

Production et Relations Trophiques dans les Ecosystèmes marins
2^e Coll. Franco-Soviétique. YALTA, 1984 - IFREMER Act. Coll. n° 5 - 1987 - p : 45-60

6

RESPIRATION, EXCRETION ET ACTIVITE ENZYMATIQUE DIGESTIVE CHEZ QUELQUES ESPECES DE COPEPODES DE L'OCEAN INDIEN EN RELATION AVEC LEUR STRATEGIE NUTRITIONNELLE

R. GAUDY (*) ET J. BOUCHER (**)

* Centre d'Océanologie de Marseille, Faculté des Sciences de Luminy
13288 MARSEILLE, CEDEX 9 (FRANCE)

** IFREMER Centre de Brest, BP 339, 29273, BREST CEDEX (FRANCE)

ABSTRACT - Respiration, minéral excretion (nitrogen and phosphorus) and specific activity of amylase and trypsin were studied with several species of copepods from an oceanic tropical area of the Indian Ocean. O/N ratios were significantly different in some species or some groups of species. there was a direct relationship between these values and the ratio of specific activities of amylase and trypsin (A/T). These ratios varied according to the proportion of proteins or carbohydrates in metabolized substrate in the different species and were related to their degree of carnivorism estimated from the anatomy of their mandible teeth (edge index) and from the result of previous mixed-food experiments. *Scolecithrix danae* was maintained during 2 or 3 days under different food regime conditions (starvation, algae or mixed food). Its O/N ratio showed steady values but its O/P ratio increased with algal food or during starvation. The trypsin activity was activated only when animal material was present in the diet. These results are discussed according to the nutritional strategy of the species.

INTRODUCTION

En raison de leur rôle dans le réseau trophique des océans, les copépodes pélagiques ont été à l'origine de nombreux travaux concernant les aspects qualitatifs ou quantitatifs de leur nutrition (cf. revues de Marshall, 1973 ; Conover, 1978).

Différentes voies d'approche ont été utilisées pour tenter de déterminer la fraction animale ou végétale de leur régime alimentaire, notamment, l'examen morphologique des pièces buccales (Beklemishev, 1959 ; Wickstead, 1962 ; Arashkevich, 1969 ; Itoh, 1970, etc...), l'étude des contenus stomacaux (Mullin, 1966 ; Harding, 1974), l'expérimentation à partir d'une source de nourriture définie (Taguchi & Ishii, 1972 ; Gaudy, 1974 ; Ikeda, 1977 ; Robertson & Frost, 1977 ; Fernandez, 1978 ; Petipa, 1978 ; Paffenhöfer & Knowles, 1980, Pavloskaya & Abolmasova, 1980, etc...) ou le calcul de l'activité des enzymes digestives (Boucher et al., 1975 ; Conover & Mayzaud, 1975).

D'après l'ensemble de ces résultats, il apparaît que le régime alimentaire des copépodes est très varié (herbivores, carnivores, omnivores, détritivores) mais qu'il

est difficile de classer définitivement une espèce dans une catégorie déterminée, la plupart des espèces montrant, temporairement ou d'une manière permanente, un comportement omnivore.

Le calcul des taux métaboliques (respiration et excrétion) peut apporter des informations sur la nature du substrat oxydé par les espèces au moment de leur capture ou après un jeûne plus ou moins long. La détermination des rapports atomiques O/N ou O/P est à cet égard très utile, ces rapports variant selon la nature protéique (O/N bas), lipidique ou glucidique (O/N élevé) du substrat oxydé. Une valeur proche de 17 est généralement considérée comme indiquant un substrat analogue à la constitution moyenne des particules organiques des mers (Redfield *et al.*, 1976).

Pendant la croisière du N.O. "Professor Vodianitskyi" dans la région équatoriale de l'océan Indien, nous avons eu l'occasion d'expérimenter la respiration, l'excrétion et l'activité enzymatique digestive des principales espèces de copépodes capturées dans les eaux superficielles et subsuperficielles du voisinage du 50° E.

Nous présentons ici quelques résultats obtenus dans le but d'examiner en particulier :

- si les taux métaboliques O/N et O/P et les rapports d'activité amylase trypsine (A/T) sont différents chez les différentes espèces,
- quelles peuvent être les relations et la signification de ces indices biochimiques en accord avec la stratégie nutritionnelle de ces espèces.

MATERIEL ET METHODES

Les copépodes choisis pour l'expérimentation étaient triés dès leur capture et traités immédiatement (activités enzymatiques) ou placés en incubation (taux métaboliques) dans un laps de temps généralement inférieur à une heure. Une espèce particulièrement abondante, *Scolecithrix danae*, a été expérimentée, soit à partir d'individus fraîchement capturés, soit sur des individus maintenus pendant 1 à 4 jours dans des conditions de nourriture contrôlée : jeûne, cultures algales (*Phaeodactylum tricornutum*, *Gymnodinium lanskaya*) ou alimentation mixte composée d'un mélange de ces algues et de détritiques organiques (petits copépodes tués), ces deux types de régime étant préparés à bord par T. Pavloskaya.

Un nombre déterminé d'individus (1 à 20 selon leur taille) était incubé dans des flacons de 125 ml en eau de mer filtrée et additionnée d'un mélange pénicilline-streptomycine (50 mg.l) pour éviter la prolifération bactérienne. Après 24 h environ d'incubation, des dosages des concentrations d'oxygène, d'azote ammoniacal et de phosphore minéral étaient effectués, les taux métaboliques étant calculés par différence par rapport à des témoins. L'oxygène dissous a été mesuré par polarographie (electrode de Clark). L'azote ammoniacal a été dosé par la méthode de Koroleff (1969) et le phosphore minéral par la méthode de Strickland & Parson (1968). Les taux métaboliques ont été ramenés à l'individu et à l'unité de poids-sec, ce dernier étant déduit d'une relation taille-poids établie sur du matériel déshydraté après conservation au formol. Comme cette technique de préservation aboutit à une sous-estimation du poids de 20 % environ, la relation taille-poids obtenue a été recalée par référence à la pesée d'un lot de *Scolecithrix danae* non formolé et déshydraté à bord.

Les mesures d'activité des enzymes digestives (amylase et trypsine) ont été effectuées sur des lots de 2 à 70 individus selon les espèces, broyés au froid conservés à -20°C jusqu'à l'analyse selon la technique de Samain *et al.*, (1977). Les activités sont exprimées par référence au poids de protéines solubles, déterminés simultanément.

