

Indices biochimiques et milieux marins. Journées du GABIM, Brest, 18-20 Nov. 1981
Publi. CNEXO (Actes Colloq.) n. 14, 1982, p. 163 à 176

SIGNIFICATION ECOLOGIQUE DE QUELQUES INDICES DE LA PHYSIOLOGIE
DU ZOOPLANCTON "TOTAL"

par

Robert LE BORGNE

Antenne de l'O.R.S.T.O.M. au Centre Océanologique de Bretagne
BP 337, 29273 BREST Cédex (France)

R E S U M E

— A partir de mesures de respiration (O), d'excrétion d'azote minéral (NH_4) et total (N_T) et d'excrétion de phosphore (PO_4 , P_T) effectuées sur une population de zooplancton, on peut calculer un certain nombre de rapports qui sont autant d'indices physiologiques. L'étude qui suit concerne le zooplancton de situations hydrologiques variées de l'Atlantique intertropical-oriental.

La température a une action différente selon le produit terminal du catabolisme que l'on considère : les rapports O/PO_4 , O/P_T , O/N_T , NH_4/N_T et NH_4/PO_4 augmentent avec la température d'incubation, les autres rapports (O/NH_4 , PO_4/P_T et N_T/P_T) ne variant pas de façon significative. L'origine de ces variations que l'on observe également sur les résultats antérieurs, est discutée : artefact méthodologique ou modification du substrat oxydé ? La composition faunistique et chimique du zooplancton intervient, à température égale, sur deux rapports : NH_4/N_T est corrélé positivement au pourcentage pondéral de Copépodes dans l'échantillon et N_T/P_T l'est avec le rapport N/P de constitution du zooplancton. La nature des particules ingérées intervient également : N_T/P_T est fonction du rapport N/P des particules qui explique, avec celui du zooplancton, 76 % de sa variance. Les rapports O/NH_4 , O/PO_4 , O/P_T , significativement plus élevés dans le cas du microzooplancton (50 - 200 μm), suggèrent un catabolisme glucidique plus marqué que pour le mésozooplancton (200 - 5000 μm), dont la ration comprend davantage de petits hétérotrophes de teneur plus élevée en lipides et protides.

Ces quelques observations montrent que l'on peut obtenir des mesures "globales", des résultats utiles à la compréhension du rôle du zooplancton dans l'écosystème pélagique : les différents rapports sont soumis aux principaux facteurs du milieu et à la composition de la population zooplanctonique et caractérisent à la fois le zooplancton et ses proies.

A B S T R A C T

Ecological significance of several physiological indexes of mixed zooplankton.

— Several physiological indexes may be calculated from measurements of respiration (O), inorganic (NH_4) and total (N_T) nitrogen and phosphorus (PO_4 and P_T) excretions of mixed zooplankton. The present study is concerned with zooplankton populations of various offshore hydrological structures of the eastern tropical Atlantic ocean.

Temperature shows a differential influence according to the studied end-product of the metabolism : O/PO_4 , O/P_T , O/N_T , NH_4/N_T and NH_4/PO_4 ratios increase with temperature whereas the other ones (O/NH_4 , PO_4/P_T and N_T/P_T) do not vary significantly. The reason for such variations, that are observed on previous results also, are discussed : is it a methodological artifact or a shift of the catabolized substratum ? The influence of the faunistical and chemical composition of zooplankton is evident also, for two ratios : thus, NH_4/N_T is positively correlated with the weight percentage of Copepods in the population and N_T/P_T , with zooplankton constituents N/P ratio. At last, the influence of the kind of the particles that are ingested by zooplankton, is shown : N_T/P_T is dependent on particulate N/P ratio ; the latter, together with zooplankton constituents N/P ratio, explain 76 % of the variance of N_T/P_T . O/NH_4 , O/PO_4 , O/P_T ratios are significantly higher for microzooplankton (50 - 200 μm) than for mesozooplankton (200 - 5000 μm), thus suggesting more carbohydrates are used by the smaller animals ; on the contrary, mesozooplankton ration is made of more heterotrophic animals, with a greater proportion of lipids and proteins.

The above conclusions show that useful results may be obtained from measurements on mixed zooplankton, as far as their role in the pelagic ecosystems is concerned : the ratios depend on both the environmental factors and the composition of zooplankton and describe prey-predator relationship.

INTRODUCTION

Plus de 400 séries de mesures de respiration et d'excrétion du zooplancton ont été réalisées sur le N/O Capricorne de 1972 à 1979. L'objectif était de replacer le zooplancton au sein d'écosystèmes hauturiers caractéristiques de la partie orientale de l'Atlantique intertropical : upwellings de Mauritanie, upwelling équatorial, dômes de Guinée et d'Angola, convergence nord-équatoriale, courant de Guinée, eaux oligotrophes du maximum de salinité subtropical (fig. 1). Cet objectif a pu être atteint en décrivant à la fois l'intensité des flux qui relient le zooplancton aux autres éléments du réseau trophique (ce sont les quantités de matière ou d'énergie qu'il ingère, produit ou libère par la voie de l'excrétion et de la respiration) et par des indices physiologiques caractérisant les relations du zooplancton avec son milieu d'une part et l'utilisation qu'il fait de sa nourriture de l'autre. Seuls les indices physiologiques seront étudiés, les flux et leurs facteurs de variation ayant été traités par ailleurs (LE BORGNE, 1982 a et b).

