

# Recyclage des sels nutritifs par le macroplancton-micronekton dans le Pacifique tropical Sud-Ouest

Sels nutritifs  
Macroplancton  
Micronekton  
Pacifique tropical

Nutrients  
Macroplankton  
Micronekton  
Tropical Pacific

Claude ROGER

Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération (ORSTOM), C/O IFREMER, B.P. 60, 97420 Le Port, La Réunion.

Reçu le 17/6/87, révisé le 17/9/87, accepté le 28/9/87.

## RÉSUMÉ

L'excrétion d'azote et de phosphore a été mesurée individuellement chez 255 organismes (dont 251 crustacés) du macroplancton-micronekton du Pacifique tropical. En dépit d'une variabilité assez forte d'un individu à l'autre, on aboutit à des estimations moyennes assez fiables pour chacun des principaux taxons. Pour les crustacés dont le poids sec individuel moyen est compris entre 12 et 34 mg, l'excrétion à 17°C exprimée en  $\mu\text{atg}$  par mg de poids sec et par jour s'élève en moyenne à 0,22 pour  $\text{NH}_4$ , 0,29 pour l'azote total, 0,022 pour  $\text{PO}_4$  et 0,039 pour le phosphore total; en moyenne, l'excrétion minérale représente 69 % de l'excrétion totale d'azote et 67 % de celle de phosphore. Le rapport atomique N/P d'excrétion totale est voisin de 7 pour la plupart des crustacés. Quelques mesures d'excrétion à 12°C ont permis de calculer les  $Q_{10}$  entre 12 et 17°C; les valeurs sont comprises entre 1,40 et 3,71. Les variations des taux d'excrétion d'une saison à l'autre, étudiées seulement chez les euphausiacés, apparaissent d'amplitude limitée; cependant, les taux sont plus fluctuants pendant l'été austral (décembre-avril) que pendant le reste de l'année. De même, en ce qui concerne la composition élémentaire des organismes, on observe une augmentation significative du rapport C/N de décembre à avril. Le temps de renouvellement (turnover) est deux fois plus rapide pour le phosphore (7 à 19 jours à 17°C) que pour l'azote (21 à 44 jours). En associant à ces mesures d'excrétion les valeurs des biomasses obtenues par ailleurs, on estime que l'ensemble du macroplancton-micronekton, c'est-à-dire les animaux dont la longueur est comprise entre 0,5 et 10 cm, recyclent dans ces régions  $81 \mu\text{atg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$  d'azote total et  $7,9 \mu\text{atg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$  de phosphore total.

D'après les travaux d'autres auteurs sur le zooplancton de la même région, on peut estimer que ces quantités ne représentent qu'environ 5 % de ce que recycle le zooplancton de la catégorie de tailles 200-5000  $\mu\text{m}$ .

*Oceanol. Acta*, 1988, 11, 1, 107-116.

## ABSTRACT

Nutrient recycling by macroplankton-micronekton in the south tropical Pacific Ocean

Nitrogen and phosphorus excretion have been measured at 17°C on 255 animals, mainly crustaceans, taken individually. Despite strong variability from one individual to another, reliable mean values are obtained for the main groups. As a mean, excretion rates for crustaceans weighing 12-34 mg dry weight, expressed in  $\mu\text{g} \cdot \text{at} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ , amount to 0.22 for  $\text{NH}_4$ , 0.29 for total nitrogen, 0.022 for  $\text{PO}_4$  and 0.039 for total phosphorus; the mean of individual ratios between inorganic and total excretion is 0.69 for nitrogen and 0.67 for phosphorus. The atomic N/P ratio is close to 7 for most of the crustaceans. A few experiments at 12°C lead to  $Q_{10}$  values ranging from 1.40 to 3.71. Seasonal variations, investigated only on euphausiids, appear to be weak, but rates are more variable in the southern hemisphere summer (December-April). Likewise, the elemental composition of animals displays a significant increase of the C/N ratio in the southern hemisphere summer. Turnover time is much faster for phosphorus (7-19 days at 17°C) than for nitrogen (21-44 days). By combining

these excretion data with biomass values previously calculated, the excretion of the whole macroplankton-micronekton (*i. e.*, animals 0.5-10 cm long) in this region would amount to  $81 \mu\text{g. at. m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$  for nitrogen and  $7.9 \mu\text{g. at. m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$  for phosphorus. Compared to data obtained on smaller zooplankton in the same area, these quantities represent only about 5% of the amounts of N and P excreted by zooplankton of the size range 200-5,000  $\mu\text{m}$ .

*Oceanol. Acta*, 1988, 11, 1, 107-116.

## INTRODUCTION

De 1982 à 1984 a été réalisé dans le Pacifique tropical Sud-Ouest un programme de recherches (Procal) dont l'objectif était d'étudier et de quantifier les mécanismes de la production pélagique dans les eaux oligotrophes. La région étudiée ici est située autour de l'île de Maré, à proximité de la Nouvelle-Calédonie, à une position moyenne de  $21^{\circ}\text{S}/168^{\circ}\text{E}$  (fig. 1).

Le présent article étudie le recyclage des sels nutritifs (azote et phosphore) par le macroplankton-micronekton, c'est-à-dire par les animaux dont la longueur est généralement comprise entre 0,5 et 10 cm. L'excrétion (liquide) de ces organismes remet une certaine quantité de sels nutritifs à la disposition du phytoplancton pour la production primaire, et participe donc à ce qu'il est convenu d'appeler la production régénérée. Il est important de mesurer cette régénération en milieu pélagique tropical, car le fait que ces régions pauvres en biomasse soient néanmoins productives (Sheldon, 1984) est probablement dû en partie à ce que l'activité métabolique des animaux y est beaucoup plus intense que dans les régions tempérées ou froides (Ikeda, Mitchell, 1982). En complément des dosages des produits d'excrétion, on a mesuré les teneurs des animaux en N et P, de façon à évaluer le temps de renouvellement de ces éléments.

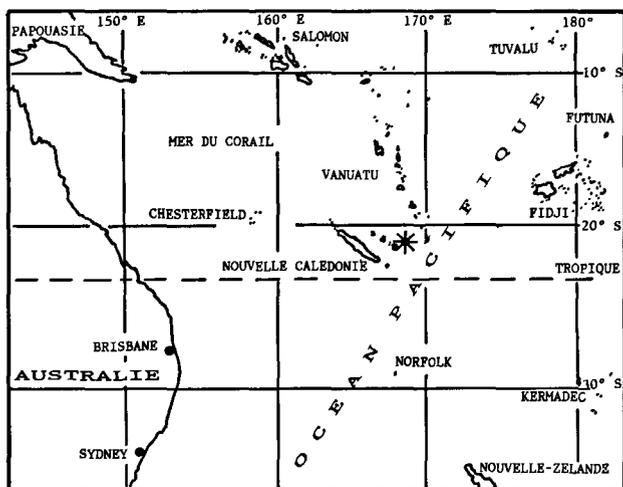


Figure 1  
Situation géographique de l'étude. \* position des prélèvements.  
*Area investigated. \* Sampling sites.*

Les résultats bruts du programme Procal concernant l'hydrologie, les sels nutritifs, le phytoplancton, la production primaire, le zooplankton et le micronekton sont rapportés par Lemasson et Cremoux (1985) et Le

Borgne (1986). L'analyse des données relatives aux biomasses a été faite par Le Borgne *et al.* (1985) pour le zooplankton et par Roger (1986) pour le macroplankton-micronekton.