RESULTATS

ACTION DE LA TEMPERATURE SUR LES TAUX METABOLIQUES

Pour l'ensemble des espèces étudiées, la température a un effet marqué sur les taux de respiration et d'excrétion, comme le montre la figure 1 pour la respiration. Le Q_{10} s'établit à une valeur moyenne de 2 pour les espèces les plus souvent expérimentées, entre 20 et 28,5°C, températures qui représentent bien l'intervalle thermique entre eaux de surface et eaux sub-superficielles (-100 m environ), et traduit une certaine eurythermie chez ces espèces appelées à migrer dans des couches d'eau à caractéristiques thermiques différentes (Gaudy, 1975).

Les relations entre les taux métaboliques par individu (M) et leur poids (P) correspondent à une fonction puissance qui peut être linéarisée selon la forme $\log M = a \log P + \log b$; a varie selon le paramètre mesuré et la température entre les valeurs extrêmes de 0,71 et 0,92 (Tableau 1). Ces valeurs sont comprises entre la valeur 2/3 (0,66), correspond à un taux métabolique proportionnel à la surface du corps (Bertalanffy, 1951) et 1 (taux proportionnel au poids du corps), et sont en accord avec les résultats habituellement rencontrés dans la littérature pour le meso-zooplancton. Pour les trois taux considérés, des différences de pente existent selon la température, celles-ci étant plus fortes à 20° qu'à 28,5°C.

Des différences analogues ont été relevées lors d'étude antérieures (Ikeda, 1974 ; Champalbert & Gaudy, 1972 ; Gaudy, 1975). Elles semblent indiquer une régulation enzymatique différente des processus métaboliques en fonction de la température, mais il est difficile de l'interpréter comme un avantage pour l'espèce (adaptation à la température) ou comme un stress physiologique.

Il n'apparaît pas de différence significative au niveau des taux O/N et O/P en fonction de la température pour les espèces où un test statistique a pu être effectué. De ce fait, dans la suite de cet exposé, nous avons combiné et discuté l'ensemble des résultats sur ces taux, indépendamment des conditions thermiques.

COMPARAISON DES TAUX O/N et O/P DES DIFFERENTES ESPECES

Le tableau 2 présente l'ensemble des résultats obtenus, soit à l'occasion d'expériences répétées se prêtant à des tests de comparaison, soit au cours d'expériences isolées pour les espèces plus rares.

Les taux O/N moyens des espèces les plus abondantes se situent entre 5,79 et 14,92. Quelques valeurs supérieures sont notées chez les espèces plus rares (*Euchirella bitumida*, *Euchaeta acuta*, *Undeuchaeta major*). Dans l'ordre des taux O/N croissants, les espèces les plus fréquemment expérimentées se classent ainsi : *Pontella fera*, *Candacia pachydactyla*, *Scolecithrix danae*, *Undinula darwini*, *Euchaeta marina* et *Temora discaudata*. Les différences de moyenne ont été testées par le test S.N.K. (Sokal & Rohlf, 1969). Le tableau 3 indique que les moyennes de

Pontella et de *Candacia* ne diffèrent pas significativement entre elles mais diffèrent de toutes les autres. Les moyennes de *Euchaeta*, *Undinula* et *Temora* ne diffèrent pas significativement entre elles mais diffèrent des moyennes des autres espèces. *Scolecithrix* a une place à part : son taux O/N diffère significativement des espèces de rang inférieur et de rang supérieur.

Les taux O/P s'étagent entre 36,16 et 110,3 chez les espèces les plus abondantes, qui se classent dans l'ordre des rapports croissants suivants : *Candacia*, *Euchaeta*, *Pontella*, *Undinula*, *Temora* et *Scolecithrix*. La valeur relevée chez *Candacia* est très inférieure aux autres, mais le test S.N.K. ne permet pas de démontrer des différences significatives par suite de la variabilité élevée dans les repliquats. Chez les espèces plus rares, *Calanus robustior* montre le taux le plus faible. *Undeuchaeta*, *Pleuromamma xiphias*, *Euchirella intermedia* et *E. sp.* présentent également des taux très bas alors que des taux supérieurs à 223 s'observent chez *Pleuromamma abdominalis* et *Eucalanus attenuatus*.

Les rapports N/P sont compris entre 5,48 et 12,35 chez les espèces les plus étudiées, dans l'ordre croissant suivant : *Temora*, *Euchaeta*, *Candacia*, *Undinula*, *Scolecithrix* et *Pontella*, mais les différences ne sont pas significatives, pour la même raison que celle indiquée précédemment. Chez les autres espèces, l'éventail des valeurs obtenues est plus étendu, certains taux étant nettement plus élevés.

COMPARAISON DES ACTIVITES ENZYMATIQUES SPECIFIQUES (AMYLASE ET TRYPSINE) CHEZ LES DIFFERENTES ESPECES

Le tableau 4 indique les valeurs d'activité enzymatique obtenues immédiatement après la capture. Toutes les espèces présentent des activités des deux catégories d'enzymes mais à un degré plus ou moins fort et avec une variabilité plus ou moins grande. Par exemple, *Scolecithrix danae* montre une gamme étendue d'activité tryptique dans les différentes expériences.

D'après la figure 3, on peut séparer en fonction des rapports A/T un groupe de *Candacia*, *Scolecithrix*, et *Oncaea* correspondant à des taux bas et un groupe avec *Undinula*, *Euchaeta* et *Temora* où le rapport A/T est élevé. Le premier groupe a donc un catabolisme surtout orienté vers les protéines que les autres substrats. Chez les autres espèces, à l'exception d'*Euchaeta acuta*, les activités enzymatiques sont faibles.

RELATIONS ENTRE LES TAUX O/N, O/P, L'ACTIVITE ENZYMATIQUE ET LES CONDITIONS DE NUTRITION CHEZ *SCOLECITHRIX DANAEE*

Cette espèce, très abondante et très active dans les prélèvements a fait l'objet d'une expérimentation de plus longue durée à bord dans différentes conditions de nutrition (jeûne, phytoplancton, nourriture mixte). Les taux obtenus ont été comparés avec ceux des individus mis en expérience dès leur capture et ayant donc bénéficié d'une nourriture dite "naturelle" (Fig.3).

