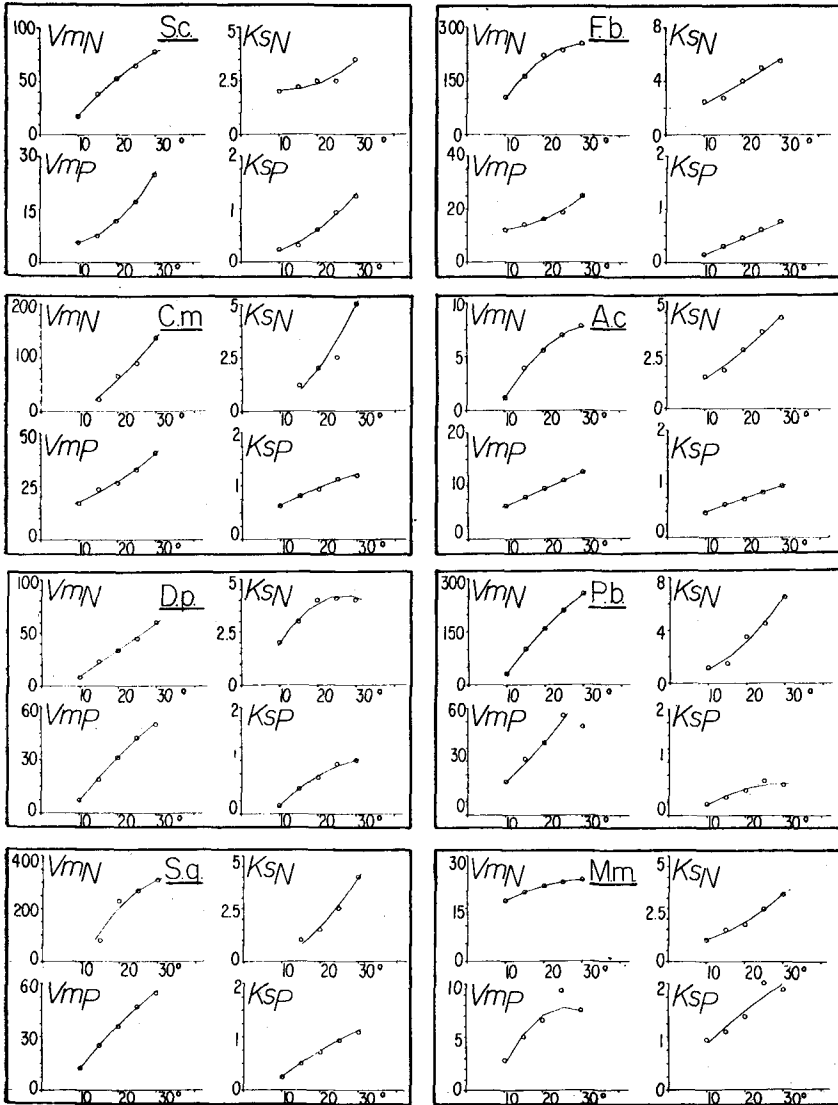


FIG. 4. — Vitesses maximales d'assimilation de l'azote (et de KsN) et du phosphore (et de KsP). Variation en fonction de la température. Vitesses en $\mu\text{E}\cdot\text{at}/10^9$ Cellules/heure, Ks en $\mu\text{g}\cdot\text{at}/\text{litre}$.

3.2. Stockage intracellulaire

La figure 6 décrit l'évolution d'une culture de *Coelastrum* utilisée pour la détermination des stocks internes en azote et phosphore. Il a été établi (Dauta et al., 1982) que l'intensité lumineuse et la tempé-

rature qui agissent sur le taux de croissance des cultures, et par suite sur l'étalement des courbes dans le temps, n'influencent pas les valeurs de Q_0 et Q_m ainsi déterminées. Le Tableau II reporte les valeurs mesurées pour les huit espèces. On peut noter que le rapport Q_{mP}/Q_{oP} est du même ordre (= 6) pour la plupart des espèces, sauf pour *Monoraphidium* (= 17), tandis que Q_{mN}/Q_{oN} paraît plus variable (1,42 pour *Pediastrum* à 3,3 pour *Fragillaria*). D'une manière générale les stocks cellulaires augmentent avec le biovolume des cellules. Cette relation a servi à estimer les valeurs des quotas en azote d'*Anabaena*, pour laquelle la méthode employée n'apporte aucun résultat : en effet, une culture d'*Anabaena* privée de nitrates est capable de poursuivre sa croissance au même taux aux dépens de l'azote élémentaire. Toutefois, une légère baisse passagère du taux de croissance intervient généralement pendant les 24 heures qui suivent la suppression de l'alimentation en nitrates, ce qui semble indiquer que l'algue n'est pas immédiatement capable de fixer l'azote atmosphérique.

TABLEAU II. — Réserves internes cellulaires : Quota minimal et Quota maximal. Valeurs mesurées pour l'Azote (Q_{oN} et Q_{mN}), pour le phosphore (Q_{oP} , Q_{mP}) et la Silice (Q_{oSi} , Q_{mSi}). Quotas exprimés en $\mu\text{g-at}/10^9$ Cellules. LC : Limites de confiance 0,05.

Espèce	AZOTE			PHOSPHORE			
	Q_{oN} LC	Q_{mN}/Q_{oN}	Q_{mN}	Q_{oP} LC	Q_{mP}/Q_{oP}	Q_{mP}	Q_{mP}
<i>Scenedesmus crassus</i>	120 \pm 30	3,28 \pm 1,20	393	1,24 \pm 0,3	6,72 \pm 0,3	8,33	
<i>Coelastrum microsporum</i>	81 \pm 20	2,43 \pm 0,80	196	1,90 \pm 1,0	6,12 \pm 1,25	11,63	
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	84 \pm 6	1,50 \pm 0,21	126	0,87 \pm 0,5	6,97 \pm 2,85	6,06	
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	170 \pm 25	2,24 \pm 0,20	378	7,33 \pm 2,0	5,65 \pm 1,2	41,41	
<i>Fragillaria bidens</i>	161 \pm 25	3,30 \pm 1,45	531	12,00 \pm 7,0	5,55 \pm 1,5	67,80	
<i>Anabaena cylindrica</i>	57 (estimé)	2,31 (estimé)	132	0,54 \pm 0,3	5,90 \pm 0,4	3,18	
<i>Pediastrum boryanum</i>	180 \pm 30	1,42 \pm 0,20	260	7,56 \pm 3,0	6,20 \pm 2,0	46,87	
<i>Monoraphidium minutum</i>	40 \pm 19	2,33 \pm 1,00	93	1,73 \pm 1,0	17,70 \pm 5,0	30,62	
<i>Fragillaria bidens</i>	$Q_{oSi} = 300 + 80$	$Q_{mSi}/Q_{oSi} = 2,2 + 0,5$		$Q_{mSi} = 657$			

Dans le cas de *Fragillaria*, le rapport Q_m/Q_0 prévoit que le stock de silice d'une cellule peut doubler. En fait, pour être exacte cette valeur de stock maximal devrait subir une correction : en effet, lors d'une carence en silice, la taille des frustules varie progressivement jusqu'à une valeur inférieure de 20 % à la taille normale. Cette variation des frustules est intégrée lors de la mesure, et majore ainsi la valeur du quota maximal.