## MÉTHODES DE RÉCOLTE ET D'ANALYSE

Un filet Ori (Omori, 1965), de 160 cm de diamètre en mailles de 2 mm, est traîné lentement pendant une dizaine de minutes entre la surface et 50 m de profondeur environ, au moment où les animaux sont les plus proches de la surface, c'est-à-dire entre 20 et 23 heures. La récolte est versée délicatement dans un récipient préalablement à demi-rempli d'eau de mer prélevée en surface. À l'aide d'une passoire, les animaux en bon état apparent sont transférés dans des flacons de 1 l en verre brun, qui ont été préalablement lavés à l'acide chlorhydrique 10 %, rincés à l'eau de mer courante, remplis d'eau de mer filtrée sur  $0,8 \mu\text{m}$  prélevée à une profondeur de 10 m environ, et thermostatés à la température choisie pour l'expérience. Un seul animal est introduit dans chaque flacon; celui-ci est fermé par un papier d'aluminium et placé à l'obscurité, en enceinte thermostatée. Aucune nourriture n'est fournie.

Compte tenu de la répartition bathymétrique moyenne des animaux du macroplankton-micronekton et de la structure thermique de la région étudiée (Roger, 1986), deux températures d'incubation ont été sélectionnées. La plupart des expériences ont eu lieu à  $17^{\circ}\text{C}$ , température correspondant à une immersion d'environ 300 m, et donc intermédiaire entre celles que rencontrent les animaux dans leurs habitats nocturne superficiel ( $23-27^{\circ}\text{C}$ ) et diurne profond ( $6-12^{\circ}\text{C}$ ). Quelques expériences ont été faites à  $12^{\circ}\text{C}$  de façon à estimer le  $Q_{10}$ .

Après 17 h 30 d'incubation en moyenne (15 h 30 à 18 h 50 selon les séries d'expériences), l'eau des flacons est prélevée pour analyse, en la passant sur une soie de  $10 \mu\text{m}$  qui retient les grosses particules. Un échantillon est passé directement à l'auto-analyseur Technicon pour le dosage de l'excrétion minérale:  $\text{NH}_4$  et  $\text{PO}_4$  (méthodes de Strickland et Parsons, 1972). Un autre est d'abord soumis à irradiation UV pendant 2 h 30 pour minéralisation de l'azote et du phosphore organique dissous, qui sont ensuite dosés à l'auto-analyseur Technicon sous formes  $\text{NO}_3$  et  $\text{PO}_4$  (méthode d'Armstrong et Tibbitts, 1968) pour la mesure de l'excrétion totale. L'excrétion des animaux est calculée par différence entre les dosages effectués sur l'eau des flacons dans lesquels ils ont incubé et ceux réalisés sur l'eau de flacons témoins, placés dans les mêmes conditions mais ne contenant aucun animal. L'excrétion

organique est la différence entre l'excrétion totale et l'excrétion minérale.

En fin d'expérience, les animaux sont rapidement rincés à l'eau déminéralisée, placés pendant 24 h en étuve à 60°C, puis stockés à -20°C.

A terre, les animaux sont pesés (poids secs), puis broyés pour analyse élémentaire (C, N, P). Pour chaque animal, on remplit deux nacelles d'aluminium CHN avec 1 mg (poids sec) de broyat environ chacune; les nacelles sont placées pendant 24 h en étuve à 60°C, puis pesées à ±0,01 mg. Une nacelle est passée à l'analyseur CHN (Hewlett-Packard 185 B); l'autre est utilisée pour le dosage du phosphore particulaire par la méthode de Menzel et Corwin (1965).

### MATÉRIEL

Des incubations d'animaux ont été réalisées au cours de 5 campagnes (Préfil 3, 4, 5, 6, 7), entre décembre 1982 et novembre 1983. Au total, 29 séries de mesures ont été faites à 17°C, chacune comprenant de 7 à 9 flacons avec animaux et 2 à 3 flacons témoins; 9 séries ont été réalisées à 12°C, avec les mêmes nombres de flacons. En ce qui concerne les analyses, des difficultés techniques n'ont pas permis de doser l'azote et le phosphore totaux dissous au cours des trois premières campagnes. En conséquence, si l'excrétion minérale (NH<sub>4</sub> et PO<sub>4</sub>) a bien été mesurée sur l'ensemble de la période décembre 1982-novembre 1983, on ne dispose de don-

nées sur l'excrétion totale (N<sub>T</sub> et P<sub>T</sub>) qu'en septembre et novembre 1983, avec un nombre de mesures plus limité (voir tab. 1).

La plupart des animaux incubés sont des crustacés, ceci étant dû au fait que ces organismes sont robustes, supportent bien les chocs dus au prélèvement et aux manipulations, et sont généralement en bonne condition à la fin des expériences. La mortalité en cours d'expérience a été faible dans ce groupe, de l'ordre de 5%. Au total, on a mesuré l'excrétion individuelle de 171 euphausiacés, 62 sergestidés, 14 caridés et 4 pénéidés (tab. 1); tous les individus étaient adultes. Au contraire, très peu de poissons sont capturés dans un état suffisamment bon pour se prêter à des mesures d'excrétion; les espèces mésopélagiques migratrices (Myctophidae notamment) sont très fragiles, et aucun individu n'a pu être utilisé; l'excrétion de 4 poissons seulement a pu être mesurée, tous étant des juvéniles d'espèces épipélagiques ou littorales. Enfin, aucun organisme gélatineux n'a été récolté en bon état physiologique.

### RÉSULTATS

#### Excrétion

L'ensemble des résultats concernant l'excrétion est reporté dans le tableau 1. Le Q<sub>10</sub> est donné par :

$$\log Q_{10} = 10 (\log E_2 - \log E_1) / T_2 - T_1$$

Tableau 1

Valeurs moyennes de l'excrétion minérale (NH<sub>4</sub> et PO<sub>4</sub>) et totale (N<sub>T</sub> et P<sub>T</sub>) pour les différents taxa, d'après les 38 séries de mesures (décembre 1982-novembre 1983). Les taux (E) sont exprimés en µgat par mg de poids sec par jour. Les valeurs entre parenthèses sont les écart-types (σ). Les rapports sont exprimés en atomes/atomes. 1) *Thysanopoda monacantha* + *T. pectinata* + *T. aequalis* + *T. obtusifrons*. 2) Famille représentée par 9 petits individus (poids individuel moyen 12,2 mg) et par 5 gros individus (p.i.m. 166 mg). 3) 1 animal incubé à 17°C, 3 animaux incubés à 12°C. 4) non compris les 5 gros caridés, ni les pénéidés (incubés à 12°C). 5) moyenne des rapports observés individuellement pour chaque animal (et non pas rapports des valeurs moyennes des taux d'excrétion). - Pas de données. \* valeurs douteuses.

Mean values of inorganic (NH<sub>4</sub> and PO<sub>4</sub>) and total (N<sub>T</sub> and P<sub>T</sub>) excretion of N and P. Rates (E) are expressed in µgat per mg dry body weight per day. Values between parenthesis are standard deviation σ. Ratios are given in atoms/atoms.

