



HAL
open science

LA FIXATION DU CARBONE INORGANIQUE PAR LE PHYTOPLANCTON MARIN : DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES SUR LES CARBOXYLASES ET LE RAPPORT ISOTOPIQUE $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$

Chantal Descolas-Gros

► **To cite this version:**

Chantal Descolas-Gros. LA FIXATION DU CARBONE INORGANIQUE PAR LE PHYTOPLANCTON MARIN : DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES SUR LES CARBOXYLASES ET LE RAPPORT ISOTOPIQUE $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. Vie et Milieu / Life & Environment, 1985, pp.33-41. hal-03021800

HAL Id: hal-03021800

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-03021800v1>

Submitted on 24 Nov 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

LA FIXATION DU CARBONE INORGANIQUE PAR LE PHYTOPLANCTON MARIN : DONNÉES BIBLIOGRAPHIQUES SUR LES CARBOXYLASES ET LE RAPPORT ISOTOPIQUE $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$

*Inorganic carbon fixation by marine phytoplankton :
bibliographical review on carboxylating enzymes and $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ isotopic ratio*

DESCOLAS-GROS Chantal

Laboratoire Arago, Université P. et M. Curie,
CNRS, UA 117, 66650 Banyuls-sur-Mer

PHYTOPLANCTON
FIXATION DU CARBONE
CARBOXYLASES
RAPPORT $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$

RÉSUMÉ. — Cet article est une revue bibliographique des travaux effectués sur la fixation du carbone inorganique par le phytoplancton marin notamment en ce qui concerne le dosage de l'activité des carboxylases et la mesure du rapport isotopique $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ du carbone organique.

PHYTOPLANKTON
CARBON FIXATION
CARBOXYLASES
 $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ RATIO

ABSTRACT. — This paper is a review on carbon fixation by marine phytoplankton in particular with respect to carboxylating enzyme assays and carbon isotope fractionation.

INTRODUCTION

Le premier mécanisme de fixation du carbone mis en évidence chez les végétaux est le cycle des pentoses phosphates ou cycle de Calvin-Benson (Calvin *et al.*, 1951) encore appelé cycle C_3 . D'autres mécanismes permettent l'assimilation du carbone inorganique, par fixation d'un deuxième groupement carboxyl (β carboxyl) sur un composé à trois atomes de carbone par une réaction appelée β carboxylation. Les végétaux qui fixent le CO_2 atmosphérique par β carboxylation comprennent les espèces C_4 et CAM. Cette nouvelle voie métabolique fut mise en évidence par Kortschak *et al.* (1965) sur la Canne à sucre puis confirmée par Hatch et Slack (1966). Il faut noter enfin, que des travaux récents ont mis en évidence des espèces dont le métabolisme est intermédiaire entre celui des espèces C_3 et C_4 (Brown et Brown, 1975; Rathnam et Chollet, 1979; Kennedy *et al.*, 1980).

Les travaux sont beaucoup moins nombreux sur les Algues et se sont surtout développés ces dernières années ainsi que le montrent les revues récentes de Kremer (1981 a); Ferron et Coudret (1984) sur les Macroalgues et celle de Trench et Fisher (1983) sur les Algues unicellulaires endosymbiotiques. Nous présentons ici une synthèse des travaux publiés sur l'étude des voies de fixation du carbone chez le phytoplancton marin, notamment en ce qui concerne les mesures de l'activité des carboxylases et du rapport isotopique $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ du carbone organique.

La fixation du carbone inorganique peut être étudiée au niveau des mécanismes cellulaires ou des réponses physiologiques de l'ensemble de l'organisme considéré. Les techniques les plus utilisées chez les végétaux supérieurs sont les suivantes :

- 1) analyse des intermédiaires marqués par le ^{14}C après assimilation par la plante de $^{14}\text{CO}_2$.
- 2) étude des caractéristiques de l'activité photosynthétique associée aux différents métabolismes

comme par ex. la mesure de la sensibilité de la photosynthèse à l'oxygène qui permet de mettre en évidence la photorespiration des plantes C₃.

- 3) étude de l'activité des enzymes impliquées dans la fixation du carbone inorganique.
- 4) mesure du rapport isotopique ¹³C/¹²C du carbone organique des tissus végétaux.

Ces méthodes ont été appliquées aux Microalgues en culture et également aux communautés naturelles (Tabl. I). Le dosage de l'activité des carboxylases et la mesure du rapport isotopique ¹³C/¹²C du carbone organique sont des méthodes qui peuvent être menées en parallèle car 1) elles s'adaptent aux faibles densités cellulaires rencontrées en mer, 2) elles permettent un grand nombre de mesures nécessaires à la description du milieu marin 3) elles mesurent directement la fonction physiologique que l'on désire caractériser.

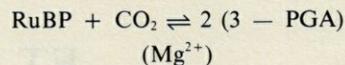
1. Données sur l'activité des carboxylases du phytoplancton marin

La fixation du carbone inorganique, selon la voie utilisée, peut être catalysée, par la ribulose —1,5—

bisphosphate carboxylase pour le cycle de Calvin-Benson ou par diverses carboxylases qui β carboxylent des composés en C₃ (phosphoénolpyruvate, pyruvate).

1.1. La ribulose —1,5— bisphosphate carboxylase (E.C.4.1.1.39)

Cette enzyme catalyse la réaction suivante :



La ribulose —1,5— bisphosphate carboxylase fixe le carbone sous forme CO₂ (Cooper *et al.*, Raven, 1970, 1974; Lane et Mizioroko, 1978) et nécessiterait du magnésium comme cofacteur (Lane et Mizioroko, 1978).

Cette enzyme a donné lieu à de très nombreux travaux sur l'ensemble du règne végétal mais fort peu concernent les Microalgues phytoplanctoniques :

— Estep *et al.*, (1978 a) ont montré que la structure de la ribulose —1,5— bisphosphate carboxylase d'une diatomée, *Cylindrotheca*, était similaire à celle des plantes supérieures, donc constituée par deux

Tabl. I. — Méthodologies utilisées dans les principaux travaux pour caractériser la fixation du carbone inorganique sur des Algues en culture ou sur des communautés naturelles.

Methods used to characterize algae inorganic carbon fixation in culture and in natural communities.