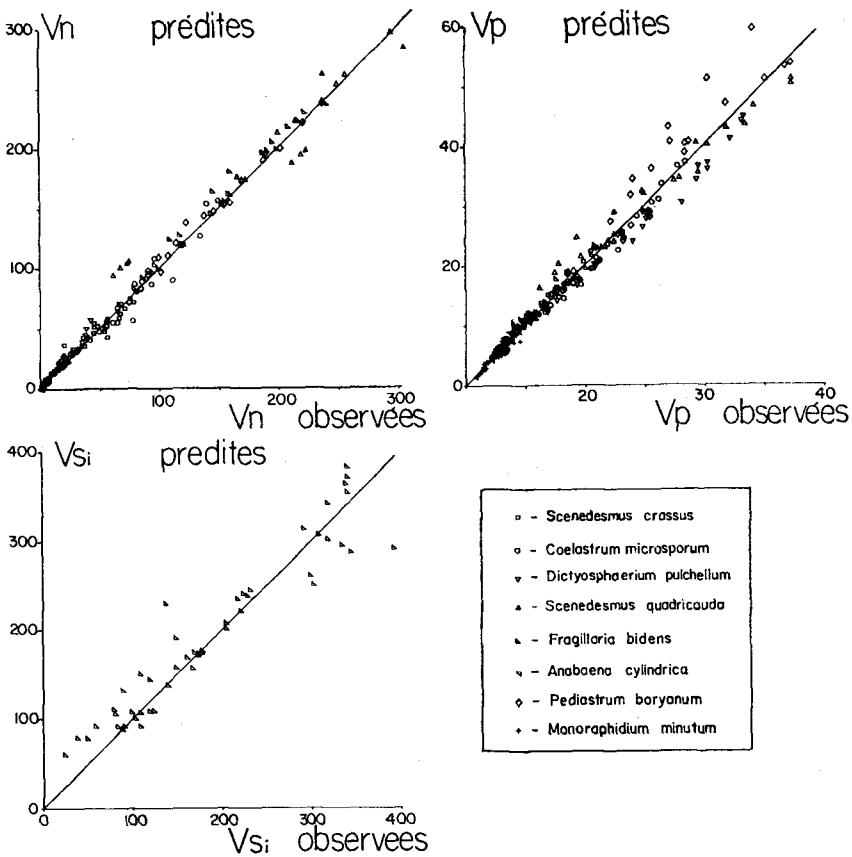


FIG. 5. — Comparaison entre vitesses d'assimilation prédites et observées. Cas de l'Azote, du Phosphore et de la Silice. Vitesses exprimées en $\mu\text{g-at}$ assimilé/ 10^9 Cellules/heure.

Le protocole de la méthode de détermination des quotas est basé sur l'estimation du nombre de cellules. Or, cette relation peut parfois être impossible à établir : c'est le cas de certaines espèces qui réagissent à une carence en adhérant aux parois du flacon, ou dont les cellules s'agglomèrent, forment des floccs et sédimentent. Ce comportement se produit en particulier avec *Monoraphidium*. Dans ce cas, une première relation nombre de cellules/poids sec est établie, et pour chaque étape du suivi de la population, le poids sec de la récolte est mesuré. La relation — nombre de cellules/poids sec — étant relativement stable, il a été établi que cette variante peut être utilisée à la place, ou en complément, de la première méthode décrite.

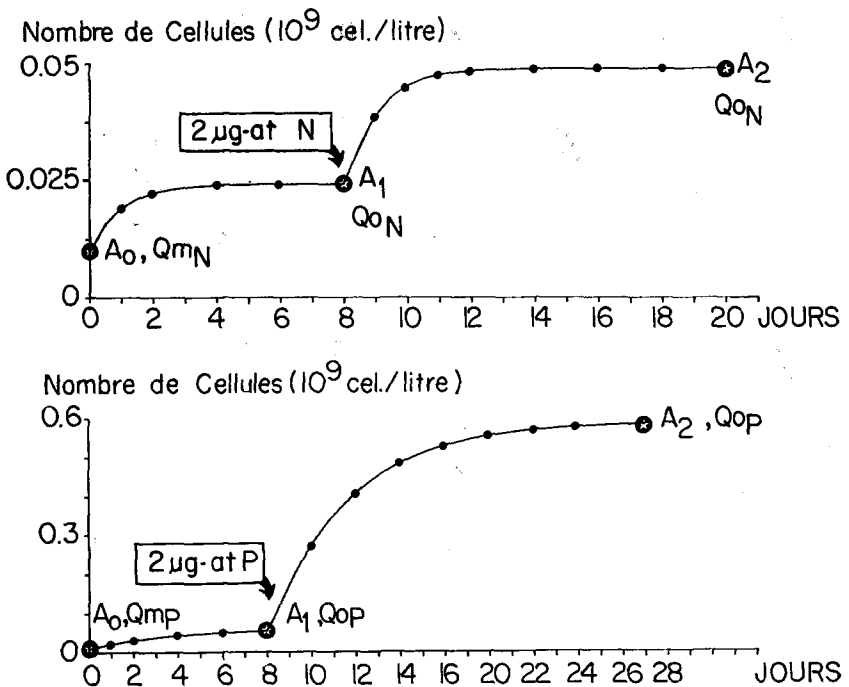


FIG. 6. — Estimation des quotas internes en nutriments. Evaluation de Q_{mN} , Q_{oN} , Q_{mP} et Q_{oP} dans le cas d'une culture de *Coelastrum microsporum*.

3.3. Carences et quota en chlorophylle

Des mesures de chlorophylle ont été effectuées périodiquement sur les cellules, à partir du moment où la culture en phase exponentielle est brutalement privée d'un nutriment et pendant les jours suivants jusqu'à ce que le taux de croissance s'annule. Un exemple est donné (fig. 7) pour *Coelastrum microsporum*. La carence en azote produit un effet beaucoup plus intense que celle en phosphore : dans le premier cas, la teneur en chlorophylle passe de 300 à 20 μg pour 10^9 Cellules, alors que la privation de phosphore correspond à une baisse dans un rapport de 3 seulement. Cette sensibilité aux carences est variable selon les espèces, mais excepté pour *Anabaena* pour laquelle la privation de nitrates n'entraîne pas de changement perceptible, la carence en azote provoque une forte diminution de la quantité de chlorophylle par cellule. En pratique, cela se traduit par des cultures dont la couleur passe d'un vert franc (pour des Chlorophycées en bonne santé) à une teinte jaunâtre. Brunel et Guerri (1980) avaient montré que la régénération de la chlorophylle s'effectuait en 24 heures, dans une culture de *Scenedesmus crassus* carencée en azote et qui recevait un ajout important de ce nutriment.

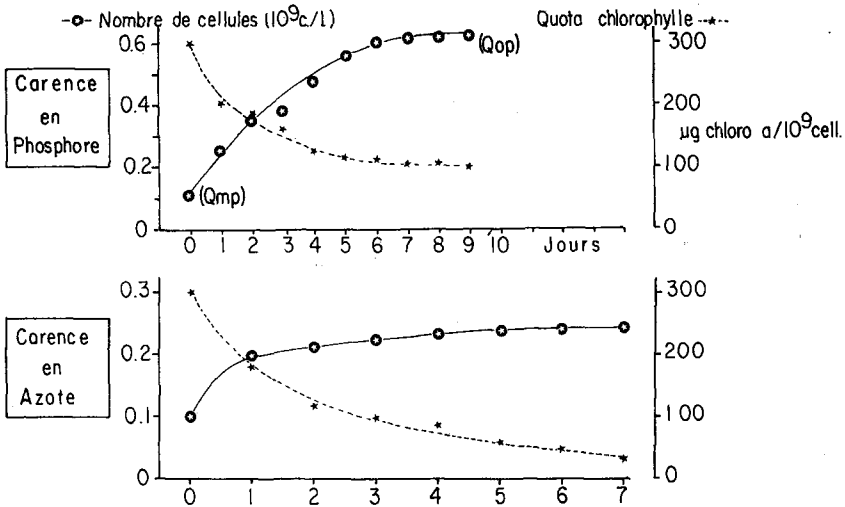


FIG. 7. — Variation du quota en chlorophylle d'une population carencée. Exemple pour *Coelastrum microsporum*, carence en azote et carence en phosphore.