Taxon	Euphausiacés						Sergestidés		Caridés (2)		Pénéidés		Moyenne Crustacés (4)	Poissons
	<i>Thysanopoda tricuspidata</i>	<i>Thysanopoda</i> sp. (1)	<i>Euphausia fallax</i>											
Température d'incubation	17°C	12°C	17°C	12°C	17°C	12°C	17°C	12°C	17°C	(3)	17°C	17°C		
Nombre de mesures	NH <sub>4</sub> -PO <sub>4</sub>	64	5	26	14	42	20	50	12	9	5	4	242	4
	N <sub>T</sub> P <sub>T</sub>	11	5	9	14	19	20	6	12	4	2	4	106	0
Poids secs moyens des animaux (mg)	19,5 (8,5)	19,1 (7,3)	25,7 (13,2)	21,6 (6,6)	12,5 (3,4)	14,2 (1,8)	33,8 (22,3)	35,3 (27,1)	12,2 (1,7)	166 (92)	48,6 (21,8)	20,7	72,0 (39,0)	
ENH <sub>4</sub>	0,20 (0,08)	0,15 (0,04)	0,20 (0,15)	0,08 (0,06)	0,31 (0,20)	0,14 (0,07)	0,19 (0,08)	0,08 (0,04)	0,20 (0,12)	0,08 (0,05)	0,16 (0,08)	0,22	0,15 (0,09)	
EPO <sub>4</sub>	0,021 (0,008)	0,019 (0,005)	0,017 (0,006)	0,018 (0,009)	0,041 (0,013)	0,034 (0,014)	0,014 (0,006)	0,010 (0,005)	0,017 (0,007)	0,011 (0,009)	0,033 (0,013)	0,022	0,006* (0,004)	
(NH <sub>4</sub> ) (5)	11,0 (7,5)	9,2 (4,5)	12,6 (12,1)	4,1 (2,3)	8,8 (10,4)	4,2 (1,7)	15,1 (8,3)	9,5 (3,5)	14,3 (15,5)	15,7 (16,5)	5,6 (3,9)	12,4	25,0* (23,0)	
EN <sub>T</sub>	0,25 (0,08)	0,26 (0,09)	0,25 (0,08)	0,16 (0,07)	0,39 (0,12)	0,23 (0,11)	0,26 (0,10)	0,14 (0,15)	-	0,14 (0,06)	0,24 (0,08)	0,29	-	
EP <sub>T</sub>	0,035 (0,010)	0,025 (0,007)	0,030 (0,013)	0,022 (0,010)	0,065 (0,024)	0,048 (0,019)	0,025 (0,017)	0,014 (0,006)	-	0,025 (0,012)	0,034 (0,009)	0,039	-	
(N <sub>T</sub> ) (5)	7,6 (3,1)	11,6 (5,7)	7,3 (3,6)	7,9 (3,4)	6,4 (1,9)	5,9 (3,7)	15,2 (16,1)	10,5 (6,2)	-	6,5 (3,7)	7,3 (3,0)	9,1	-	
(P <sub>T</sub> )														
(NH <sub>4</sub> ) (5)	0,77 (0,20)	0,62 (0,18)	0,71 (0,22)	0,52 (0,31)	0,60 (0,16)	0,64 (0,26)	0,69 (0,21)	0,74 (0,32)	-	0,59 (0,22)	0,64 (0,15)	0,69	-	
(PO <sub>4</sub> ) (5)	0,68 (0,24)	0,77 (0,15)	0,57 (0,16)	0,83 (0,19)	0,74 (0,15)	0,77 (0,27)	0,70 (0,29)	0,79 (0,23)	-	0,81 (0,48)	0,97 (0,16)	0,67	-	
(N <sub>T</sub> )														
(P <sub>T</sub> )														
Q <sub>10</sub>	ENH <sub>4</sub>	1,44		3,71		2,70		3,49		-	-	-	-	-
	EPO <sub>4</sub>	1,46		-		1,91		1,69		-	-	-	-	-
	EN <sub>T</sub>	-		2,50		2,88		3,27		-	-	-	-	-
	EP <sub>T</sub>	1,40		1,91		1,83		3,19		-	-	-	-	-

avec  $E_1$  et  $E_2$  = taux métaboliques aux températures d'incubation  $T_1$  et  $T_2$ .

#### Variabilité individuelle

Pour éviter aussi bien un confinement excessif qu'un cannibalisme éventuel, un seul animal a été placé dans chaque flacon. Il en résulte une forte variabilité des mesures, l'excrétion d'un individu donné pouvant varier fortement en fonction de nombreux facteurs : état physiologique, stade d'intermue, abondance et nature des proies ingérées dans les heures précédant la capture (la plupart des espèces étudiées ici sont omnivores opportunistes). Les écarts-types de toutes les valeurs moyennes sont indiqués dans le tableau 1. Dans ces conditions, seules les moyennes obtenues à partir d'un nombre de mesures suffisant pourront être considérées comme représentatives de la population naturelle de l'espèce ou de la famille considérée. On peut admettre que tel est le cas pour les sergestidés et les euphausiacés (*T. tricuspidata*, *Thysanopoda* sp., *E. fallax*). Par contre, les valeurs concernant les caridés, les pénéidés et les poissons ne peuvent être considérées que comme indicatrices d'ordres de grandeur.

#### Excrétion d'azote à 17°C

Les taux moyens d'excrétion de  $\text{NH}_4$  sont remarquablement constants pour la plupart des familles et espèces : sergestidés 0,19; *T. tricuspidata* 0,20; *Thysanopoda* sp. 0,20; petits caridés 0,20; pénéidés 0,16 (ce taux plus faible provenant du fait que 3 des 4 pénéidés ont été incubés à 12°C). La valeur nettement plus élevée chez *E. fallax* (0,31) semble traduire la réalité : le nombre de mesures est important (42), et l'excrétion de  $\text{PO}_4$  est également plus forte que chez la plupart des autres espèces. De même, le faible taux (0,08) chez les gros caridés, dont le poids individuel moyen est de 166 mg, va bien dans le sens de la relation taux d'excrétion/poids indiquée par Corner *et al.* (1965), et selon laquelle le taux d'excrétion double lorsque le poids diminue d'un facteur 5 environ. En moyenne, le taux d'excrétion en  $\text{NH}_4$  pour les crustacés dont le poids sec individuel moyen est compris entre 12 et 34 mg s'élève à 0,22. Les mêmes caractéristiques s'observent pour l'excrétion d'azote total ( $\text{EN}_T$ ) : valeurs très voisines (0,26; 0,25; 0,25; 0,24) pour les sergestidés/*T. tricuspidata*/*Thysanopoda* sp./pénéidés; taux nettement plus élevé pour *E. fallax* (0,39), et nettement plus faible pour les gros caridés (0,14). La moyenne du taux d'excrétion en azote total pour les crustacés 12-34 mg s'élève à 0,29. Le rapport  $\text{ENH}_4/\text{EN}_T$  (moyenne des rapports observés individuellement chez chaque individu, et non pas rapport des taux moyens) est de 0,69; autrement dit, en moyenne, 69 % de l'excrétion azotée se fait sous forme minérale ( $\text{NH}_4$ ).

En ce qui concerne les poissons, le taux d'excrétion de  $\text{NH}_4$  (0,15) est plausible, pour les animaux dont le poids sec individuel moyen est de 72 mg. Compte tenu du très faible nombre de mesures, cette valeur n'est cependant qu'une indication à confirmer.

#### Excrétion de phosphore à 17°C

Les taux moyens d'excrétion de  $\text{PO}_4$  apparaissent plus variables d'un groupe à l'autre que ceux de l'azote :

sergestidés 0,014; *T. tricuspidata* 0,021; *Thysanopoda* sp. 0,017; petits caridés 0,017. Le taux moyen pour ces crustacés (12-34 mg de poids sec individuel moyen) s'élève à 0,017. Comme pour l'azote, on observe un taux nettement plus élevé chez *E. fallax* (0,041), résultat fiable compte-tenu du nombre de mesures; en incluant cette espèce dans le calcul, le taux moyen d'excrétion de  $\text{PO}_4$  à 17°C pour l'ensemble des crustacés 12-34 mg s'élève à 0,022.  $\text{EPO}_4$  est élevé chez les pénéidés (0,033), bien que 3 des 4 individus aient été incubés à 12°C; le faible nombre de mesures ne confère pas à cette moyenne une grande fiabilité. Chez les gros caridés, on observe, comme pour l'azote, un taux faible (0,011) lié au poids individuel élevé de ces animaux. Enfin, la valeur obtenue pour les poissons est faible (0,006), mais suspecte : elle impliquerait un rapport atomique N/P d'excrétion très élevé (voir paragraphe suivant).