Produits formés à court terme	Produits formés à long terme	Carboxylases	$\delta^{13}\text{C}$	Sensibilité à l'oxygène
	Morris & Farrell 1971 Wallen & Geen 1971a	Morris & Farrell 1971 Hellebust & Terborgh 1967	Degens <i>et al.</i> 1968a	Beardall & Morris 1975
	Morris <i>et al.</i> 1974 Pugh 1975	Paasche 1971 Bush & Sweeney 1972 Mukerji & Morris 1976 Holdsworth & Colbeck 1976 Beardall & Morris 1976 Holdsworth & Bruck 1977	Wong 1976 Wong & Sackett 1978	Morris & Glover 1981
Glover <i>et al.</i> 1975				
Kremer & Berks 1977 Mukerji <i>et al.</i> 1978	Kremer & Berks 1978 Mukerji <i>et al.</i> 1978	Kremer & Berks 1978 Mukerji <i>et al.</i> 1978 Mukerji & Morris 1978 Estep <i>et al.</i> 1978b Appleby <i>et al.</i> 1980 Descolas-Gros 1981	Estep <i>et al.</i> 1978b	
Beardall <i>et al.</i> 1976		Beardall <i>et al.</i> 1976 Glover & Morris 1979 Descolas-Gros 1983 Descolas-Gros & Fontugne 1983, 1985	Fontugne 1983 Descolas-Gros & Fontugne 1983, 1985	Beardall <i>et al.</i> 1976
	Degens <i>et al.</i> 1968b Wallen & Geen 1971b Morris & Skea 1978 Hitchcock 1978		Sackett <i>et al.</i> 1965 Degens <i>et al.</i> 1968b Deuser 1970 Fontugne & Duplessy 1978, 81 Rau <i>et al.</i> 1982	
	Dohler & Rosslenbroich, 1979 Smith & Morris 1980a,b Li <i>et al.</i> 1980 Morris <i>et al.</i> 1981 Li & Harrison 1982	Li <i>et al.</i> 1980 Morris <i>et al.</i> 1981 Platt <i>et al.</i> 1983 Smith <i>et al.</i> 1983, 85	Li <i>et al.</i> 1980	

Tabl. II. — Espèces du phytoplancton marin chez lesquelles le dosage de la ribulose -1,5- bisphosphate carboxylase a été effectué.

Ribulose -1,5- bisphosphate carboxylase assay in marine phytoplankton species.

ESPECES	AUTEURS
Bacillariophyceae	
<i>Coscinodiscus</i> sp.	Glover & Morris 1979
<i>Cylindrotheca</i> sp.	Estep <i>et al.</i> 1978b
<i>Fragilariopsis kerguelensis</i>	Descolas-Gros 1983
<i>Nitzschia turgiduloides</i>	Descolas-Gros 1983
<i>Phaeodactylum tricorutum</i>	Paasche 1971 Beardall & Morris 1975 Beardall & Morris 1976 Holdsworth & Colbeck 1976 Mukerji & Morris 1976 Beardall <i>et al.</i> 1976 Mukerji & Morris 1978 Glover & Morris 1979 Descolas-Gros 1983
<i>Skeletonema costatum</i>	Beardall <i>et al.</i> 1976 Descolas-Gros 1983
<i>Thalassiosira pseudonana</i>	Glover & Morris 1979
Chlorophyceae	
<i>Dunaliella tertiolecta</i>	Hellebust & Terborgh 1967 Morris & Farrell 1971 Beardall <i>et al.</i> 1976 Mukerji <i>et al.</i> 1978 Glover & Morris 1979
<i>Dunaliella marina</i>	Descolas-Gros 1983
Coccolithophoridae	
<i>Coccolithus pelagicus</i>	Glover & Morris 1979
Cryptophyceae	
<i>Chroomonas salina</i>	Glover & Morris 1979
Chrysophyceae	
<i>Isochrysis galbana</i>	Descolas-Gros 1983
Cyanophyceae	
<i>Oscillatoria thiebautii</i>	Li <i>et al.</i> 1980
Dinophyceae	
<i>Amphidinium carterae</i>	Appleby <i>et al.</i> 1980
<i>Gonyaulax polyedra</i>	Bush & Sweeney 1972
<i>Gonyaulax tamarensis</i>	Beardall <i>et al.</i> 1976
<i>Prorocentrum micans</i>	Descolas-Gros 1983

chaînes polypeptidiques formant une grande et une petite sous-unité (Akazawa, 1979), et qu'elle fractionnait les isotopes du carbone de la même manière.

— Holdsworth et Colbeck (1976) ont mis en évidence chez une autre diatomée, *Phaeodactylum tricorutum*, l'existence de deux formes, l'une à forte affinité pour le CO₂ et l'autre à faible affinité; ces deux formes existent également chez les végétaux supérieurs (Lorimer *et al.*, 1978). Les espèces chez lesquelles le dosage de la ribulose -1,5- bisphosphate carboxylase a été effectué, figurent Tableau II.

1.2. Les enzymes responsables des β carboxylations

Une certaine confusion règne dans la littérature au niveau de l'appellation des enzymes responsables

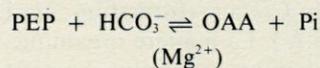
Tabl. III. — Les enzymes responsables des β carboxylations chez différentes espèces phytoplanctoniques marines selon les auteurs.

β carboxylases found in different marine phytoplankton species.

ESPECES	AUTEURS	PEPC	PEPCK	PC
Bacillariophyceae				
<i>Chaetoceros calcitrans</i>	Appleby <i>et al.</i> 1980	X (Mn)		
<i>Coscinodiscus</i> sp.	Glover & Morris 1979	X		
<i>Cylindrotheca closterium</i>	Holdsworth & Bruck 1977 Appleby <i>et al.</i> 1980		X	X
<i>Fragilariopsis kerguelensis</i>	Mukerji & Morris 1976	X		
<i>Nitzschia turgiduloides</i>	Descolas-Gros 1983		X	X
<i>Phaeodactylum tricorutum</i>	Beardall <i>et al.</i> 1976 Holdsworth & Bruck 1977	X		X
<i>Skeletonema costatum</i>	Mukerji & Morris 1976, 1978 Glover & Morris 1979 Appleby <i>et al.</i> 1980	X		X
<i>Thalassiosira pseudonana</i>	Beardall <i>et al.</i> 1976 Descolas-Gros 1983 Holdsworth & Bruck 1977 Glover & Morris 1979 Appleby <i>et al.</i> 1980	X		X
Bangiophyceae				
<i>Porphyridium cruentum</i>	Appleby <i>et al.</i> 1980	X (Mn)		
Chlorophyceae				
<i>Dunaliella tertiolecta</i>	Beardall <i>et al.</i> 1976 Mukerji <i>et al.</i> 1978 Glover & Morris 1979 Appleby <i>et al.</i> 1980	X X X X (Mn)		
<i>Dunaliella marina</i>	Descolas-Gros 1983	X		
Coccolithophoridae				
<i>Coccolithus pelagicus</i>	Glover & Morris 1979	X		
Cryptophyceae				
<i>Chroomonas salina</i>	Glover & Morris 1979	X		
Cyanophyceae				
<i>Anabaena cylindrica</i>	Appleby <i>et al.</i> 1980	X (Mn)		
<i>Oscillatoria thiebautii</i>	Li <i>et al.</i> 1980	X		
Dinophyceae				
<i>Amphidinium carterae</i>	Appleby <i>et al.</i> 1980			X
<i>Gymnodinium</i> sp.	Appleby <i>et al.</i> 1980			X
<i>Gonyaulax tamarensis</i>	Beardall <i>et al.</i> 1976	X		
<i>Prorocentrum micans</i>	Descolas-Gros 1983	X		
Prymnesiophyceae				
<i>Pavlova lutheri</i>	Appleby <i>et al.</i> 1980		X	