L'une des caractéristiques de l'étude qui suit est de considérer des indices physiologiques de l'ensemble des individus d'une population zooplanctonique et non pas d'une ou quelques espèces seulement. Cette approche des populations "totales" a été rendue nécessaire pour les raisons suivantes : la grande diversité spécifique des systèmes du large de la zone intertropicale, la variété des situations considérées et l'éloignement des bases de départ qui empêchait le suivi régulier des paramètres. L'étude du plancton "total" a souvent été utilisée pour évaluer la respiration, l'excrétion et son rôle dans la production primaire de régénération. Mais peu de travaux se sont penchés sur l'influence des différents facteurs de variation du métabolisme du plancton "total" en raison de la difficulté que l'on a de faire la part de la méthodologie de celle de la composition faunistique et des facteurs du milieu. De plus, par suite du mélange des espèces et stades de développement dans la population "totale", il n'est pas certain a priori que l'on retrouve au niveau de l'ensemble d'une population, l'influence de facteurs du milieu qui agissent au niveau de chaque espèce, des compensations pouvant se produire et en atténuer l'effet global. Pour échapper à l'influence des biais méthodologiques inhérents à la technique des in-

incubations qui a été utilisée, une étude de leur influence a été réalisée dans un premier temps (LE BORGNE, 1982 a). Il est alors apparu que seule la durée d'incubation modifiait la valeur de certains indices physiologiques et l'on a donc utilisé, dans un second temps, les expériences de durée égale (20 h) pour mettre l'influence des différents facteurs de variation en évidence.

Les rapports entre la respiration (O), les excréctions minérales d'azote (NH_4) et de phosphore (PO_4) et leurs excréctions totales (c'est-à-dire minérale et organique, N_T et P_T) peuvent être considérés comme des indices physiologiques puisqu'ils renseignent sur la nature des produits terminaux du catabolisme, la nature du substrat oxydé et l'importance de la fraction catabolisée. Ainsi, lorsque l'on compare les quantités d'oxygène respiré à celles d'ammonium excrété, par l'intermédiaire du rapport O/NH_4 , observe-t-on que ce dernier est élevé lorsque l'animal dégrade peu d'azote comparé au carbone, ceci pouvant se produire lorsqu'il utilise des glucides ou des lipides qui se trouvent dans sa ration ou ses réserves (cas des lipides). Inversement, un rapport O/NH_4 faible signifiera que l'animal tire son énergie de la dégradation d'une part plus importante de protéides, contenus dans ses proies ou en lui-même (cas de l'animal à jeûn). O/NH_4 renseigne donc à la fois sur l'état nutritif de l'animal (à jeûn ou alimenté) et sur la nature des proies qu'il ingère (riches, ou non, en glucides, lipides et protéides). O/NH_4 représente ainsi un indice physiologique dont les variations saisonnières ont été étudiées pour la première fois par CONOVER et CORNER (1968). Les autres rapports (O/N_T , O/PO_4 , O/P_T , NH_4/PO_4 , N_T/P_T , NH_4/N_T , PO_4/P_T) ont été peu étudiés et nous en discuterons plus loin la signification et l'utilité en tant qu'indice physiologique. Il est toutefois important de souligner la démarche d'esprit qui a guidé cette étude, démarche d'écologiste et non de physiologiste : on a tenté d'expliquer les variations des rapports observés par celles des paramètres du milieu ou des populations que l'on avait mesurés et de les interpréter à la lumière de nos connaissances actuelles de la physiologie du zooplancton marin (1).

METHODES

La consommation d'oxygène et les excréctions d'azote et de phosphore ont été déterminées sur des animaux non triés, mis en incubation pendant 20 h environ dans des flacons de 2 L (mésozooplancton : 200 - 5000 μm) ou 1 L (microzooplancton : 50 - 200 μm). Les 8 rapports d'excrétion et de respiration ont été calculés pour chacun des flacons, au nombre de 2 à 5 par série. Chaque série comprenait également des flacons "témoins", sans zooplancton au nombre de 3 ou 4. On trouvera tous détails concernant ces mesures ainsi que celles des paramètres du milieu et des populations zooplanctoniques dans LE BORGNE (1982 a et b).

RESULTATS - DISCUSSION

Si l'on néglige l'influence de biais méthodologiques que l'on n'a pu mettre en évidence pour les rapports considérés ici à l'exception de la durée d'incubation (LE BORGNE, 1982 a), on pourra admettre que les causes de variation sont liées à la nature des populations (compositions chimique et faunistique, taille des individus, etc...) et aux facteurs du milieu (température, nature et abondance des proies). L'étude porte sur le mésozooplancton, à l'exception d'un chapitre consacré à la comparaison des rapports de respiration-excrétion du micro- et du mésozooplancton.

(1) Cet article reprend les résultats de LE BORGNE (1982 a et b).

