

## mesure de la productivité primaire des océans par la méthode du $^{14}\text{C}$

A. SOURNIA

De nombreux processus physico-chimiques ou physiologiques, dont le rôle et l'importance ne sont apparus que progressivement, sont impliqués dans cette méthode introduite par Steemann Nielsen il y a une vingtaine d'années. Ces différents phénomènes sont examinés ici en tant que sources possibles d'erreur ou d'incertitude dans les résultats; ce sont principalement : interférences entre photosynthèse et respiration, excrétion de carbone organique, fixation ou assimilation non photosynthétiques du carbone, assimilation de carbone non marqué, discrimination isotopique, mesure des radioactivités, pertes à la filtration, effets de bouteille, heure et durée des expositions, dispositions expérimentales. Plusieurs de ces incertitudes pourraient être éliminées grâce à une normalisation rigoureuse des techniques.

La méthode du  $^{14}\text{C}$  fournit une mesure sensible et précise d'une caractéristique de la production primaire, sinon de la production primaire elle-même.

This method involves several physico-chemical or physiological processes, the number, importance and significance of which have been appearing gradually since the method was proposed by Steemann Nielsen, about twenty years ago. These phenomena are reviewed here and discussed as possible sources of error, namely : interrelationships between photosynthesis and respiration, excretion of organic carbon, carbon uptake other than photosynthetic, uptake of unlabelled material, isotopic ratios, measurement of radioactivities, losses during filtration, bottle effects, time and duration of exposures, experimental procedure and devices. Some of these problems could be avoided by means of a thorough standardization of techniques.

The  $^{14}\text{C}$  method provides a sensitive and accurate measure of a characteristic feature of primary production, if not of the primary production itself.

Cette méthode consiste, rappelons-le, à inoculer à un échantillon d'eau une quantité connue ( $\alpha$ ) de carbone 14 sous la forme de bicarbonate de sodium, à exposer cet échantillon pendant un temps et dans des conditions déterminées, puis à recueillir le plancton sur un filtre dont on mesure la

radio-activité ( $b$ ); connaissant la concentration totale de carbone disponible dans le milieu ( $c$ ), on calcule aisément la quantité de carbone retenue par le plancton pendant l'expérience :  $b \cdot c / a$ . Dans quelle mesure et sous quelles conditions cette valeur est-elle représentative de la production photosynthétique du phytoplancton ? C'est ce que nous allons examiner ici.

Dès son avènement, voici une vingtaine d'années (STEEMANN NIELSEN, 1951, 1952), la méthode  $^{14}\text{C}$  a été adoptée avec enthousiasme tant par les limnologues que par les océanographes, tous enchantés de pouvoir résoudre, d'une manière aussi simple, aussi sensible et aussi élégante, le problème capital de la mesure de la production primaire. Une certaine déception a suivi, car il s'est avéré peu à peu que les phénomènes en cause sont considérablement plus complexes et plus nombreux qu'ils ne le semblaient à l'origine. Diverses interprétations, plusieurs facteurs de correction, et de nombreuses variantes techniques ont été proposées, si bien que, parmi les travaux accumulés déjà en nombre considérable (voir par exemple les bibliographies partielles de DOTY, 1963 et de BEYERS, 1967), très peu de valeurs numériques sont, d'une publication à l'autre ou d'un auteur à l'autre, directement comparables. Cependant, sans se dissimuler les risques et les inconvénients d'une telle situation, on doit reconnaître que la méthode de STEEMANN NIELSEN a fait grandement progresser les connaissances de l'écologie et de la physiologie du phytoplancton, et aussi qu'elle a suscité, par les problèmes qu'elle soulève, de fructueuses voies de recherche.

Depuis la description originelle de la méthode, plusieurs exposés techniques et discussions ont été publiés, principalement : STEEMANN NIELSEN et AABYE JENSEN (1957), DOTY et OGURI (1958, 1959), STEEMANN NIELSEN (1958, 1963 a, 1964), STRICKLAND (1960, 1965), BROUARDEL et RINCK (1963), FOGG (1963), GOLDMAN (1963), JITTS (1963), THOMAS (1963), DYSON *et al.* (1965); on retiendra particulièrement, pour l'application pratique, les deux manuels de STRICKLAND et PARSONS (1968) et VOLLENWEIDER *et al.* (1969). Malgré l'existence de cette bibliographie déjà copieuse, il ne semble pas superflu de tenter aujourd'hui une nouvelle mise à jour des problèmes physiologiques ou expérimentaux mis en jeu.

## 1 - PHOTOSYNTHESE ET RESPIRATION

Un des problèmes les plus importants - et en fait le plus controversé - est celui du rôle des phénomènes respiratoires au cours des expériences au  $^{14}\text{C}$ . Notons bien que cette méthode, à la différence de la méthode de l'oxygène, ne donne aucune possibilité d'évaluation *directe* de l'intensité respiratoire; deux approches indirectes ont pu être proposées, mais leur portée est tout à fait contestable, et leur emploi ne saurait d'ailleurs être étendu aux opérations de routine :

STEEMANN NIELSEN et HANSEN (1959) dressent la courbe de l'intensité photosynthétique nette en fonction de l'énergie lumineuse et extrapolent pour un éclaircissement nul. Dans le second procédé, dont le principe est en quelque sorte inverse de celui de la méthode générale, des cultures de *Chlorella* (STEEMANN NIELSEN, 1955) ou de *Dunaliella* (RYTHER, 1956 b) sont marquées à saturation par le  $^{14}\text{C}$ , et l'on mesure les pertes en carbone.