des β carboxylations (Tab. III). Cela tient au fait que seuls les travaux d'Holdsworth et Bruck (1977) et Appleby *et al.*, (1980) ont clairement caractérisé les enzymes après purification. Ces enzymes ont en commun d'utiliser des composés C₃ (phosphoénolpyruvate ou pyruvate) pour fixer le carbone inorganique sous la forme HCO₃⁻. Une espèce donnée ne posséderait qu'une seule de ces enzymes; trois sont actuellement répertoriées :

- a) *La phosphoénolpyruvate carboxylase.*
(E.C.4.1.1.31) qui catalyse la réaction

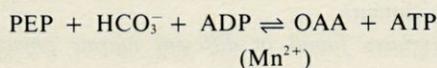


Cette enzyme nécessite du magnésium comme cofacteur et la présence de manganèse 5 mM augmenterait son activité chez certaines espèces. L'inhibition par le malate 5 mM varierait selon les espèces laissant supposer l'existence d'alloenzymes comme chez les végétaux supérieurs (Appleby *et al.*, 1980).

- b) *la phosphoénolpyruvate carboxykinase*
(E.C.4.1.1.49)

Cette enzyme a été mise en évidence principalement chez les Diatomées (Holdsworth et Bruck,

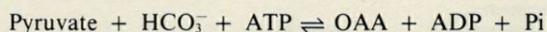
1977; Kremer et Berks, 1978) la réaction catalysée est la suivante :



Cette réaction requiert du manganèse et de l'ADP. Davies (1979) a attiré l'attention sur le fait qu'il existerait certaines phosphoénolpyruvate carboxylases qui seraient stimulées par l'ADP et que, pour justifier l'appellation phosphoénolpyruvate carboxykinase, il fallait mettre en évidence la formation d'ATP. Ceci a été démontré par Holdsworth et Bruck (1977). Cette enzyme qui conserve une partie de l'énergie du phosphoénolpyruvate sous forme d'ATP serait intéressante pour les Algues vivant à de faibles intensités lumineuses (Appleby *et al.*, 1980). Elle a été signalée également chez les Phéophycées (Kremer, 1981 a).

c) La pyruvate carboxylase (E.C.6.4.1.1.)

Appleby *et al.*, (1980) ont trouvé cette enzyme, non signalée chez les plantes ou les Algues marines, dans deux espèces de Dinoflagellés. Son activité est fortement inhibée par les ions Mn^{2+} . La réaction qu'elle catalyse est :



2. Données sur le rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ du carbone organique du phytoplancton

Le carbone présente à l'état naturel deux isotopes stables, le ^{12}C (98,89 %) et le ^{13}C (1,11 %). On peut mesurer grâce à un spectromètre de masse le rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ d'un échantillon carboné. Il n'est pas possible d'accéder à la mesure directe de ce rapport, mais de toutes petites variations de celui-ci (vs standard) peuvent être estimées. Le rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ est donc exprimé comme écart relatif en pour mille, par rapport à ce standard (Craig, 1957) sous la forme :

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \left[\frac{^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ échantillon}}{^{13}\text{C}/^{12}\text{C} \text{ standard}} - 1 \right] \times 1000$$

Le standard est le PDB qui a la composition isotopique du CO_2 extrait du carbonate d'un rostre de Bélemnite du Crétacé (formation Pee Dee, Caroline du Sud, U.S.A.). La matière organique végétale et le CO_2 atmosphérique étant plus pauvres en ^{13}C que le standard, les valeurs habituellement rencontrées du $\delta^{13}\text{C}$ sont négatives, d'autant plus que les échantillons sont appauvris en ^{13}C .

On parle de fractionnement isotopique lorsque le rapport $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ d'un composé carboné est modifié après un processus physique, chimique ou biologique (Fontugne, 1978). Le terme de discrimination contre le carbone-13 est utilisé lorsque l'on observe lors de cette transformation, une diminution du ^{13}C .

Depuis une quinzaine d'années, les mesures de $\delta^{13}\text{C}$ effectuées sur un grand nombre d'espèces végétales ont permis de mettre en évidence une relation étroite entre le $\delta^{13}\text{C}$ des végétaux et leur type métabolique. Les premiers travaux sur ce sujet sont ceux de : Park et Epstein, 1960; Bender, 1968; 1971; Troughton, 1971; Smith et Epstein, 1971. Les plantes C_3 sont caractérisées par de faibles valeurs du $\delta^{13}\text{C}$: $-38 \text{‰} < \delta^{13}\text{C} < -22 \text{‰}$ et les plantes C_4 par des valeurs élevées : $-19 \text{‰} < \delta^{13}\text{C} < -9 \text{‰}$. La valeur la plus fréquente est -27‰ pour les plantes C_3 (Lerman, 1975). A partir de la même source de CO_2 atmosphérique ($\delta^{13}\text{C} = -7 \text{‰}$) les végétaux C_3 sont appauvris en ^{13}C par rapport aux végétaux C_4 . L'essentiel de cette différence est lié à l'étape de carboxylation primaire. En effet, les carboxylations effectuées par la ribulose -1,5- bisphosphate carboxylase s'accompagnent d'un enrichissement des métabolites formés en ^{12}C alors que la fixation du CO_2 atmosphérique par la phosphoénolpyruvate carboxylase ne s'accompagne pas d'un tel phénomène (Whelan *et al.*, 1973; Deleens *et al.*, 1974; Christeller *et al.*, 1976; Reibach et Benedict, 1977; Estep *et al.*, 1978 a, b; Wong *et al.*, 1979).