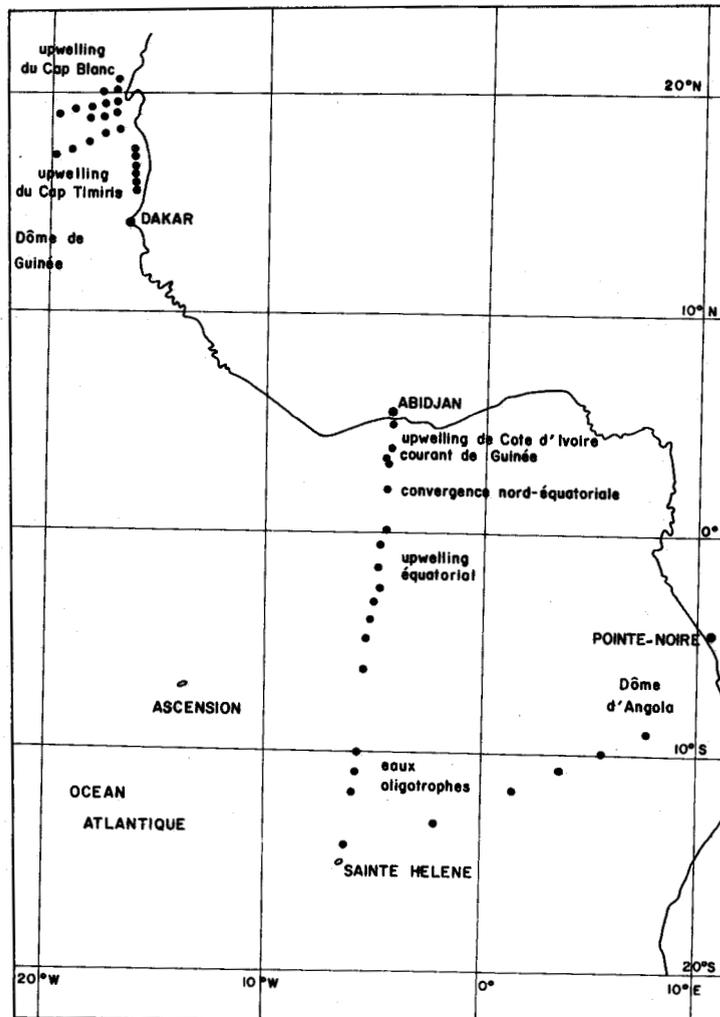


Figure 1 : Position des stations ayant fait l'objet de mesures de respiration et d'excrétion.

1. INFLUENCE DES FACTEURS DU MILIEU

1.1. Influence des facteurs physiques : la température.

Pour mettre cette influence en évidence, on a comparé à chaque station chacun des huit rapports obtenus aux deux températures d'incubation, par un test des signes. Cette procédure permet de montrer que O/PO_4 , O/P_T , O/N_T , NH_4/PO_4 et NH_4/N_T sont systématiquement plus élevés à la température la plus haute (l'hypothèse nulle du test est rejetée avec un risque de 1 % et un nombre de séries, $n = 40$). En revanche, il n'y a pas de différence pour O/NH_4 , PO_4/P_T et N_T/P_T . Ce résultat est logique car on observe une évolution différente des taux de respiration et d'excrétion avec la température : les Q_{10} de la respiration et de l'excrétion d'ammonium sont supérieurs à ceux de l'excrétion de phosphore ou d'azote total (LE BORGNE, 1982 a).

Il semble que CONOVER et CORNER (1968) soient les seuls à avoir montré l'insensibilité du rapport O/NH_4 aux variations de température. Pourtant, le tableau IX de LE BORGNE (1982 a) montre que ce résultat est également observable sur les résultats d'autres auteurs (MAYZAUD et DALLOT 1973, KREMER 1977, LE BORGNE

1977 a, FERNANDEZ 1978 et GAUDY et al. 1980), pour des conditions expérimentales, des gammes de températures et des animaux très différents. Le même tableau fait apparaître également la dépendance vis à vis de la température de O/PO_4 , NH_4/PO_4 et NH_4/N_T , sur les résultats de la littérature. Les renseignements concernant les relations des autres rapports avec le facteur thermique sont cependant très fragmentaires et apparaissent dans MAYZAUD et DALLOT (1973) pour O/N_T , KREMER (1977) et LE BORGNE (1977 a), pour O/N_T , O/P_T et N_T/P_T .

La question que l'on doit se poser est de savoir si ces variations s'observent réellement dans le milieu naturel ou si elles sont la conséquence de la méthode de mesure de la respiration et de l'excrétion. Le biais méthodologique, lié à la technique des incubations, aboutirait aux résultats que l'on observe, de la façon suivante. Lorsque l'on étudie la cinétique des 8 rapports pour des durées d'incubations de 3 à 24 h, on observe (LE BORGNE 1979) un résultat analogue à celui de l'influence de la température : O/NH_4 , N_T/P_T et, dans une certaine mesure, PO_4/P_T ne varient pas avec la durée de l'expérience tandis que les autres rapports augmentent. Ces variations peuvent être attribuées à l'action du jeûn et/ou des bactéries selon LE BORGNE (1979) et l'on peut remarquer que l'une comme l'autre dépendent de la température. Il en résulte que si celle-ci augmente, les effets du jeûn et des bactéries se feront sentir plus rapidement et, pour une même durée (20 h dans notre cas), les rapports seront plus élevés à la température la plus haute. Toutefois, l'hypothèse de l'artefact méthodologique se heurte aux observations suivantes. Tout d'abord, l'influence de la température se fait sentir dans les expériences qui utilisent des antibiotiques pour réduire l'action bactérienne (MAYZAUD et DALLOT 1973, GAUDY et al. 1980). En second lieu, les variations les plus importantes des rapports s'observent pendant les 9 premières heures d'incubation à 20-23° C et l'on peut penser qu'au bout de 20 h les différents rapports se sont stabilisés depuis longtemps pour une gamme importante de températures.