En ce qui concerne l'excrétion de phosphore total, les rapports  $\text{EPO}_4/\text{EP}_T$  pour les crustacés s'étagent de 0,57 à 0,97; en moyenne, 67 % de l'excrétion de phosphore se fait sous forme minérale ( $\text{PO}_4$ ) chez ces animaux.

#### Rapports atomiques N/P d'excrétion à 17°C

Les valeurs reportées dans le tableau 1 montrent que le rapport atomique N/P d'excrétion à 17°C est assez variable d'un groupe à l'autre en ce qui concerne l'excrétion minérale ( $\text{NH}_4/\text{PO}_4$ ) : de 8,8 pour *E. fallax* à 15,7 pour les gros caridés, avec une moyenne de 12,4 pour l'ensemble des crustacés 12-34 mg. Par contre, les rapports sont remarquablement similaires pour l'excrétion totale chez tous les euphausiacés, caridés et pénéidés : 6,4 à 7,6 (moyenne 7,0 avec un faible  $\sigma = 0,52$ ); le rapport reste élevé (15,2) pour les sergestidés. D'une façon générale, le rapport N/P d'excrétion tend à être plus élevé lorsque l'on considère l'excrétion minérale seule. Rappelons qu'il s'agit là des moyennes des rapports observés individuellement sur chaque animal, et non pas des rapports des taux moyens. En ce qui concerne les poissons, la valeur aberrante de 25 confirme que l'excrétion de phosphore a été très vraisemblablement sous-estimée lors de nos quatre mesures.

#### Influence de la température

En raison du nombre limité de mesures réalisées à 12°C, les valeurs reportées dans le tableau 1 doivent être considérées avec prudence.

En ce qui concerne les taux d'excrétion, les  $Q_{10}$  varient de 1,40 à 3,71 selon les taxa et les produits excrétés. On observe donc bien une augmentation des taux avec la température, ainsi qu'il est classiquement admis. Pour ce qui est des valeurs des  $Q_{10}$ , il est difficile de les interpréter, d'autant que leur fiabilité est limitée par le nombre de mesures; les faibles valeurs observées pour *T. tricuspidata* peuvent indiquer une espèce plus eurytherme que les autres, ou mieux adaptée, dans son milieu naturel, aux deux températures choisies pour les expériences.

Si on considère la seule excrétion minérale, la moyenne du rapport  $\text{NH}_4/\text{PO}_4$  est, pour tous les groupes (sergestidés, *T. tricuspidata*, *Thysanopoda* sp., *E. fallax*) plus élevé à 17°C qu'à 12°C; cela signifie que l'excrétion de

$\text{NH}_4$  augmente davantage avec la température que celle de  $\text{PO}_4$  ( $Q_{10}$  plus élevé en moyenne). Pour l'excrétion totale, le même schéma s'observe chez les sergestidés et *E. fallax*; il est inverse ( $N_T/P_T$  plus faible à 17°C qu'à 12°C) chez *T. tricuspidata* et *Thysanopoda* sp..

Enfin, pour ce qui est des formes d'azote et de phosphore excrétées, on observe que le pourcentage de phosphore minéral est en moyenne plus élevé à 12° qu'à 17°C chez les quatre taxa considérés. Pour l'azote, la même caractéristique se rencontre chez les sergestidés et *E. fallax*, mais c'est l'inverse pour *T. tricuspidata* et *Thysanopoda* sp.

#### Variations temporelles de l'excrétion

Compte-tenu des données disponibles, l'existence d'une variabilité temporelle des taux d'excrétion ne peut être recherchée que pour l'excrétion minérale, et uniquement chez *T. tricuspidata*, *Thysanopoda* sp. et *E. fallax*. Les résultats sont peu démonstratifs (fig. 2). En ce qui concerne  $\text{NH}_4$ , les seules variations significatives (test U au seuil 0,05) d'une campagne à l'autre s'observent pour *Thysanopoda* sp. (augmentation entre décembre et avril) et pour *E. fallax* (diminution entre février et avril); l'évolution étant inverse pour ces deux espèces de la même famille, elle n'a probablement pas de signification physiologique réelle. Pour  $\text{PO}_4$ , on observe un taux d'excrétion peu variable tout au long de l'année chez *T. tricuspidata* et *Thysanopoda* sp.; chez *E. fallax*, ce taux est significativement plus faible en avril qu'en février et en novembre. Au total, on peut considérer que les taux d'excrétion de  $\text{NH}_4$  et  $\text{PO}_4$  chez les euphausiacés ne subissent pas de variations saisonnières importantes, mais seulement des fluctuations a périodiques d'amplitude limitée. Cependant, ces fluctuations apparaissent plus importantes pendant l'été austral (décembre-avril) que pendant le reste de l'année. La situation aurait peut-être été plus claire

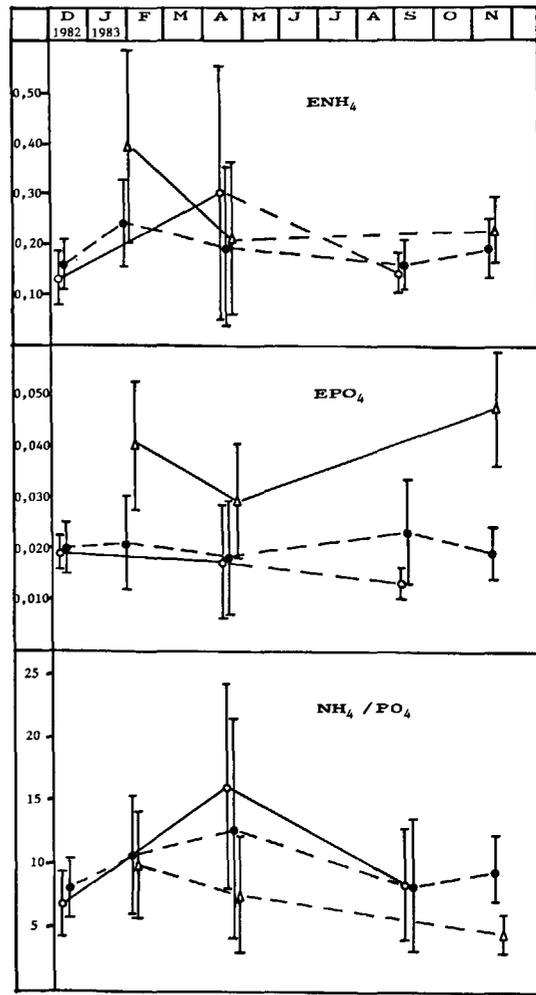


Figure 2

Variations temporelles de l'excrétion minérale à 17°C et du rapport atomique d'excrétion  $\text{NH}_4/\text{PO}_4$ . ● *T. tricuspidata*; ○ *Thysanopoda* sp.; △ *E. fallax*; □ Sergestidés. Lignes continues : variations significatives au seuil 0,05 (test U de Mann-Whitney). Lignes discontinues : variations non significatives. Barres verticales : écart-types ( $\pm \sigma$ ).

Seasonal variations in mineral excretion at 17°C, and  $\text{NH}_4/\text{PO}_4$  atomic ratio.

Tableau 2

Composition élémentaire moyenne des différents taxa, exprimée en pourcentages du poids sec du corps et rapports atomiques de constitution C/N et N/P. Les valeurs entre parenthèses sont les écart-types ( $\sigma$ ). n = nombre de mesures; - pas de données. Le turnover a été calculé avec l'excrétion d'azote total ( $N_T$ ) et de phosphore total ( $P_T$ ). \* valeur estimée d'après l'excrétion minérale ( $\text{NH}_4$ ) en prenant  $\text{ENH}_4/\text{EN}_T = 0,62$  (Roger, 1982).

Mean elemental composition expressed as percent of body dry weight, and C/N and N/P atomic ratios. Values between parenthesis are standard deviations,  $\sigma$ .