Les mesures de $\delta^{13}\text{C}$ effectuées sur des communautés phytoplanctoniques marines (Craig, 1953; Park et Epstein, 1961; Sackett *et al.*, 1965; Degens *et al.*, 1968 b; Deuser, 1970; Calder et Parker, 1973; Fontugne et Duplessy, 1978, 1981; Rau *et al.*, 1982) mettent en évidence un large éventail de valeurs allant de -9‰ à -31‰ . En mer, Fontugne et Duplessy (1978, 1981) observent une relation entre le $\delta^{13}\text{C}$ et les masses d'eau et ils quantifient la relation entre le $\delta^{13}\text{C}$ et la température mise en évidence par Sackett *et al.*, (1965); Rau *et al.*, (1982) montrent un effet de la latitude.

Sur des espèces isolées, cultivées en laboratoire, la même dispersion des valeurs a été retrouvée (Degens *et al.*, 1968 a; Calder et Parker, 1973; Pardue *et al.*, 1976; Wong, 1976; Wong et Sackett, 1978). Ces variations sont attribuées aux différences interspécifiques, à la température de culture, à la teneur en CO_2 du milieu, au stade de croissance. Tout comme chez les végétaux supérieurs le $\delta^{13}\text{C}$ du phytoplancton peut être influencé :

1) par la composition isotopique de la forme de carbone inorganique assimilé (CO_2 , HCO_3^-) (Deuser et Degens, 1967) et par tous les facteurs intervenant sur l'équilibre gaz carbonique-acide carbonique-bicarbonates-carbonates, dans l'eau de mer, notamment la température (Wendt, 1968) et le pH.

2) par le métabolisme carboné des Algues. En effet, la ribulose -1,5- bisphosphate carboxylase des Algues peut discriminer contre le ^{13}C de la même manière que celle des végétaux supérieurs (Estep *et al.*, 1978 a). Si on considère la large gamme des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ observées, plusieurs hypothèses sont envisageables : ou bien il existe des espèces appartenant à chaque type métabolique (type C_3 ou C_4), ou

bien chaque espèce peut, comme les CAM, moduler son métabolisme en fonction des facteurs du milieu; enfin, il est également possible que, comme chez les angiospermes marines, des problèmes de perméabilité membranaire créent une compartimentation à l'intérieur des cellules et que la discrimination contre le ¹³C de la ribulose -1,5- bisphosphate carboxylase ne s'exprime pas dans certaines conditions.

Le seul moyen de répondre à ces interrogations est d'effectuer simultanément, en mer et en conditions contrôlées sur des cultures, des mesures du δ ¹³C du phytoplancton et des mesures permettant de caractériser le type métabolique des microalgues.

3. Discussion sur les voies de fixation du carbone inorganique utilisées par les Algues phytoplanctoniques (Fig. 1)

Les travaux sont encore peu nombreux compte tenu du grand nombre d'espèces des communautés phytoplanctoniques marines, et des incertitudes persistent sur les mécanismes associés à la fixation du carbone.

Il ressort de l'ensemble des travaux que la fixation du carbone extérieur se ferait d'une part grâce à l'activité de la ribulose -1,5- bisphosphate carboxylase et le cycle de Calvin-Benson, d'autre part par β carboxylation. Les β carboxylations mises en évidence chez les Algues diffèrent de celles rencontrées pour la fixation du CO₂ atmosphérique à la lumière chez les espèces C₄ et CAM. En effet, si comme chez ces dernières, le premier produit formé après fixation du carbone inorganique est bien un composé à quatre atomes de carbone (oxaloacétate), il n'y a aucune preuve de sa décarboxylation.

L'existence de cette double fixation du carbone inorganique par le cycle de Calvin-Benson et par β carboxylation est reconnue par l'ensemble des auteurs mais l'importance relative de l'un des mécanismes par rapport à l'autre donne lieu à des controverses. Les travaux de Kremer et Berks (1978); Kremer 1981 b; Holdsworth et Colbeck (1976) Holdsworth et Bruck (1977), Appleby *et al.*, (1980); Descolas-Gros 1983; Descolas-Gros et Fontugne (1985) mettent en évidence une prépondérance de la fixation par la ribulose -1,5- bisphosphate carboxylase dans tous les cas étudiés. Ceux de Beardall *et al.*, (1976), Mukerji et Morris (1976), Morris (1980) montrent que les β carboxylations peuvent être responsables de l'essentiel de la fixation du carbone chez certaines espèces et que l'état physiologique des cellules intervient directement sur le pourcentage de carbone fixé par l'un ou l'autre mécanisme. Pour Morris (1980), Morris et Darley (1982), il existe dans le phytoplancton marin un spectre de types métaboliques entre les deux extrêmes (fixation par la ribulose -1,5- bisphosphate carboxylase, fixation

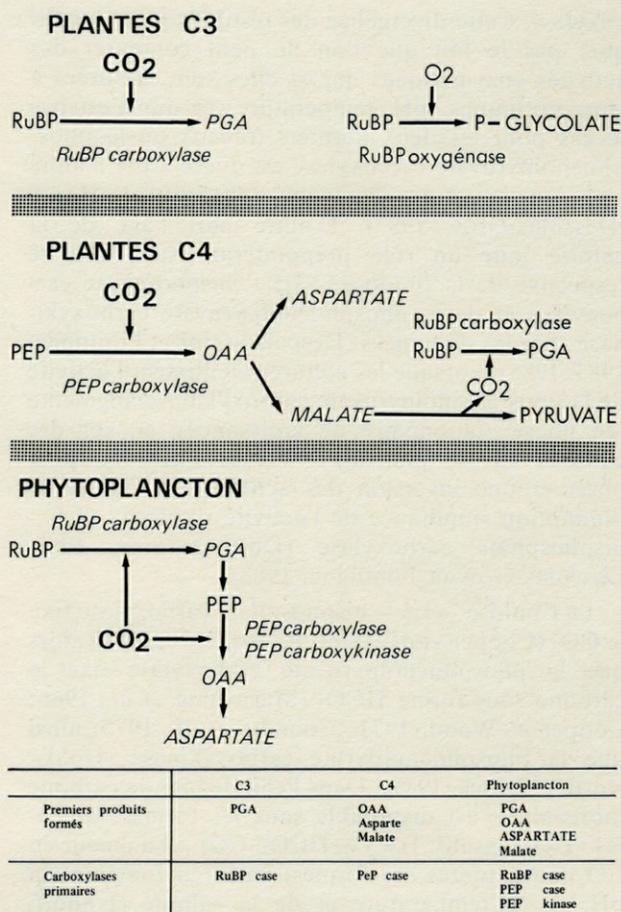


Fig. 1. — Schéma comparatif des voies de fixation du carbone inorganique des espèces C₃ et C₄ et de celles hypothétiques rencontrées chez les espèces phytoplanctoniques marines.

