



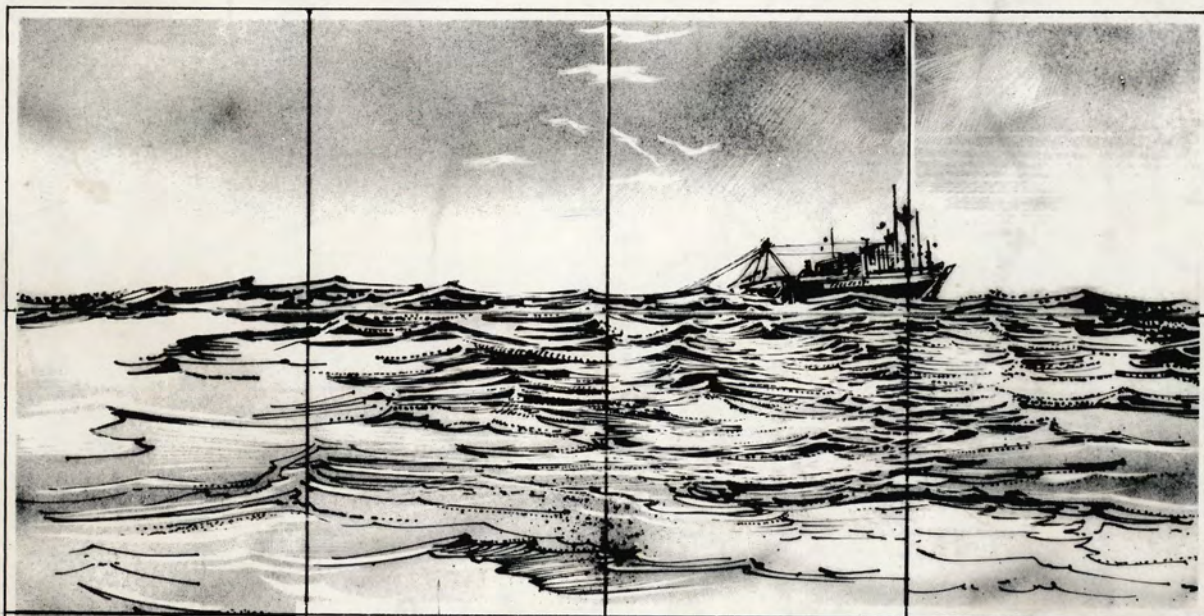
Publications du

CENTRE NATIONAL POUR L'EXPLOITATION DES OCEANS

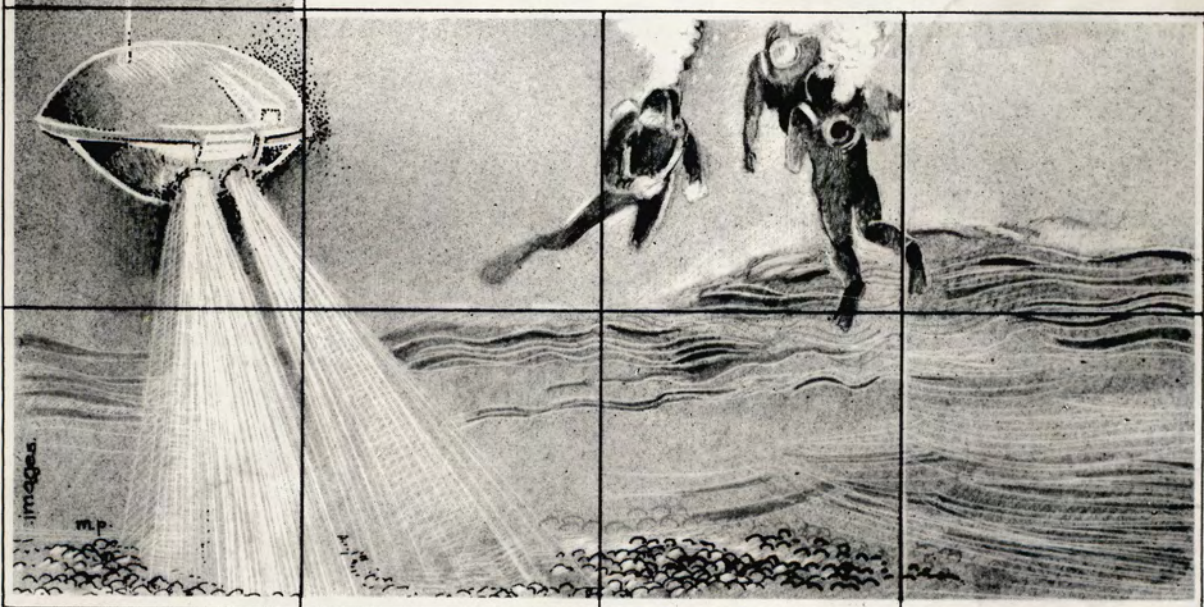


Actes de colloques

n° 10-1980



PRODUCTION PRIMAIRE ET SECONDAIRE
COLLOQUE FRANCO-SOVIÉTIQUE
STATION MARINE D'ENDOUME
MARSEILLE, FRANCE, 9-12 Janvier 1979



images
m.p.

- Les Publications Scientifiques et Techniques du Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO) comportent les séries suivantes :

The Scientific and Technical Publications of Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO) contain the following serials :

- Rapports Scientifiques et Techniques - ISSN 0339-2899. 1971
- Rapports Economiques et Juridiques - ISSN 0339-2910. 1973
- Recueil des Travaux du Centre Océanologique de Bretagne - ISSN 0336-3112. 1972
- Résultats des Campagnes à la Mer - ISSN 0339-2902. 1971
- Actes de Colloques - ISSN 0335-8259. 1971

- Les travaux publiés dans ces séries sont analysés par :

The works published in these serials are analysed by :

- Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts
- Bibliographie Géographique Internationale
- Biological Abstracts
- Bulletin Signalétique du C.N.R.S. - Informascience
- Chemical Abstracts
- Norois - Chronique Océanographique
- Hydrographische Bibliographie
- Oceanic Abstracts
- Oceanographic Abstracts and bibliography - Deep Sea Research
- Pollution Abstracts
- Underwater Information Bulletin
- Zoological Record

- Les demandes d'information et les commandes concernant toutes les publications scientifiques et techniques du CNEXO doivent être adressées à :

The inquiries and orders which concern the whole of CNEXO scientific and technical publications have to be mailed to :

SECTION DOCUMENTATION
CENTRE OcéANOLOGIQUE DE BRETAGNE
B.P. 337
29273 BREST CEDEX

Les publications envoyées en échange doivent être expédiées à cette même adresse.

The publications sent in exchange have to be forwarded to the same address.

PUBLICATIONS DU
CENTRE NATIONAL POUR L'EXPLOITATION DES OCEANS
(C N E X O)



Actes de Colloques N° 10

**PRODUCTION PRIMAIRE ET SECONDAIRE
COLLOQUE FRANCO-SOVIETIQUE**

*STATION MARINE D'ENDOUME
Marseille, France, 9-12 janvier 1979*

préparé par

JEAN-MARIE PERES ET CHRISTIAN EMIG

**STATION MARINE D'ENDOUME
rue de la Batterie des Lions
13007 MARSEILLE**

Dans le cadre de la «COOPERATION FRANCO-SOVIETIQUE EN MATIERE D'OCEANOLOGIE»
en relation avec

LE MINISTERE DES AFFAIRES ETRANGERES
et
LE CENTRE NATIONAL POUR L'EXPLOITATION DES OCEANS

Ce Colloque a été organisé par

LA STATION MARINE D'ENDOUME

avec la participation

DU LABORATOIRE ASSOCIE N° 41 DU C.N.R.S.