Le problème est ici de double nature. En premier lieu, il s'agit d'évaluer l'intensité respiratoire elle-même au cours de la photosynthèse, question abondamment étudiée et controversée par les physiologistes. Pour STEEMANN NIELSEN (*passim*) et divers auteurs (cf. Mc ALLISTER *et al.*, 1964), la respiration représente très généralement 10 % de l'activité photosynthétique en lumière saturante; RYHER (*passim*) a montré que ce pourcentage peut être notablement plus élevé et que, dans des conditions oligotrophiques, le rapport peut atteindre l'unité. Il n'est d'ailleurs nullement prouvé que la respiration se déroule de la même manière à la lumière et à l'obscurité (RABINOWITCH, 1945, chap. 20; STRICKLAND, 1960; HOCH *et al.*, 1963), la possibilité ayant même été démontrée d'une inhibition de la respiration par la lumière (HOCH *et al.*, *ibid.*; BUNT, 1965).

En second lieu, l'importance du "recyclage" doit être déterminée; ce phénomène se présente lui-même sous deux aspects, trop souvent confondus :

- Dans quelle proportion le carbone anabolisé par la photosynthèse est-il immédiatement oxydé par la respiration, au cours même de l'expérience ? Dans l'intervalle de quelques heures, ce recyclage semble nul ou négligeable (RYHER, 1956 a-b; STRICKLAND, 1960; *contra* RYHER, 1955), mais il devient certainement efficace pour des durées prolongées. Cette question, largement négligée, reste irrésolue.
- Dans quelle proportion l'anhydride carbonique produit par la respiration est-il immédiatement repris par la photosynthèse ? STEEMANN NIELSEN (*passim*) évalue ce pourcentage à 50-70 % dans le cas d'expériences brèves et à 100 % en expositions prolongées (•), tandis que pour RYHER (1956 a-b) le recyclage est total dans les deux cas, la méthode mesurant alors la production nette.

Devant ces incertitudes, l'opinion générale conclut avec prudence que la méthode  $^{14}\text{C}$  fournit une valeur intermédiaire entre la production nette et la production brute, souvent plus proche de la première. La correction proposée par STEEMANN NIELSEN (60 % de recyclage, affectant une respiration équivalente à 10 % de la photosynthèse, soit + 6% pour obtenir la production brute) ne saurait avoir une application universelle, car les phénomènes évoqués ci-dessus sont fonction des conditions physiologiques et expérimentales (voir par exemple les tableaux et diagramme de correction de THOMAS, 1963).

## 2 - EXCRETION DE CARBONE ORGANIQUE

Une fraction du carbone assimilé par photosynthèse peut être excrétée au cours de l'expérience sous diverses formes (souvent : acide glycollique); il s'agit ici d'un phénomène "vital", bien distinct, comme le montrent

---

(•) Les mécanismes du recyclage étant en fait nombreux et complexes (cf. STEEMANN NIELSEN, 1955), cet auteur s'exprime très prudemment à ce sujet; ainsi (1956, p. 43) : "about 50-70 per cent of the  $\text{CO}_2$  produced - or expected to be produced - by the respiration is in some way or other identical with  $\text{CO}_2$  fixed during photosynthesis (...)"

FOGG *et al.* (1965), des pertes liées à la filtration des échantillons (cet aspect est évoqué plus loin), et distinct également des manifestations de sénescences telles qu'observées par GUILLARD et WANGERSKY (1958). Les quantités mises en jeu sont parfois faibles (FOGG, 1958; NALEWAJKO, 1966) et, de ce fait, jugées négligeables par certains auteurs (STEEMANN NIELSEN, *passim*); cependant, de nombreux travaux réalisés sur des espèces marines ou dulcaquicoles, tant au laboratoire que dans les conditions naturelles, montrent que l'excrétion peut atteindre jusqu'à 30, 50 % ou plus de l'assimilation photosynthétique (BRAARUD et FOYN, 1931; ANTIA *et al.*, 1963; FOGG, 1963; STEWART, 1963; EPPLEY et SLOAN, 1965; FOGG et WATT, 1965; FOGG *et al.*, 1965; WATT, 1966; etc..). D'où les risques d'une importante sous-estimation de la production primaire.

L'excrétion organique est plus élevée dans les conditions d'éclairement insuffisant ou excessif et, de façon générale, son pourcentage est fonction inverse de la production photosynthétique et de la concentration des organismes (FOGG, *ibid.*; WATT, *ibid.*; FORSBERG et FAULLE, 1967). L'intensité du phénomène varie également suivant la durée de l'expérience (Mc ALLISTER *et al.* 1964, EPPLEY et SLOAN,.) (voir plus loin : Heure et durée des expériences) et la composition taxinomique du plancton (FOGG *et al.*, 1965; HELLEBUS, 1965; BARNETT et HIROTA, 1967). Pour ces diverses raisons, il serait par trop hasardeux d'appliquer une correction générale; on retiendra cependant l'ordre de grandeur de 25% donné par FOGG (1963).

### 3 - ASSIMILATION NON PHOTOSYNTHETIQUE DU $^{14}\text{C}$

Quelques mots tout d'abord au sujet de la fixation inorganique du  $^{14}\text{C}$  sous forme de carbonate : cet effet, souvent négligeable en mer, peut être éliminé par une brève exposition des filtres à des vapeurs d'acide chlorhydrique concentré (STEEMANN NIELSEN, *passim*; WETZEL, 1965); le procédé alternatif de lavage des filtres par une solution d'HCl dilué est déconseillé (STRICKLAND et PARSONS, 1965; Anonyme, 1967). Par ailleurs, si une précipitation minérale survient pour quelque raison au cours de l'expérience, une fraction appréciable du  $^{14}\text{C}$  peut se trouver co-précipitée de façon définitive : GOLDMAN et MASON (1962) ont démontré ce mécanisme dans le cas de l'addition d'un oligo-élément (fer) aux échantillons, et préconisent l'emploi, comme témoins, de duplicata préalablement filtrés. Mentionnons aussi une troisième cause, singulièrement alarmante celle-ci, de radio-activité "parasite" : contamination par divers éléments radio-actifs, observés par DOTY (cité par STEEMANN NIELSEN, 1960) en divers points du Pacifique; ce "biological radioactive background" résulterait des expériences atomiques dans cet océan.