Comparison between C₃ and C₄ pathways of carbon dioxide fixation and the hypothetical one for marine phytoplankton species.

par β carboxylation). Il est cependant surprenant de noter que les résultats de ces deux groupes d'auteurs sont contradictoires sur les mêmes espèces aux niveaux 1— de l'importance des β carboxylations 2— de la nature des β carboxylases. En effet, nous avons mis en évidence une activité phosphoenolpyruvate carboxykinase chez toutes les Diatomées étudiées qu'elles soient originaires d'eaux tempérées (*Skeletonema costatum*, *Phaeodactylum tricornerutum*) ou d'eaux froides (*Nitzschia turgiduloides*, *Fragilariopsis kerguelensis*) (Descolas-Gros, 1983; Descolas-Gros et Fontugne; 1985). La présence de phosphoenolpyruvate carboxykinase avait également été trouvée chez *Phaeodactylum tricornerutum* par Holdsworth et Bruck (1977) et Kremer et Berks (1978). Par contre Mukerji et Morris (1976), Beardall *et al.*, (1976) ont mis en évidence une activité phosphoenolpyruvate carboxylase chez *Phaeodactylum tricornerutum* et *Skeletonema costatum*, activité supérieure à celle de la ribulose -1,5- bisphosphate car-

boxylase. Cette divergence des résultats peut s'expliquer par le fait que l'on ne peut comparer des activités enzymatiques que si elles sont mesurées à leurs optimums (pH, température) ce qui n'est pas le cas pour les deux derniers travaux où la phosphoénolpyruvate carboxylase est dosée à pH 8 alors que son optimum d'activité s'observe à pH 6,8 (Descolas-Gros, 1983). D'autre part l'âge de la culture joue un rôle prépondérant sur l'activité respective de la ribulose —1,5— bisphosphate carboxylase et de la phosphoénolpyruvate carboxykinase chez les diatomées (Descolas-Gros et Fontugne, 1983, 1985). Lorsque les cultures vieillissent l'activité de la phosphoénolpyruvate carboxykinase augmente (en phase stationnaire de croissance), et, sur des cultures encore plus âgées (senescentes) on peut observer une inversion des activités du fait de la diminution simultanée de l'activité ribulose —1,5— bisphosphate carboxylase (Descolas-Gros, 1983, Descolas-Gros et Fontugne, 1983).

La ribulose —1,5— bisphosphate carboxylase fixe le CO_2 (Cooper *et al.*, 1969; Raven, 1970, 1974) alors que la phosphoénolpyruvate carboxylase fixe le carbone sous forme HCO_3^- (Maruyama *et al.*, 1966; Cooper et Wood, 1971; Coombs *et al.*, 1975) ainsi que la phosphoénolpyruvate carboxykinase (Holdsworth et Bruck, 1977). Dans l'eau de mer, le carbone inorganique est disponible sous les formes suivantes : CO_2 dissous, H_2CO_3 , HCO_3^- , CO_3^{2-} . La teneur en CO_2 (sous toutes ses formes) varie en fonction du pH, de la température et de la salinité (Ivanoff, 1972). Aux pH habituels de l'eau de mer : 7,8-8,2, les ions HCO_3^- représentent 90 % de la totalité du CO_2 disponible, ce qui pourrait être un facteur limitant pour les algues fixant le carbone inorganique par la ribulose —1,5— bisphosphate carboxylase. Cette limitation est vraisemblablement minimisée par l'existence des deux mécanismes suivants : 1) la présence d'anhydrase carbonique (E.C.4.2.1.1.) qui catalyse à l'intérieur des cellules l'hydratation réversible du CO_2 (Raven, 1970; Graham et Smillie, 1976); 2) l'existence de mécanisme concentrant le CO_2 chez plusieurs espèces de Chlorophycées et chez une Cyanophycée (Beardall et Raven 1981; Raven et Beardall, 1981); ce mécanisme expliquerait la faible photorespiration apparente observée chez les Microalgues. En effet une forte teneur en CO_2 intracellulaire limiterait la fonction oxygénase de la ribulose —1,5— bisphosphate carboxylase.

Il ressort de l'ensemble de ces travaux que le type photosynthétique C_4 des végétaux supérieurs n'a pas été mis en évidence chez le phytoplancton marin, pas plus d'ailleurs que chez les Macroalgues benthiques (Kremer, 1981 a; Ferron et Coudret, 1984).

En effet :

— il n'existe aucune preuve de la décarboxylation du composé C_4 , donc de la fixation secondaire du CO_2 intracellulaire libéré par la ribulose —1,5— bisphosphate carboxylase;

— il n'y a aucune compartimentation tissulaire du type parenchyme périvasculaire-mésophylle chez les Microalgues.

Par contre :

— la photorespiration est généralement faible;

— la forme sous laquelle le carbone inorganique est le plus abondant dans l'eau de mer est HCO_3^- et la présence d'anhydrase carbonique ou de mécanismes concentrant le CO_2 ne sont pas généralisés à tous les composants du phytoplancton;

— la fixation du carbone inorganique par β carboxylation à la lumière peut être élevée; elle est supérieure à celle rencontrée chez certains végétaux C_3 comme la *Chlorelle* où elle atteint 5 % (Raven, 1970).

Aussi, pour lever toute ambiguïté de terminologie, Benedict (1978) conseille l'emploi du terme plus général de *Métabolisme C_4* ; Beardall et Raven (1981) utilisent les appellations *C_3 like* et *C_4 like* selon les comportements physiologiques mis en évidence et suivant que ceux-ci se rapprochent du comportement théorique d'une espèce C_3 ou C_4 mise dans les mêmes conditions.

Il apparaît que si les Microalgues phytoplanctoniques marines ont, pour fixer le carbone inorganique, des mécanismes communs avec les végétaux supérieurs (cycle de Calvin-Benson), elles possèdent aussi des mécanismes originaux directement liés au milieu dans lequel elles vivent et à ses contraintes. Les β carboxylations nous apparaissent comme un mécanisme adaptatif temporaire destiné à compenser un défaut de fixation du carbone inorganique par le cycle C_3 dû à des conditions du milieu défavorables ou à un mauvais état physiologique des cellules. Le facteur défavorable ne semble pas avoir d'effet spécifique : une diminution de l'intensité lumineuse ou le vieillissement des cultures (Descolas-Gros, 1983) provoque une diminution de l'activité de la ribulose —1,5— bisphosphate carboxylase et une augmentation des β carboxylations.