Dans ces conditions, les variations observées seraient dues à l'influence réelle de la température, les taux de respiration et d'excrétion d'ammonium augmentant plus rapidement que l'excrétion d'azote organique ou de phosphore. On peut alors supposer que l'animal, ou la population animale dans notre cas, assure une augmentation de ses dépenses métaboliques lorsque la température croît, grâce à une utilisation plus importante du carbone (les rapports O/P et O/N_T augmentent) et une dégradation plus complète de l'azote, éliminé essentiellement sous forme minérale (NH_4/N_T augmente). Cette modification des voies du catabolisme en fonction de la température n'est pas le seul exemple : bien que ceci soit encore l'objet de controverse, il semble que la fraction de l'assimilation qui est anabolisée (production) soit également influencée par la température, qui l'augmenterait pour certains (GAUDY 1980, LEI et ARMITAGE 1980) et la diminuerait pour d'autres (SUSCHENYA 1970, WURSTBAUGH et DAVIS 1977). En raison de l'influence de la température, on ne considérera dans la suite de ce travail que les rapports mesurés à 17° C, qui représentent le groupe de données le plus important.

1.2. Influence du facteur trophique : abondance et composition des particules

1.2.1. Pour les microphages qui constituent l'essentiel du zooplancton étudié (LE BORGNE 1977 b), la richesse du milieu peut être définie par l'abondance des particules passant à travers un tamis de 50 μm , l'un des critères de leur abondance étant la concentration de chlorophylle mesurée pour l'ensemble des stations de cette étude. Lorsque l'on met en relation les différents rapports avec la valeur du maximum de chlorophylle, corrélée elle-même à la concentration par mètre-carré de la colonne 0-100 ou 0-150 m, on n'observe pas de corrélation significative malgré une gamme de concentrations de 0,11 à 0,84 $\mu g.l^{-1}$ de chlorophylle. Pourtant des variations saisonnières ont été observées pour les rapports O/NH_4 (CONOVER et CORNER 1968, CONOVER et MAYZAUD 1975, GAUDY et al. 1980) N_T/P_T

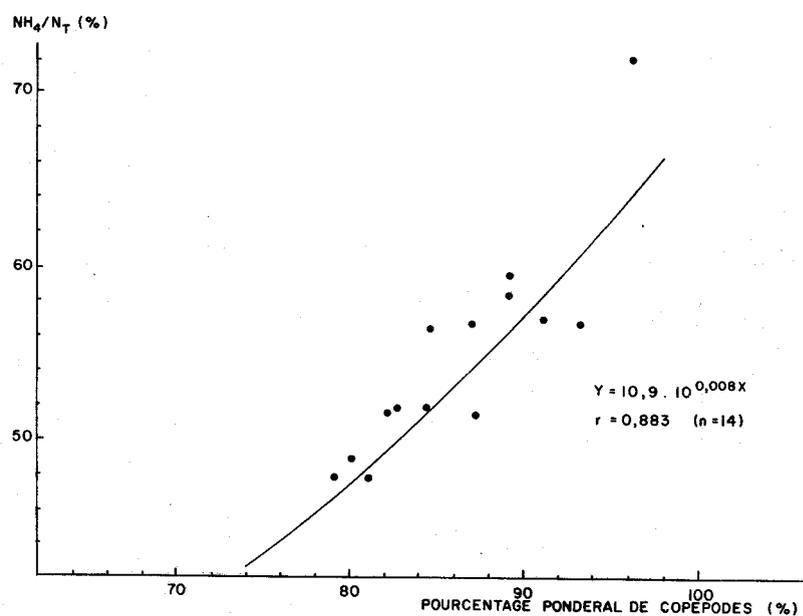


Figure 2 : Relation entre le rapport d'excrétion totale d'azote et de phosphore (N_T/P_T) du mésozooplancton et le rapport N/P de constitution des particules (d'après LE BORGNE 1982 b).

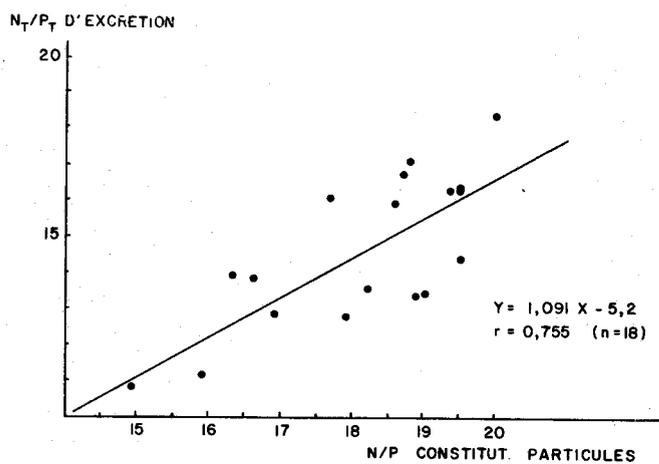


Figure 3 : Relation entre le pourcentage d'excrétion minérale d'azote (NH_4/N_T) et le pourcentage pondéral de Copépodes dans le mésozooplancton (in : LE BORGNE 1982 b).