Taxa	Constitution					Turnover en jours				
	C %	N %	P %	C/N atom	N/P atom	N		P		
						12°	17°	12°	17°	
Euphausiacés	<i>Thysanopoda tricuspidata</i>	39,6 (1,9) n=67	11,1 (0,5) n=67	1,52 - n=2	4,17 (0,15) n=67	15,5 (0,6) n=2	30	32	20	14
	<i>Thysanopoda</i> sp.	39,3 (2,8) n=40	10,7 (0,9) n=40	-	4,29 (0,21) n=40	-	45	31	-	-
	<i>Euphausia fallax</i>	41,9 (2,0) n=60	11,4 (0,5) n=60	1,49 (0,13) n=23	4,30 (0,25) n=60	17,2 (1,8) n=23	35	21	10	7,4
Sergestidés	41,2 (2,4) n=61	11,2 (0,8) n=61	1,46 - n=1	4,31 (0,31) n=61	15,9 - n=1	56	31	36	18	
Caridés	37,1 (4,4) n=15	8,2 (1,5) n=15	1,49 - n=1	5,34 (0,56) n=15	12,2 - n=1	-	44	-	19	
Pénéidés	42,0 (1,3) n=4	11,0 (0,8) n=4	-	4,46 (0,34) n=4	-	33	-	-	-	
Poissons	42,5 (3,6) n=4	10,1 (0,3) n=4	-	4,91 (0,50) n=4	-	-	30*	-	-	

si on avait pu étudier les variations saisonnières de l'excrétion de N total et de P total.

### Constitution en C.N.P.

Le tableau 2 indique la composition moyenne des organismes des différents taxa exprimée en pourcentages du poids sec du corps, ainsi que les rapports atomiques de constitution C/N et N/P. En raison de problèmes techniques rencontrés pour le dosage du phosphore particulière, le nombre de mesures fiables est très faible pour cet élément. Ces résultats appellent peu de commentaires; on notera cependant que la composition élémentaire des caridés diffère sensiblement de celle des autres groupes, avec une plus faible teneur en C et en N, et un rapport C/N plus élevé.

En ce qui concerne les variations saisonnières de la constitution élémentaire des animaux, l'étude ne peut se faire que pour le carbone et l'azote, les données concernant le phosphore étant insuffisantes. On observe, comme pour l'excrétion de N et P, des fluctuations relativement importantes en été austral (décembre-mars) et des teneurs stables d'avril à novembre (fig. 3). En particulier, la teneur en azote diminue de façon significative pour trois des quatre taxa entre décembre et avril. La résultante de ces fluctuations au niveau du rapport atomique C/N de constitution est une augmentation significative (test U de Mann-Whitney) du rapport entre décembre et avril et une stabilité de ce même rapport de mai à novembre.

### Temps de renouvellement (turnover)

A partir des taux d'excrétion de N et P et des teneurs de ces mêmes éléments dans les organismes, on peut calculer le temps nécessaire à l'excrétion d'une quantité équivalente à celle que contient l'animal. Ces durées, exprimées en jours, sont reportées dans le tableau 2. Les valeurs moyennes pour l'ensemble des crustacés sont voisines de 40 (à 12°C) et 32 jours (à 17°C) pour l'azote, et de 22 (à 12°C) et 15 jours (à 17°C) pour le phosphore. Il apparaît donc que, en moyenne, le turnover du phosphore est deux fois plus rapide que celui de l'azote.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

### Influence des procédures utilisées sur les résultats

La mise en incubation des animaux aussitôt après leur récolte a l'avantage de mesurer une excrétion « naturelle », en ce sens qu'elle est l'aboutissement du catabolisme de la nourriture normale des organismes dans leur milieu. En ne ménageant pas un temps d'acclimatation préalable, on évite la diminution de l'excrétion due au jeûne, très généralement constatée (parmi les travaux récents: Roger, 1978; Le Borgne, 1979; Gardner, Paffenhöfer, 1982; Kremer, Gilmer, 1983; Bamstedt, 1985). Par contre, on risque de mesurer une augmentation artificielle de l'excrétion due au stress de la capture, souvent invoquée (Hawkins, Keizer, 1982; Abou Debs, 1984), parfois mise en doute (Gardner,

Scavia, 1981). La durée choisie pour les incubations, 17 h environ, permet d'intégrer les éventuelles variations à court terme de l'excrétion et, sur le plan pratique, de réaliser une série d'expériences par 24 h.

Cette durée correspond en outre au temps généralement considéré comme nécessaire pour que les taux d'excrétion se stabilisent (Roger, 1978; Le Borgne, 1979). L'idée largement acceptée est que les animaux ont un métabolisme de base stable, qui augmente en fonction de la nourriture ingérée (Gardner, Scavia, 1981; Kremer, 1982; Gardner, Paffenhöfer, 1982; Dall, 1986).

L'augmentation des taux d'excrétion avec la température a été constatée par tous les auteurs (par exemple Ikeda, 1985; Bowers, 1986); les valeurs de  $Q_{10}$  indiquées dans la littérature sont généralement du même ordre de grandeur que les nôtres (Jacobson, Comita, 1976; Ikeda, Hing Fay, 1981; Le Borgne, 1982 a; Ross, 1982; Ikeda *et al.*, 1982 a et b; Ikeda, 1985). Toutefois, le  $Q_{10}$  diffère selon l'élément considéré, et la forme

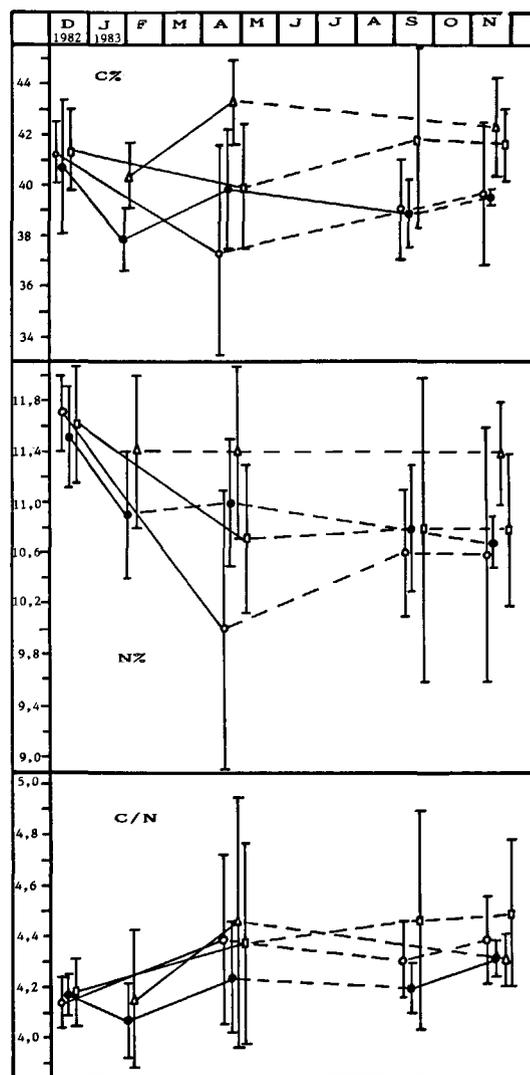


Figure 3

Variations temporelles des teneurs en C et N exprimées en % du poids sec du corps, et du rapport atomique C/N de constitution. ● *T. tricuspidata*; ○ *Thysanopoda* sp.; △ *E. fallax*; □ Sergestidés. Lignes continues: variations significatives au seuil 0,05 (test U de Mann-Whitney). Lignes discontinues: variations non significatives. Barres verticales: écart-types ( $\pm\sigma$ ).

Seasonal variations in C and N concentrations expressed as a percentage of dry body weight, and the C/N atomic ratio.