Les taux O/N ne varient pas en fonction des différents régimes et leurs valeurs moyennes sur 2 ou 3 jours d'expérience sont très proches de celle du premier jour. Les taux respiratoires sont eux-mêmes assez constants dans les conditions naturelles de jeûne et en nourriture végétale (0,77 et 0,80 $\mu\text{l}\cdot\text{ind}\cdot\text{h}^{-1}$) et légèrement plus réduits (0,69 $\mu\text{l}\cdot\text{ind}\cdot\text{h}^{-1}$) en alimentation mixte. Par contre, les rapports O/P

augmentent considérablement le troisième jour, de même que dans les conditions de jeûne où les taux triplent après le deuxième jour, indiquant une très faible excrétion de phosphore. Dans ce dernier cas, la mort des animaux s'est produite entre le deuxième et le troisième jour, empêchant la poursuite de l'expérience.

Au cours des mêmes expériences, l'activité amylasique de *Scolecithrix* est demeurée très basse sur les trois jours d'élevage quelles que soient les conditions nutritives, alors que la trypsine s'est développée de plus en plus en fonction du temps, uniquement en régime mixte, indiquant probablement une utilisation de plus en plus efficace de la fraction animale de la nourriture proposée (Boucher, 1978)

DISCUSSION

Contrairement aux rapports O/N, assez stables pour une espèce donnée, les taux O/P montrent un degré de variabilité important. Ceci résulterait de la plus grande mobilité du transit du phosphore dans les organismes (Butler *et al.*, 1970) et de sa grande dépendance de la nature de la nourriture au cours de la période précédant l'analyse (Le Borgne, 1977), comme l'indiquent par exemple, les résultats d'expériences faites avec *Scolecithrix* nourri à bord à partir de sources différentes de nourriture. Au contraire, les taux O/N et les rapports d'activité enzymatique A/T peuvent caractériser des espèces ou des groupes d'espèces différents selon leur aptitude à digérer les protéines ou les glucides. Pour plusieurs espèces on note un accord satisfaisant entre les taux O/N et A/T : plus l'azote est excrété (O/N bas), plus l'activité trypsique est élevée par rapport à l'activité amylasique. Cependant, on ne peut mettre directement ces résultats en relation avec la nature animale ou végétale de la nourriture : les protéines, qui caractérisent principalement la nourriture des carnivores, sont également présentes dans la nourriture végétale et utilisées par les herbivores ; d'autre part, différents facteurs interviennent sur le niveau d'activité des enzymes tels que l'acclimatation saisonnière, la quantité de nourriture disponible, le temps de transit intestinal, etc... (Mayzaud & Poulet, 1978), si bien qu'il est difficile d'attendre une relation directe entre activité enzymatique observée et acquisition d'énergie à partir des protides ou des glucides. Certaines variations de O/N ont parfois été mises en relation avec la stratégie nutritionnelle des espèces en fonction du cycle phytoplanctonique ; ainsi, *Calanus* qui tend à se nourrir de façon intermittente et à stocker des graisses selon la richesse en phytoplancton, présente des variations de O/N plus accusées que *Metridia* ou *Pareuchaeta*, de tendance plus carnivore, et par là moins dépendants du cycle végétal et dépourvus de lipides de réserve (Conover & Corner, 1968).

Un moyen complémentaire pour préciser la relation entre les taux métaboliques ou enzymatiques et la nature du régime alimentaire est l'étude de l'éthologie alimentaire *in vitro*, ou indirectement, par l'examen des pièces buccales impliquées dans la collecte de la nourriture.

L'observation de la structure de la lame mandibulaire semble à cet égard prometteuse. A partir d'un grand nombre d'espèces de copépodes, Itoh (1970) a défini un indice de tranchant ("edge index"), d'après le nombre et la hauteur des dents. Cet indice est bas (< 500) chez les omnivores, supérieur à 900 chez les carnivores et intermédiaire chez les herbivores. Le tableau 4 confronte les informations obtenues chez les espèces expérimentées d'après cet indice, les taux O/N et A/T, enfin le résultat d'une expérience de nutrition *in vitro* rapportée par Petipa (1978) pour une région océanique tropicale. L'examen des résultats indique que les taux physiologiques O/N et A/T sont liés entre eux comme indiqué précédemment ;

ils sont aussi en relation avec les valeurs de l'indice de tranchant et avec l'aptitude des espèces à utiliser des proies animales. Par exemple, les valeurs basses de O/N chez *Pontella fera* et *Candacia pachydactyla* sont proches du minimum théorique pour un régime de protides. *Candacia* montre également un rapport A/T bas, résultant d'une activité amylasique réduite. Ces deux espèces ont de hautes valeurs d'indices de tranchant indiquant une bonne adaptation de leur mandibule à la capture des proies, confirmée chez *Candacia* par sa large préférence pour les proies animales dans les expériences en alimentation mixte. *Oncaea venusta* présente aussi de basses valeurs de A/T et de O/N et une aptitude à utiliser les proies assez développée. Au contraire les taux O/N de *Undinula*, *Temora* et *Euchaeta* sont élevés mais encore inférieurs à 17, valeur correspondant à une nourriture équilibrée en protides, lipides et glucides. Leur A/T est également élevé et dénote une aptitude égale à digérer les protides et les glucides. Les indices de tranchant de *Undidula* et *Temora* sont les plus bas et les rangent parmi les herbivores ou à la limite herbivore-carnivore selon Itoh (1970). *Undinula* est le plus apte à compléter sa ration avec un matériel végétal, selon Petipa (1978) *Temora styliifera*, espèce très voisine de *T. discaudata*, est par ailleurs considérée comme une omnivore à préférence herbivore (Paffenhofer & Knowles, 1980). Le cas de *Euchaeta marina* est particulier : considérée généralement comme une espèce prédatrice, en particulier d'après la morphologie des maxillipèdes adaptés à la préhension des proies (Itoh, 1970), elle choisit effectivement une nourriture à dominante animale dans l'expérience de Petipa rapportée sur le tableau 5 ; par contre, dans une autre région de l'Océan Pacifique (upwelling), le même auteur signale que les algues ou les bactéries constituent 99 % de la ration (Petipa, 1978). Son éthologie alimentaire semble donc dépendre de la nature de la nourriture disponible, cet omnivorisme étant par ailleurs confirmé par la valeur moyenne de l'indice de tranchant et des taux O/N et A/T qui indiquent une aptitude égale à digérer les protéines et l'amidon.