Le carbone est susceptible d'être assimilé biologiquement mais par voie non photosynthétique (principalement : réactions de carboxylation de Wood-Werkman, et chimiosynthèse). Des trois catégories d'organismes enfermés dans les échantillons (phytoplancton, zooplancton, bactéries), la première jouerait ici le rôle essentiel, du moins selon les observations de WATT (1966) et de SEKI (1967); toutefois, le développement des bactéries, particulièrement dans le cas d'eaux polluées, ou d'expériences de longue durée (JONES *et al.*, 1963), ou encore d'ampoules mal stérilisées, peut augmenter considérablement l'intensité de ces phénomènes.

Cette "assimilation à l'obscurité" est très généralement exprimée en pourcentage de l'assimilation à la lumière et, sous cette forme, varie en

fonction inverse de la production photosynthétique; en particulier, cette assimilation *relative* est plus élevée dans les milieux déficients en sels nutritifs (STEEMANN NIELSEN et AL KHOLY, 1956), et plus importante en profondeur (STEEMANN NIELSEN, 1960). Mais insistons sur le fait qu'il s'agit là de valeurs relatives, plutôt trompeuses : en effet, dans le rapport "fixation à l'obscurité / fixation à la lumière", le numérateur est à la fois peu élevé et peu variable tandis que le dénominateur varie, comme on sait, de façon considérable; les variations du quotient sont donc appelées à refléter essentiellement, et en sens inverse, les variations de l'activité photosynthétique elle-même. Ainsi, du fait de cet artefact mathématique, on connaît encore très mal les modalités de l'assimilation non photosynthétique du carbone par le phytoplancton, puisque les valeurs absolues sont rares dans la bibliographie (WATT, 1966; BROUARDEL et SERRUYA, 1967; SEKI, 1967, 1968; GERLETTI, 1968) et, par ailleurs, difficiles à mesurer lorsqu'elles sont très faibles ou voisines du "background".

Dans la pratique, l'emploi en parallèle de flacons clair et noir permet de calculer par simple soustraction la production purement photosynthétique (voir aussi plus loin : Discrimination isotopique). Ce procédé implique que les réactions étudiées se déroulent identiquement dans les deux flacons ..., or, si une supposition peut raisonnablement être avancée, c'est bien la supposition inverse; une inhibition par la lumière de l'assimilation non photosynthétique doit même être envisagée (WATT, 1966); aussi, la soustraction mentionnée ci-dessus risque de causer une légère sous-estimation (généralement : 1 à 3%) de la production. Dans le doute, il est préférable actuellement de ne pas procéder à cette correction et d'exprimer isolément les valeurs obtenues à la lumière et à l'obscurité.

#### 4 - ASSIMILATION DE CARBONE NON MARQUE

A l'inverse du phénomène précédent, une certaine quantité de carbone non marqué peut être assimilée par le phytoplancton "au cours des réactions de photosynthèse" (expression volontairement ambiguë) et fausser l'évaluation de la production primaire, par excès ou par défaut selon l'extension que l'on donne à la notion de production primaire.

Cette question, qui reste en suspens, a été principalement abordée jusqu'ici sous l'aspect de l'assimilation de complexes carbaminés (références *in* STRICKLAND, 1960, p. 63 et 1965, p. 522), mise en doute par STEEMANN NIELSEN (1963 b). Il est par ailleurs démontré que la lumière, indépendamment de son rôle photosynthétique, peut stimuler l'absorption de divers composés organiques (PRINGSHEIM et WIESNER, 1960; autres réf. *in* PAASCHE, 1968, p. 76; etc...).

#### 5 - DISCRIMINATION ISOTOPIQUE

Du fait que le  $^{14}\text{C}$  est assimilé plus lentement que le carbone non marqué ( $^{12}\text{C}$ ), les mesures doivent être majorées de 5 à 6% (STEEMANN NIELSEN, *passim*); ce pourcentage dépendrait toutefois de la durée des incubations (THOMAS, 1963). De toutes les corrections applicables à la méthode du  $^{14}\text{C}$ , celle-ci est probablement la plus sûre et la plus généralisable; de nombreux auteurs, pourtant, suspectant globalement toutes les corrections, rejettent également celle-ci.

D'autre part, un échange physique des deux isotopes intervient entre le milieu et les cellules, échange dont le taux est mal connu (réf. *in* STRICKLAND, 1960, p. 82) mais ne saurait être négligé. Dans la pratique, cet effet est corrigé par l'emploi d'un flacon noir comme témoin; or, ce dernier sert également à évaluer l'assimilation non photosynthétique : il faut donc souligner ce *double rôle joué par le flacon noir* dans la méthode du  $^{14}\text{C}$ .

## 6 - MESURE DES RADIO-ACTIVITES

Si la période de l'isotope  $^{14}\text{C}$ , d'environ 5 000 ans, autorise une conservation des filtres pratiquement illimitée, on ne doit pas moins tenir compte de la possibilité d'une perte de  $^{14}\text{C}$ , mal expliquées mais d'origine biologique, qui survient dans les premières 24 heures suivant la filtration et peut atteindre jusqu'à 50% (WALLEN et GEEN, 1968).

Au sujet de la mesure de la radio-activité introduite, rappelons que la technique originelle d'extrapolation sur la courbe d'auto-absorption du carbonate de baryum conduit à une surestimation de l'activité des ampoules et, par suite, à une sous-estimation de la productivité (STEEMANN-NIELSEN, 1965; Anonyme, 1967; SMALL, 1967). D'autre part, dans la mesure de la radio-activité des filtres, l'effet d'auto-absorption due au plancton lui-même et aux particules détritiques n'est pas toujours négligeable (HERRERA et MARGALEF, 1966; SMALL, *ibid.*).