BIBLIOGRAPHIE

- AKAZAWA T., 1979. Ribulose —1,5— bisphosphate carboxylase. In : Encyclopedia of Plant Physiology, volume 6. M. Gibbs and E. Latzko ed. Springer Verlag, 208-225.
- APPLEBY G., J. COLBECK, E.S. HOLDSWORTH and H. WADMAN, 1980. β carboxylation enzymes in marine phytoplankton and isolation and purification of pyruvate carboxylase from *Amphidinium carterae* (Dinophyceae). *J. Phycol.*, **16** : 290-295.
- BEARDALL J. and I. MORRIS, 1975. Effects of environmental factors on photosynthesis patterns in *Phaeodactylum tricoratum* (Bacillariophyceae). II. Effect of oxygen. *J. Phycol.*, **11** : 430-434.

- BEARDALL J. and I. MORRIS, 1976. The concept of light intensity adaptation in marine phytoplankton: some experiments with *Phaeodactylum tricornutum*. *Mar. Biol.*, **37** : 377-387.
- BEARDALL J., D. MUKERJI, H.E. GLOVER and I. MORRIS, 1976. The path of carbon in photosynthesis by marine phytoplankton. *J. Phycol.*, **12** : 409-417.
- BEARDALL J. and J. RAVEN, 1981. Transport of inorganic carbon and the « CO₂ concentrating mechanism » in *Chlorella emersonii* (Chlorophyceae). *J. Phycol.*, **17** : 134-141.
- BENDER M.M., 1968. Mass spectrometry studies of carbon 13 variations in corn and other grasses. *Radiocarbon*, **10** : 468-472.
- BENDER M.M., 1971. Variations in the ¹³C/¹²C ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry*, **10** : 1239-1244.
- BENEDICT C.R., 1978. Nature of obligate photoautotrophy. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **29** : 67-93.
- BROWN R.H. and W.V. BROWN, 1975. Photosynthetic characteristics of *Panicum milioides*, a species with reduced photorespiration. *Crop Sci.*, **15** : 681-685.
- BUSH K. and B.M. SWEENEY, 1972. The activity of ribulose diphosphate carboxylase in extracts of *Gonyaulax polyedra* in the day and the night phases of the circadian rhythm of photosynthesis. *Plant. Physiol.*, **50** : 446-451.
- CALDER J.A. and P.L. PARKER, 1973. Geochemical implications of induced changes in C¹³ fractionation by blue-green algae. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **37** : 133-140.
- CALVIN M., J.A. BASSHAM A.A., BENSON, V.H. LYNCH, C. QUELET, L. SCHOU, W. STEPKA, and N.E. TOLBERT, 1951. Carbon dioxide assimilation in plants. *Symp. Soc. Exp. Biol.*, **5** : 284-305.
- CHRISTELLER, J.T., W.A. LAING, and J.H. TROUGHTON, 1976. Isotope discrimination by ribulose -1,5- Diphosphate carboxylase. No effect of temperature or HCO₃⁻ concentration. *Plant Physiol.*, **57** : 580-582.
- COOMBS J., S.L. MAW and C.W. BALDRY, 1975. Metabolic regulation in C₄ photosynthesis: the inorganic substrate for PEP carboxylase. *Plant Science Letters*, **4** : 97-102.
- COOPER T.G., D. FILMER, M. WISHNICK and M.D. LANE, 1969. The active species of « CO₂ » utilized by ribulose diphosphate carboxylase. *J. Biol. Chem.*, **244** : 1081-1083.
- COOPER T.G. and H.G. WOOD, 1971. The carboxylation of phosphoenolpyruvate and pyruvate. II The active species of « CO₂ » utilized by phosphoenolpyruvate carboxylase and pyruvate carboxylase. *J. Biol. Chem.*, **246** : 5488-5490.
- CRAIG H., 1953. The geochemistry of the stable carbon isotopes. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **3** : 53-92.
- CRAIG H., 1957. Isotopic standards for carbon and oxygen and correction factors for mass spectrometric analysis of carbon dioxide. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **12** : 133-149.
- DAVIES D.D., 1979. The central role of phosphoenolpyruvate in plant metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **30** : 131-158.
- DEGENS E.T., R.R.L. GUILLARD, W.M. SACKETT and J.A. HELLEBUST, 1968a. Metabolic fractionation of carbon isotopes in marine plankton. I. Temperature and respiration experiments. *Deep Sea Res.*, **15** : 1-9.
- DEGENS E.T., M. BEHRENDT, B. GOTTHARD and E. REPPMANN, 1968b. Metabolic fractionation of carbon isotopes in marine plankton. II. Data on samples collected off the coasts of Peru and Ecuador. *Deep Sea Res.*, **15** : 11-20.
- DELEENS E., J.C. LERMAN, A. NATO and A. MOYSE, 1974. Carbon isotope discrimination by the carboxylating reactions in C₃, C₄ and CAM plants. Proc. 3rd Int. Cong. Photosynth. 2, M. Avron ed. Elsevier, 1267-1276.
- DESCOLAS-GROS C., 1982. Données sur l'activité des carboxylases de quelques diatomées marines en culture. Pub CNEXO (Actes de Colloques), **14** : 123-130.
- DESCOLAS-GROS C., 1983. Les voies d'incorporation photosynthétique du carbone du phytoplancton. Signification écologique de l'activité des carboxylases en milieu marin. Comparaison avec le rapport isotopique ¹³C/¹²C du carbone organique du phytoplancton. Thèse Doct. ès Sciences, Paris VI, 117 p.
- DESCOLAS-GROS C. et M. FONTUGNE, 1983. L'assimilation du carbone par le phytoplancton. Relations entre le rapport ¹³C/¹²C et l'activité des carboxylases. *Oceanis*, **9** (3) : 163-168.
- DESCOLAS-GROS C. and M. FONTUGNE, 1985. Carbon fixation in marine phytoplankton: stable carbon isotope ratios and carboxylase activities. Physiological and Paleoclimatological aspects. *Mar. Biol.*, **87** : 1-6.
- DEUSER W.G., 1970. Isotopic evidence for diminishing supply of available carbon during diatom bloom in the Black Sea. *Nature*, **215** : 1033-1035;
- DOHLER G. and H.J. ROSSLENBROICH, 1979. Diurnal variation in photosynthetic CO₂ fixation of marine phytoplankton populations. *Z. Pflanzenphysiol.*, **94** : 417-425.
- ESTEP M.F., F.R. TABITA, P.L. PARKER and C. VAN BAALEN, 1978a. Carbon isotope fractionation by ribulose -1,5-bisphosphate carboxylase from various organisms. *Plant Physiol.*, **61** : 680-687.
- ESTEP M.F., F.R. TABITA and C. VAN BAALEN, 1978b. Purification of ribulose -1,5- bisphosphate carboxylase and carbon isotope fractionation by whole cells and carboxylase from *Cylindrotheca sp.* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.*, **14** : 183-188.
- FERRON F. and A. COUDRET, 1984. Metabolic pathways of photosynthesis in marine algae; a bibliographical review. *Physiol. Veg.*, **22** : 103-113.
- FONTUGNE M.R., 1978. Etude de la composition isotopique du carbone organique du plancton marin. Application à la paléocéanographie. Thèse 3^e cycle, Univ. Bordeaux I.
- FONTUGNE M.R., 1983. Les isotopes stables du carbone organique dans l'océan. Applications à la paléoclimatologie. Thèse Doctorat ès Sciences Orsay, 228 p.
- FONTUGNE M.R. and J.C. DUPLESSY, 1978. Carbon isotope ratio of marine plankton related to surface water masses. *Earth Planet. Sci. Lett.*, **41** : 365-371.
- FONTUGNE M.R. and J.C. DUPLESSY, 1981. Organic isotopic fractionation by marine plankton in the temperature range - 1 to 31 °C. *Oceanol. Acta.*, **4** : 85-90.
- GLOVER H., J. BEARDALL and I. MORRIS, 1975. Effects of environmental factors on photosynthesis patterns in *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae). I. Ef-