(minérale ou organique) sous laquelle il est excrété (Le Borgne, 1982 b); il s'ensuit que le rapport d'excrétion N/P varie avec la température. Cette dépendance des taux d'excrétion vis-à-vis de la température confère une grande importance au choix de la température utilisée pour les expériences; c'est pourquoi la plupart de nos mesures ont été faites à 17°C, température intermédiaire entre celles que rencontrent les animaux dans leurs habitats nocturne superficiel et diurne profond, choix correspondant au souci d'évaluer un taux d'excrétion moyen sur 24 h.

L'incubation d'un seul animal par flacon a été retenue pour éviter un confinement excessif (biomasse/litre) et un cannibalisme éventuel. Ce choix se paie par une grande variabilité des résultats, l'excrétion d'un individu dépendant de la nature de la nourriture catabolisée (Ceccaldi, 1981; White, Walker, 1981; Hernandorena, Kaushik, 1982; Olsen, Østgaard, 1985; Olsen *et al.*, 1986), de son passé trophique récent (Bowers, 1986), du stade d'intermue chez les crustacés (Scavia, McFarland, 1982), du sexe (Butler *et al.*, 1969)...

Enfin, aussi soignées soient-elles, les conditions dans lesquelles se trouvent les animaux en incubation sont par nature éloignées de celles qu'ils rencontrent dans leur milieu : Lagardère et Régnauld (1980) ont montré que la seule augmentation du bruit ambiant accroît fortement l'excrétion de  $\text{NH}_4$  pendant plusieurs heures.

#### Importance de la production régénérée

De nombreux travaux ont évalué le pourcentage de sels nutritifs recyclés par les animaux par rapport aux besoins de la production primaire; des estimations récentes sont fournies par Fernandez (1981), Ikeda *et al.* (1982 b), Bamstedt (1985). En moyenne, Sorokin (1985) estime que le rapport production régénérée/production totale est de 0,1 à 0,2 dans les eaux eutrophes, 0,4 à 0,6 dans les eaux mésotrophes, et 0,7 à 1 (pas de production nouvelle) dans les eaux oligotrophes dont fait partie le Pacifique tropical Sud-Ouest. D'après les mesures réalisées par Lemasson et Eldin (sous presse) dans les eaux oligotrophes du bassin nord-fidjien en 1985, on peut estimer à 67-95 % la part de la production régénérée par rapport à la production totale. En outre, l'observation d'une croissance forte du phytoplancton dans les eaux globalement pauvres en nutriments amène à penser que celui-ci, assimilant très rapidement les sels nutritifs (quelques minutes pour l'azote d'après Glibert et Goldman, 1981), même à l'obscurité (Ganf, Blazka, 1974), utilise pleinement les « plumes » ou « micropatches » de nutriments provenant de l'excrétion des animaux (Tarapchak, Nalewajko, 1986 a et b). Cependant, en raison notamment de la diminution des taux d'excrétion avec la taille des animaux, le macroplancton-micronecton n'est à l'origine que d'une faible partie de la production régénérée, dont l'essentiel est assuré par le microplancton (Dagg *et al.*, 1980; Fernandez, 1981; Ikeda *et al.*, 1982 b; Roger, 1982).

#### Bilan de la régénération des nutriments par le macroplancton-micronecton du Pacifique tropical Sud-Ouest

L'estimation des quantités totales d'azote et de phosphore recyclées par le macroplancton-micronecton est

obtenue en multipliant les valeurs des taux d'excrétion des différents taxa par leurs biomasses moyennes, qui ont été mesurées par ailleurs (Roger, 1986), à partir de 113 prélèvements nocturnes totalisant la filtration d'environ  $1,5 \cdot 10^6 \text{ m}^3$ . Cette procédure est recommandée notamment par Ikeda *et al.* (1982 a). On a vu que nos mesures des taux d'excrétion sont satisfaisantes en ce qui concerne les crustacés. Par contre, les données sont insuffisantes pour les poissons, qui constituent 39 % de la biomasse totale, d'une part en raison du faible nombre de mesures; du fait d'autre part que nous n'avons mesuré que l'excrétion minérale; pour ce groupe, on a donc utilisé également les résultats obtenus dans des conditions identiques en Atlantique tropicale par Roger (1982), et vérifié leur cohérence avec les valeurs publiées par Whitley (1978) sur des poissons pélagiques tropicaux de plus grande taille. De même, ce sont les valeurs de Roger (1982) qui ont été utilisées pour les taux d'excrétion des organismes gélatineux (8 % de la biomasse totale, en poids sec). Nos données concernant l'excrétion totale sont également peu nombreuses, puisque pendant 3 des 5 campagnes, seule l'excrétion minérale a pu être mesurée; on a donc vérifié que les valeurs trouvées pour les rapports  $\text{NH}_4/\text{NT}$  et  $\text{PO}_4/\text{P}_T$  étaient en accord avec celles reportées dans la littérature (Butler *et al.*, 1970; Kremer, 1977; Régnauld, 1981; Benson, Aldrich, 1981; Le Borgne, 1982 b et 1986 a; Bamstedt, 1985).

En ce qui concerne les biomasses, les valeurs utilisées sont probablement inférieures à la réalité : d'une part, le filet ne collecte pas 100 % de la faune présente, notamment aux deux extrémités de la gamme des tailles. D'autre part, les pesées ont été faites sur du matériel formolé, après une conservation d'une durée de 1 à 6 mois. Or, d'après les travaux de Hopkins (1968), Kerambrun et Champalbert (1979) et Williams et Robin (1982), on peut estimer que les valeurs ainsi obtenues sont en moyenne de 30 % inférieures environ aux biomasses réelles. Le bilan des quantités excrétées, reporté dans le tableau 3, devrait donc être de ce fait notablement inférieur à la réalité. Cependant, un autre facteur vient compenser cette sous-estimation : une petite partie de l'excrétion se produit de jour, donc en profondeur, et les nutriments qui en sont issus se trouvent incorporés, non à la production régénérée, mais à la production nouvelle, puisqu'ils n'atteindront la couche euphotique que par advection verticale. Il est vraisemblable que cette excrétion profonde est quantitativement peu importante, puisque la nourriture est rare en profondeur et le métabolisme ralenti par les basses températures.

Au total, on peut donc penser que les valeurs reportées dans le tableau 3 fournissent une bonne approximation des quantités d'azote et de phosphore excrétées dans la couche euphotique par le macroplancton-micronecton, c'est-à-dire de la production régénérée provenant de cette faune. La somme des produits taux d'excrétion  $\times$  biomasse pour les différents taxa fournit une estimation de 81  $\mu\text{atg}$  d'azote et 7,9  $\mu\text{atg}$  de phosphore excrétés par jour et par mètre carré par l'ensemble du macroplancton-micronecton, c'est-à-dire l'ensemble des animaux dont la longueur est comprise entre 0,5 et 10 cm. Ces valeurs sont proches de celles obtenues dans

Tableau 3

Bilan du recyclage de l'azote et du phosphore par le macroplancton-micronecton : quantités totales excrétées par jour et par  $m^2$  par l'ensemble des organismes. 1) d'après Roger (1986); 2) moyenne des valeurs d'excrétion mesurées chez *T. tricuspidata*, *Thysanopoda* sp. et *E. fallax*; 3) pas de mesures d'excrétion. Estimation d'après les valeurs obtenues chez les euphausiacés; 4) estimation de l'excrétion totale d'après  $NH_4/N_T = 0,66$  (Roger, 1982); 5) taux d'excrétion d'après Roger (1982); 6) pas de mesures d'excrétion. Taux estimés d'après la moyenne de ceux des autres organismes.

Total quantities of N and P excreted per  $m^2$  per day by macroplankton-micronecton in the studied area.