TABLEAU III. — Variation du quota cellulaire en chlorophylle (μg de chlorophylle $\text{a}/10^9$ cellules). Comparaison entre le quota de cellules non carencées et le cas de carences en Azote ou Phosphore.

Espèces	Cellules non carencées QmChl+	Carence en Azote QoChl.N	Carence en Phosphore QoChl.P
<i>Scenedesmus crassus</i>	430	30	70
<i>Coelastrum microsporum</i>	300	20	100
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	500	30	80
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	950	180	190
<i>Fragillaria bidens</i>	900	85	265
<i>Anabaena cylindrica</i>	120	pas de réduction	43
<i>Pediastrum boryanum</i>	1 120	100	300
<i>Monoraphidium minutum</i>	114	20	43

3.4. Modélisation des vitesses d'assimilation

La résolution de l'équation 2 permet de prédire, à partir des constantes mesurées (Tableaux I et II), les vitesses d'assimilation des nitrates, des phosphates et de la silice en fonction de leur concentration dans le milieu et de la température. La comparaison des valeurs observées et simulées ne constituent pas une validation du modèle utilisé, mais sa vérification (Chahuneau et al. 1980). La correspondance satisfaisante obtenue entre les valeurs prédites par le modèle et les mesures (fig. 5) montre que les paramètres utilisés n'exigent pas de calibrations majeures, et que le système d'équations et de constantes

proposé restitue assez convenablement les phénomènes biologiques étudiés.

4. — DISCUSSION

Le tableau IV rassemble les données de la littérature relatives à l'assimilation et au stockage des nutriments chez les algues marines ou d'eau douce. Ce tableau est loin d'être exhaustif, d'autant que seules les mesures exprimées en unités comparables (vitesses d'assimilation et quotas exprimés par rapport à un nombre de cellules) ont été reportées. Par exemple, de nombreuses valeurs de K_s ont été délaissées car elles se rapportaient au taux de croissance. Tous les résultats collectés ont été ramenés aux mêmes unités : vitesses et concentrations en μM , et exprimées par rapport à 10^9 Cellules. Pour des raisons de présentation, certaines valeurs ont été arrondies. A la fin du tableau, sont rappelés les résultats obtenus dans cette étude.

L'observation de ce tableau souligne le caractère extrêmement fractionnaire des données disponibles. Deux raisons peuvent expliquer cette situation :

— le développement relativement récent des recherches sur les cinétiques d'assimilation des éléments nutritifs, lié à celui des modèles de dynamique de population d'algues ;

— le manque de coordination entre les travaux de laboratoire et de terrain ; il en résulte que les mesures effectuées sur des cultures d'algues sont basées sur des techniques (et exprimées en unités) difficilement transposables au terrain.

De nombreuses observations (Gardiner 1941, Prowse et Talling 1958, Schelske 1971, Moed 1973, Dauta 1975) montrent qu'un fort développement de diatomées peut abaisser notablement la teneur en silice des eaux, et il est raisonnable de penser que cet élément peut parfois limiter la croissance des diatomées dans le milieu naturel. L'utilisation de la silice par les diatomées a fait l'objet d'études variées, en relation avec le milieu naturel (Dugdale 1972, Moed 1973, Coetzer et al. 1977) ou en laboratoire (Busby et Lewin 1967, Davis et al. 1973, Paasche 1973 a et b, Harrison 1974, Tilman et Kilham 1976). Werner (1966) avait démontré l'existence d'un pool de silice intracellulaire et représentant un faible pourcentage (2 à 4 %) de la silice totale de la cellule (*Cyclotella cryptica*), schéma confirmé par Azam et al. (1974). Les expériences de Sullivan (1976, 1979) montrent en effet que — (a) la silice puisée dans le milieu entre dans deux compartiments : fraction soluble et fraction insoluble formant en grande partie la frustule — (b) le pool soluble représente entre 9 et 13 % de la silice totale — (c) les concentrations atteintes dans les réserves cellulaires peut être

250 fois plus élevées que dans le milieu externe. Dans des cultures synchronisées (Sullivan 1976), l'accumulation de silice se produit au moment où débute l'élaboration de la frustule. Sullivan (1976) suggère également que la première étape de l'assimilation est un transport trans-membranaire actif dépendant de la photosynthèse. L'existence d'une consommation de silice durant la phase obscure (Tessenow 1966) conduit Werner (1977) à supposer que cette absorption se déroule selon un processus différent. L'étude que nous avons menée sur *Fragillaria* est à ce point de vue nettement plus simple, puisque seule l'influence de la température a été considérée et l'assimilation à l'obscurité n'a pas été mesurée. Les vitesses d'assimilation observées se situent entre celles trouvées par Tilman et Kilham (1976), et celles mesurées par Sullivan (1976). La variation du stock interne de silice ($Q_m/Q_0 = 2,2$) correspond aux observations réalisées par Sullivan (1979) qui signale que la mise à disposition d'un fort substrat peut accroître de 2,5 le pool interne, les valeurs de Q_0Si étant par ailleurs comparables à celles données par Tilman et Kilham (1976) pour *Cyclotella* et *Asterionella*. Ce pourcentage du pool de silice soluble par rapport à la silice totale de la cellule — Azam et Chisholm (1976) présumant que pour certaines espèces, ce stock atteindrait 50 % — est effectivement d'une importance capitale pour la modélisation de populations de diatomées (Davis et al. 1978).

Le rôle nutritionnel du phosphore, considéré comme responsable de l'eutrophisation rapide des masses d'eau (Vollenweider 1968, Griffith et al. 1973), a été très étudié : assimilation, stockage ou encore évaluation de la biodisponibilité par des bioessais (Leischmann et al. 1979, Condit 1972). Le phosphore n'est souvent présent dans l'eau qu'à de très faibles concentrations (Wetzel 1975), et son assimilation se fait sous forme d'ions PO_4 . Søder et al. (1971) montrent également que les algues sont capables d'assimiler des formes diverses de phosphates (polyphosphates ou composés organiques) grâce à des phosphatases produites par la membrane cellulaire. La production de phosphatase augmente très nettement au fur et à mesure de la carence en phosphore (Healey et Hendzel 1975), la teneur en phosphatase d'une algue carencée pouvant être 25 fois supérieure à celle d'une algue non limitée (Fitzgerald et Nelson 1966). L'évaluation des stocks ou des surplus de phosphates des cellules a d'abord été réalisée grâce à des procédures d'extraction des diverses fractions solubles phosphorées : eau bouillante (Fitzgerald et Nelson 1966), acide perchlorique (Overbeck 1962), éther + alcool (Fuhs 1969 a), KOH (Aitchison et Butt 1973), acide trichloroacétique (Kanai et al. 1965). Une deuxième méthode utilise les cultures continues en chemostats et la relation $\mu/\mu_m = (Q - Q_0)/Q$ (3) liant le taux de croissance au quota cellulaire, et en l'extrapolant au cas où $\mu = 0,5 * \mu_m$ (Droop 1968, Caperon et