Pour les deux mesures (ampoule et filtre), l'emploi de compteurs du type Geiger-Müller, avec ou sans fenêtre terminale, est en fait peu approprié en raison des effets d'auto-absorption, de diffusion en retour ("back scattering") et de géométrie différentielle. Des comptages "absolus" sont assurément préférables, soit en phase gazeuse après combustion (MIYAKE *et al.*, 1954; GOLDMANN, 1960, 1968), soit, plus commodément, par scintillation en phase liquide (JITTS et SCOTT, 1961; WOLFE et SCHELSKE, 1967; LIND et CAMPBELL, 1969); dans ce dernier cas cependant, quelques effets d'auto-absorption et de "quenching" sont à corriger (PUGH, 1970).

## 7 - PERTES A LA FILTRATION

Une certaine fraction du matériel organique synthétisé au cours de l'expérience peut passer en solution lors de la filtration, par suite de l'écrasement ou de la rupture des cellules. Cette perte peut devenir considérable dans le cas de populations de nanno-flagellés dont les cellules sont particulièrement fragiles (STEEMANN-NIELSEN, 1964); elle est par ailleurs d'autant plus importante que le volume filtré est plus grand, indépendamment des effets d'auto-absorption (ARTHUR et RIGLER, 1967).

Il est ici encore impossible de définir une correction universelle, car l'effet étudié dépend autant du mode de filtration et de la nature des filtres (LASKER et HOLMES, 1957; PRASAD *et al.*, 1964) que de la composition du plancton.

## 8 - EFFETS DE BOUTEILLE

On sait, depuis ZO BELL et ANDERSON (1936) que le développement bactérien se trouve considérablement activé dans l'eau de mer enfermée dans des flacons, du fait de l'augmentation des surfaces; d'où une intensification des processus respiratoires et chimiosynthétiques, qui rend douteuse la validité des expériences de longue durée.

Deux autres raisons font que les conditions de vie du plancton contenu dans les flacons sont tout à fait artificielles. D'une part, le milieu se trouve confiné, donc plus rapidement épuisé de ses sels nutritifs (effet toutefois compensé par une régénération plus active par les bactéries) et plus rapidement "empoisonné" par d'éventuelles substances toxiques ou antagonistes. D'autre part, les mouvements horizontaux et verticaux (courants, convection, diffusion, sédimentation) sont annulés; ainsi, l'apparente inhibition lumineuse observée dans les eaux de surface est due en partie au fait que le phytoplancton est artificiellement immobilisé sous un éclairage excessif (SOURNIA, non publié).

Bien que ces effets ne soient pas spécifiquement inhérents à la méthode du  $^{14}\text{C}$  (cf. PRATT et BERKSON, 1959), ils ne peuvent être négligés. Leur évaluation quantitative est malheureusement très délicate.

## 9 - HEURE ET DUREE DES EXPERIENCES

L'intensité photosynthétique du phytoplancton varie aux différentes heures du jour, en réponse aux conditions du milieu (principalement : énergie solaire), mais aussi en réponse à un rythme interne. Ce second mécanisme apparaît clairement lorsque l'on mesure la productivité d'échantillons prélevés aux différentes heures du jour et de la nuit, et incubés pendant quelques heures en éclairage artificiel constant (DOTY et OGURI, 1957; SOURNIA, 1967); cette "capacité photosynthétique" peut ainsi varier, au cours de 24 heures, dans un rapport de 1 à 8 ou 9, l'amplitude du cycle étant fonction, notamment, de la longueur du jour solaire. Quelques auteurs ont tenté d'appliquer aux mesures réalisées à des heures différentes une correction nyctémérale (DOTY *et al.*, 1963; NEWHOUSE, 1968), mais les facteurs impliqués sont trop nombreux (facteurs internes, externes, et conditions expérimentales) et leurs interactions sont trop complexes pour qu'une formule simple puisse en rendre compte.

Un cas particulier de variations nyctémérales doit être mentionné. Des expériences d'une durée de 24 heures chacune, effectuées en conditions "*in situ*" ou "*in situ* simulé", ont montré que la production est plus forte dans les échantillons prélevés en fin de journée que dans ceux prélevés à la fin de la nuit (par exemple : RYTHER *et al.*, 1964). Ce phénomène doit être considéré comme un "faux cycle nyctéméral", car il s'explique comme suit : dans le cas des échantillons récoltés vers l'aube, une partie du  $^{14}\text{C}$  photosynthétisé pendant la journée est oxydée par la respiration au cours de la nuit suivante, et dissipée dans le milieu; par contre, dans les échantillons récoltés vers le crépuscule, le phytoplancton respire une partie de ses réserves (carbone non marqué) pendant la nuit, puis assimile et retient le  $^{14}\text{C}$  au cours de la journée qui suit (cf. STEEMANN NIELSEN, 1964).

Quant à la durée des expériences, elle retentit sur la signification même des mesures, puisque le recyclage respiratoire devient de plus en plus efficient avec le temps; en outre, le taux d'excrétion organique n'est pas

constant et semble décroître au bout de quelques heures (Mc ALLISTER *et al.*, 1964 (●); BARNETT et HIROTA, 1967). Ces deux mécanismes - recyclage et excré- tion - peuvent en partie expliquer le fait que la production mesurée au cours d'une exposition de 12 ou 24 heures est significativement inférieure à la somme des productions mesurées pendant le même temps au cours d'expositions successives de courte durée (ROOHE, 1958; etc...). Au reste, dans l'ignorance où l'on se trouve des conditions de vie, ou de survie, de la communauté planctonique enfermée dans les flacons, de nombreux facteurs doivent être supposés *a priori* dépendants de la durée de l'expérience.

## 10 - CONDITIONS EXPERIMENTALES

On peut désigner sous cette expression un ensemble de causes suscepti- bles de fausser les mesures ou d'infirmer la confrontation des résultats.