Taxa	Biomasse poids secs $mg \cdot m^{-2}$ (1)	Azote		Phosphore	
		$EN_T$ à 17°C $\mu\text{atg} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$	$\mu\text{atg}$ de N recyclés $\text{jour}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$	$EP_T$ à 17°C $\mu\text{atg} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$	$\mu\text{atg}$ de P recyclés $\text{jour}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$
Euphausiacés (2)	78,7	0,30	23,6	0,043	3,38
Sergestidés	15,5	0,26	4,0	0,025	0,39
Caridés	20,2	0,14	2,7	0,025	0,51
Pénéidés	5,9	0,24	1,4	0,034	0,20
Autres crustacés (3)	10,5	0,30	3,1	0,043	0,45
Poissons (4)	120,6	0,23	27,7	0,009	1,09
Org. gélatineux (5)	25,4	0,35	8,9	0,032	0,81
Divers (6)	33,5	0,28	9,4	0,031	1,04
Total	310	-	80,8	-	7,87

l'Atlantique à 10°S (Roger, 1982), donc dans une région également tropicale oligotrophe, où on avait trouvé 70 et  $5 \mu\text{atg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$  pour l'azote et le phosphore respectivement.

En utilisant les valeurs de biomasse et d'excrétion publiées par Le Borgne (1986 b) pour le mésozooplancton, on aboutit à une estimation vingt fois supérieure. Il semble donc que les quantités totales d'azote et de phosphore recyclées par le macroplancton-micronecton (0,5-10 cm) ne soient égales qu'à 5 % environ de celles excrétées par le mésozooplancton (200-5 000  $\mu\text{m}$ ).

#### Remarques sur la mesure de la production par la méthode des rapports N/P

La connaissance du rapport N/P des produits d'excrétion est l'un des éléments qui permettent de calculer la production des organismes. En effet, à partir d'une observation de Ketchum (1962), Corner et Davies (1971) puis Le Borgne (1978) ont préconisé l'utilisation de l'évolution du rapport N/P dans la chaîne trophique proies  $\rightarrow$  prédateur  $\rightarrow$  excrétion pour calculer l'efficacité nette de croissance  $k_2$ , donc la production. On se reportera à Le Borgne (1978) pour l'exposé et la discussion de la méthode. En supposant que les coefficients d'assimilation de l'azote et du phosphore soient égaux ( $a_4 = 1$  dans la formule de Le Borgne), la condition essentielle de faisabilité des calculs est que l'évolution des rapports N/P se fasse dans le sens N/P excrétion  $<$  N/P de constitution des proies  $<$  N/P de constitution du prédateur. Les résultats que nous avons obtenus montrent que tel n'est pas le cas en ce qui

concerne le macroplancton-micronecton. En effet, si le rapport N/P d'excrétion est bien le plus faible des trois (6,3 à 15,2, moyenne 9,1 pour les crustacés), le rapport de constitution des prédateurs (12,2 à 17,2) n'est pas supérieur à celui de leurs proies : Le Borgne (1986 b) indique un rapport moyen de constitution N/P de 19,6 pour le microzooplancton 50-200  $\mu\text{m}$ , et de 21,9 pour le mésozooplancton 200-5 000  $\mu\text{m}$ . Ces gammes de tailles correspondent cependant bien aux proies potentielles des euphausiacés de grande taille et des sergestidés : Jorgensen (1966) a montré que *Euphausia superba* filtre les particules dans la gamme 35-230  $\mu\text{m}$ , et les euphausiacés prédatrices se nourrissent en partie sur les copépodes, qui constituent une grande partie du mésozooplancton. Dans ces conditions, il faut supposer que le coefficient d'assimilation de l'azote est inférieur à celui du phosphore ( $a_4 < 1$ ); mais dans l'ignorance où nous sommes des valeurs réelles de ces coefficients, la production des organismes du macroplancton-micronecton ne peut être calculée par la méthode des rapports N/P.

Au cours de deux tentatives précédentes (Roger, 1978; 1982), on était parvenu à la même conclusion.

#### Remerciements

Je suis redevable à S. Bonnet, J.-L. Crémoux, H. Ferrer et P. Gérard de la réalisation des analyses chimiques, en mer et à terre. Je remercie R. Le Borgne pour la discussion constructive des résultats.