Skeletonema						10 & 13		Harrison 1974
Selenastrum								Toufflen 1974
Ulotm. marines				3.8				Eppley & al. 1974
Scenedesmus sp	0.6	1.6	12	17	.5 & 1		391	Rhee 1974
Dunaliella								Brenfang 1975
Thalassiosira					.481.87	.2 & 1		Coccy & al. 1975
Thalassiosira								Tilman & al. 1975
A. formosa	9.85	2.8	1.75			35.8	7.7	Kilham 1976
C. menaghiniana	5.51	0.8	10.7			15.1	7.5	Cloran 1976
Cryptomonas	.2 & .6	.84	3.5	330	2 & 14		2200	Sullivan 1976
Navicula					.28	2000	4.4	Bates 1976
Chlorophytes				5200 m				Ishman 1976
P. duplex	.6 & 15	.9 & 1.48			.8 & 1.8			Harrison & al. 1976
Plancton marin					25 & 35			Harrison & al. 1976
Chaetoceros					70			Harrison & al. 1977
Chaetoceros d.					480			"
Thalassiosira					52.5			"
Scenedesmus a.					.9 & 3.19			Giddings 1977
Biddulphia	46.9	0.65						Underhill 1977
Selenastrum	2.5							Nyholm 1977
Ocellularia	0.3							"
Scenedesmus sp	0.19							Ahlgren 1977
Ocellularia	0.19							Mar 1978
Phytoplankton			71					Lava & al. 1978
Scenedesmus sp			6.25	10 & 19	3 & 8		46	Rhee 1978
Selenastrum								Brown & al. 1978
Phytoplankton					3.27			Teets 1979
moyen sur 18 sp					.1 & .7			Halperman 1979
Chlo. sp.					3.5			"
Cyanosp.					3.8			"
Chrysop.					3.8			"
Phytoplankton					.6 & 1			"
Scenedesmus c.	10 & 30	1 & 4	1.1	6.5	20 & 60	25 & 50	110	Cole & al. 1979
Scenedesmus c.	6 & 30	.2 & 1.2	1.1	6.5	25 & 110	2 & 3.5	380	Brunel & al. 1980
Coelastrum m	20 & 50	.6 & 1.2	1.9	11.6	30 & 210	1 & 5	110	Datta 1982
Dicyonopharium	15 & 24	.25	0.9	6.08	77 & 175	2 & 4	81	"
Scenedesmus b.	14 & 29	2 & 7.5	1	12	41.6	150 & 350	158	"
Phytoplankton	1.4	2.3	1.2	3.2	2 & 13	1 & 4.5	161	"
Anabaena c.	1.7	15	0.5	3.2	2 & 13	1 & 4.5	132	"
Pediastrum b.	23 & 84	.25 & 8.2	7.6	47	100 & 800	1 & 6.5	180	"
Monoraphidium	2.6 & 8.2	.8 & 2	1.7	30	30 & 40	1 & 3	40	"

TABLEAU IV. — Données de la littérature relatives à l'assimilation et au stockage intracellulaire des nutriments.

Meyer 1972, Rhee 1973) et $\mu = 0$ (Cloern 1976). La méthode choisie ici est plus directe et donne simultanément le quota maximal et le quota minimal, et permet d'introduire le stock maximal dans l'équation de croissance $\mu = \mu_m * (Q - Q_0)/(Q_m - Q_0)$. Cette équation donne bien un taux de croissance nul lorsque Q atteint Q_0 , mais permet également la prédiction d'un taux de croissance maximal lorsque Q tend vers Q_m : cette condition n'étant pas vérifiée par l'équation (3) qui est plutôt inféodée au système du chémostat.

Les résultats obtenus sont conformes à ceux rencontrés dans la littérature et confirment d'une part l'importance de la fraction de phosphore stockée, d'autre part l'extrême rapidité de l'assimilation (comparable à celle enregistrée en milieu naturel : Hallman et Stiller 1974) et enfin l'influence de la température sur les vitesses d'assimilation illustrée par Fuhs et al. (1972), Fogg (1973), Ahlgren (1978), Brunel et Guerri (1980). L'assimilation des phosphates à l'obscurité n'a pas été mesurée : la plupart des auteurs, tels Azad et Borchardt (1970), Healey (1973 a), Fogg (1973), Ahlgren (1978) s'accordent pour dire que la lumière influence l'assimilation. Des travaux précédents (Brunel et Guerri 1980 ; Dauta et al. 1982) indiquaient des valeurs de KP nettement plus élevées pour *Scenedesmus crassus*. Ces mesures avaient été effectuées sur des cultures privées de phosphore pendant 20 jours, ce temps de carence prolongé ayant probablement entraîné des perturbations physiologiques. Les résultats obtenus ici se réfèrent à des cultures moins profondément carencées : si les vitesses maximales diffèrent peu, le paramètre Kp est nettement plus faible et proche des valeurs indiquées au tableau IV.

Le phytoplancton requiert de l'azote en tant qu'élément de base dans l'anabolisme des protéines. Les sources peuvent être diverses : NO_3 , NO_2 , NH_4 , azote organique (Forsberg 1977), la forme ammoniacale étant absorbée préférentiellement (Fogg 1965). L'influence de la source d'azote a été étudiée par de nombreux auteurs : l'un des premiers fut Chu (1942, 1943) et, parmi les études récentes, on peut citer celles de Prochaskova et al. (1970), Lecohu et Gueuné (1976), Collos et Slawyk (1979), Goldman et Peavey (1979). Eppley et Rogers (1970) proposent un schéma d'assimilation des diverses formes d'azote minéral pour la diatomée marine *Ditylum brightwellii*. La forme NO_3 a été étudiée ici car elle est la plus fréquente dans les eaux naturelles normalement oxygénées. L'assimilation de cette forme d'azote est liée à une enzyme, la nitrate réductase. Cette enzyme inhibée par la présence de NH_4 (Herrera et al. 1972, Caperon et Meyer 1972, Toetz et Varga 1973, Solomonson et Spehar 1977, Toetz et al. 1977), est induite par la présence de nitrates (Cresswell et Syrett 1979) dans le milieu : sur des cultures carencées la réduction des nitrates est maximale 4 heures après l'ajout (Repcaik 1973) et des cellules pré-incubées avec

NO₃ donnent une consommation nette accrue (Serra et al. 1979 a, b). L'action de la nitrate réductase reste encore controversée : intervention de l'enzyme NO₃, Cl, ATPase comme responsable d'un transport actif à travers le plasmolemme (Falkowsky 1975, 1977), cinétique de transfert mixte diffusif et membranaire (Serra et al. 1979 a, b).

Nos mesures sont comparables à celles trouvées dans la littérature (cf. Tableau IV) aussi bien pour les KN que pour les vitesses maximales d'assimilation. Dans cette étude l'accent a été mis sur l'influence de la température sur les variations de VmN et KN, action déjà mise en évidence par Shelef et al. (1971), Cloern (1976), Underhill (1977) et Halterman (1979). L'influence de la lumière sur l'assimilation (consommation d'énergie indirectement couplée à la photosynthèse pour la réduction des nitrates), étudiée précédemment sur *Scenedesmus crassus* par Brunel et Guerri (1980) n'a pas été poursuivie : sur un cycle journalier, la reprise de la photosynthèse active la consommation de nitrates, schéma généralement observé et donnant une assimilation diurne supérieure à celle de la nuit (Eppley et al. 1971, Toetz 1976, Laws et Wong 1978). Ce couplage de l'assimilation des nitrates et de la photosynthèse a été pris en considération par Eppley et Coastworth (1968) qui supposent une réduction photosynthétique dans les cellules (voir également Laws et Wong 1978). Cole et Toetz (1979) montrent que l'intensité lumineuse peut limiter l'assimilation tandis que Falkowsky (1977) développe un modèle d'assimilation comprenant une constante d'affinité lumineuse (KIN). Pour la consommation de nitrates à de faibles intensités lumineuses (Toetz 1979) ou à l'obscurité, Bates (1976) émet l'hypothèse d'un mécanisme couplé avec la respiration. L'ensemble de ces considérations montrent que si la cinétique globale de l'assimilation des nitrates est relativement bien quantifiée, les mécanismes intimes sont encore à définir clairement.