DE L'INSTITUT DE BIOLOGIE DES MERS DU SUD
DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE LA R.S.S. D'UKRAINE

DE L'INSTITUT P.P. CHIRCHOV
DE L'ACADEMIE DES SCIENCES DE L'U.R.S.S.

ISSN 0335-8259

© Centre National pour l'EXploitation des Océans 1980

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION

par

J.M. PERES

THEME I

PHYTOPLANCTON ET PRODUCTION PRIMAIRE

- . KOBLENTZ-MISHKE, O.J. "La photosynthèse du phytoplancton et son efficacité énergétique selon les conditions de l'éclairement" 9
- . MINAS, H.J. "Analyse de diagrammes de facteurs hydrologiques et chimiques (température, salinité, oxygène, sels nutritifs) : application à l'étude du système production primaire. Régénération dans les résurgences côtières (côte NW africaines) et les zones à fort mélange vertical (Méditerranée, Océan Antarctique)" 21
- . FINENKO, Z.Z. "Les caractères généraux de la croissance et de la photosynthèse des algues" 37
- . HERBLAND, A. - VOITURIEZ, B. "Structure hydrologique et production primaire dans l'Antarctique tropical" 47

THEME II

ZOOPLANCTON ET PRODUCTION PRIMAIRE

- . PETIPA, T.S. "Food interrelationships as the basis of matter and energy turnover in marine ecosystems" 51
- . GAUDY, R. "Bilan énergétique d'un Mysidace des eaux méditerranéennes superficielles" 63
- . VORONINA, N.M. - MENSCHUTKIN, V.V. "The secondary mesoplancton production of the Antarctic" 77
- . BOUCHER, J. "Exemples d'application des mesures d'activités enzymatiques à l'étude de la croissance et de la nutrition du zooplancton" 91

THEME III

RELATIONS PHYTOPLANCTON-ZOOPLANCTON :
RESEAUX TROPHIQUES

- . LE BORGNE, R. "Les relations entre le zooplancton dans trois situations caractéristiques de l'Atlantique intertropicale"107
- . NIVAL, P. "Les relations phytoplancton-zooplancton"125

THEME IV

MICROPHYTO-BENTHOS ET RELATIONS MICRO-MEIOBENTHOS
ROLE DU MICRO-MEIOBENTHOS DANS LES
ECOSYSTEMES BENTHIQUES

- . PLANTE-CUNY, M.R. "Microphytobenthos et substrats meubles, chlorophylle a et production primaire"153
- . ZAIKA, V.E. - MAKAROVA, N.P. "Specific production of marine meiobenthos"171
- . ZAIKA, V.E. "More remarks about primary production of benthic nematodes"181
- . PERES, J.M. "Rapports trophiques entre le micro et le meiobenthos et le macrobenthos"187
- . KUZNETSOV, A.P. "Tropical structure of the marine benthic fauna as a system of ecological organization"195

CONCLUSION

par

J.M. PERES

INTRODUCTION

L'objectif principal du colloque franco-soviétique, tenu en janvier 1979, était de dresser un état des connaissances sur la production primaire et secondaire et les interactions phytoplancton-zooplancton. En ce qui concerne l'échelon primaire, l'accent a été mis, non sur les méthodes de mesure de la production, mais sur les facteurs de celle-ci et principalement sur les systèmes de production-régénération. Par contre, pour le zooplancton, les communications ont porté essentiellement sur les méthodes d'évaluation de la production considérée comme appartenant à l'échelon secondaire.

En fait, les exposés et les discussions sur les interactions phytoplancton-zooplancton ont fait ressortir deux voies de recherche encore insuffisamment explorées :

- le rôle trophique du matériel organique non-vivant (agrégats, foeces, diatomées brisées, etc) vis-à-vis des consommateurs microphages a été souvent très sous-estimé ;

- la composition spécifique du phytoplancton et du zooplancton et les cas de "dérive trophique" du second, sont trop souvent négligés.

Ces lacunes nuisent aux tentatives de modélisation.

Pour des raisons d'analogies dimensionnelles et de cycle biologique avec le plancton, une demi-journée du symposium a été consacrée au système psammique (micro- et meiobenthos). Les exposés et la discussion ont fait ressortir que les connaissances sur la structure trophique interne de ce système et sur ses rapports avec le système macrobenthique sont très insuffisantes.

INTRODUCTION

The aim of the french-russian symposium held in Marseilles in January 1979 was to draw up a statement of the present knowledge on the primary and secondary productions in the pelagial and the phytoplankton-zooplankton relationships.

With regard to the first step of the trophic pyramid the contributions and the subsequent discussions have been especially devoted to the production-recycling systems, whereas those related to zooplankton mainly dealt with the methods for a better evaluation of the production.

With regard to the phytoplankton-zooplankton relationships the participants recognized that two fields presently appear insufficiently investigated.

(i) The part the non-living organic material (e.g. detritus, foecal pellets, broken diatoms, etc...) plays for the consumers at the second step of the trophic pyramid has been often under-estimated.

(ii) The specific composition of the phytoplankton and zooplankton populations has been often disregarded, especially as regards the influence it exerts on changes in both the diversity of the food resources and the trophic behaviour of some consumers, e.g. those which are able to be indifferently filter-feeders (on non-living particles and small algae) and predators (on large-sized diatoms, protozoans and small metazoans).

Both these gaps make uneasy the attempts for modelling.

To some extent, the vegetal and animal organisms pertaining to the psammic system exhibit some biological similarities to the plankters (e.g. they are small-sized and have a short life-cycle). Therefore, half a day of the symposium has been devoted to this benthic system. A special attention has been paid to the primary production of this system which is often higher than that of the planktonic algae at shallow depths. The trophic structure of the psammic system appears insufficiently investigated as well as its energy output to macrobenthos consumers.

THÈME I

PHYTOPLANCTON ET PRODUCTION PRIMAIRE

LA PHOTOSYNTHESE DU PHYTOPLANCTON ET SON EFFICACITE
ENERGETIQUE SELON LES CONDITIONS DE L'ECLAIREMENT

par

O.J. KOBLENTZ-MISHKE

Institut d'Océanologie "P.P. CHIRCHOV" de l'Académie
des Sciences de l'U.R.S.S.
rue Krasikova 23, Moscou 117218

R E S U M E

Pour les régions océaniques de productivité différente ont été construites des courbes lumineuses individuelles et généralisées de la photosynthèse. Les courbes obtenues pour la plupart des régions, sont comparables : l'irradiation, limitant la photosynthèse, va de 0,1 à 1 cal.cm⁻² jour⁻¹ ; l'irradiation optimale est de 30 à 100 cal.cm⁻² jour⁻¹, 70 en moyenne ; la dose d'inhibition est proche de 1000 cal.cm⁻² par jour. Certaines courbes particulières sont rencontrées dans les régions à forte productivité de la zone tropicale : l'irradiation limitante va de 1 à 10 cal.cm⁻² par jour. La radiation optimale est de l'ordre de 200-300 cal.cm⁻² par jour. Dans ce cas une inhibition lumineuse n'est pas observée.

La position des optimums de la photosynthèse est plutôt liée à la lumière incidente qu'à la température.