- fect of nitrogen deficiency and light intensity. *J. Phycol.*, **11** : 424-429.
- GLOVER H.E. and I. MORRIS, 1979. Photosynthetic carboxylating enzymes in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, **24** : 510-519.
- GRAHAM D. and R.M. SMILLIE, 1976. Carbonate dehydratase in marine organisms of the great barrier reef. *Austr. J. Plant Physiol.*, **3** : 113-119.
- HATCH M.D. and C.R. SLACK, 1966. Photosynthesis by sugar-cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. *Biochem. J.*, **101** : 103-111.
- HELLEBUST J.A. and J. TERBORGH, 1967. Effects of environmental conditions on the rate of photosynthesis and some photosynthetic enzymes in *Dunaliella tertiolecta*. *Limnol. Oceanogr.*, **12** : 559-567.
- HITCHCOCK G.L., 1978. Labelling patterns of carbon — 14 in net plankton during a winter-spring bloom. *J. exp. mar. biol. Ecol.*, **31** : 141-153.
- HOLDSWORTH E.S. and J. COLBECK, 1976. The pattern of carbon fixation in the marine unicellular alga *Phaeodactylum tricornutum*. *Mar. Biol.*, **38** : 189-199.
- HOLDSWORTH E.S. and K. BRUCK, 1977. Enzymes concerning with β carboxylation in marine phytoplankton purification and properties of phosphoenolpyruvate carboxykinase. *Arch. Biochem. Biophys.*, **182** : 87-94.
- IVANOFF A., 1972. Le système gaz carbonique-bicarbonates-carbonates. In : Introduction à l'océanographie. Tome I. *Vuibert*, 137-151.
- KENNEDY R.A., J.L. EASTBURN and K.G. JENSEN, 1980. C_3 - C_4 photosynthesis in the genus *Mollugo* : Structure, physiology and evolution of intermediate characteristics. *Amer. J. Bot.*, **67** : 1207-1217.
- KORTSCHAK H.P., C.E. HARTT and G.O. BURR, 1965. Carbon dioxide fixation in sugar-cane leaves. *Plant. Physiol.*, **40** : 209-213.
- KREMER B.P. and R. BERKS, 1978. Photosynthesis and carbon metabolism in marine and freshwater diatoms. *Z. Pflanzenphysiol.*, **87** : 149-165.
- KREMER B.P., 1981a. Aspects of carbon metabolism in marine macroalgae. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **19** : 41-94.
- KREMER B.P., 1981b. Dark reactions of photosynthesis. In : Physiological bases of phytoplankton ecology, T. Platt ed. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sciences*, **210** : 44-54.
- LANE M. and H.M. MIZIORKO, 1978. Mechanism of action of ribulose biphosphate carboxylase/oxygenase. In : Photosynthetic carbon assimilation. Basic life Sciences vol. 11. H.W. Siegelman and G. Hind eds. Plenum Press, 19-40.
- LERMAN J.C., 1975. How to interpret variations in the carbon isotope ratio of plants : biologic and environmental effects. In : Environmental and biological control of photosynthesis. R. Marcelle ed. W. Junk B.V., 323-335.
- LI W.K.W., H.E. GLOVER and I. MORRIS, 1980. Physiology of carbon photo-assimilation by *Oscillatoria thiebautii* in the Caribbean Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **25** : 447-456.
- LI W.K.W. and W.G. HARRISON, 1982. Carbon flow into the end products of photosynthesis in short and long incubations of a natural phytoplankton population. *Mar. Biol.*, **72** : 175-182.
- LORIMER G.H., M.R. BADGER and H.W. HELDT, 1978. The activation of ribulose -1,5- biphosphate carboxylase/oxygenase. In : Photosynthetic carbon assimilation. Basic Life Sciences, vol. 11, H.W. Siegelman and G. Hind eds. Plenum Press, 283-306.
- MARUYAMA H., R.L. EASTERDAY, H.C. CHANG and M.D. LANE, 1966. The enzymatic carboxylation of phosphoenolpyruvate. I. Purification and properties of phosphoenolpyruvate carboxylase. *J. Biol. Chem.*, **241** : 2405-2412.
- MORRIS I., 1980. Paths of carbon assimilation in marine phytoplankton. In : Primary Productivity in the Sea. Falkowski P.G. ed; Plenum press., 139-159.
- MORRIS I. and K. FARRELL, 1971. Photosynthetic rates, gross patterns of carbon dioxide assimilation and activities of ribulose diphosphate carboxylase in marine algae at different temperatures. *Physiol. Plant.*, **25** : 372-377.
- MORRIS I., H.E. GLOVER and C.S. YENTSCH, 1974. Products of photosynthesis by marine phytoplankton : the effect of environmental factors on the relative rates of protein synthesis. *Mar. Biol.*, **27** : 1-9.
- MORRIS I. and W. SKEA, 1978. Products of photosynthesis in natural populations of marine phytoplankton from the gulf of Maine. *Mar. Biol.*, **47** : 303-312.
- MORRIS I. and H. GLOVER, 1981. Physiology of photosynthesis by marine coccoid cyanobacteria some ecological implications. *Limnol. Oceanogr.*, **26** : 957-961.
- MORRIS I., A.E. SMITH and H.E. GLOVER, 1981. Products of photosynthesis in phytoplankton off the Orinoco river and in the Carribean Sea. *Limnol. Oceanogr.*, **26** : 1034-1044.
- MORRIS I. and M. DARLEY, 1982. Physiology and biochemistry of algae : introduction and bibliography. In : Selected papers in phycology, II Bd., by J.R. Rosowski and B.C. Parker. Pub. by Phycological society of american Inc. Kansas.
- MUKERJI D. and I. MORRIS, 1976. Photosynthetic carboxylating enzymes in *Phaeodactylum tricornutum* : Assay, methods and properties. *Mar. Biol.*, **36** : 199-206.
- MUKERJI D. and I. MORRIS, 1978. Measurement of carboxylases (RuDP case and PEP case) in cell suspensions of *Phaeodactylum tricornutum* treated with organic solvents. *Z. Pflanzenphysiol.*, **90** : 95-99.
- MUKERJI D., H.E. GLOVER and I. MORRIS, 1978. Diversity in the mechanism of carbon dioxide fixation in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae). *J. Phycol.*, **14** : 137-142.
- PAASCHE E., 1971. Effect of ammonia and nitrate on growth, photosynthesis, and ribulose diphosphate carboxylase content of *Dunaliella tertiolecta*. *Physiol. Plant.*, **25** : 294-299.
- PARDUE J.W., R.S. SCALAN, C. VAN BAALEN and P.L. PARKER, 1976. Maximum carbon isotope fractionation in photosynthesis by a blue-green algae and a green algae. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **40** : 309-312.
- PARK R. and S. EPSTEIN, 1960. Carbon isotope fractionation during photosynthesis. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **21** : 110-126.
- PARK R. and S. EPSTEIN, 1961. Metabolic fractionation of C^{13} and C^{12} in plants. *Plant Physiol.*, **36** : 133-138.
- PLATT T., D.V. SUBBA RAO, J.C. SMITH, W.K. LI, B. IRWIN, E.P.W. HORNE and D.D. SAMEOTO, 1983. Photosynthetic