Scolecithrix danae appartient à une famille d'omnivores typiques selon Arashkevich (1969) et d'après son indice de tranchant et sa valeur moyenne de O/N. Par contre, son taux A/T est très bas, en raison d'une faible activité amylasique et d'une forte et variable activité trypsique, ce qui suggère l'utilisation d'un substrat pauvre en glucides et riche en protides tel qu'on le trouve surtout dans une nourriture animale. Les expériences faites à bord avec cette espèce, dans de conditions de nutrition contrôlées, montrent que la qualité de la nourriture n'influe pas sur le taux O/N alors que O/P varie fortement, s'élevant considérablement en nourriture végétale ou au cours du jeûne. La relative constante de O/N a déjà été notée chez le zooplancton tropical omnivore maintenu dans des conditions nutritionnelles différentes (Corner et al., 1965 ; Conover & Corner, 1968) ou soumis à un jeûne de courte durée (Le Borgne, 1979). Mayzaud (1976) a montré chez *Calanus finmarchicus* que O/N variait peu après six jours de jeûne puis présentait ensuite des oscillations indiquant des alternances de périodes de catabolisme des réserves lipidiques, alors que les formes strictement carnassières (*Sagitta setosa*) utilisent de préférence leurs protéines de constitution pour résister au jeûne. *Scolecithrix* adopterait ce type de catabolisme en cas de jeûne ou d'inadéquation de la nourriture (par exemple après deux jours de maintien en culture algale), ce qui expliquerait la constance des taux O/N observés. La variation des taux O/P en fonction de la durée d'expérience chez les copépodes a également été observée par Le Borgne (1979), Ikeda (1977) et Ikeda & Skjoldal (1980). L'excrétion du phosphore, très dépendante de la durée du jeûne, correspond au "turn-over" plus rapide de cet élément dans l'organisme par rapport à celui de l'azote (Le Borgne, 1979).

En nourriture végétale, son excrétion importante peut traduire, soit un déséquilibre dû à l'inadéquation de la nourriture (stress), analogue à ce qui a été observé par Ikeda (1977) chez des animaux fragiles ou blessés, soit à une teneur en phosphore plus élevée chez les algues, si bien que les animaux doivent en excréter relativement plus que par rapport à une nourriture animale, afin de maintenir la constance de constitution de leur corps, l'azote étant alors le facteur limitant (Le Borgne, 1979).

Pavloskaya & Morozova (1981) ont montré au cours des mêmes expériences que le glycogène de réserve de *Scolecithrix* diminuait de moitié en régime végétal alors qu'en régime animal ou mixte la concentration en glycogène s'accroissait considérablement, ce qui indique un faible rendement d'utilisation de la fraction végétale particulière et, au contraire, une bonne utilisation de la nourriture animale. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par l'étude des activités enzymatiques : activité amylasique limitée dans les différentes conditions trophiques et activités trypsique augmentent sensiblement dans le cas d'une nourriture mixte. Ces faits, s'ajoutant aux observations sur la variabilité des activités trypsiques dans le milieu naturel, indiquent que l'activité de nutrition protéique de *Scolecithrix* est très liée à la richesse en proies, cette espèce étant probablement pauvre en réserves lipidiques, comme d'autres copépodes à stratégie nutritionnelle plus orientée vers la prédation que vers l'utilisation du phytoplancton (Corner et al., 1968 ; Conover & Corner, 1968).

Alors qu'une bonne concordance entre les taux O/N et A/T a été observée chez plusieurs espèces, le taux A/T de *Scolecithrix* est très bas tandis que sa valeur O/N est moyenne. Cette divergence pourrait résulter de l'activité physiologique plus intense de cette espèce dans le secteur considéré, apparaissant notamment d'après la variabilité de ses activités trypsiques, et du pas d'analyse différent pour le calcul des taux O/N (basé sur un temps de 24 h) et des taux A/T (mesures instantanées).

Nous avons vu que les taux O/N sont assez constants en condition de nutrition et en condition de jeûne, le besoin en protéines dans ce dernier cas étant probablement assuré par l'utilisation des protéines de constitution. Il est possible que l'excrétion d'azote soit sous-évaluée sur une période de 24 h si le catabolisme des protéines est très rapide, du fait de la forte activité trypsique chez cette espèce. A l'avenir, un affinement de la méthodologie serait nécessaire pour préciser ce point, mais, malgré ces restrictions, il semble que l'analyse simultanée de plusieurs paramètres physiologiques ou éthologiques liés à l'utilisation de la nourriture (taux métaboliques, activité enzymatique, variations de constitution biochimique, comportement en régime contrôlé) soit une voie d'approche prometteuse pour aboutir à une meilleure compréhension de la place des espèces dans le réseau trophique pélagique.

Arashkevich, Ye. G., 1969. The food and feeding of copepods in the Northwestern Pacific, *Oceanology*, Wash., 9 : 695-709.

Beklemishev, K. V., 1959, Anatomy of mouth part of copepods (masticatory surfaces of the mandibles in some calanids and eucalanids). (in Russ.). *Trudy Inst. Okeanol.*, 30 : 148-155.

Bertalanffy, L. von, 1951. Metabolic types and growth types. *Am. Nat.* 85, 111-117.

Boucher, J., 1980, Exemples d'application des mesures d'activité enzymatique à l'étude de la croissance et de la nutrition du zooplancton. In : Production primaire et secondaire ; Colloque Franco-Soviétique, Station marine d'Endoume. *Publ. CNEXO. Act. Coll.*, 10 : 91-104.