En premier lieu importe le mode opératoire, qui appartient à l'un des trois types suivants :

- a - expérimentation *in situ* (après inoculation de l'ampoule de  $^{14}\text{C}$ , les fla- cons sont remis à la mer et exposés aux profondeurs mêmes d'où prove- naient les prélèvements, donc dans les conditions naturelles de lumière et de température - mise à part une absorption sélective de la lumière par les parois des bouteilles);
- b - "*in situ* simulé" (exposition sur le pont du navire, avec interposition de filtres qui sont supposés reproduire les pourcentages de pénétration de la lumière aux différentes profondeurs);
- c - en incubateur, sous éclairage artificiel.

Vient ensuite le choix du matériel, et la manière de l'utiliser : à chaque étape de l'expérience correspond une (ou plusieurs) source d'erreur, et aucun détail ne peut être négligé. Quelques exemples seulement : ampoules contaminées (STEEMANN NIELSEN et WIUM-ANDERSEN, 1970), qualité du verre des flacons (OHLE, 1958), position verticale ou horizontale des flacons (OHLE, *ibid.*), nature des écrans lumineux (KIEFER et STRICKLAND, 1970), etc...

## 11 - CONCLUSION

La méthode du  $^{14}\text{C}$  met en jeu de nombreuses causes de variations ou d'erreur, dont certaines échappent à une évaluation quantitative. Le tableau I, dans lequel sont reportées les diverses corrections dont sont passibles les résultats, a pour but, non pas d'inspirer le découragement, mais d'inciter à la prudence...

Un grand nombre de ces incertitudes pourraient cependant être élimi- nées si une normalisation rigoureuse et complète de la technique était ar- rêtée. Il reste dans cette voie beaucoup à faire, car les quelques publi- cations visant à une standardisation se bornent à donner quelques recomman- dations générales, qui ne sont pas d'ailleurs unanimement retenues (DOTY

---

(●) STEEMANN NIELSEN (1965) et STEEMANN NIELSEN et WIUM-ANDERSEN (1970) attribuent les résultats de Mc ALLISTER et ses collaborateurs à l'uti- lisation d'ampoules contaminées par du cuivre.



*et al.*, 1965; Anonyme, 1967; RYTHER et YENTSCH, 1969); rappelons qu'une "International Agency for C. 14 determination" (Copenhague) peut fournir l'essentiel du matériel nécessaire aux mesures, et assurer le comptage des radio-activités.

Au demeurant, si la signification des résultats n'est pas aisée à établir, c'est que la notion de production primaire elle-même n'est pas simple. Les mécanismes de la photosynthèse sont assez complexes pour avoir éveillé et pour entretenir l'intérêt de milliers de Physiologistes (cf. RABINOWITCH, 1945-1956; RABINOWITCH et GOVINDJEE, 1969) : les Phytoplancologues pouvaient-ils espérer bénéficier - eu égard aux difficultés particulières de travail dans un espace à quatre dimensions - de lois simplifiées de la photosynthèse ? La méthode de STEEMANN NIELSEN, par les problèmes qu'elle a soulevés, aura eu entre autres mérites celui de dissiper cette illusion.

Il est difficile de dire si cette méthode donne une "bonne" évaluation de la production primaire (\*), car il faudrait alors remettre en cause cette dernière et discuter excrétion, nutrition organique, taux de recyclage, "turn-over", etc., ce qui n'était pas le but de cet exposé. Mais que mesure-t-on alors par ce moyen ? Une réponse très claire est fournie par RYTHER et MENZEL (1965) qui, de même que ANTIA *et al.* (1963), ont mesuré simultanément l'assimilation du  $^{14}\text{C}$  et les concentrations initiale et finale en carbone, et concluent : "the  $^{14}\text{C}$  method gives a reliable measure of the amount of carbon fixed and retained by the algae". Plus prudemment et plus précisément encore, sans craindre une tautologie : la méthode du  $^{14}\text{C}$  fournit une mesure sensible et précise de la quantité de carbone marqué assimilée et retenue par le phytoplancton en présence de lumière et dans des conditions plus ou moins artificielles; elle donne par-là, sinon une mesure, du moins une image très utile de la production photosynthétique de carbone par le phytoplancton.

---

(\*) Le problème de la comparaison des deux méthodes du  $^{14}\text{C}$  et de l'oxygène a été souvent mal posé : la première mesure la fixation et la rétention du carbone dans les cellules, et fournit une approximation de la production nette, tandis que la seconde, moins précise et surtout moins sensible (ce qui limite les possibilités de comparaison) est plutôt habilitée à mesurer, en termes d'oxygène dégagé, la production brute. La méthode du  $^{14}\text{C}$  fournit ordinairement des valeurs plus faibles mais passibles de plusieurs corrections positives (cf. Tableau I) qui conduisent à des résultats équivalents à ceux obtenus par la méthode de l'oxygène. En outre, comme le montre THOMAS (1963), la concordance entre les deux méthodes est soumise à divers facteurs tels que : lumière, sels nutritifs, durée de l'expérience.

TABLEAU I - Corrections applicables aux mesures par la méthode du  $^{14}\text{C}$   
(dans l'ordre où elles sont exposées dans le texte).

Respiration et recyclage .....	+ 6 %	(1)
(pour obtenir la production brute)		
Excrétion organique .....	+ 1 à 50%	(?)
Fixation inorganique .....	- ? %	
Assimilation non photosynthétique .....	± ? %	(2)
Assimilation de carbone non marqué .....	± ? %	
Discrimination isotopique .....	+ 3 à 8%	
Pertes pendant la conservation des filtres .....	+ 0 à 50%	
Défaut d'évaluation de la radio-activité des ampoules .....	+ 10 à 45%	
(technique du Ba CO <sub>3</sub> seulement)		
Auto-absorption .....	+ ? %	
Pertes pendant la filtration .....	+ 0 à 50%	
Effets de bouteille .....	± ? %	
Cycle nyctéméral de l'activité photosynthétique .....	± 0 à 300%	
"Faux cycle nyctéméral" .....	± 0 à 200%	
(dans le cas d'expositions de 24 heures)		
Conditions expérimentales .....	± ? %	
Précision expérimentale : voir STRICKLAND et PARSONS, 1968		

(1) Parfois davantage; jusqu'à + 100% dans le cas où le recyclage est total et où les intensités respiratoire et photosynthétique s'égalisent.