et PO_4/P_T (BUTLER et al. 1970 ; ces auteurs n'en observant pas pour NH_4/N_T). L'absence de corrélation dans notre cas peut avoir plusieurs origines : (1) la prise en considération de populations "totales" appartenant à des systèmes différents peut masquer des relations qui existent au niveau d'une espèce ; (2) la physiologie des espèces hauturières de la zone intertropicale est différente de celles de la zone tempérée, habituées à des périodes de jeûn (hiver), d'abondance (printemps) et de stockage des réserves lipidiques, chacune entraînant des changements profonds de la physiologie des animaux et des répercussions au niveau des rapports O/NH_4 ou PO_4/P_T . Il semble au contraire que les espèces du large, et plus particulièrement celles de la zone intertropicale, aient des conditions de milieu beaucoup plus stables (WALSH 1976), ce qui limiterait les phases de jeûn ou de mise en réserve et donc des variations importantes de la physiologie d'un même animal (insistons sur le caractère hauturier de ces espèces ; celles de la zone néritique, telles Calanoides carinatus peuvent subir, au contraire, des variations saisonnières de température et d'abondance de phytoplancton, aussi importantes que celles de la zone tempérée). (3) La teneur en chlorophylle n'est peut-être pas le meilleur critère de l'abondance des proies du zooplancton "total", celui-ci pouvant comprendre un pourcentage variable d'omnivores qui se nourrissent aux dépens de petits hétérotrophes ou de particules d'origine détritique.

1.2.2. La composition du matériel particulaire peut être définie par ses rapports C/N et N/P lorsqu'on suit le devenir du carbone, de l'azote et du phosphore au sein du zooplancton. Comme pour l'étude de l'influence de la concentration de chlorophylle sur les différents rapports d'excrétion-respiration, on a calculé les coefficients de corrélation entre ces derniers et les rapports C/N et N/P des particules. Avec C/N, le seul coefficient significatif ($r = 0,418$; $n = 23$) est celui obtenu pour le rapport NH_4/N_T . Mais il est possible que l'existence de cette corrélation soit due à une double relation entre NH_4/N_T et le pourcentage de copépodes dans le plancton "total" (cf. 2.3.) d'une part et ce pourcentage et C/N de l'autre. Le faible nombre de valeurs dans ce dernier cas ($n = 7$) ne permet pas de conclure à la signification du coefficient de corrélation ($r = 0,571$). En revanche, les rapports où l'excrétion de phosphore intervient sont corrélés positivement au rapport N/P des particules :

$O/PO_4 - N/P$:	$r = 0,505$	$n = 33$
$O/P_T - N/P$:	$r = 0,386$	$n = 33$
$NH_4/PO_4 - N/P$:	$r = 0,544$	$n = 32$
$N_T/P_T - N/P$:	$r = 0,533$	$n = 39$

La faiblesse de ces coefficients peut être attribuée à la non-simultanéité des mesures effectuées sur le zooplancton et les particules, et à leur variabilité, surtout en ce qui concerne ces dernières. De plus, le rapport N/P des particules n'est probablement pas le seul facteur de variation des rapports où l'excrétion de phosphore intervient. En effet, on améliore la valeur du coefficient de la corrélation $N_T/P_T - N/P$ (fig. 2) en considérant en plus, le rapport N/P de constitution du zooplâncton (rapport a_3) : le coefficient de corrélation multiple est alors de 0,872, ce qui signifie que 76 % de la variance de N_T/P_T (a_2) peut être expliquée par la valeur des rapports de constitution du zooplâncton et de ses proies, les particules (a_1).

Les rapports a_1 , a_2 et a_3 ayant été obtenus de façon indépendante, on peut penser que la valeur élevée du coefficient de corrélation multiple reflète une réalité : a_2 augmente lorsque a_1 augmente et diminue au contraire lorsque a_3 augmente (le coefficient de corrélation entre a_2 et a_3 est $r_{a_2a_3} = -0,557$, $n=18$).

Ce résultat s'explique par la faculté qu'à la population animale de maintenir un rapport a_3 indépendant de celui des particules ($r_{a_1 a_3} = -0,167$, $n=18$). Pour maintenir a_3 à un niveau donné, la population devra donc diminuer son excrétion de phosphore (a_2 augmente) relativement à la respiration ou l'excrétion azotée, lorsque la part du phosphore diminue dans les particules (a_1 augmente). Cependant, cette régulation ne se fait pas automatiquement de sorte que a_1 et a_3 n'expliquent pas toute la variance de a_2 . Le rendement net en croissance, K_2 , intervient également (LE BORGNE 1978) et la population adaptera les valeurs de K_2 et a_3 à celles de a_1 en jouant sur a_2 .