On peut distinguer trois sortes d'efficacité énergétique de la photosynthèse du phytoplancton marin : Q_{g1} - efficacité globale pour la couche euphotique ; Q_z - efficacité calculée pour la lumière absorbée dans la couche z par l'eau, les pigments et d'autres substances ; Q_z vrai - efficacité calculée pour la lumière absorbée seulement par les pigments. Q_{g1} va de 0,01 % dans les eaux pauvres à 5 % dans les eaux productives. Q_z près de la limite inférieure de la zone photosynthétique est en moyenne de 10 % dans les différentes eaux. Plus près de la surface, Q_z baisse dans les eaux oligotrophes plus brusquement que dans les eaux eutrophiques. Q_z vrai, évaluée seulement pour 6 stations, va de 1-2 % à la surface à 10-20 % près de la base de la zone eutrophique.

A B S T R A C T

The individual and integral light curves of the photosynthesis of marine phytoplankton were obtained for the regions of different productivity. In most cases the integral curves were comparable : the limit of photosynthesis lies between 0,1 and 1 cal.cm⁻² per day, the optimum irradiance fluctuates between 30 and 100 cal.cm⁻² per day, the inhibiting one is about 1000 cal.cm⁻² per day. Quite different curves were sometimes obtained in the highly eutrophic tropical regions : the photosynthesis begins at 1-10 cal.cm⁻² per day, reaches his maximum intensity at approximately 200-300 cal.cm⁻² per day ; its inhibition here is quite distinguishable.

The position of the light optima of photosynthesis on the individual curves depends primarily on the incident light and to a lesser extent on temperature.

Three kinds of energetical efficiency of photosynthesis may be distinguished in the hydrobiology : Q_{int} - integral efficiency ; Q_z - efficiency, calculated in relation to light attenuation at the depth Z by all possible attenuators : water, pigments and different admixtures, soluble and solid ; Q_z true-efficiency calculated in relation to light absorption only by pigments. Q_{int} , fluctuates from 0,01 % to 5 % in oligotrophic and highly eutrophic waters, respectively. Q_z averages 10 % in waters of any productivity at the base of the eutrophic layer. It diminishes toward the surface, the more rapid the less productive is the region in question. Q_z true, estimated only for 6 stations, grows from 1-2 % at the surface to 10-20 % at the lower limit of the eutrophic zone.

La présente information repose sur les résultats obtenus dans les populations naturelles, dans des conditions aussi proches que possible des conditions naturelles. Les paramètres de production (intensité de la photosynthèse, concentration de la chlorophylle "a" et des autres pigments, leur capacité d'absorption de la lumière, biomasse du phytoplancton etc.) ont été mesurés parallèlement à l'irradiation sous-marine et aux autres facteurs de l'environnement.

Dans le présent rapport sont utilisées les données obtenues au cours d'une quinzaine d'expéditions de l'Institut d'Océanologie et au cours des croisières entreprises par les auteurs étrangers parmi lesquels il convient de citer : HOLMES (1957), STEP I expedition (1961), BLACKBURN et al., (1962), BECACOS-KONTOS et SWANSSON (1969), TYLER (1973). Au total dans les publications mondiales, on est parvenu à sélectionner 77 stations dans lesquelles, parallèlement aux mesures in situ, des observations optiques ont été effectuées. La plupart d'entre elles ont été entreprises dans les eaux tropicales.

Comme on le sait, lors de l'étude du rôle du facteur lumineux dans l'écologie de la photosynthèse, on trace des courbes lumineuses. Nous estimons que les irradiations limitantes optimales et d'inhibition constituent les indices les plus caractéristiques qu'on puisse obtenir à partir de ces courbes. L'intensité de la photosynthèse dans les conditions optimales d'éclairement, elle aussi, peut être considérée comme une caractéristique importante. Nous n'employons pas l'indice I_K de Talling (1960).

Examinons maintenant l'ensemble des méthodes de mesures optiques et biologiques nécessaires à l'obtention des courbes lumineuses de la photosynthèse. En ce qui concerne les mesures optiques, on peut affirmer qu'il faut obligatoirement les effectuer en unités énergétiques. Les données citées ci-dessous sont recalculées d'après la méthode unique de Jerlov, tenant compte de la classification optique des eaux qu'on lui doit (1968). Cela étant, la dose de l'énergie par jour a été calculée.

Passons maintenant aux mesures de la photosynthèse. Pour dégager l'action de la lumière, il faut éliminer le plus possible d'autres facteurs, exerçant une influence sur l'intensité totale de cette photosynthèse. Le facteur le plus important d'entre eux est la quantité de phytoplancton actif dans la photosynthèse ; il a tendance à se répartir verticalement de façon irrégulière. C'est

pourquoi pour obtenir les courbes lumineuses "individuelles" de la photosynthèse, celle-ci est traduite d'habitude sous forme spécifique de l'abondance du phytoplancton actif sur le plan de la photosynthèse. On peut aussi obtenir les courbes généralisées, directement d'après les données de la définition de l'intensité totale de la photosynthèse. Ayant indiqué celle-ci en ordonnée sur le diagramme et en abscisse la dose d'énergie lumineuse pénétrant dans les couches où des mesures in situ ont été effectuées, nous obtenons un diagramme de dispersion (Fig. 1). L'enveloppe supérieure de ce champ représente la courbe lumineuse de la photosynthèse lorsque les facteurs concomitants ont la valeur optimale, y compris l'abondance maximale du phytoplancton etc. Etant donné que les conditions optimales peuvent être considérées comme des constantes, on peut admettre que les courbes tracées de cette façon sont des courbes lumineuses de la photosynthèse, caractéristiques des associations végétales dans lesquelles le matériel initial fut collecté.

L'indice de la photosynthèse spécifique d'après la chlorophylle (nombre d'assimilation) est le plus répandu quand on obtient des courbes lumineuses. Le nom même de cet indice implique sa constance. En effet, les auteurs de cet indice, Willstätter et Stohl (1918), supposaient que le nombre d'assimilation (NA opt) est une valeur plus ou moins constante lorsque l'éclairage est optimal. Il en découlait que les variations verticales de cet indice ne sont liées qu'au dosage de l'irradiation pénétrante et que les autres facteurs sont éliminés. Toutefois, en réalité, il n'en est pas ainsi. D'après les données de Vedernikov (1975) qui a rassemblé une documentation colossale consacrée au NA opt. Cet indice dans la plupart des cas varie dans l'océan mondial de 0,5 à 10 ; il est fonction des conditions de la nutrition minérale et de la température. Néanmoins, les courbes lumineuses du nombre d'assimilation sont appliquées à l'heure actuelle à l'étude du rôle du facteur lumineux dans la photosynthèse du phytoplancton marin dans presque tous les ouvrages consacrés à cette question.

La grande dispersion des valeurs de NA opt est liée au fait que la chlorophylle n'est pas l'unique pigment jouant un rôle dans la photosynthèse.

C'est ce que montre la figure 2 où sont tracées les courbes de l'absorption réelle de la lumière aux diverses profondeurs par l'ensemble des pigments (Fig. 2a) et par la chlorophylle seule (Fig. 2b). Les calculs ont été effectués à partir des spectrotogrammes, obtenus par B.V. Konovalov et des données optiques, obtenues par R. Hapter et B. Renk, hydroopticiens polonais, en automne 1978. Auparavant, Yentsch (1962) appelait les courbes analogues "spectres d'action de la photosynthèse". Mais cette appellation ne peut être acceptée.