(2) L'emploi du flacon noir ne fournit qu'une correction incertaine.

## BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1967 : Report of a meeting of the joint group of experts on radiocarbon estimation of primary production (Copenhagen, Oct. 1966). *Unesco techn. Pap. mar. Sci.*, 6 : 1-6.
- ANTIA, N.J., Mc ALLISTER, C.D., PARSONS, T.R., STEPHENS, K. et STRICKLAND, J.D.H., 1963 : Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere. *Limnol. Oceanogr.*, 8 (2) : 166-183.
- ARTHUR, C.R. et RIGLER, F.H., 1967 : A possible source of error in the  $^{14}\text{C}$  method of measuring primary productivity. *Ibid.*, 12 (1) : 121-124.
- BARNETT, A.M. et HIROTA, J., 1967 : Changes in the apparent rate of  $^{14}\text{C}$  uptake with length of incubation period in natural phytoplankton populations. *Ibid.*, 12 (2) : 349-353.
- BEYERS, R.J., 1967 : Partial bibliography of interest to those measuring the primary productivity of aquatic ecosystems (compiled October, 1967). Manuscrit.
- BRAARUD, T. et FOYN, B., 1931 : Beiträge zur Kenntnis des Stoffwechsels im Meere. *Avhandl. Norske Vidensk. Akad. Oslo, Mat. naturvid. Kl.*, 1930 (14) : 1-24.
- BROUARDEL, J. et RINCK, E., 1963 : Mesure de la production organique en Méditerranée, dans les parages de Monaco, à l'aide du  $^{14}\text{C}$ . *Annls Inst. océanogr. Monaco, N. Sér.*, 40 (2) : 109-164.
- BROUARDEL, J. et SERRUYA, C., 1967 : Mesure de la production organique dans le Lac Léman à l'aide du  $^{14}\text{C}$ . *Annls Limnol.*, 3 (2) : 299-330.
- BUNT, J., 1965 : Measurements of photosynthesis and respiration in a marine Diatom with the mass spectrometer and with carbon-14. *Nature, Lond.*, 207 (5 004) : 1 373-1 375.
- DOTY, M.S., 1963 : A bibliography of articles pertinent to primary productivity, pp. 184-212, in DOTY, M.S., edit., Proc. Conf. primary Product. Measur. Hawaii, 1961, U.S. Atomic Energy Comm., Div. techn. Inform., TID. 7 633.

- DOTY, M.S., JITTS, H.R. : Intercalibration of marine plankton primary productivity techniques. *Limnol. Oceanogr.*, 10 (2) : 282-286.  
KORLENTZ-MISHKE, O.J. & SAIJO, Y., 1965
- DOTY, M.S., ET OGURI, M., 1957 : Evidence for a photosynthetic daily periodicity. *Ibid.*, 2 (1) : 37-40.
- DOTY, M.S. et OGURI, 1958 : Selected features of the isotopic carbon primary productivity technique. *Rapp. Proc. verb. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 144 : 47-55.
- DOTY, M.S. et OGURI, M., 1959 : The carbon-fourteen technique for determining primary plankton productivity. *Publ. Staz. zool. Napoli.*, 31 (Suppl.) : 70-94.
- DOTY, M.S., SUERIAATMA-DJA, R.E. et SOEGIARTO, A., 1963 : Observations on the primary marine productivity of northwestern Indonesian waters. *Mar. Res. Indonesia*, 5 : 1-25.
- DYSON, N., JITTS, H.R. et SCOTT, B.D., 1965 : Techniques for measuring oceanic primary production using radioactive carbon. *Techn. Pap., Div. Fish. Oceanogr. C.S.I.R.O.*, 18 : 1-12.
- EPPLEY, R.W. et SLOAN, P.R., 1965 : Carbon balance experiments with marine phytoplankton. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 22 (4) : 1 003-1 097.
- FOGG, G.E., 1958 : Extracellular products of phytoplankton and the estimation of primary production. *Rapp. Proc. verb. Cons. perm. int. Explor. Mer.* 144 : 56-60.
- FOGG, G.E., 1963 : The role of algae in organic production in aquatic environments. *Brit. phycol. Bull.*, 2 (4) : 195-205.
- FOGG, G.E., NALEWAJKO, C. et WATT, W.D., 1965 : Extracellular products of phytoplankton photosynthesis. *Proc. R. Soc.*, B, 162 (989) : 517-534.
- FOGG, G.E. et WATT, W.D., 1965 : The kinetics of release of extracellular products of photosynthesis by phytoplankton, pp. 165-174, in GOLDMAN, C.R., edit., IRP Symp. Produc. aquatic Envir., Pallenza 1965. *Mems Ist. ital. Idrobiol.*, 18 (Suppl.).
- FORSBERG, C. et TAUBE, O., 1967 : Extracellular organic carbon from some green algae. *Physiol. Plant.*, 20 (1) : 200-207.
- GERLETTI, M., 1968 : Dark bottle measurements in primary productivity studies. *Mems Ist. ital. Idrobiol.*, 23 : 197-208.
- GOLDMAN, C.R., 1960 : Primary productivity and limiting factors in three lakes of the Alaska peninsula. *Ecol. Monogr.*, 30 : 207-230.