- cally competent phytoplankton from the aphotic zone of the deep Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **10** : 105-110.
- PUGH P.R., 1975. Variations in the biochemical composition of the diatom *Coscinodiscus eccentricus* with culture age and salinity. *Mar. Biol.*, **33** (3).
- RATHNAM C.K.M. and R. CHOLLET, 1979. Photosynthetic carbon metabolism in *Panicum milioides*, a C₃-C₄ intermediate species : evidence for a limited C₄ dicarboxylic acid pathway of photosynthesis. *Biochem. Biophys. Acta*, **548** : 500-519.
- RAU G.H., R.E. SWEENEY and I.R. KAPLAN, 1982. Plankton ¹³C/¹²C ratio changes with latitude : differences between northern and southern oceans. *Deep Sea Res.*, **29** : 1035-1039.
- RAVEN J.A., 1970. Exogenous inorganic carbon sources in plant photosynthesis. *Biol. Rev.*, **45** (2) : 167-222.
- RAVEN J.A., 1974. Carbon dioxide fixation. In: *Algal physiology and biochemistry*. W.O.P. Stewart ed. Berkeley Univ. California press., 434-455.
- RAVEN J.A. and J. BEARDALL, 1981. Respiration and photorespiration. In: *Physiological bases of phytoplankton ecology*. T. Platt ed., *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, **210** : 55-82.
- REIBACH P.H. and C.R. BENEDICT, 1977. Fractionation of stable carbon isotopes by phosphoenolpyruvate carboxylase from C₄ plants. *Plant Physiol.*, **59** : 564-568.
- SACKETT W.M., W.R. ECKELMANN, M.L. BENDER and A.W.H. BE, 1965. Temperature dependence of carbon isotopes in marine plankton and sediments. *Science*, **148** : 235.
- SMITH A.E. and I. MORRIS, 1980 (a). Synthesis of lipid during photosynthesis by phytoplankton of the Southern Ocean. *Science*, **207** : 197-199.
- SMITH A.E. and I. MORRIS, 1980 (b). Pathways of carbon assimilation in phytoplankton from the Antarctic Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, **25** : 865-872.
- SMITH B.N. and S. EPSTEIN, 1971. Two categories of ¹³C/¹²C ratios for higher plants. *Plant Physiol.*, **47** : 380-384.
- SMITH J.C., T. PLATT and W.G. HARRISON, 1983. Photoadaptation of carboxylating enzymes and photosynthesis during a spring bloom. *Prog. Oceanogr.*, **12** : 425-459.
- SMITH J.C., T. PLATT, W.K.W. LI, E.P.W. HORNE, W.G. HARRISON, D.V. SUBBA RAO and B.D. IRWIN, 1985. Arctic marine photoautotrophic picoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **20** (3) : 207-220.
- TRENCH R.K. and C.R. FISHER, 1983. Carbon dioxide fixation in *Symbiodinium microadriaticum* : problems with mechanisms and pathways. In: *Endocytobiology*. Ed. by H.E.A. Schenk and W. Schwemmler Berlin : Walter and Gruyter & CO.
- TROUGHTON J.H., 1971. Aspects of the evolution of the photosynthetic carboxylation reaction in plants. In: *Photosynthesis and Photorespiration*. M.D. Hatch, C.B. Osmond, R.O. Slatyer eds. *Wiley Interscience*, 124-129.
- WALLEN D.G. and G.H. GEEN, 1971a. Light quality in relation to growth photosynthetic rates and carbon metabolism in two species of marine plankton algae. *Mar. Biol.*, **10** : 34-43.
- WALLEN D.G. and G.H. GEEN, 1971b. The nature of the photosynthate in natural phytoplankton populations in relation to light quality. *Mar. Biol.*, **10** : 157-168.
- WENDT I., 1968. Fractionation of carbon isotopes and its temperature dependence in the system CO₂ gas-CO₂ in solution and HCO₃-CO₂ in solution. *Earth. Planet. Sci. Lett.*, **4** : 64-68.
- WHELAN T., W.M. SACKETT and C.R. BENEDICT, 1973. Enzymatic fractionation of carbon isotopes by phosphoenolpyruvate carboxylase from C₄ plants. *Plant Physiol.*, **51** : 1051-1054.
- WONG W.W.L., 1976. Carbon isotope fractionation by marine phytoplankton. *PhD thesis Texas A & M University*, 116 p.
- WONG W.W. and W.M. SACKETT, 1978. Fractionation of stable carbon isotopes by marine phytoplankton. *Geochim. Cosmochim. Acta*, **42** : 1809-1815.
- WONG W.W., C.R. BENEDICT and R.J. KOHEL, 1979. Enzymatic fractionation of the stable carbon isotopes of carbon dioxide by ribulose -1,5- bisphosphate carboxylase. *Plant Physiol.*, **63** : 852-856.

Reçu le 19 février 1985; accepté le 15 avril 1985

Received, February 19, 1985; accepted April 15, 1985