Dans les eaux hautement eutrophiques de l'"upwelling péruvien" le rôle de la chlorophylle "a" dans l'absorption de la lumière pénétrante était encore plus faible. La majorité des radiations est absorbée par les caroténoïdes (Koblentz-Mishke et al, 1975). C'est pourquoi, nous avons l'impression que lors du calcul de la photosynthèse spécifique, il convient de remplacer la concentration de la chlorophylle dans le dénominateur par l'indice généralisé de la capacité de tous les pigments d'absorber la lumière (LAC-light absorption capacity). Cet indice est retrouvé de façon très simple sur les spectrophotogrammes de la densité optique des pigments, enregistrés par le spectrophotomètre sur les extraits des pigments ou tout simplement dans le phytoplancton qui se dépose sur les filtres. La LAC est proportionnelle à la surface située au-dessous des spectrophotogrammes et équivaut à la densité optique moyenne (d'après les longueurs d'onde) des pigments du phytoplancton.

Les résultats des mesures de la LAC, effectuées en mer Noire en octobre 1978, ont montré que cette capacité varie selon les niveaux de façon analo-

gue à celle de la chlorophylle "a" et de la biomasse du phytoplancton (Fig. 3). En même temps la photosynthèse normalisée d'après cet indice ne variait presque pas en mer Noire en valeur absolue, alors que le nombre d'assimilation fut très inconstant même pour les conditions écologiques relativement proches (Fig. 4).

Malheureusement, ce nouvel indice de la production spécifique, ayant des avantages indéniables par rapport au nombre d'assimilation, est apparu très récemment et son application est une question d'avenir.

RESULTATS

Sur la figure 5a, on voit les courbes lumineuses normalisées de la photosynthèse obtenues par le procédé mentionné (diagramme de dispersion des points) pour certains intervalles de temps dans les associations végétales de la région tropicale. Les mêmes courbes normalisées d'après la photosynthèse maximale sont représentées sur la figure 5b. On voit sur les diagrammes que dans la plupart des cas l'irradiation limite pour la photosynthèse va de 0,1 à 1 cal.cm⁻² par jour ; l'irradiation optimale est de 30 à 100 cal.cm⁻² par jour, 70 en moyenne. La dose d'inhibition de la lumière est proche de 1000 cal.cm⁻² par jour.

Des courbes absolument particulières sont rencontrées dans les régions hautement efficaces de la zone tropicale (courbe 5 sur les mêmes figures) : l'irradiation-limite va de 1 à 10 cal.cm⁻² par jour ; l'irradiation optimale coïncide avec les valeurs-record de l'irradiation pour les conditions optiques, observées près de la surface : 200-300 cal.cm⁻² par jour. L'inhibition par la lumière n'est presque jamais observée. Comme on le voit sur la figure 5a, les courbes lumineuses généralisées de la photosynthèse ont l'optimum étendu. Par contre, les courbes individuelles ont des optimums plus étroits, dont la situation dans chaque région varie d'une station à l'autre tant à l'horizontale, qu'à la verticale. La partie importante de ces variations dépend des conditions météorologiques et elle est liée à l'adaptation lumineuse. Au cours de plusieurs expéditions, les chercheurs de l'Institut Océanologique ont constaté que la position de l'optimum lumineux est liée à la radiation incidente. Cela est illustré sur la figure 6a où sur l'axe des abscisses figure l'énergie incidente et sur l'axe des ordonnées l'irradiation qui définissait l'optimum lumineux du nombre d'assimilation de telle ou telle station. Des cercles noirs marquent les stations où l'optimum du nombre d'assimilation se trouve à la surface. Selon de nombreux auteurs, la situation de l'optimum lumineux du nombre d'assimilation est liée à la température. La figure 6b, sur laquelle on trouve sur l'axe des abscisses la température, montre que ce lien est moins apparent que celui de l'énergie incidente.

Par conséquent, on constate, que dans les mêmes régions de l'Océan durant les jours ensoleillés, des optimums lumineux de la photosynthèse correspondent à une irradiation plus élevée que durant les journées de temps couvert.

Cela témoigne d'une adaptation rapide à la lumière dont le mécanisme n'est pas déchiffré pour le moment.

En étudiant le facteur lumineux, il est très important d'établir l'efficacité de l'utilisation de l'énergie lumineuse au cours de la photosynthèse. A l'heure actuelle la plupart des spécialistes estiment que le rendement maximal de la photosynthèse ne dépasse pas 27 M dans la lumière rouge dispersée, et

pour la lumière blanche il n'est pas supérieur à 20 %, l'efficacité maximale quantique est évaluée à 8-12 % (Rabinowitch, 1956).

A l'heure actuelle, en hydrobiologie, la notion de l'efficacité énergétique n'est pas courante. La plus étudiée est l'efficacité globale :

$$Q_{gl} = E_0^{-1} \int_0^z P_z dz$$

où P_z est la photosynthèse à la profondeur z , exprimée en unités énergétiques ; E_0 est l'énergie lumineuse incidente à la surface de la mer.

Cette efficacité intégrale a été plus d'une fois évaluée par divers auteurs pour différents points de l'Océan mondial. Selon ces évaluations et en vertu des résultats de nos calculs pour les eaux du Pacifique au cours du processus de la photosynthèse du phytoplancton marin, de 0,01 % à 5 % environ de l'énergie lumineuse incidente sont utilisés ; l'efficacité énergétique de la photosynthèse du phytoplancton augmente proportionnellement à l'accroissement de la production de la région (Fig. 7 ; Koblentz-Mishke, 1967).

Pour ce qui est de l'efficacité de la photosynthèse dans certains échantillons pris à des niveaux différents, on rencontre rarement des évaluations analogues à celles qui sont adoptées dans la physiologie des plantes, c'est-à-dire :

$$Q_z \text{ vrai} = \frac{P_z}{\int_{400}^{700} \chi_p(\lambda) E_z(\lambda) d\lambda}$$

où $E_z(\lambda)$ est la radiation pénétrante, $\chi_p(\lambda)$ l'absorption de l'énergie lumineuse par les pigments du phytoplancton, λ la longueur d'onde.

Tyler (1975) a calculé l'efficacité quantique de la photosynthèse du phytoplancton d'après les données de la 11e croisière du "Discovery". Il trouva que cette efficacité est fonction du niveau de la production et qu'elle augmente de 0,1 % - 1 % à la surface de 4-8 % près de la base de la couche photique.

Presque en même temps, nous avons évalué Q_z vrai aux quatre stations de la 17e campagne du navire "Académicien Kurtchatov" dans les eaux mésotrophiques et hautement eutrophiques de l'Océan Pacifique (Koblentz-Mishke et al, 1975). On a constaté que dans les quatre stations Q_z vrai à la surface était d'environ 2 %. Avec la profondeur, le chiffre augmentait et atteignait 20 % à la profondeur optique de 1 %.