- GOLDMAN, C.R., 1963 : The measurement of primary productivity and limiting factors in freshwater with carbon-14, pp. 103-113, in DOTY, M.S., edit., Proc. Conf. primary Product. Measur. Hawaii, 1961 U.S. Atomic Energy Comm., Div. techn. Inform., TID 7 633.
- GOLDMAN, C.R., 1968 : The use of absolute activity for eliminating serious errors in the measurement of primary productivity with C. 14. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 32 (2) : 172-179.
- GOLDMAN, C.R. et MASON, D.T., 1962 : Inorganic precipitation of carbon in productivity experiments utilizing carbon-14. *Science*; 136 (3 521) : 1 049-1 050).
- GUILLARD, R.R.L., et WANGERSKY, P.J., 1958 : The production of extracellular carbohydrates by some marine Flagellates. *Limnol. Oceanogr.*, 3 (4) : 449-454.
- HELLEBUST, J.A., 1965 : Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. *Ibid.*, 10 (2) : 192-206.
- HERRERA, J. et MARGALEF R., 1968 : Estimacion de la actividad total anadida y de la autoabsorcion en las determinaciones de produccion del fitoplancton con 14-C. *Invest. Pesq.*, 30 : 37-44.
- HOCH, G., DWENS, O. van H. et KOK, B., 1963 : Photosynthesis and respiration. *Arch. Biochem. Biophys.*, 101 (1) : 171-180.
- JITTS, H.R., 1963 : The standardization and comparison of measurements of primary production by the carbon-14 technique, pp. 114-120, in DOTY, M.S., edit., Proc. Conf. primary Product. Measur. Hawaii, 1961. U.S. Atomic Energy Comm., Div. techn. Inform., TID 7 633.
- JITTS, H.R. et SCOTT, B.D., 1961 : The determination of zero-thickness activity in Geiger counting of C. 14 solutions used in marine productivity studies. *Limnol. Oceanogr.*, 6 (2) : 116-123.
- JONES, G.E., THOMAS, W.H. et HAXO, F.T., 1958 : Preliminary studies of bacterial growth in relation to dark and light fixation of C.14 O<sub>2</sub> during productivity determinations. *U.S. Fish Wildlife Serv., Spec. scient. Rep., Fish.*, 279 : 79-86.
- KIEFER, D. & SIRICKLAND J.D.H., 1970 : A comparative study of photosynthesis in seawater samples incubated under two types of light attenuator. *Limnol. Oceanogr.*, 15 (3) : 408-412.
- LASKER, R. et HOLMES, R., 1957 : Variability in retention of marine phytoplankton by membrane filters. *Nature, Lond.*, 180 (4597) : 1 295-1 296.

- LIND, O.T. et CAMPBELL, R.S., 1969 : Comments on the use of liquid scintillation for routine determination of  $^{14}\text{C}$  activity in production studies. *Limnol. Oceanogr.*, 14 (5) : 787-789.
- Mc ALLISTER, C.D., 1961 : Decontamination of filters in the C. 14 method of measuring marine photosynthesis. *Ibid.*, 6 (4) : 447-450.
- Mc ALLISTER, C.D., SHAH N. et STRICKLAND, J.D.H. 1964 : Marine phytoplankton photosynthesis as a function of light intensity : a comparison of methods. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 21 (1) : 159-181.
- MIYAKE, Y., KIGOSHI, K., SUGIURA, Y. et SARUHASHI, K., 1954 : A study on the productivity in coastal waters by means of the radiocarbon. *Pap. Meteorol. Geophysics*. 5 (1) : 89-94.
- NALEWAJKO, C., 1966 : Photosynthesis and excretion in various planktonic algae. *Limnol. Oceanogr.*, 11 (1) : 1-10.
- NEWHOUSE, J., 1968 : Daily euphotic zone primary productivity "Pioneer" cruise of the International Indian Ocean Expedition. *Arch. Oceanogr. Limnol.*, 16 (1) : 1-43.
- OHLE, W., 1958 : Diurnal production and destruction rates of phytoplankton in lakes. *Rapp. Proc. verb. Cons. perm. int. Explor. Mer.* 144 : 129-131.
- PAASCHE, E., 1968 : Biology and physiology of Coenocithophorids. *Ann. Rev. Microbiol.*, 22 : 71-86.
- PRASAD, R.R., NAIR, P.V.R. et Mc LAUGHLIN, J.J.A., 1964 : Standardization of C. 14 stock solution and filter efficiency in the comparison of primary production measurements. *Proc. Indian Acad. Sci.*, B, 59 (5) : 245-251.
- PRATT, D.M. et BERKSON, H., 1959 : Two sources of error in the oxygen light and dark bottle method. *Limnol. Oceanogr.*, 4 (3) : 328-334.
- PRINGSHEIM, E.G. et WIESSNER, W. 1960 : Photo-assimilation of acetate by green organisms. *Nature, Lond.*, 188 (4754) : 919-921.
- PUGH, P.R., 1970 : Liquid scintillation counting of  $^{14}\text{C}$  diatom material on filter papers for use in productivity studies. *Limnol. Oceanogr.*, 15 (4) : 652-655.
- RABINOWITCH, E.I., 1945-1956 : Photosynthesis and related processes. *Intersci. Publs.*, N.Y., 2 088 p.
- RABINOWITCH, E. et GOVINDJEE, 1969 : Photosynthesis. *John Wiley*, N.Y., etc., 273 p.