L'azote atmosphérique constitue une source inépuisable. Cette forme d'azote est utilisée par les cyanophycées fixatrices de N₂, et qui deviennent alors compétitives durant la période estivale lorsque les autres formes d'azote sont limitées, et peuvent former des blooms. L'abondante littérature consacrée à ce phénomène témoigne de son importance : par exemple, Hammer (1964), Horne et Fogg (1970), Huang et al. (1973), Reynolds et Walsby (1975), Burris et Peterson (1978), Stoermer (1978), Ashton (1979), Horne (1979), Rother et Fay (1979 a) Subrahmanyam (1972) a estimé ces apports au milieu naturel. Les quantités fixées peuvent atteindre par exemple une tonne en deux mois sur un lac de barrage (Ashton, 1979), représentant plus de 3 % de la charge annuelle importée dans ce milieu. L'essentiel de nos connaissances actuelles sur la fixation de l'azote a été résumé par Fogg (1974). La formation des hétérocystes et la fixation sont réduites ou même inhibées en présence de NO₃ (< 2 µg/l, Horne et al. 1979)

ou de NH_4 . La relation directe entre la fixation d'azote et la lumière a été mise en évidence par Fogg et Than Tun (1949), et complétée depuis par Cobb et Meyers (1964), Cox et Fay (1969), Rother et Fay (1979 b) : des intensités lumineuses trop fortes réduisent et stoppent la fixation de N_2 , les algues montrant une sorte d'adaptation aux conditions lumineuses (Booker et Walsby 1981) en optimisant la fixation de carbone durant les premières heures du jour tandis que la fixation de N_2 se produit l'après-midi (Paerl et Kellar 1978, Paerl 1979). Enfin, Booker et al. (1981) et Klemer et al. (1982) ont montré que la formation des blooms de surface étaient de toute évidence provoqués par une limitation en carbone, la limitation en azote nitrique ou ammoniacal induit une décroissance des vacuoles gazeuses (Klemer et al. 1982) et une limitation en phosphore ($< = 10 \mu\text{M}$) entraîne une migration des algues vers les niveaux faiblement éclairés. Dans notre étude, *Anabaena cylindrica* n'a pas fait l'objet de mesures de fixation d'azote, simplement il a été vérifié que la carence en azote nitrique ne provoquait pas de baisse notable du taux de croissance (déjà noté par Cobb et Meyers 1964).

Les carences en nutriments contraignent les cellules à utiliser leurs réserves et ont pour effet de provoquer de notables variations de la composition chimique des cellules. L'examen de nos résultats et de l'étude réalisée par Schuter (1978) montrent que les réserves intracellulaires sont généralement dépendantes de la taille de la cellule. Une des réponses remarquables à la privation de nutriment est la baisse du quota en chlorophylle, Rhode (1948) notait que celle-ci réagissait la première aux carences, avec une réponse rapide aux déficits en nitrates ; Holmes (1966), Healey (1973 b) et Eppley et Renger (1974) relatent cette sensibilité au déficit en azote. La carence en phosphore produit des effets plus atténués sur le quota en chlorophylle (Healey et Hendzel 1975) mais sans équivoque : Gramms et Boyle (1972) enregistrent sur *Chlorella* une variation de la chlorophylle a/poids sec passant de 2 à 0,02 (soit un rapport de 100). La carence en silice, contrairement aux premiers cas, ne produit pas une accumulation des carbohydrates, mais une élévation de la teneur en lipides (Werner 1966 et 1977, Coombs et al. 1976). Les variations de la composition chimique (rapports C/N, P/C, N/P, Protéines/C, carbohydrates, Chloro/C, Poids sec/cell.) des cellules dans le cas de limitations en nutriments ont été plus particulièrement étudiées par Rhee (1978), Healey et Hendzel (1979), Laws et Bannister (1980) et Claesson (1980).

Le tableau IV rappelle la pauvreté et la disparité de nos connaissances en matières d'assimilation et de stockage chez les algues du phytoplancton. Cette étude avait pour but de paramétrer certains phénomènes jugés encore mal définis, en particulier par rapport à la température. Cependant, les modèles de simulation en écologie étant

eux-mêmes de gros consommateurs de constantes et de paramètres, l'effort réalisé pour mesurer les paramètres de croissance et d'assimilation demeure encore très modeste si on le compare aux demandes des modélisateurs.

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.
- AITCHISON (P. A.) & BUTT (V. S.). 1973. — The relation between the synthesis of inorganic polyphosphate and phosphate uptake by *Chlorella vulgaris*. *J. Eptl. Botany*, 24 (80) : 497-510.
- AL KHOLY (A. A.). 1956. — On the assimilation of phosphorus in *Chlorella pyrenoidosa*. *Physiol. Plant.*, 9 : 137-143.
- ASHTON (P. J.). 1979. — Nitrogen fixation in a nitrogen-limited impoundment. *J. water Pollut. Control Fed.*, 51 (3) : 570-579.
- AZAD (H. S.) & BORCHARDT (J. A.). 1970. — Variations in phosphorus uptake by algal. *Environ. Sci. Technol.*, 4 (9) : 737-743.
- AZAM (F.) & CHISHOLM (S. W.). 1976. — Silicic acid uptake and incorporation by natural marine phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 427-435.
- AZAM (F.), HEMMINGSEN (B. B.) & VOLCANI (B. E.). 1974. — Role of Silicon in diatom metabolism. V. Silicic acid transport and metabolism in the heterotrophic diatom *Nitzschia alba*. *Arch. Microbiol.*, 97 : 103-114.
- BATES (S. S.). 1976. — Effects of light and ammonium on nitrate uptake by two species of estuarine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (2) : 212-218.
- BIENFANG (P. K.). 1975. — Steady-state analysis of nitrate-ammonium assimilation by phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 20 : 402-411.
- BOOKER (M. J.) & WALSBY (A. E.). 1981. — Bloom formation and stratification by planktonic blue-green algae in an experimental water column. *Br. Phycol. J.*, 16 : 411-421.
- BROWN (E. J.), HARRIS (R. F.) & KOONCE (J. F.). 1978. — Kinetics of phosphate uptake by aquatic microorganisms: deviations from a simple Michaelis-Menten equation. *Limnol. Oceanogr.*, 23 (1) : 26-34.
- 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.
- BURRIS (R. H.) & PETERSON (R. B.). 1978. — Nitrogen fixing blue green algae: thier H₂ metabolism and their activity in freshwater lakes. In: *Environmental role of nitrogen-fixing blue green algae and asymbiotic bacteria*. Publ. by: Swedish Natural Science Research Council, Stockholm, Sweden, 1978 : 28-40.
- BUSBY (W. F.) & LEWIN (J.). 1967. — Silicate uptake and silica shell formation by synchronously dividing cells of the Diatom *Navicula pelliculosa* (Breb.) Hilse. *J. Phycol.*, 3 : 127-131.