- Boucher, J., A. Laurec, J.F. Samain et S.L. Smith, 1975, Etude de la nutrition, du régime et du rythme alimentaire du zooplancton dans les conditions naturelles, par la mesure des activités enzymatiques digestives. Proc. 10th Eur. mar. Biol. Symp. 2, 85-110. (Ed. by G. Persoone and E. Jaspers. Wetteren, Belgium : Universa Press)
- Butler, E.I., E.D.S. Corner et S.M. Marshall, 1970. On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde Sea-area. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 50 : 525-560.
- Champalbert, G. et R. Gaudy, Etude de la respiration chez des copépodes de niveaux bathymétriques variés dans la région sud-marocaine et canarienne. *Mar. Biol.*, 12 : 159-169.
- Conover, R.J. 1978. Feeding interactions in the pelagic zone. *Rapp. P-v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 173 : 66-76.
- Conover, R.J. et E.D.S. Corner, 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 48 : 49-75.
- Conover, R.J. and P. Mayzaud, 1975. Respiration and nitrogen excretion of neritic zooplankton in relation to potential food supply. Proc. 10th Eur. mar. Biol. Symp. 2 : 151-163. (Ed. by G. Persoone and E. Jaspers. Wetteren, Belgium : Univers. Press).
- Corner, E.D.S., C.B. Cowey et S.M. Marshall, 1965. On the nutrition and metabolism of zooplankton. III. Nitrogen excretion by *Calanus*. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 45: 429-442.
- Fernandez, F. 1978. Metabolismo y alimentacion en copepodos planctonicos del Mediterraneo : respuesta a la temperatura. *Investig. pesq.*, 42 : 97-139.
- Gaudy, R. 1974. Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.*, 25 : 125-141.
- Gaudy, R. 1975. Etude de la respiration chez des copépodes pélagiques méditerranéens (bassin occidental et mer Ionienne) et de ses variations en fonction de la bathymétrie des espèces et de leur origine géographique. *Mar. Biol.*, 29 : 109-118.
- Harding, G.C.H. 1974. The food of deep-sea copepods. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 54 : 141-155.
- Ikeda, T. 1974. Nutritional ecology of marine zooplankton. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 22 : 1-97.
- Ikeda, T. 1977. The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. IV. Changes in respiration and excretion rates of bore zooplankton maintained under fed and starved conditions. *Mar. Biol.*, : 251-252.
- Ikeda, T. et H.R. Skjoldal, 1980, The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton VI. Changes in physiological activities and biochemical components of *Acetes sibogae australis* and *Acartia australis* after capture. *Mar. Biol.*, 58 : 285-293.
- Itoh, K. 1970. Consideration on feeding habits of planktonic copepods in relation to the structure of their oral parts. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 17 : 1-10.
- Koroleff, F. 1969. Direct determination of ammonia in natural water as indophenol blue. Int. Counc. Explor. Sea Comm. meet. (hydrography comm.) C 9 : 1-6.
- Le Borgne, R.P. 1979, Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 37 : 127-137.
- Le Borgne, R.P. 1977. Etude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W.III. Respiration et excretion d'azote et de phosphore du zooplancton. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, 15 : 349-362.
- Marshall, S.M. 1973. Respiration and feeding in copepods. *Ad. Mar. Biol.* 11 : 57-120.

- Mayzaud, P. 1976. Respiration and nitrogen excretion of zooplankton IV. The influence of starvation on the metabolism and the biochemical composition of some species. *Mar. Biol.*, 37 : 47-58.
- Mayzaud, P. et S. Poulet 1978. The importance of time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 1144-1154.
- Mullin, M.M. 1966. Selective feeding by calanoid copepods from the Indian Ocean. In : Some Contemporary studies in marine science, pp. 545- 554, ed. by H. Barnes. London : Allen & Unwin.
- Paffenhofer, G.A. et S.C. Knowles, 1980. Omnivorousness in marine planktonic copepods. *J. Plankton Res.*, 2 : 335-365.
- Pavloskaya, T.V. et G.I. Abolmasova, 1980. Balance énergétique chez des espèces de masse de copépodes de l'océan Indien. (in Russ.). *Ecologie des Mers, Académie des Sciences de l'Ukraine (U.R.S.S.)*, 5 : 65-76.
- Pavloskaya, T.V. et A.L. Morozova, 1980. Etude de la balance énergétique et de la dynamique du glycogène chez *Scolecithrix danae* (Lubbock) dans des conditions de régimes alimentaires différents. (in Russ.). *Ecologie des Mers, Académie des Sciences de l'Ukraine (U.R.S.S.)*, 5 : 76-82.
- Petipa, T.S., 1978. Matter accumulation and energy expenditure in planktonic ecosystems at different trophic levels. *Mar. Biol.*, 49 : 285- 293.
- Redfield, A.C., B.H. Ketchum et J.A. Richards, 1963. The sea, idea and observation on progress in the study of the sea. Vol. II, pp. 26-77 (Interscience Publishers, N.Y.).
- Samain, J.F., J.Y. Daniel et J.R. Le Coz, 1977. Trypsine, amylase et protéines du zooplancton : dosages automatiques et manuels. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 29 : 279-289.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf, 1969, Biometry. The principles and practise of statistics in biological research, 776 pp. San Francisco : W.H. Freeman & Co (1969).
- Strickland, J.D.H. and T.R. Parsons, 1972. A practical handbook of seawater analysis, 2nd ed. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 167 : 1-310.
- Taguchi, S. and H. Ishii, 1972. Shipboard experiments on respiration, excretion and grazing of *Calanus cristatus* and *C. plumchrus* (Copepoda) in the Northern North Pacific. In : Biological oceanography of the Northern North Pacific Ocean. pp 419-431. Ed. by Yositada Takenouti et al. Tokyo : Idemitsu Shoten.
- Wickstead, J.H., 1962. Food and feeding in pelagic copepods. *Proc. zool. Soc. Lond.*, 139 : 545-555.