Pour calculer Q_z vrai, on utilise les spectres d'absorption des pigments du phytoplancton combinés aux résultats des mesures spectrales détaillées de la radiation pénétrante. Les dernières mesures sont devenues récemment possibles dans la pratique océanographique, depuis que des monochromateurs immersibles ont été conçus. Etant donné que les mesures optiques antérieures ne conviennent

pas pour calculer Q_z vrai, nous avons remplacé ce coefficient par un autre, plus aisément calculable :

$$Q_z = \frac{P_z}{E_z (1-10^{-\alpha})}$$

où α réduction générale de la lumière par l'eau, les pigments et les autres substances colorées. Ce coefficient a été calculé pour les 77 stations mentionnées. Sur la figure 8a-c, on voit séparément les résultats obtenus pour les stations oligotrophes, mésotrophes et eutrophes ; sur la figure 8d, on voit les droites de régression comparées avec la droite représentant Q_z vrai obtenue au cours de la 17e croisière d'"Académicien Kurtchatov".

L'énergie lumineuse, absorbée par l'eau et les substances colorées, y compris les pigments, est utilisée maximale près de la limite inférieure de la zone euphotique. L'efficacité de la photosynthèse atteint en moyenne 10 % et dans certaines stations 20 %, soit la valeur-limite. Plus près de la surface Q_z baisse et plus brusquement dans les eaux oligotrophes que dans les eaux eutrophes.

Cette différence s'explique en premier lieu par le fait que dans les stations pauvres, l'eau absorbe une plus grande partie de l'énergie lumineuse qu'aux mêmes profondeurs optiques dans les régions plus riches.

Examinons maintenant les courbes individuelles de l'efficacité énergétique de la photosynthèse.

Les courbes Q_z vrai, que nous avons obtenues représentaient les exponentielles. La collecte et l'analyse des courbes semblables s'impose à l'avenir.

Les courbes Q_z avaient souvent deux maximums : un à la profondeur de la pénétration de 10-20 % de la lumière ; l'autre à la profondeur de la pénétration de l'irradiation-limite pour la photosynthèse.

Il est fort probable que les maximums inférieurs sur les courbes lumineuses de l'efficacité se trouvaient à la profondeur de compensation de la photosynthèse et de la respiration.

Lorsqu'on l'examine, on peut remarquer la tendance suivante : plus élevée est la productivité de la région, plus faible est la profondeur optique à laquelle se trouve le maximum discuté ; dans les régions oligotrophes de la zone tropicale le plus souvent il se situait à la profondeur de la pénétration de 1 % de la lumière et moins dans les régions eutrophes, à environ 10 %.

CONCLUSION

L'évaluation de l'efficacité énergétique de la photosynthèse du phytoplancton marin est importante sur d'autres plans. En premier lieu, les chiffres obtenus par nous et par Tyler (1975) attestent qu'au moins dans la partie

inférieure de la couche euphotique, la méthode radiocarbonique de mesure de la production primaire donne des résultats absolument conformes à la réalité. Plus grande est la profondeur, plus les données sont surestimées ; cela s'explique par les erreurs méthodologiques des mesures ou par la formation photosynthétique des protéines au lieu des carbohydrates et des lipides dans la lumière bleue des couches profondes (Wallen et Geen, 1971).

La possibilité d'évaluer à l'aide de l'efficacité énergétique l'influence des facteurs du milieu sur la photosynthèse est aussi très importante. Quelques résultats de cette évaluation ont été publiés (Koblentz-Mishke et Vedernikov, 1977), mais la majeure partie des matériaux sont en cours d'exploitation.

BIBLIOGRAPHIE

- BECACOS-CONTOS T., SWANSSON A. - 1969 - Relation between primary production and irradiance. Marine Biology, 2, p. 140-144.
- BLACKBURN M., GRIFFITS R.C., HOLMES R.W. - 1962 - Physical, chemical, and biological observations in the Eastern tropical Pacific Ocean : three cruises to the Gulf of Tehuantepec, 1958-59. U.S. Fish and Wildl. Serv. Spec. Sci. Rep. N° 420, Washington, p. 1-170.
- HOLMES R.W. - 1957 - Physical, chemical and biological observations in the Eastern tropical Pacific, November-December 1956. Spec. Sci. Rep. Fish. N° 279, University of California, p. 1-147.
- JERLOV N.G. - 1968 - Optical oceanography, Amsterdam, Oxford, New York. Elsevier Sci. Publ. Co. p. 194.
- KOBLENTZ-MISHKE O.J. - 1977 - Production primaire, p. 86-97 in Bogorov V.G. ed. La biologie de l'Océan Pacifique, V. 1, Plancton. Moscou, "Nauka" (en russe), p. 268.
- KOBLENTZ-MISHKE O.J., PELEVIN V.N., SEMENOVA M.A. - 1975 - Les pigments du phytoplancton et l'utilisation de l'énergie lumineuse au cours de la photosynthèse. Ouvrages de l'Institut d'Océanologie P.P. CHIRCHOV. V. 102, p. 140-152 (en russe).
- KOBLENTZ-MISHKE O.J. et VEDERNIKOV V.I. - 1977 - Production primaire, p. 183-209 in Vinogradov M.E. ed. La biologie de l'Océan, V. 2, Production biologique de l'Océan, Moscou, "Nauka", p. 400 (en russe).
- RABINOWITCH E. Photosynthesis and related processes, 2, p. 2. 1956 (traduit en russe) Moscow 1953, p. 935.
- STEP-I Expedition - 1961 - Preliminary report, Part II, Biological, photometric and additional chemical data. SIO Ref. 61-18, p. 1-66.
- TALLING J.F. - 1960 - Comparative laboratory and field studies of photosynthesis by a marine plankton diatom. Limnol. Oceanogr., 5 (1), p. 62-77.
- TYLER J.E. ed. - 1973 - Data report SCOR Discoverer Expedition, May 1970. 1, 2. University of California, p. 1-506 - 1-503.

- TYLER J.E. - 1975 - The in situ quantum efficiency of natural phytoplankton populations. Limn. Oceanol., 20 (6), p. 907-1070.
- VEDERNIKOV V.I. - 1975 - Nombre d'assimilation et chlorophylle "a" en dépendance de la productivité dans les zones d'Océan mondial distinguées par température (de la température différente). "Okeanologua", 15 (4), p. 703-707 (en russe).
- WALLEN D.G. et GEEN G.H. - 1971 - The nature of the photosynthate in natural phytoplankton populations in relation to light quality. Mar. Biol. 10 (1), p. 157-168.
- WILLSTATTER R. et STOLL A. - 1918 - Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin, Springer, p. 1-448.
- YENTSCH C.S. - 1962 - in Lewin R.A. (ed.) Physiology and Biochemistry of Algae. New York, Acad. Press. p. 771-797.