L'absence de corrélation entre N/P , O/NH_4 et O/N_T peut indiquer que ces régulations se font par l'intermédiaire de l'excrétion de phosphore et non pas par celle de l'azote. Dans ces conditions, le phosphore ne serait pas l'élément limitant de la production zooplanctonique dans les zones que nous avons étudiées.

2. INFLUENCE DE LA COMPOSITION DES POPULATIONS ZOOPLANCTONIQUES

Cette étude est propre aux indices physiologiques mesurés sur des populations "totales" pour lesquelles la physiologie des différentes espèces peut être très différente. Les critères retenus pour décrire la composition du zooplancton sont la taille (micro et mésozooplancton, micronecton), la composition chimique et la composition faunistique.

2.1. Les rapports du micro-, mésozooplancton et micronecton (les données concernant le micronecton sont celles de ROGER 1982).

En moyenne, le pourcentage d'excrétion minérale (PO_4/P_T et NH_4/N_T) augmente du microzooplancton au micronecton ; l'inverse se produit pour les rapports NH_4/PO_4 et N_T/P_T . Le faible nombre de données concernant le micronecton ne permet pas de savoir si ces différences sont significatives. Pour le micro- et le mésozooplancton dont les résultats sont plus nombreux, le test des signes appliqué aux stations où les mesures ont été réalisées simultanément sur les deux fractions ($n = 48$), confirme les valeurs plus élevées pour les pourcentages d'excrétion minérale (NH_4/N_T et PO_4/P_T) ; la différence n'est pas significative pour N_T/P_T et NH_4/PO_4 . Enfin, le même test montre que les rapports O/PO_4 , O/P_T et O/NH_4 sont significativement plus élevés pour le micro- que pour le mésozooplancton. De cette étude, on peut tirer les conclusions suivantes.

(1) Le microzooplancton oxyde un substrat comprenant plus de carbone et moins d'azote ou de phosphore que celui oxydé par le mésozooplancton. En d'autres termes, il présente un catabolisme glucidique plus marqué que celui des animaux de la classe de taille supérieure. Cela dénote probablement un régime alimentaire davantage phytophage puisque le phytoplancton comprend plus de glucides par unité de biomasse que les petits hétérotrophes qui sont susceptibles, eux aussi, d'être ingérés par le microzooplancton. Cette tendance phytophage n'est pas étonnante quand on sait que de 40 à 60 % de la chlorophylle "a" active est liée à des particules passant à travers un filtre de 3 μm dans la zone euphotique de l'Atlantique équatorial (HERBLAND et LE BOUTEILLER 1981).

(2) l'augmentation du pourcentage d'excrétion minérale des plus petits aux plus grands, traduit une meilleure utilisation de l'azote et du phosphore par ces derniers : la minéralisation étant poussée à son terme, le maximum d'énergie a pu en être obtenu. La question est de savoir si ceci est lié à la nature des populations, certains groupes faunistiques étant davantage ammonotéliques que d'autres, ou bien qu'il s'agit d'un problème de rendement d'utilisation de la fraction assimilée. Cette dernière explication a été proposée par BUTLER et al. (1970) qui observaient un pourcentage parfois élevé (70 %) d'excrétion de phosphore organique chez Calanus : le phosphore assimilé ne serait pas dégradé lorsqu'il est en excès par rapports à d'autres constituants nutritifs plus importants, mais simplement excrété.

2.2. Composition chimique du zooplancton. Ce paramètre intègre la composition faunistique du plancton "total" et l'état physiologique des animaux. Ce dernier est probablement assez stable dans les zones du large de la zone intertropicale où les variations saisonnières de la biomasse particulaire, même dans la zone équatoriale, sont peu marquées (VOITURIEZ et al., en préparation). La composition chimique peut être décrite par les rapports C/N et N/P du zooplancton. Ces derniers ont été mis en relation avec les 8 rapports d'excrétion-respiration : aucun coefficient de corrélation n'est significatif à l'exception de celui qui lie N_T/P_T au rapport N/P des particules (cf. 1.2.2.).

L'absence de corrélation est probablement due à la stabilité des rapports N/P, et surtout, C/N du plancton "total" du large : le coefficient de variation (rapport écart-type/moyenne) de ce dernier est en effet de 4,3 % seulement pour les 40 stations étudiées (moyenne : C/N = 4,7) et de 7,5 % pour le rapport N/P (moyenne = 24,1). Ceci est un argument en faveur d'une certaine unité des systèmes du large malgré la variété des situations hydrologiques considérées qui auraient pu faire penser le contraire.

2.3. Composition faunistique du zooplancton.

Elle est décrite de façon sommaire par les pourcentages pondéraux (et non en effectifs) des principaux groupes taxonomiques présents dans les échantillons de mésozooplancton. Le choix des taxons repose sur la taille des individus et leur régime alimentaire (se reporter à LE BORGNE 1977 b). Les Copépodes représentent l'essentiel des animaux : de 73 à 96 % du poids total (85 à 98 % en effectifs).