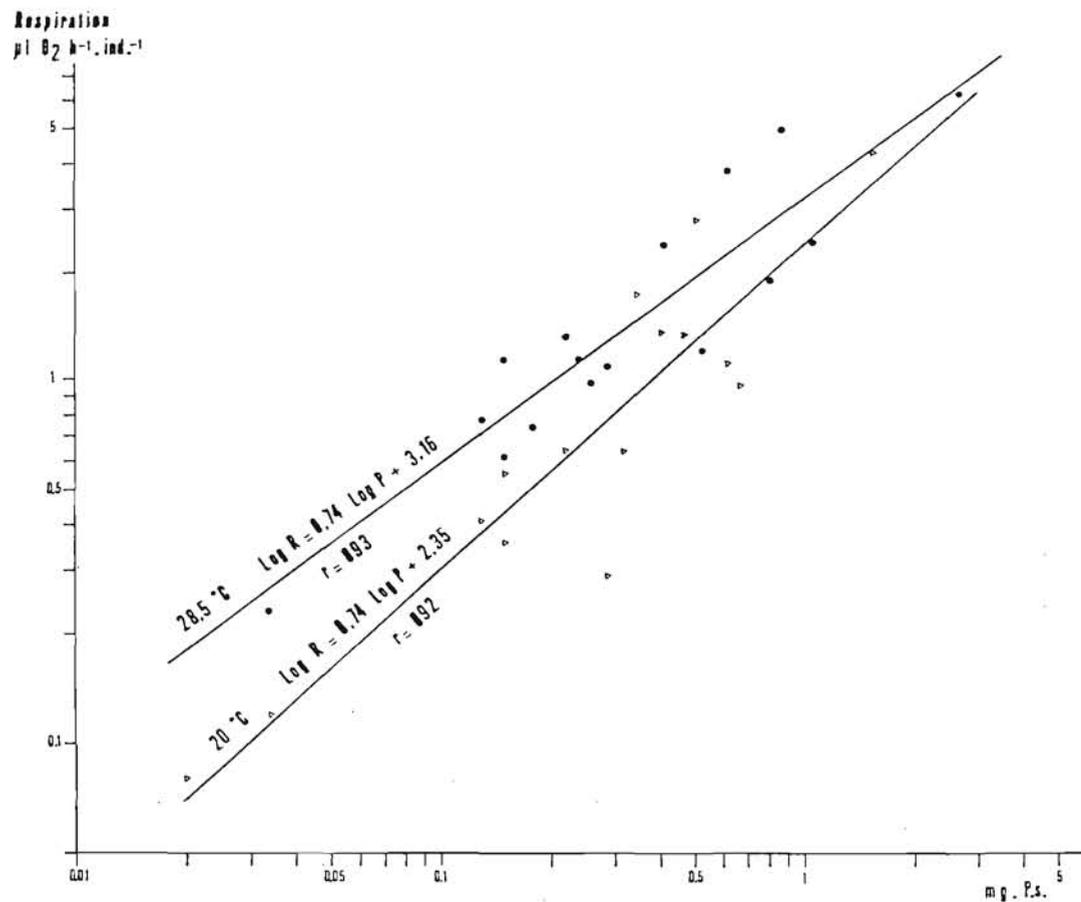


Figure 1 - Relation entre les taux respiratoires par individu et le poids sec chez différentes espèces de copépodes, à 20 et 28, 5° C. Chaque point représente une valeur ou une moyenne de valeurs pour une espèce déterminée (cf. tabl. 2).

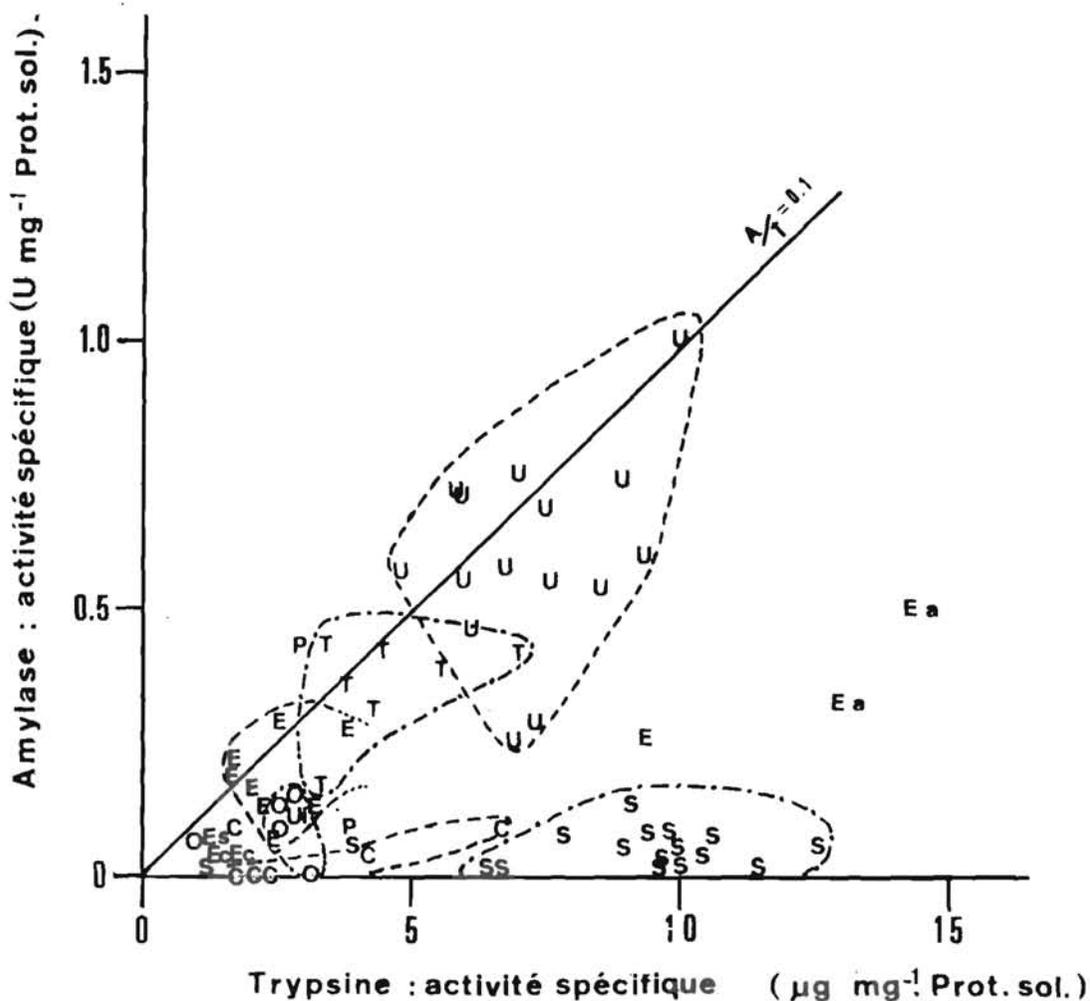


Figure 2 - Relation entre les activités spécifiques de l'amylase et de la trypsine chez différentes espèces de copépodes : S = *Scolecithrix danae* ; U = *Undinula darwini* ; T = *Temora discaudata* ; E = *Euchaeta marina* ; Ea = *Euchaeta acuta* ; C = *Candacia pachyactyla* ; P = *Pleuromamma sp.* ; O = *Oncaea venusta* ; Ui = *Undeuchaeta intermedia*.