- CAPERON (J.). 1967. — Population growth in microorganisms limited by food supply. *Ecology*, 48 : 715-722.
- CAPERON (J.). 1968. — Population growth response of *Isochrysis galbana* to nitrate variation at limiting concentrations. *Ecology*, 49 : 866-872.
- 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 : 619-632.
- CARPENTER (E. J.). 1970. — Phosphorus requirements of two planktonic diatoms in steady-state culture. *J. Phycol.*, 6 : 28-30.
- CARPENTER (E. J.) & GUILLARD (R. L.). 1971. — Intraspecific differences in nitrate half-saturation constants for three species of marine phytoplankton. *Ecology*, 52 : 183-185.
- 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 Oecologica, Oecol. Gener.*, 1980, 1 (1) : 27-50.
- 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.
- CLAESSON (A.). 1980. — Variation in cell composition and utilization of N and P for growth of *Selenastrum capricornutum*. *Physiol. Plant.* 48 (1) : 59-6.
- 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.
- COBB (H. D.) & MYERS (J.). 1964. — Comparative studies of nitrogen fixation and photosynthesis in *Anabaena cylindrica*. *Am. J. Bot.*, 51 : 753-762.
- COETZER (G. C.), TOERIEN (D. F.). 1977. — Silica, Nitrogen and phosphorus requirements of some southern African Diatoms. *J. Limnol. Soc. Afr.*, 3 (1) : 27-31.
- COLE (B.) & TOETZ (D.). 1979. — Interactions between light and nitrate concentration in controlling nitrate uptake by reservoir phytoplankton. *Arch. Hydrobiol.*, 86 (3) : 269-283.
- COLLOS (Y.) & SLAWYK (G.). 1979. — 13C and 15N uptake by marine phytoplankton. 1. Influence of nitrogen source and concentration in laboratory cultures of Diatoms. *J. Phycol.*, 15 (2) : 186-190.
- COOMBS (J.), DARLEY (W. M.), HOLM-HANSEN (O.) & VOLCANI (B. E.). 1976. — Chemical composition of *Navicula pelliculosa* during Silicon-starvation synchrony. *Pl. Physiol.*, 42 : 1601-1606.
- CONDIT (R. J.). 1972. — Phosphorus and algal growth in Spokane River. *North Sci.*, 46 (3) : 177-189.
- CONOVER (S. A.). 1975. — Partitioning of nitrogen and carbon in cultures of the marine diatom *Thalassiosira fluviatilis* supplied with nitrate, ammonium or urea. *Mar. Biol.*, 32 : 231-246.
- COX (I. M.) & FAY (P.). 1969. — Special aspects of nitrogen fixation by blue green algae. *Proc. R. Soc. B.*, 172 : 357-366.
- CRESSWELL (R. C.) & SYRETT (P. S.). 1979. — Ammonium inhibition of nitrate uptake by the diatom *Phaeodactylum tricorutum*. *Plant Sci. Lett.*, 14 (4) : 321-325.
- DAUTA (A.). 1975. — Etude du phytoplancton du Lot. *Annls Limnol.*, 11 (3) : 219-238.
- DAUTA (A.). 1982. — Condition de développement du phytoplancton. Etude com-

- parative de huit espèces en culture. I. Détermination des paramètres de croissance en fonction de la lumière et de la température. *Annls Limnol.*, 18 (3) : 217-262.
- 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.
- DAVIS (C. O.), HARRISON (P. J.) & DUGDALE (R. C.). 1973. — Continuous culture of marine diatoms under silicate limitation. 1. Synchronized life cycle of *Skeletonema costatum*. *J. Phycol.*, 9 : 175-180.
- DAVIS (C. O.), BREITNER (N. F.) & HARRISON (P. J.). 1978. — Continuous culture of marine Diatoms under silicon limitation. 3. A model of Si-limited diatom growth. *Limnol. Oceanogr.*, 23 (1) : 41-52.
- DUGDALE (R. C.). 1967. — Nutrient limitation in the sea : dynamics, identification and significance. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 685-695.
- DUGDALE (R. C.). 1972. — Chemical oceanography and primary productivity in upwelling regions. *Geoforum 11* : 47-61.
- DROOP (M. R.). 1968. — Vitamin B12 and marine ecology. 4. The kinetics of uptake, growth and inhibition in *Monochrysis lutherii*. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 48 : 689-733.
- 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. I.). 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.
- EPPLEY (R. W.) & COASTWORTH (J. L.). 1968. — Uptake of nitrate and nitrite by *Ditylum brightwellii*. Kinetics and mechanisms. *J. Phycol.*, 4 : 151-156.
- EPPLEY (R. W.) & RINGER (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.). 1970. — Inorganic nitrogen assimilation of *Ditylum brighwellii*, a marine plankton diatom. *J. Phycol.*, (6) 344-351.
- EPPLEY (R. W.), ROGERS (J. N.) & MCCARTHY (J. J.). 1969. — Half saturation constants for utake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 14 : 912-920.
- 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.
- EPPLEY (R. W.) & THOMAS (W. H.). 1969. — Comparison of half saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *J. Phycol.*, 5 : 365-369.
- FALKOWSKY (P. G.). 1975. — Nitrate uptake in marine phytoplankton : comparison of half saturation constants for seven species. *Limnol. Oceanogr.*, 20 (3) : 412-417.
- FALKOWSKY (P. G.). 1977. — A theoretical description of nitrate uptake kinetics in marine phytoplankton based on biosubstrate kinetics. *J. Theor. Biol.*, 64 : 375-379.
- FITZGERALD (G. P.) & NELSON (T. C.). 1966. — Extractive and enzymatic analyses for limiting or surplus phosphorus in algae. *J. Phycol.* 2 : 32-37.
- FOGG (G. E.). 1965. — *Algal cultures and phytoplankton ecology*. Univ. of Wisconsin Press, Madison, 126 p.

- FOGG (G. E.). 1973. — Phosphorus in primary aquatic plants. *Water Res.*, 7: 77-91.
- FOGG (G. E.). 1974. — Nitrogen fixation. In: *Algal Physiology and biochemistry*, W.D.P. Stewart (Ed.), *Botanical Monographs*, 10: 560-582.
- FOGG (G. E.) & THAN-TUN. 1949. — Photochemical reduction of elementary nitrogen in blue green algae *Anabaena cylindrica*. *Biochem. Biophys. Acta*, 30: 29-219.
- FORSBERG (C.). 1977. — Nitrogen as a growth factor in freshwater. *Prog. Water Technol.*, 8 (4-5): 275-290.
- FUHS (G. W.). 1969 a. — Phosphorus content and rate of growth in the Diatoms *Cyclotella nana* and *Thalassiosira fluviatilis*. *J. Phycol.* 5: 312-321.
- FUHS (G. W.). 1969 b. — Phosphorus limited growth of plankton diatoms. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 17: 784-786.
- FUHS (G. W.), DEMMERLE (S. D.), CANELLI (E.) & CHEN (M.). 1972. — Characteristics of phosphorus limited algae. In: G. E. Likens (ed.), *Nutrients and Eutrophication*. Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp., 1: 113-132.
- GARDINER (A. C.). 1941. — Silicon and phosphorus as factors limiting the development of diatoms. *J. Soc. Chem. Ind. London*, 60: 73-78.
- GIDDINGS (J. M.). 1977. — Chemical composition and productivity of *Scenedesmus abundans* in nitrogen limited chemostat cultures. *Limnol. Oceanogr.*, 22: 911-918.
- GOLDBERG (E. D.), BRADLEY (D. F.) & WHISENAND (A.). 1951. — Phosphate utilization by diatoms. *Biol. Bull.*, 101: 274-284.
- GOLDMAN (J. C.) & PEAVEY (D. G.). 1979. — Steady-state and chemical composition of the marine Chlorophyte *Dunaliella tertiolecta* in nitrogen-limited continuous cultures. *Appl. Environ. Microbiol.*, 38 (5): 894-901.
- GRAMMS (L. C.) & BOYLE (W. C.). 1972. — Reflectance and transmittance characteristics of selected green and blue-green unialgae. *Water Res.*, 6 (12): 1433-1444.
- GREENEY (W. J.), BELLA (D. A.) & CURL (C. C. Jr.). 1973. — A mathematical model of the nutrient dynamics of phytoplankton in a nitrate-limited environment. *Biotech. Bioengin.*, 15: 331-358.
- GRIFFITH (E. J.), BEETON (A.), SPENCER (J. M.) & MITCHELL (D. T.). 1973. — *Environmental phosphorus handbook*. J. Wiley & Sons, N.Y.: 718 p.
- GRIMM (J.). 1939. — Beobachtungen Am Phytoplankton des Bodeersees (Obersee) sozies dren rechnerische Auswertung. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 39: 193-315.
- 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.
- HALLMAN (M.) & STILLER (M.). 1974. — Turnover and uptake of dissolved phosphate in freshwater. A study in Lake Kinneret. *Limnol. Oceanogr.*, 19 (5): 774-783.
- HALTERMAN (S. G.). 1979. — Comparative kinetics of nitrate uptake by freshwater algae. *Bull. Ecol. Soc. Am.*, 60 (2): 86-87.
- HAMMER (V. T.). 1964. — The succession of blooms species of blue green algae and some causal factor. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15: 829-836.
- HARRISON (P. J.). 1974. — Continuous culture of the marine Diatom *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve under silicate limitation, *Ph. D.*, 140 pp., Univ. Washington, Seattle.
- HARRISON (P. J.), CONWAY (H. L.) & DUGDALE (R. C.). 1976. — Marine diatoms grown in chemostats under silicate or ammonium limitation. 1. Cellular chemical