- RHODE, W., 1958 : The primary production in lakes : some results and restrictions of the  $^{14}\text{C}$  method. *Rapp. Proc. verb. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 144 : 122-128.
- RYTHER, J.H., 1955 : The ratio of photosynthesis to respiration in marine plankton algae and its effect upon the measurement of productivity. *Deep-Sea Res.*, 2 (2) : 134-139.
- RYTHER, J.H., 1956a : The measurement of primary production. *Limnol. Oceanogr.*, 1 (2) : 72-84.
- RYTHER, J.H., 1956b : Interrelation between photosynthesis and respiration in the marine Flagellate *Dunaliella euchlora*. *Nature, Lond.*, 178 (4538) : 861-862.
- RYTHER, J.H. et MENZEL, D.W., 1955 : Comparison of the  $^{14}\text{C}$  technique with direct measurement of photosynthetic carbon fixation. *Limnol. Oceanogr.*, 10 (3) : 490-491.
- RYTHER, J.H., MENZEL, D.W. et VACCARD, R.F., 1961 : Diurnal variations in some chemical and biological properties of the Sargasso sea. *Ibid.*, 6 (2) : 149-153.
- RYTHER, J. et YENTSCH, C., 1969 : Measurement of primary production using the  $^{14}\text{C}$  method. In : Recommended procedures for measuring the productivity of plankton standing stock and related oceanic properties. *Nat. Acad. Sci., Washington D.C.*, pp. 12-16.
- SEKI, H., 1967 : Effect of organic nutrients on dark assimilation of carbon dioxide in the sea, II. Dark assimilation of marine Diatoms. *Inf. Bull. Planktol. Jap.*, 14 : 22-25.
- SEKI, H., 1968 : Relation between production and mineralization of organic matter in Aburatsubo inlet, Japan. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 25 (4) : 625-637.
- SMALL, L.F., 1967 : On the standardization of  $^{14}\text{C}$  for primary production estimates in aquatic environments. *Iowa State J. Sci.*, 42 (1) : 63-71.
- SOURNIA, A., 1967 : Rythme nyctéméral du rapport "intensité photosynthétique/chlorophylle" dans le plancton marin. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris, D*, 265 (14) : 1 000-1 003.
- SOURNIA, A., 1968 : Variations saisonnières et nyctémérales du phytoplancton marin et de la production primaire dans une baie tropicale, à Nosy-Be (Madagascar). *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 53 (1) : 1-76.

- STEEMANN NIELSEN, E., 1951 : Measurement of production of organic matter in the sea by means of carbon-14. *Nature, Lond.*, 167 (4252) : 684-685.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1952 : The use of radioactive carbon (C.14) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 18 (2) : 117-140.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1955 : The interaction of photosynthesis and respiration and its importance for the determination of C.14 discrimination in photosynthesis. *Physiol. Plant.*, 8 : 945-953.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1956 : Experimental methods for measuring organic production in the sea. *Rapp. Proc. verb. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 144 : 38-46.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1960 : Dark fixation of CO<sub>2</sub> and measurement of organic productivity. With remarks on chemo-synthesis. *Physiol. Plant.*, 13 (2) : 348-357.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1963a: Productivity, definition and measurement. In HILL, M.N., edit., *The sea*, 2 : 129-164. *Intersci. Publ.*, N.Y.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1963b: On bicarbonate utilization by marine phytoplankton in photosynthesis. With a note on carbamino carboxylic acids as a carbon source. *Physiol. Plant.*, 16 (2) : 466-469.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1964 : Recent advances in measuring and understanding marine primary production. *J. Ecol.*, 52 (Suppl.): 119-130.
- STEEMANN NIELSEN, E., 1965 : On the determination of the activity of <sup>14</sup>C-ampoules for measuring primary production. *Limnol. Oceanogr.*, 10 (Suppl.) : 247-252.
- STEEMANN NIELSEN, E. et AABYE JENSEN, E., 1957 : Primary oceanic production. The autotrophic production of organic matter in the oceans. *Galathea Rep.*, 1 : 49-136.
- STEEMANN NIELSEN, E. et AL KHOLY, A.A., 1956 : Use of <sup>14</sup>C-technique in measuring photosynthesis of phosphorus or nitrogen deficient algae. *Physiol. Plant.*, 9 (1) : 144-153.
- STEEMANN NIELSEN, E. et HANSEN, V.K., 1959 : Measurements with the carbon-14 technique of the respiration rates in natural populations of phytoplankton. *Deep-Sea Res.*, 5 (3) : 222-233.
- STEEMANN NIELSEN, E. et WIUM-ANDERSEN, S., 1970 : Copper ions as poison in the sea and in fresh-water. *Mar. Biol.*, 6 (2) : 93-97.



- STEWART, W.D.P., 1963 : Liberation of extracellular nitrogen by two nitrogen fixing blue green algae. *Nature, Lond.*, 200 (4910) : 1 020-1 021.
- STRICKLAND, J.D.H., 1960 : Measuring the production of the phytoplankton. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 122 : 1-146.
- STRICKLAND, J.D.H., 1965 : Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. In RILEY, J.P. et SKIRROW, G., edit., *Chemical Oceanography*, 1 : 477-610, *Acad. Press*, Lond. et N.Y.
- STRICKLAND, J.D.H. et PARSONS, T.R., 1968 : A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 167 : 1-311 + *errata*.
- THOMAS, W.H., 1963 : Physiological factors affecting the interpretation of phytoplankton production measurements, pp. 147-162. In DGIY, M.S., edit., *Proc. Conf. primary Product. Measur., Hawaii 1961*. U.S. Atomic Energy Comm., Div. techn. Inform., TID 7633.
- VOLLENWEIDER, R.A., TALLING, J.F. & WESTLAKA, edit. 1969 : A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments, including a chapter on Bacteria. *Intern. Biol. Program. Handbook*, 12 : I-XVI, 1-213.
- WALLEN, D.G. et GEEN, G.H., 1968 : Loss of radioactivity during storage of  $^{14}\text{C}$ -labelled phytoplankton on membrane filters. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 25 (10) : 2 219-2 224.
- WATT, W.D., 1966 : Release of dissolved organic material from the cells of phytoplankton populations. *Proc. R. Soc., B*, 164 (997) : 521-551.
- WETZEL, R.G., 1965 : Necessity for decontamination of filters on  $\text{C}^{14}$  measured rates of photosynthesis in fresh water. *Ecol.*, 46 (4) : 540-542.
- WOLFE, D.A. et SCHELSKE, C.L., 1967 : Liquid scintillation and Geiger counting efficiencies for carbon-14 incorporated by marine phytoplankton in productivity measurements. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 31 (1) : 31-37.
- ZO BELL, C.E. et ANDERSON, D.Q., 1936 : Observations on the multiplication of bacteria in different volumes of stored sea water and the influence of oxygen tension and solid surfaces. *Biol. Bull.*, 71 (2) : 324-342.