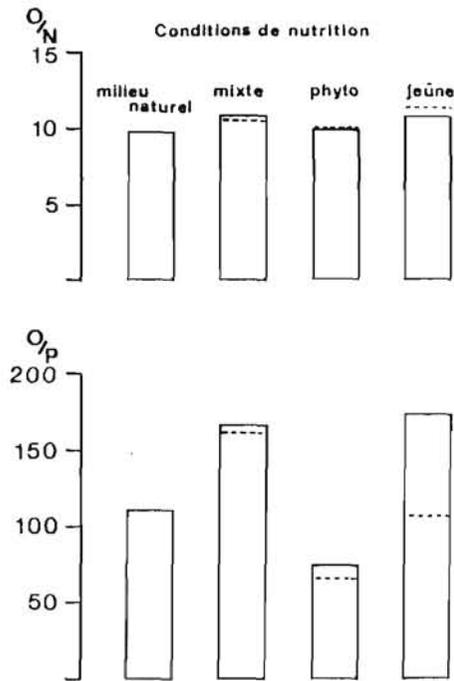


Figure 3 - *Scolecithrix danae* : Rapports O/N et O/P chez des individus mis en expérience directement après leur capture (milieu naturel) ou maintenus 2 à 3 jours en conditions de jeûne ou avec une alimentation végétale (phytoplancton) ou animale et végétale (mixte) (moyennes sur 2 ou 3 jours ; les tirets représentent la valeur obtenue après un jour).

Taux métabolique	°C	<u>a</u>	log <u>b</u>	<u>r</u>	n
Respiration ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	20	0,88	2,35	0,92	16
	28,5	0,74	3,16	0,93	16
Excrétion N.NH ₄ ($\mu\text{g} \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	20	0,74	0,22	0,90	16
	28,5	0,71	0,50	0,84	16
Excrétion P.PO ₄ ($\mu\text{g} \cdot \text{ind}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)	20	0,92	0,08	0,88	16
	28,5	0,78	0,17	0,89	13

Tableau I
Relation entre les taux métaboliques et les poids secs de copépodes à deux températures : paramètres de l'équation de régression $\log M = a \log PS + \log b$, coefficient de corrélation r et nombre de couples de données n .

	L (mm)	P.S (mg)	T (°C)	Respiration	Excrétion		Rapport atomique		
				(μ) $C_2H^{-1} ind^{-1}$	($\mu g h^{-1} ind^{-1}$)		O:N	O:P	N:P
					N-NH ₃	P-PO ₄			
<i>Cardosia poohydactyla</i>	2,02	0,18	28,5	0,74±0,29 (4)	0,15±0,053 (4)	0,04±0,015 (4)	6,59	36,16	6,52 (4)
<i>Fonseilla fero</i>	2,20	0,15	28,5	0,61±0,11 (8)	0,159±0,054 (8)	0,025±0,009 (8)	6,01	73,28	12,25 (11)
			20	0,36±0,07 (3)	0,056±0,015 (3)	0,016±0,006 (3)			
<i>Scalpellinella danae</i>	1,68	0,13	28,5	0,77±0,16 (12)	0,099±0,029 (12)	0,021±0,002 (12)	9,37	110,50	11,67 (15)
			20	0,41±0,05 (3)	0,054±0,010 (3)	0,014±0,004 (3)			
<i>Urdinula danubii</i>	2,32	0,15	28,5	1,13±0,06 (3)	0,137±0,029 (3)	0,044±0,006 (3)	11,29	72,41	6,97 (7)
			20	0,56±0,05 (6)	0,052±0,012 (6)	0,021±0,006 (6)			
<i>Euchaeta marina</i>	2,40	0,22	28,5	1,30±0,13 (3)	0,131±0,041 (3)	0,052±0,010 (3)	12,80	64,27	5,40 (5)
			20	0,64±0,07 (3)	0,073±0,043 (2)	0,030±0,019 (2)			
<i>Tenaca dissoluta</i>	1,20	0,034	28,5	0,23±0,08 (4)	0,020±0,006 (4)	0,010±0,003 (4)	13,96	75,07	4,99 (5)
			20	0,12 (1)	0,010 (1)	0,0055 (1)			
<i>Colanus ruberter</i>	2,88	0,32	20	0,64	0,319	0,062	3,66	26,92	8,09
<i>Eucalanus attenuatus</i>	2,76	0,29	28,5	1,09	0,307	nd	4,44	nd	nd
<i>Euchirella</i> sp.	2,40	0,26	28,5	0,99	0,296	0,144	4,17	19,62	4,71
<i>Euchirella</i> sp.	3,06	0,41	20	1,36	0,124	0,066	12,65	58,45	4,28
<i>Euchirella bitumida</i>	3,88	0,82	28,5	1,91	0,2-8	0,136	9,64	111,61	11,57
<i>E. bitumida</i>	4,68	0,89	28,5	4,68	0,626	0,349	9,74	59,83	4,09
<i>Euchirella intermedia</i>	2,84	0,29	20	0,29	0,060	0,028	5,98	28,99	4,64
<i>Euchaeta spinosa</i>	3,18	0,62	28,5	3,71	0,187	nd	24,82	nd	nd
<i>E. spinosa</i>	3,17	0,43	28,5	2,39	0,417	0,063	7,16	108,79	15,19
<i>E. spinosa</i>	3,60	0,47	20	1,34	0,065	0,064	19,75	60,13	3,20
<i>Euchaeta coute</i>	3,56	0,51	20	2,77	0,121	0,027	28,64	296,69	10,37
<i>Undeuchaeta intermedia</i>	3,33	0,67	20	0,97	0,140	0,047	8,69	59,63	6,86
<i>Undeuchaeta major</i>	3,40	0,62	20	1,10	0,129	0,052	10,64	60,29	5,67
<i>Chironomus streeti</i>	3,64	0,83	20	1,99	0,046	0,096	26,00	58,96	2,27
<i>Pleuromma stipitatus</i>	3,28	0,24	28,5	1,14	0,523	0,089	2,71	38,37	13,42
<i>Pleuromma abdominalis</i>	3,37	0,35	20	1,73	0,172	0,022	12,57	203,18	17,75
<i>Anteilus plumifer</i>	4,30	1,53	20	4,29	0,488	0,030	11,06	410,04	37,04
<i>Fonseilla</i> sp.	3,22	0,53	28,5	1,20	0,347	nd	4,32	nd	nd
<i>Fonseilla</i> sp.	3,96	1,06	28,5	2,40	0,462	0,134	16,50	51,02	7,85
<i>Fonseilla atlantica</i>	4,68	2,72	28,5	6,17	0,690	0,230	11,17	78,53	6,85
<i>Oncaea hexseta</i>	0,62	0,12	20	0,08	0,017	0,001	5,89	262,89	44,46