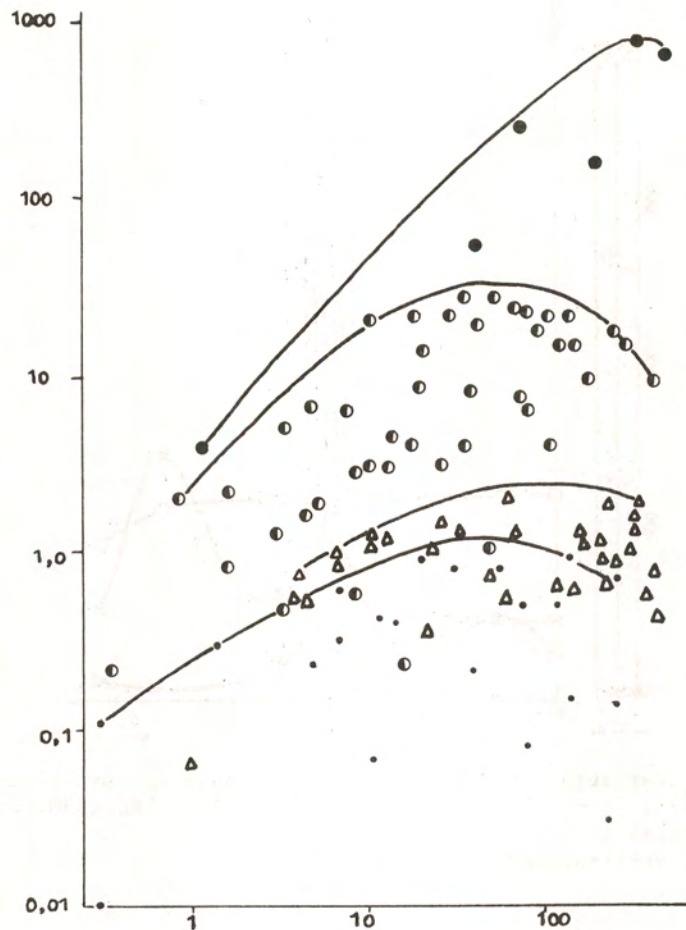


Fig. 1. Un exemple de tracé des courbes lumineuses intégrales de la photosynthèse :
 - horizontalement : irradiation pénétrante (cal.cm^{-2} par jour)
 - verticalement : photosynthèse (C, mg.m^{-3} par jour)

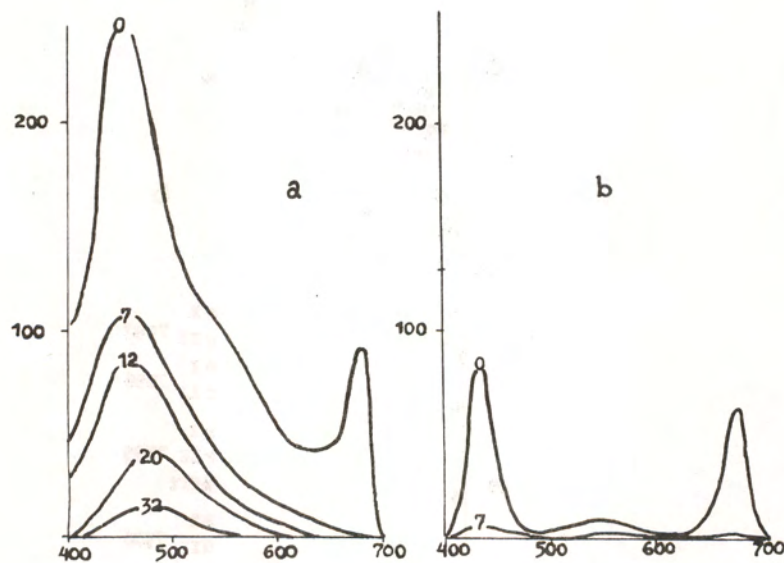


Fig. 2. Courbes d'absorption réelles de la lumière aux diverses profondeurs par l'ensemble des pigments (a) et séparément par la chlorophylle (b) :
 - horizontalement : longueurs d'ondes (nm)
 - verticalement : énergie lumineuse, $\text{cal.cm}^{-2}.\text{m}^{-1}$.

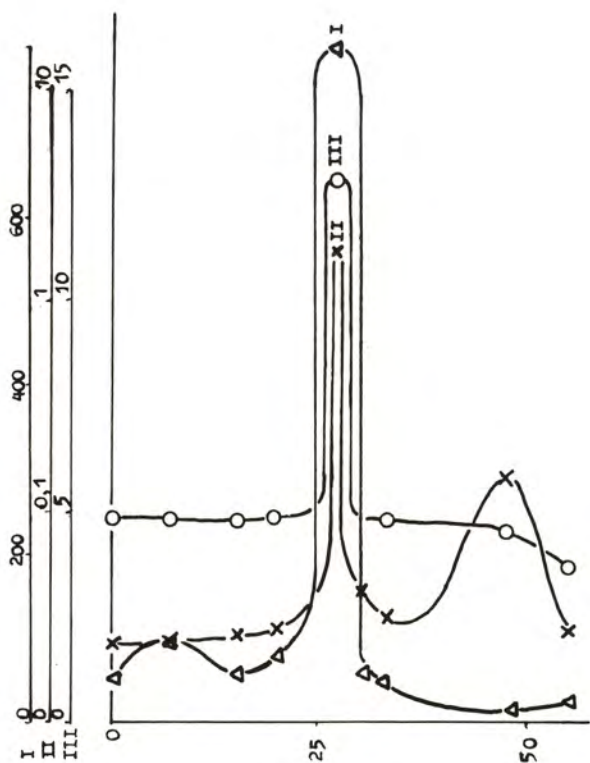


Fig. 3. Variations verticales : I - biomasse du phytoplancton (mg.m^{-3}) ; II - chlorophylle (mg.m^{-3}) ; III - LAC ($530.\text{D.m}^{-1}$, voir texte) :
verticalement : profondeur (m).

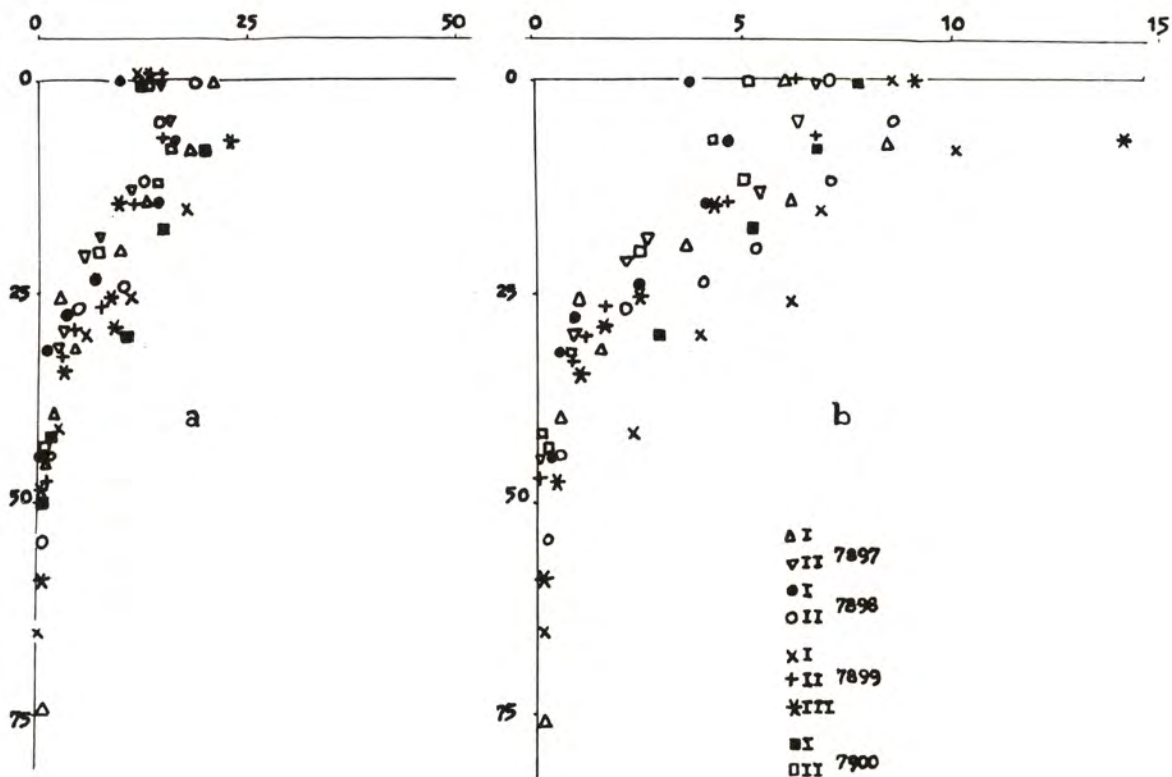


Fig. 4. I - Photosynthèse (C, mg.m^{-3} par jour), normalisée d'après LAC ($530.\text{D.m}^{-1}$) ; II - Photosynthèse normalisée d'après la chlorophylle (nombre d'assimilation). Chiffres dans la légende-stations et leurs séries.