- composition and morphology of *Skeletonema costatum* Mar. Biol., 35: 177-186.
- HARRISON (P. J.), HOLMES (R. W.) & DAVIS (C. O.). 1977. — Marine diatoms grown in chemostats under silicate or ammonium limitation. 3. Cellular composition and morphology of *Chaetoceros debilis*, *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira gravida*. Mar. Biol., 43: 19-32.
- HATTORI (A.). 1962. — Light induced reduction of nitrate, nitrite and hydroxylamine in a blue green alga *Anabaena cylindrica*. *Plant Cell Physiol.*, 3: 355-369.
- HEALEY (F. P.). 1973 a. — Characteristics of phosphorus deficiency in *Anabaena*. *J. Phycol.*, 9: 383-394.
- HEALEY (F. P.). 1973 b. — The inorganic nutrition of algae from an ecological viewpoint. *CRC Critical Rev. Microbiol.*, 3: 69-113.
- HEALEY (F. P.) & HENDZEL (L. L.). 1975. — Effect of phosphorus deficiency on two algae growing in chemostats. *J. Phycol.*, 11 (3): 303-309.
- 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.
- HECKY (R. E.) & KILHMAN (P.). 1974. — Environmental control of phytoplankton cell size. *Limnol. Oceanogr.*, 19 (2): 361-365.
- HERRERA (J.), PANEQUE (A.) & MALDONADO (J. M.). 1972. — Regulation by ammonia of nitrate reductase synthesis and activity in *Chlamydomonas reinhardtii*. *Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 48: 996-1003.
- HOBSON (N. E.) & SACK (W. A.). 1973. — Cellular phosphorus changes under low carbon stress. *J. Water Pollut. Control Feder.*, 45: 85-96.
- HOLMES (R. W.). 1966. — Light microscope observations on cytological manifestation of nitrate, phosphate and silicate deficiency in four marine centric diatoms. *J. Phycol.*, 2: 136-140.
- HORNE (A. J.). 1979. — Nitrogen fixation in Clear Lake, California. 4. Diel studies on *Aphanizomenon* and *Anabaena* blooms. *Limnol. Oceanogr.*, 24 (2): 329-341.
- HORNE (A. J.) & FOGG (G. E.). 1970. — Nitrogen fixation in some English lakes. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B., Biol. Sci.*, 175 (1041): 351-386.
- HORNE (A. J.), SANDUSKY (J. C.) & CARMIGGELT (C. J. W.). 1979. — Nitrogen fixation in Clear Lake, California. 3. Repetitive synoptic sampling of the spring *Aphanizomenon* blooms. *Limnol. Oceanogr.* 24 (2): 316-328.
- HUANG (V. H.), MASE (J. R.) & FRUH (E. G.). 1973. — Nutrient studies in Texas impoundments. *J. Water Pollut. Control Fed.*, 45 (1): 105-118.
- HUGHES (J. C.) & LUND (J. W. G.). 1962. — The rate of growth of *Asterionella formosa* Hass. in relation to its ecology. *Arch. Mikrobiol.*, 42: 119-129.
- KAIN (J. M.) & FOGG (G. E.). 1958 a, b. — Studies on the growth of marine phytoplankton. 1. *Asterionella japonica* Greve. 2. *Isochrysis galbana*. Parke. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 37: 397-413, 781-788.
- KANAI (R.), AOKI (S.) & MIYACHI (S.). 1965. — Quantitative separation of inorganic polyphosphates in *Chlorella* cells. *Plant Cell Physiol.*, 6: 467-473.
- KETCHUM (B. H.) & REDFIELD (A. C.). Some physical and chemical characteristics of algae grown in mass culture. *J. Cell Comp. Physiol.*, 33: 281-299.
- KLEMER (A. R.), FEUILLADE (J.) & FEUILLADE (M.). 1982. — Cyanobacterial blooms carbon and nitrogen limitation have opposite effects on the buoyancy of *Oscillatoria*. *Science*, 215: 1629-1631.
- KUENZLER (E. J.) & KETCHUM (B. H.). 1962. — Rate of phosphorus uptake by *Phaeodactylum tricornerutum*. *Biol. Bull.*, 123: 134-145.
- KYLIN (A.). 1964. — The influence of phosphate nutrition and growth and sulphur metabolism of *Scenedesmus*. *Physiol. Plant.*, 17: 384-402.
- LAWS (E. A.) & BANNISTER (T. T.). 1980. — Nutrient and light limited growth of

- Thalassiosira fluviatilis* in continuous culture, with implications for phytoplankton growth in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 25 (3) : 457-473.
- 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-600/9-79.12* : 192 p.
- LUND (J. W.). 1950. — Studies on *Asterionella formosa*. 2. Nutrient depletion and spring maximum. *J. Ecol.*, 38 : 15-32.
- MACKERETH (F. J. H.). 1953. — Phosphate utilisation by *Asterionella formosa* Hass. *J. Exptl. Bot.*, 4 : 296-313.
- MARKER (A. F. H.), CROWTHER (C. A.) & GUNN (R. J. M.). 1980. — Methanol and acetone as solvents for estimating chlorophyll a and phaeopigments by spectrophotometry. *Ergebn. Limnol.*, 14 : 52-69.
- MOED (J. R.). 1973. — Effect of combined action of light and silicon depletion on *Asterionella formosa* Hass. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18 (13) : 1367-1374.
- MONOD (J.). 1949. — The growth of bacterial cultures. *Ann. Rev. Microbiol.*, 3 : 371-394.
- MULLER (H.). 1971. — Das Wachstum von *Nitzschia actinastroides* (Lemm.) v. Goor im Chemostaten bei limitierender Phosphatkonzentration. *Ber. dt. Bot. Ges.*, 83 : 537-544.
- MULLER (H.). 1972. — Wachstum und Phosphatbedarf von *Nitzschia actinastroides* (Lemm.) Goor in statischer und homokontinuierlicher Kultur unter Phosphatlimitierung. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.)*, 38 (4) : 399-484.
- MUR (L. R.), GONS (H. R.) & VANLIERE (L.). 1978. — Competition of the green alga *Scenedesmus* and the blue green alga *Oscillatoria*. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 21 : 473-479.
- NYHOLM (N.). 1977 a. — Kinetics of phosphate limited algal growth. *Biotechnol. Bioengineer.*, 19 : 467-492.
- NYHOLM (N.). 1977 b. — Kinetics of nitrogen limited algal growth. *Prog. Wat. Tech.*, 8 (4/5) : 347-358.
- OVERBECK (J.). 1962. — Untersuchungen zum Phosphatbedarf von Grünalgen. III. Das Verhalten der Zellfraktionen von *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. im Tageszyklus unter verschiedenen Belichtungsbedingungen und bei verschiedenen Phosphatverbindungen. *Arch. Mikrobiol.*, 41 : 11-26.
- PAASCHE (E.). 1973 a. — Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. I. *Thalassiosira pseudonana* (*Cyclotella nana*) growth in a chemostat with silicate as limiting nutrient. *Mar. Biol.*, 19 : 117-126.
- PAASCHE (E.). 1973 b. — Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. II. Silicate uptake kinetics in five diatom species. *Mar. Biol.*, 19 : 262-269.
- PAERL (H. W.). 1979. — Optimization of carbon dioxide and nitrogen fixations by the bluegreen alga *Anabaena* in freshwater blooms. *Oecologia*, 38 (3) : 275-290.