L'influence de la composition faunistique peut être mise en évidence en calculant le coefficient de corrélation entre les pourcentages des principaux taxons d'une part et les différents rapports de l'autre. Le seul coefficient significatif est celui qui concerne le pourcentage d'excrétion minérale d'azote (NH_4/N_T) : ce dernier augmente avec le pourcentage de Copépodes dans l'échantillon (fig. 3). La température étant la même pour les différents rapports considérés et le coefficient de corrélation entre le pourcentage de copépodes et la teneur en chlorophylle du milieu n'étant que de 0,055, on peut penser que NH_4/N_T dépend bien de la composition du plancton et non d'un facteur du milieu. L'existence de cette corrélation provient d'un catabolisme différent pour les Copépodes (et probablement d'autres Crustacés), dont l'excrétion azotée est davantage ammonotélique que celle des autres groupes. Les résultats de MAYZAUD (1973) et MAYZAUD et DALLOT (1973) font apparaître en effet à 13-15° C un rapport NH_4/N_T de 0,84 à 0,86 pour le Copépode Acartia clausi et l'Euphausiacé Meganycitiphanes norvegica et de 0,51 à 0,70 pour l'Amphipode Phronima sedentaria et les Thaliacés Salpa fusiformis et Thalia democratica. On comprend alors qu'au

niveau du plancton "total", le rapport NH_4/N_T soit d'autant plus élevé que la part des Copépodes dans l'échantillon est importante.

Le rapport NH_4/N_T est un indice physiologique très sensible puisque, comme nous l'avons vu, il dépend de la température (1.1.), de la durée de l'incubation (LE BORGNE 1979) et de la composition du plancton. Cette série de sources de variations est probablement à l'origine de la controverse qui a eu lieu entre JOHANNES et WEBB (1965) et CORNER et NEWELL (1967) dont on trouvera un résumé dans CORNER et DAVIES (1971) : les premiers, trouvant une excrétion d'azote organique importante (NH_4/N_T faible) sur du plancton "total" mis en incubation pendant quelques heures seulement, estimaient qu'une minéralisation bactérienne devait se produire dans les expériences de CORNER et NEWELL sur Calanus pendant 24 h, entraînant donc une diminution de la fraction organique excrétée. Cependant, CORNER et al. (1976) observent toujours un rapport NH_4/N_T élevé au cours d'expériences de 4 h seulement sur Calanus et, à l'inverse, LE BORGNE (1973) observe un rapport faible au cours d'expériences de 20-24 h, sur du plancton "total". A la lumière des résultats de la présente étude, on peut expliquer l'existence de ces différences par le catabolisme ammonotélique des Copépodes ; le plancton "total" comprenant d'autres animaux également, son rapport NH_4/N_T sera plus faible que celui d'une population de Calanus.

L'absence de relations pour les autres rapports peut être due soit à la faible influence de la composition faunistique au regard des autres sources de variation que nous avons étudiées, soit au choix des critères définissant la composition faunistique.

CONCLUSIONS

Le tableau 1 récapitule l'influence des différentes sources de variation qui ont été considérées, sur les huit rapports d'excrétion respiration. Les deux facteurs qui affectent le plus la proportion des divers produits terminaux

Facteurs de variation	O/ NH_4	O/ N_T	O/ PO_4	O/ P_T	NH_4/N_T	PO_4/P_T	NH_4/PO_4	N_T/P_T
température		+	+	+	+		+	
chlorophylle milieu								
C/N particules					+			
N/P particules			+	+			+	+
C/N zooplancton								
N/P zooplancton								+
% pondéral Copépodes					+			
taille zooplancton	+		+	+	+	+		

Tableau 1 : Récapitulation de l'influence des facteurs de variation sur les 8 rapports d'excrétion-respiration du zooplancton de l'Atlantique intertropical (+ : influence significative).

du catabolisme, sont la température et la taille des organismes, cette dernière reflétant en fait des régimes alimentaires différents pour le microzooplancton, le mésozooplancton et le micronecton. Température et taille sont également les principales sources de variation des taux métaboliques (quantités respirées ou excrétées rapportées à l'unité de temps et de biomasse) et il est intéressant de souligner que leur action ne s'exercera pas de la même façon puisque les rapports varient. En revanche, la composition chimique et faunistique du zooplancton, la concentration en chlorophylle du milieu, ont peu d'action sur les huit rapports et ceci doit probablement être mis sur le compte de la nature des populations planctoniques étudiées : le zooplancton du large de la zone intertropicale présente une homogénéité de sa composition dans les différents systèmes considérés et ne doit pas, contrairement à celui des zones néritiques, affronter des variations fréquentes des paramètres du milieu (abondance de la nourriture, température).

Cette étude montre que l'on peut obtenir des résultats cohérents au niveau du plancton "total", ce qui n'était pas évident au départ en raison de la complexité des mécanismes qui agissent au niveau de chaque stade de développement de chaque espèce. Le problème à présent est de savoir si le calcul des 8 rapports apporte une réponse aux questions que se pose l'écologiste : place du zooplancton dans l'écosystème (régime alimentaire), rendements des transferts d'un élément à l'autre (efficacité écologique), influence des paramètres de l'environnement. A la lumière des résultats antérieurs et de ceux de cette étude, il semble que la réponse soit positive : le rapport N_T/P_T entre dans le calcul de la production (LE BORGNE 1978), les rapports O/N et O/P rendent compte du régime alimentaire, le pourcentage d'excrétion minérale renseigne sur la composition faunistique et, peut-être, sur le rendement de l'utilisation de l'azote et du phosphore. Enfin, il est apparu également que le phosphore n'était pas l'élément limitant de la production du zooplancton de la zone concernée. Mais, à l'exception de N_T/P_T , l'information apportée jusqu'à présent n'est que qualitative.