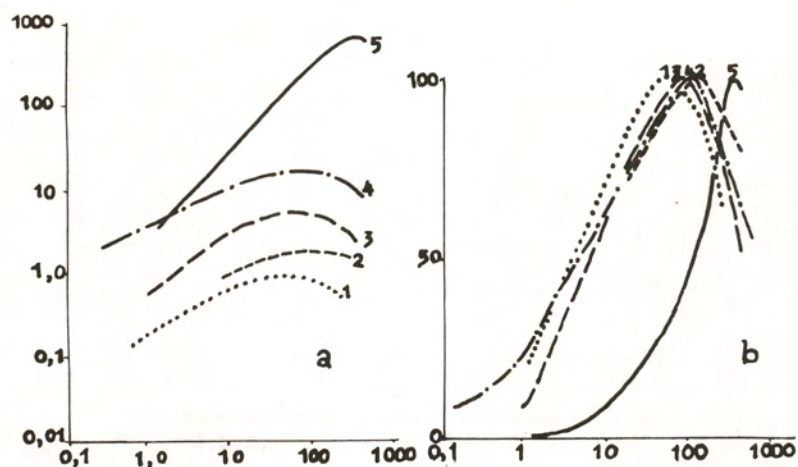


Fig. 5. a - courbes lumineuses intégrales, obtenues pour les régions de la zone tropicale de la production primaire suivante : 1- < 100 ; 2-100-150 ; 3-150-250 ; 4-250-500 ; 5- > 500 C, mg.m^{-2} par jour ; b - les mêmes courbes, normalisées selon la photosynthèse maximale :
 - horizontalement : radiation pénétrante (cal.cm^{-2} par jour)
 - verticalement : photosynthèse (a- C, mg.m^{-3} par jour ; b - %).

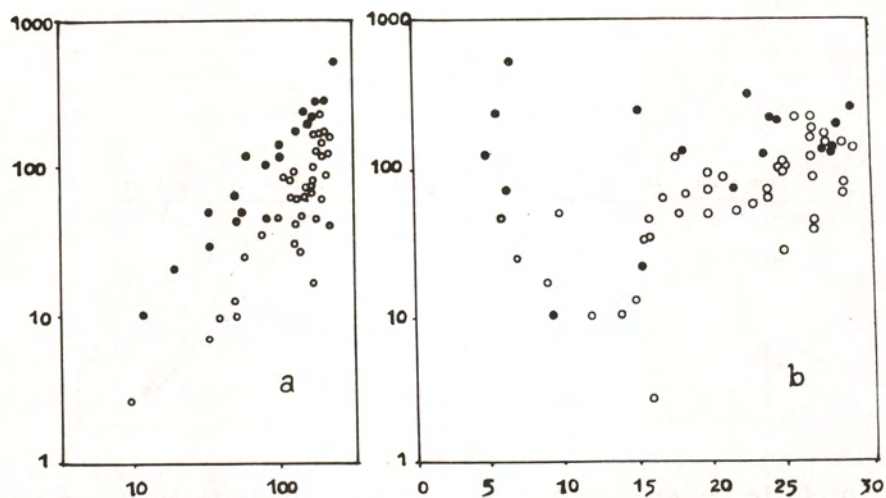


Fig. 6. Irradiation, définissant l'optimum lumineux du nombre d'assimilation (cal.cm^{-2} par jour, verticalement) comparé avec : a - la radiation incidente (cal.cm^{-2} par jour) ; b - la température $^{\circ}\text{C}$.

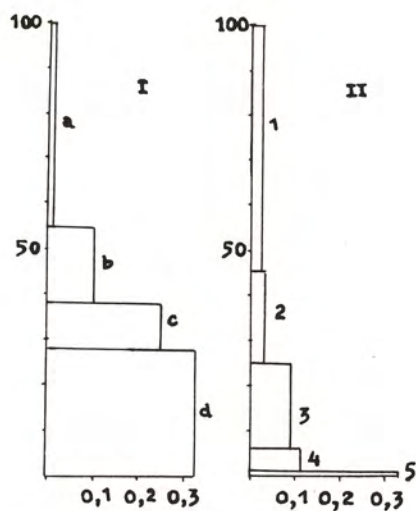


Fig. 7. Efficacité globale de l'assimilation de la lumière dans la photosynthèse des plantes terrestres (I) et de l'Océan Pacifique (II) : a - Déserts ; b - Prés ; c - Champs ; d - Forêts ; 1-5 régions océaniques à productions primaires variées (voir figure 5) :
 -horizontalement : efficacité, %
 - verticalement : pourcentage de surface.

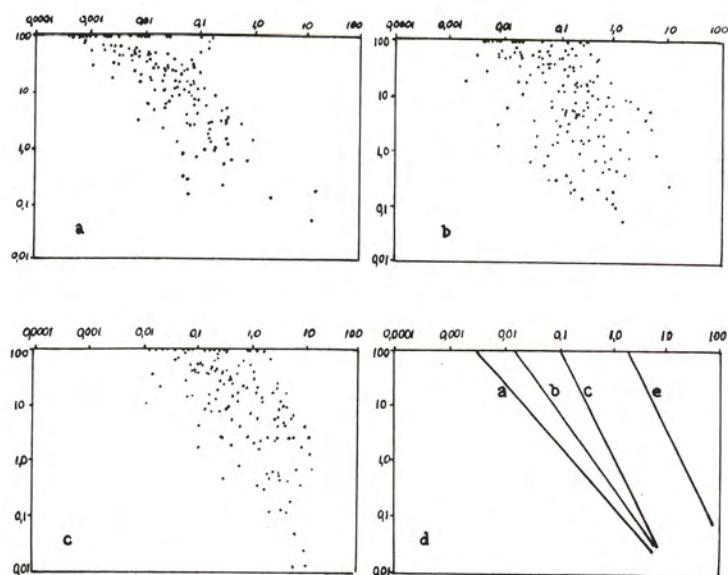


Fig. 8. Q_z (voir texte) dans les régions : a - oligotrophes ; b - mésotrophes ; c - eutrophes ; d - droites de régression pour les diagrammes a, b, c ; e - changement vertical de Q_z vrai, obtenu dans la 17e campagne du navire "Académicien Kurtchatov".