## RÉFÉRENCES

- Abou-Debs C., 1984. Carbon and nitrogen budget of the calanoid copepod *Temora stylifera*: effect of concentration and composition of food, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **15**, 3, 213-223.
- Armstrong F. A. J., Tibbitts S., 1968. Photochemical combustion of organic matter in sea water, for nitrogen, phosphorus and carbon determination, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **48**, 143-152.
- Bamstedt U., 1985. Seasonal excretion rates of macrozooplankton from the Swedish west coast, *Limnol. Oceanogr.*, **30**, 3, 607-617.
- Benson F. W., Aldrich J. C., 1981. A study of nitrogen excretion in the marine copepod *Temora longicornis*, *Kiel. Meeresforschung*, **5**, 186-190.
- Bowers J. A., 1986. Phosphorus regeneration by the predatory copepod *Diacyclops thomasi*, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 2, 361-365.
- Butler E. L., Corner E. D. S., Marshall S. M., 1969. On the nutrition and metabolism of zooplankton. VI: Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **49**, 977-1001.
- Butler E. L., Corner E. D. S., Marshall S. M., 1970. On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII: Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde area, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **50**, 525-560.
- Ceccaldi H. J., 1981. Évolution des concepts concernant l'utilisation des méthodes de la physiologie et de la biochimie en océanographie et en biologie marine, *Oceanis*, **7**, 5, 489-510.
- Corner E. D. S., Davies A. G., 1971. Plankton as a factor in the nitrogen and phosphorus cycles in the sea, *Adv. Mar. Biol.*, **9**, 101-204.
- Corner E. D. S., Cowey C. B., Marshall S. M., 1965. On the nutrition and metabolism of zooplankton. III: Nitrogen excretion by *Calanus*, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, **45**, 429-442.
- Dagg M., Cowles T., Whitlege T., Smith S., Howe S., Judkins D., 1980. Grazing and excretion by zooplankton in the Peru upwelling system during April 1977, *Deep-Sea Res.*, **27**, 1A, 43-60.
- Dall W., 1986. Estimation of routine metabolic rate in a penaeid prawn, *Penaeus esculentus* Haswell, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **96**, 1, 57-74.
- Fernandez F., 1981. Nutrient regeneration and particulate organic matter consumption by crustacean meso-zooplankton in the upwelling region of N.W. Africa, with some notes on the community structure, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **51**, 2-3, 187-206.
- Ganf G. G., Blazka P., 1974. Oxygen uptake, ammonia and phosphate excretion by zooplankton of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda), *Limnol. Oceanogr.*, **19**, 313-325.
- Gardner W. S., Scavia D., 1981. Kinetic examination of nitrogen release by zooplankters, *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 5, 801-810.
- Gardner W. S., Paffenhöfer G. A., 1982. Nitrogen regeneration by the subtropical marine copepod *Eucalanus pileatus*, *J. Plankt. Res.*, **4**, 3, 725-734.
- Gliber P. M., Goldman J.-C., 1981. Rapid ammonium uptake by marine phytoplankton, *Mar. Biol. Lett.*, **2**, 1, 25-31.
- Hawkins C. M., Keizer P. D., 1982. Ammonium excretion in *Corophium volutator*: using an automated method, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**, 4, 640-643.
- Hernandorena A., Kaushik S. J., 1982. Excrétion d'ammoniaque: indice de l'utilisation de l'azote purique chez *Artemia*, in: Indices biochimiques et milieux marins, Journées du GABIM, Brest, 18-20/11/1981, *Actes Colloq. CNEOX*, **14**, 249-253.
- Hopkins T. L., 1968. Carbon and nitrogen content of fresh and preserved *Nematocelis difficilis*, a euphausiid crustacean, *J. Cons.*, **31**, 300-304.
- Ikeda T., 1985. Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature, *Mar. Biol.*, **85**, 1, 1-12.
- Ikeda T., Hing Fay E., 1981. Metabolic activity of zooplankton from the Antarctic Ocean, *Austr. J. Mar. Freshwater Res.*, **32**, 6, 921-930.
- Ikeda T., Mitchell A. W., 1982. Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by Krill and other Antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition, *Mar. Biol.*, **71**, 3, 283-298.
- Ikeda T., Hing Fay E., Hutchinson S. A., Boto G. M., 1982 a. Ammonia and inorganic phosphate excretion by zooplankton from inshore waters of the Great Barrier Reef, Queensland. I: Relationships between excretion rates and body size, *Austr. J. Mar. Freshwater Res.*, **33**, 1, 55-70.
- Ikeda T., Carleton J. H., Mitchell A. W., Dixon P., 1982 b. Ammonia and phosphate excretion by zooplankton from the inshore waters of the Great Barrier Reef. II: Their *in situ* contributions to nutrient regeneration, *Austr. J. Mar. Freshwater Res.*, **33**, 683-698.
- Jacobson T. R., Comita G. W., 1976. Ammonia nitrogen excretion in *Daphnia pulex*, *Hydrobiologia*, **51**, 195-200.
- Jorgensen C. B., 1966. *Biology of suspension feeding*, Pergamon Press, New York, 357 p.
- Kerambrun P., Champalbert G., 1979. Composition chimique élémentaire comparée de spécimens frais et formolés de *Pontella mediterranea* (Copepode Pontellidae), *Rapp. PV Réunion. Comm. Int. Explor. Mer Médit.*, **25/26**, 8, 133-134.
- Ketchum B. H., 1962. Regeneration of nutrients by zooplankton, *Rapp. PV Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, **153**, 142-147.
- Kremer P., 1977. Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*, *Mar. Biol.*, **44**, 1, 43-50.
- Kremer P., 1982. Effect of food availability on the metabolism of the ctenophore *Mnemiopsis mccradyi*, *Mar. Biol.*, **71**, 2, 149-156.
- Kremer P., Gilmer R., 1983. Metabolism of subtropical ctenophores, 46th annual meeting Memorial Univ. Newfoundland, *Abstr. Pap.*, **40**.
- Lagardère J. P., Regnault M. R., 1980. Influence du niveau sonore de bruit ambiant sur le métabolisme de *Crangon crangon* (Decapoda: Natantia) en élevage, *Mar. Biol.*, **57**, 3, 157-164.
- Le Borgne R., 1978. Évaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C: N: P, *Oceanol. Acta*, **1**, 1, 107-118.
- Le Borgne R., 1979. Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **37**, 127-137.
- Le Borgne R., 1982 a. Les facteurs de variation de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore du zooplankton de l'Atlantique intertropicale orientale. I: Les conditions expérimentales et la température, *Océanogr. Trop.*, **17**, 1, 27-44.
- Le Borgne R., 1982 b. Signification écologique de quelques indices de la physiologie du zooplankton « total », in: Indices biochimiques et milieux marins, Journées du GABIM, Brest, 18-20/11/1981, *Actes Colloq. CNEOX*, **14**, 163-176.
- Le Borgne R., 1986 a. The release of soluble end-products of metabolism, in: *The Biological Chemistry of Marine Copepods*, edited by E.D.S. Corner and O'Hara, Oxford University Press, 109-164.
- Le Borgne R., 1986 b. Programme Procal. III: Croisières Profil 3 à 10 (zooplankton et micronection) du N.O. Coriolis. Croisières UITOE 1 à 12, Mare et Ondimar du N.O. Vauban, ORSTOM Nouméa, 154 p.
- Le Borgne R., Dandonneau Y., Lemasson L., 1985. The problem of the Island Mass effect on chlorophyll and zooplankton standing crops around Maré (Loyalty Islands) and New Caledonia, *Bull. Mar. Sci.*, **37**, 2, 450-459.
- Lemasson L., Crémoux J.-L., 1985. Programme Procal. I: Croisières Profil 1 à 10, ORSTOM, Nouméa, 175 p.
- Lemasson L., Eldin G., sous-press. Diffusion verticale et production primaire dans les eaux oligotrophes du Pacifique Sud-Ouest, *Deep-Sea Res.*
- Menzel D. W., Corwin N., 1965. The measurement of total phosphorus in sea water based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation, *Limnol. Oceanogr.*, **10**, 280-282.
- Olsen Y., Ostgaard K., 1985. Estimating release rates of phosphorus from zooplankton: model and experimental verification, *Limnol. Oceanogr.*, **30**, 4, 844-852.
- Olsen Y., Jensen A., Reinertsen H., Borsheim K. Y., Heldal P., Langeland A., 1986. Dependence of the rate of release of phosphorus by zooplankton on the P: C ratio in the food supply, as calculated by a recycling model, *Limnol. Oceanogr.*, **31**, 1, 34-44.
- Omori M., 1965. A 160-cm opening-closing plankton net. I: Description of the gear, *J. Oceanogr. Soc. Jpn*, **21**, 5, 212-218.
- Régnault M., 1981. L'excrétion azotée chez les crustacés et les facteurs l'influençant, *Oceanis*, **7**, 7, 769-786.
- Roger C., 1978. Azote et phosphore chez un crustacé macroplanktonique (*Meganyctiphanes norvegica*, euphausiacea): excrétion minérale et constitution, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **33**, 57-83.
- Roger C., 1982. Macroplankton et micronection de l'Atlantique tropical. II: Cycles de l'azote et du phosphore, remarques sur la mesure de la production, *Océanogr. Trop.*, **17**, 2, 177-185.

- Roger C., 1986. Macroplankton et micronecton dans le Pacifique tropical Sud-Ouest, *Océanogr. Trop.*, **21**, 2, 153-165.
- Ross R. M., 1982. Energetics of *Euphausia pacifica*. I : Effects of body carbon and nitrogen and temperature on measured and predicted production, *Mar. Biol.*, **68**, 1, 1-13.
- Scavia D., McFarland M. J., 1982. Phosphorus release patterns and the effects of reproductive stage and ecdysis in *Daphnia magna*, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **39**, 9, 1310-1314.
- Sheldon R. W., 1984. Phytoplankton growth rates in the tropical ocean, *Limnol. Oceanogr.*, **29**, 6, 1342-1345.
- Sorokin Y. I., 1985. Phosphorus metabolism in planktonic communities of the eastern tropical Pacific Ocean, *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, **27**, 1-2, 87-97.
- Strickland J. D. H., Parsons T. R., 1972. A Practical handbook of seawater analysis, 2nd ed., *Bull. Fish. Res. Board Can.*, **167**, 310 p.
- Tarapchak S. J., Nalewajko C., 1986 a. Introduction : phosphorus-plankton dynamics Symposium, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 2, 293-301.
- Tarapchak S. J., Nalewajko C., 1986 b. Synopsis : phosphorus-plankton dynamics Symposium, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **43**, 2, 416-419.
- White K. N., Walker G., 1981. Rate of nitrogen excretion by the shore barnacle *Balanus balanoides*, *Comp. Biochem. Physiol.*, **69 A**, 3, 389-394.
- Whitledge T. E., 1978. Regeneration of nitrogen by zooplankton and fish in the Northwest Africa and Peru upwelling ecosystems, in : *Upwelling ecosystems*, edited by R. Boje and M. Tomczak, Springer Verlag, Berlin, 90-99.
- Williams R., Robins D. B., 1982. Effects of preservation on wet weight, dry weight, nitrogen and carbon contents of *Calanus helgolandicus*, *Mar. Biol.*, **71**, 3, 271-281.