TABLEAU II - LONGUEUR CEPHALOTHORACIQUE (L), POIDS SEC (PS), TEMPERATURE DE L'EXPERIENCE (T) ET VALEUR DES TAUX METABOLIQUES (RESPIRATION ET EXCRETION D'AZOTE ET DE PHOSPHORE) ET DES RAPPORTS ATOMIQUES O:N, O:P ET N:P CHEZ DIFFERENTES ESPECES DE COPEPODES (RESULTATS ISOLÉS OU MOYENNES \pm s ; NOMBRE DE DONNEES ENTRE PARENTHESES ; nd = NON DETERMINE

	<i>P.f.</i>	<i>C.p.</i>	<i>S.d.</i>	<i>U.d.</i>	<i>E.m.</i>	<i>T.d.</i>	
rapport atomique O/N	6,01	6,59	9,37	11,29	12,80	13,96	
nombre de mesures	11	4	15	7	5	5	
<hr/>							
<i>Pontella fera</i> (<i>P.f.</i>)	/						
<i>Candacia pachyactyla</i> (<i>C.p.</i>)							0,494 ^{ns}
<i>Scolecithrix danae</i> (<i>S.d.</i>)							3,227 ⁺⁺ 2,782 ⁺
<i>Undinula darwini</i> (<i>U.d.</i>)							5,455 ⁺⁺ 4,960 ⁺⁺ 2,178 ⁺
<i>Euchaeta marina</i> (<i>E.m.</i>)							5,644 ⁺⁺ 5,150 ⁺⁺ 2,367 ⁺ 0,578 ^{ns}
<i>Temora discaudata</i> (<i>T.d.</i>)							7,872 ⁺⁺ 7,377 ⁺⁺ 4,950 ⁺⁺ 2,806 ^{ns} 2,277 ^{ns}

P. fera *C. pachyactyla*

S. danae

U. darwini *E. marina* *T. discaudata*

TABLEAU III - TEST S.N.K. : CLASSEMENT DES ESPECES EN FONCTION
DE LA SIGNIFICATION DES DIFFERENCES DE O/N

espèces	A/P ($\mu\text{g mg}^{-1}\text{P } 10^{-1}$)	T/P ($\mu\text{g mg}^{-1}\text{P}$)	P (mg ind^{-1})	A/T ($\text{U } \mu\text{g}^{-1} 10^{-2}$)	n
<i>Candacia pachydactyla</i>	0,37 \pm 0,47	2,87 \pm 1,91	1,17 \pm 0,49	1,20 \pm 1,91	7
<i>Scolecithrix danae</i>	0,50 \pm 0,36	8,99 \pm 2,80	1,80 \pm 0,36	0,58 \pm 0,48	17
<i>Undinula darwini</i>	6,04 \pm 1,87	7,15 \pm 1,49	1,65 \pm 0,67	8,67 \pm 2,88	15
<i>Euchaeta marina</i>	1,91 \pm 0,79	3,21 \pm 2,37	1,76 \pm 0,22	7,35 \pm 4,01	9
<i>Temora discaudata</i>	3,65 \pm 0,95	4,56 \pm 1,29	0,59 \pm 0,09	8,31 \pm 2,74	7
<i>Eucalanus sp.</i>	0,35 \pm 0,11	1,56 \pm 0,35	0,74 \pm 0,04	2,36 \pm 1,24	2
<i>Eucalanus attenuatus</i>	4,23 \pm 1,22	13,56 \pm 0,87	3,88 \pm 0,29	3,10 \pm 0,70	2
<i>Euchirella sp.</i>	0,65 \pm 0,04	2,89 \pm 2,26	4,64 \pm 1,25	3,29 \pm 2,70	2
<i>ndeuchaeta intermedia</i>	1,32	2,86	10,50	4,63	1
<i>Pleuromamma abominalis</i>	2,64 \pm 2,41	3,39 \pm 0,62	2,72 \pm 0,64	8,57 \pm 8,59	2
<i>Oncaea venusta</i>	0,88 \pm 0,62	2,41 \pm 0,84	0,38 \pm 0,12	4,18 \pm 2,66	5

TABLEAU IV - ACTIVITES ENZYMATIQUES SPECIFIQUES DE L'AMYLASE (A) ET DE LA TRYPSINE (T), TENEUR EN PROTEINES SOLUBLES PAR COPEPODE ET RAPPORTS D'ACTIVITE A/T CHEZ PLUSIEURS ESPECES DE COPEPODES (MOYENNES \pm \underline{s} ET NOMBRE DE MESURES (n))

Espèces	Indice de tranchant ("edge index") ITOH, 1970	fraction animale (% ration ingérée) PETIPA, 1978	O/N	A/T
<i>Undinula darwini</i>	340	51	11,29	8,67
<i>Temora discaudata</i>	500	-	13,96	8,31
<i>Scolecithrix danae</i>	570	-	9,37	0,58
<i>Euchaeta marina</i>	750	91	12,80	7,35
<i>Pontella fera</i>	810	-	6,01	-
<i>Candacia pachydactyla</i>	2360	90 (+)	6,59	1,20
<i>Pleuromamma abdominalis</i>	-	82	12,57	8,57
<i>Oncaea venusta</i>	-	74	5,89	4,18

TABLEAU V - COMPARAISON DES VALEURS D'INDICE DE TRANCHANT, DE POURCENTAGE D'UTILISATION DE PROIE ANIMALE DANS LA RATION ALIMENTAIRE (PETIPA, 1978) ET DES RAPPORTS A O/N ET A/T CHEZ PLUSIEURS ESPECES DE COPEPODES (+) :
LE RESULTAT DE PETIPA CONCERNE L'ESPECE VOISINE C.AETHIOPICA)