- PAERL (H. W.) & KELLAR (P. E.). 1978. — Optimization of N₂ fixation in O₂-rich waters. In: *Proceedings in life Sciences, Microbial Ecology*. M. W. Loutit & J. A. R. Miles (Eds.), Springer Verlag, D. 1000 Berlin 33 GFR.: 68-75.
- PROCHASKOVA (L.), BLAZKA (P.) & KRALOVA (M.). 1970. — Chemical changes involving nitrogen metabolism in water and particulate matter during primary production experiments. *Limnol. Oceanogr.*, 15: 18-25.
- PROUSE (G. A.) & TALLING (J. F.). 1958. — The seasonal growth and succession of plankton algae in the White Nile. *Limnol. Oceanogr.*, 3: 222-238.
- 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 and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. *Limnol. Oceanogr.* 23 (1): 10-25.
- REPCAK (M.). 1973. — Induction of nitrate and nitrite reduction activities in *Scenedesmus quadricauda*. *Biologia (Bratislava)*, 28: 969-974.
- REYNOLDS (C. S.) & WALBY (A. E.). 1975. — Water blooms. *Biol. Rev.*, 50: 437-481.
- RODHE (W.). 1948. — Environmental requirements of freshwater plankton algae. Experimental studies in the ecology of phytoplankton. *Symb. Bot. Upsal.*, 10 (1): 1-149.
- ROTHER (J. A.) & FAY (P.). 1979 a. — Some physiological-biochemical characteristics of planktonic blue-green algae during bloom formation in three Salopian meres. *Freshwater Biol.*, 9 (4): 369-379.
- ROTHER (J. A.) & FAY (P.). 1979 b. — Blue-green algal growth and sporulation in response to simulated surface bloom conditions. *Br. Phycol. J.*, 14 (1): 59-68.
- SCHELSKE (C. L.). 1971. — Eutrophication, silica depression and predicted changes in algal quality in Lake Michigan. *Science*, 173: 423-424.
- SCHUTER (B. J.). 1978. — Size dependence of phosphorus and nitrogen subsistence quotas in unicellular microorganisms. *Limnol. Oceanogr.*, 23 (6): 1248-1255.
- SHELEF (G.), OSWALD (W. J.) & GOLUEKE (C.). 1971. — Assaying algal growth with respect to nitrate concentration by a continuous flow turbidostat. In: S. H. Jenkins (Ed.), *5th Prov. Int. Conf. Water Pollut. Res.*, Pergamon Press III-25: 1-9.
- SERRA (J. L.), LLAMA (M. J.) & CADENAS (E.). 1979 a. — Nitrate utilization by diatom *Skeletonema costatum*. I. Kinetics of nitrate uptake. *Plant Physiol.*, 62 (6): 987-990.
- SERRA (J. L.), LLAMA (M. J.) & CADENAS (E.). 1979 b. — Nitrate utilization by the diatom *Skeletonema costatum*. II. Regulation of nitrate uptake. *Plant Physiol.*, 62 (6): 991-994.
- SOEDER (C. J.), MULLER (H.), PAYER (H. D.) & SCHULLE (E.). 1971. — Mineral nutrition of phytoplanktonic algae, some considerations, some experiments. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 19: 39-58.
- SOLOMONSON (L. P.) & SPEHAR (A. M.). 1977. — Model for the regulation of nitrate assimilation. *Nature*, 265: 373-375.
- STOERMER (E. F.). 1978. — The Blue-green algae keep coming. *Nat. Hist. (N.Y.)*, 87 (7): 59-61.
- SUBRAHMANYAN (R.). 1972. — Some observations on the utilization of blue-green algal mixtures in the rice cultivation in India. In: *Taxonomy and Biology of Blue-green algae*. T. V. Desikachary (Ed.), Bangalore Press: 281-293.
- SULLIVAN (C. W.). 1976. — Diatom mineralization of silicic acid. I. Si(OH)₄ transport characteristics in *Navicula pelliculosa*. *J. Phycol.*, 12 (4): 390-396.
- SULLIVAN (C. W.). 1979. — Diatom mineralization of silicic acid. IV. Kinetics of

- soluble Si pool formation in exponentially growing and synchronized *Navi-
cula pelliculosa*. *J. Phycol.*, 15 (2) : 210-216.
- SWARTZMAN (G. L.) & BENTLEY (R.). 1979. — A review and comparison of plankton simulation models. *ISEM Journal*, 1 : 31-81.
- TESSENOW (U.). 1966. — Untersuchungen über den Kieselsäurehaushalt der Binnen-
gewässer. *Arch. Hydrobiol. (Suppl. 32)* : 1-136.
- THOMAS (W. H.) & KRAUSS (R. W.). 1954. — The growth and inorganic nutrition of
Scenedesmus obliquus in mass culture. *Plant Physiol.*, 29 : 205-214.
- THOMAS (W. H.) & KRAUSS (R. W.). 1955. — Nitrogen metabolism in *Scenedesmus*
affected by environmental changes. *Plant Physiol.*, 30 : 113-122.
- THOMAS (W. H.) & DOBSON (A. N.). 1972. — On nitrogen deficiency in tropical Paci-
fic oceanic phytoplankton. 2. Photosynthetic and cellular characteristics of
a chemostat-grown diatom. *Limnol. Oceanogr.*, 17 : 515-523.
- TILMAN (D.) & KILHAM (S. S.). 1976. — Phosphate and silicate growth and uptake
kinetics of the diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana*
in batch and semicontinuous cultures. *J. Phycol.*, 12 : 375-383.
- TOERIEN (D. F.). 1974. — Half saturation constant for nitrogen limited growth of
the green alga *Selenastrum capricornutum* Printz. *S. Afr. J. Sci.*, 70 (3) :
75-76.
- TOERIEN (D. F.) & HUANG (C. H.). 1973. — Algal growth prediction using growth
kinetics constants. *Water Res.*, 7 (11) : 1673-1681.
- TOETZ (D. W.). 1976. Diel periodicity in uptake of nitrate and nitrite by reservoir
phytoplankton. *Hydrobiologia*, 49 : 49-52.
- TOETZ (D. W.). 1979. — Effects of season, phosphate and pH on nitrate uptake by
reservoir phytoplankton. *Bull. Ecol. Soc. Am.*, 60 (2) : 121.
- TOETZ (D. W.) & VARGA (L. P.). 1973. — Half saturation constants for uptake of
nitrate and ammonia by reservoir plankton. *Ecology*, 54 (4) : 903-908.
- TOETZ (D. W.), VARGA (L.) & HUSS (B.). 1977. — Observation on uptake of nitrate
and ammonia by reservoir phytoplankton. *Arch. Hydrobiol.*, 79 (2) : 182-192.
- UNDERHILL (P. A.). 1977. — Nitrate uptake kinetics and clonal variability in the
neritic diatom *Biddulphia aurita*. *J. Phycol.*, 13 : 170-176.
- VOLLENWEIDER (R. A.). 1968. — Scientific fundamentals of the eutrophication of
lakes and flowing waters with particular reference to nitrogen and phos-
phorus as factors in eutrophication. *O.C.D.E. Paris DAS/CSI/68.27*, 192 p.
- WERNER (D.). 1966. — Die Kieselsäure in Stoffwechsel von *Cyclotella cryptica*
Reiman, Lewin und Guillard. *Arch. Mikrobiol.*, 55 : 278-308.
- WERNER (D.). 1977. — Silicate metabolism. In : *The Biology of Diatoms*. D. Werner
(Ed.), Botanical Monographs, 13 : 111-149.
- WETZEL (R. G.). 1975. — *Limnology*. W. B. Saunders Company, Philadelphia, 743 p.