BIBLIOGRAPHIE

- BUTLER E.I., 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 sea-area. J. mar. Biol. Ass. U.K., 50, p. 525-560.
- CONOVER R.J. & CORNER E.D.S.-1968- Respiration and nitrogen excretion of some marine zooplankton organisms in relation to their life cycles. J. mar. Biol. Ass. U.K., 48, p. 49-75.
- CONOVER R.J. & MAYZAUD P.-1975- Respiration and nitrogen excretion of neritic zooplankton in relation to potential Food supply. 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgique, Sept. 17-23, 2, p. 151-163.
- CORNER E.D.S. & NEWELL B.S.-1967- On the nutrition and metabolism of zooplankton IV. The forms of nitrogen excreted by Calanus. J. mar. Biol. Ass. U.K., 47, p. 113-120.
- 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, p. 101-204.

- CORNER E.D.S., HEAD R.N., KILVINGTON C.C. & PENNYCUICK L. - 1976- On the nutrition and metabolism of zooplankton. X. quantitative aspects of Calanus helgolandicus feeding as a carnivore. J. mar. Biol. Ass. U.K., 56, p. 345-358.
- FERNANDEZ F. - 1978 - Metabolismo y alimentacion en copepodos planctonicos del Mediterraneo : Respuesta à la temperatura. Inv. Pesq., 42 (1), p. 97-139.
- GAUDY R. - 1980 - Bilan énergétique d'un Mysidacé des eaux méditerranéennes superficielles. in "Production primaire et secondaire", J-M. PERES et C. EMIG Eds, Publ. CNEOX, sér. Actes Colloques, 10, p. 63-76.
- GAUDY R., GUERIN J.P. & PAGANO M. - 1980 - Ecophysiologie comparée des Mysidacés Hemimysis speluncola Ledoyer (cavernicole) et Leptomysis lingvura G.O. Sars (non cavernicole). Respiration et excrétion. J. exp. mar. Biol., 44, p. 29-46.
- HERBLAND A. & LE BOUTEILLER A. - 1981 - The size-distribution of phytoplankton and particulate organic matter in the equatorial Atlantic Ocean : importance of ultraseston and consequence. J. plankton Res., 3 (4), p. 659-673
- JOHANNES R.E. & WEBB K.L. - 1965 - Release of dissolved amino acids by marine zooplankton. Science, N.Y., 150, p. 76-77.
- KREMER P. - 1977 - Respiration and excretion by the Ctenophore Mnemiopsis leidyi. Mar. Biol., 44, p. 43-50.
- LE BORGNE R.P. - 1973 - Etude de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore des populations zooplanctoniques de l'upwelling mauritanien (mars-avril 1972). Mar. Biol., 19, p. 249-259.
- LE BORGNE R. - 1977a - Etude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W - III - Respiration et excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., XV (4), p. 349-362.
- LE BORGNE R. - 1977 b - Etude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W - II - Biomasses et peuplements du zooplancton. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., XV (4), p. 333-348.
- LE BORGNE R. - 1978 - Evaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. Oceanol. Acta, 1 (1), p. 107-118.
- LE BORGNE R.P. - 1979 - Influence of duration of incubation on respiration and excretion results. J. exp. mar. Biol. Ecol., 37, p. 127-137.
- LE BORGNE R. - 1982 a - Les facteurs de variation de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton de l'Atlantique inter-tropical oriental. I. Les conditions expérimentales et la température. Océanogr. Tropicale (sous presse)
- LE BORGNE R. - 1982 b - Les facteurs de variation de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton de l'Atlantique inter-tropical oriental. II. Nature des populations zooplanctoniques et facteurs du milieu. Océanogr. Tropicale (sous presse).

- LEI C.H. & ARMITAGE K.B. - 1980 - Energy budget of Daphnia ambigua Scourfield. J. plankton Res., 2, p. 261-281.
- MAYZAUD P. - 1973 - Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. II. Studies of the metabolic characteristics of starved animals. Mar. Biol., 21, p. 19-28.
- MAYZAUD P. & DALLOT S. - 1973 - Respiration et excrétion azotée du zooplancton. I. Evaluation des niveaux métaboliques de quelques espèces de Méditerranée occidentale. Mar. Biol., 19, p. 307-314.
- ROGER C. - 1982 - Macroplancton et Micronecton de l'Atlantique Tropical. II. Cycles de l'azote et du phosphore, remarques sur la mesure de la production. Océanogr. Tropicale (sous presse).
- SUSCHENYA L.M. - 1970 - Food rations, metabolism and growth of crustaceans. in "Marine Food Chains", J.H. STEELE Ed., Oliver and Boyd, Edinburgh, p. 127-141.
- WALSH J.J. - 1976 - Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. Limnol. Oceanogr., 21, p. 1-13.
- WURTSBAUGH W.A. & DAVIS G.E. - 1977 - Effects of temperature and ratio level on the growth and food conversion efficiency of Salmo gairdneri, Richardson. J. Fish. Biol., 11, p. 87-98.