ANALYSE DE DIAGRAMMES DE FACTEURS HYDROLOGIQUES ET CHIMIQUES
(TEMPERATURE, SALINITE, OXYGENE, SELS NUTRITIFS): APPLICATION
A L'ETUDE DU SYSTEME PRODUCTION-REGENERATION DANS LES RESUR-
GENCES COTIERES (COTES NW AFRICAINES) ET LES ZONES A FORT
MELANGE VERTICAL (MEDITERRANEE, OCEAN ANTARCTIQUE)*

par

H.J. MINAS

Station marine d'Endoume et Laboratoire d'Océanographie-
Centre Universitaire de Luminy - 13288 Marseille Cedex 2

R E S U M E

L'analyse de diagrammes associant un paramètre conservatif (salinité) et un paramètre non conservatif (oxygène, sel nutritif) est présentée en exemple d'application à l'étude de la production primaire dans une zone de résurgence des côtes NW africaines. Ce procédé constitue un moyen d'évaluer les quantités de sels nutritifs utilisés et d'oxygène produit par photosynthèse dans une zone où se produisent des mélanges entre eau de remontée et eau superficielle.

En Méditerranée nord-occidentale, l'analyse de tels types de diagrammes permet de mettre en évidence les phénomènes de régénération des sels nutritifs et de consommation d'oxygène dans les eaux profondes. La détection des manifestations biologiques dans les processus de mélanges d'eaux, nécessite une connaissance parfois détaillée du contexte hydrologique, ceci notamment dans les zones de formation des eaux profondes comme en Méditerranée et en Antarctique.

La régénération se révèle relativement active dans les mélanges conduisant à la formation de l'eau antarctique intermédiaire au niveau de la convergence antarctique, alors que dans la formation de l'eau de fond antarctique, l'oxygène et les éléments nutritifs paraissent se comporter plutôt en paramètres conservatifs à l'exception du silicium. Le stock élevé des sels nutritifs de l'Antarctique n'est pas d'origine autochtone, l'apport par régénération faible dans l'ensemble ne fait que refléter la faible production observée sur de vastes secteurs de cet océan. La grande richesse potentielle des eaux antarctiques ne se manifeste que localement (effet de terre).

L'analyse des diagrammes, moyen de caractérisation du système "production - régénération", conduit à une meilleure appréciation de la fertilité globale de grandes régions océaniques.

* L'article synthétise sommairement certains points de travaux récents en cours de publication ou de rédaction (cf. bibliographie). Les interprétations portent sur des résultats obtenus collectivement au cours de campagnes effectuées par le Groupe MEDIPROD dans le cadre de la RCP-247 du CNRS.

A B S T R A C T

Diagrams of conservative (salinity) vs non conservative properties (oxygen, nutrients) are analysed in a study of primary productivity in the coastal upwelling off NW Africa. This procedure is used to estimate, in the mixing area of upwelled water and superficial offshore water, the amount of nutrients consumed and of oxygen produced by photosynthesis.

In the NW Mediterranean, the analysis of such kind of diagrams also allows to demonstrate the nutrient regeneration and the oxygen consumption in the deep water. The characterization of the biological activity during mixing processes requires a detailed knowledge of the hydrological background, especially in the deep water formation area of the Mediterranean sea and the Antarctic Ocean.

In the latter, regeneration processes seem active in the area of the antarctic convergence during the formation of the antarctic intermediate water masses. On the contrary, during the antarctic bottom water formation (Weddel Sea) oxygen consumption and regeneration of nutrients appear to be low, excepted for silicium. The great stock of antarctic nutrients is not of local origin. The relatively low nutrient regeneration reflects the low antarctic productivity over widespread areas. The high potential fertility of the waters appears locally in restricted sectors (land effects).

The diagram-analysis represents an effective way to characterize a "production - regeneration" ecosystem and leads to a better appreciation of oceanic fertility on a large scale basis.

M O T S - C L E S : Diagrammes, Production, Régénération, Upwelling.

K E Y W O R D S : Diagrams, Production, Regeneration, Upwelling.

INTRODUCTION

Dans les zones de résurgence d'eaux subsuperficielles (résurgences côtières et divergences du large) s'établissent des fronts, signes de mélanges plus ou moins accentués entre l'eau de remontée riche en sels nutritifs et l'eau oligotrophe superficielle. Les gradients purement hydrologiques (température, salinité) sont accompagnés de ceux de facteurs chimiques non conservatifs dont le degré de variations n'est pas seulement dû à l'effet du mélange mais aussi aux phénomènes biologiques d'assimilation des sels nutritifs particulièrement intenses dans ces zones. Le but de l'analyse des diagrammes faisant intervenir un paramètre conservatif (salinité en général) associé à un paramètre non conservatif (oxygène, sel nutritif) est d'avoir un contrôle des quantités d'éléments engagées dans la transformation biochimique au fur et à mesure que progresse le mélange.

Par ailleurs, les principaux traits hydrologiques des diverses régions océaniques sont caractérisés en profondeur par la circulation des masses d'eaux aux propriétés hydrologiques et chimiques bien déterminées. Des phénomènes de mélange sont accompagnés de régénération des éléments nutritifs, reflétant ainsi l'activité biologique, et quantitativement parlant, la plus ou moins grande fertilité de la région considérée.

La Méditerranée occidentale et l'Océan antarctique en raison de l'intensité des mélanges en profondeur (advection de l'eau intermédiaire et cyclose verticale hivernale) se prêtent bien à l'analyse de ce type de diagrammes.

Il est évident que de telles analyses s'appuyant également sur une comparaison avec des diagrammes T - S conduisent nécessairement à une étude de type classique des masses d'eaux et de leur origine et aboutit, de ce fait, à des résultats et conclusions hydrologiques dont l'obtention de certains n'aurait peut-être pas été possible sans le recours au système biologique.

1. RESURGENCES COTIERES (EX. COTES ATLANTIQUES NW AFRICAINES)

1.1. Rappel de certaines caractéristiques générales concernant le régime hydrologique, la circulation des sels nutritifs et les taux de production organique primaire

Une synthèse des connaissances générales sur les résurgences côtières NW africaines et leurs conséquences biologiques dans le domaine de la production primaire et des sels nutritifs a été présentée par MINAS et al. (1978).

Dans la partie méridionale (Cap Blanc au Cap Vert) les résurgences ont lieu surtout en hiver et au printemps; à l'approche de l'été, le régime des alizés se déplace vers le Nord et les remontées se localisent surtout dans le secteur marocain. La région du Cap Blanc dans laquelle les résurgences se produisent tout au long de l'année, constitue la frontière entre les zones d'influence des eaux centrales nord et sud atlantiques, les dernières étant nettement plus riches en sels nutritifs. Pour une même intensité et amplitude de remontée, la zone méridionale est de ce fait a priori la plus fertile. Le modèle d'analyse des diagrammes ($S - O_2$, $S - NO_3$ et $S - NH_4$) dont les résultats principaux seront exposés ici, est applicable sans restriction dans le cas d'un mélange à deux composantes. Malgré l'existence en surface d'un gradient général nord-sud de la salinité, à grande échelle devant les côtes d'Afrique, une application de l'analyse demeure possible car le gradient à petite échelle allant de la côte vers le large est suffisamment marqué. Par ailleurs, TOMCZAK (1978) a montré clairement que des portions rectilignes existent dans les diagrammes T - S pour les mélanges superficiels sur de relativement vastes étendues entre l'ECNA (eau centrale nord atlantique) et l'eau du large (au nord du Cap Blanc) et entre l'ECSA (eau centrale sud atlantique) et l'eau du large (au sud du Cap Blanc). Les taux de production dans les zones à activité photosynthétique maximale sont de l'ordre, en moyenne, de $2 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, mais peuvent atteindre localement 6 à $8 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$.

1.2. Méthode d'analyse et résultats

Un modèle d'analyse est appliqué au système de remontée de la région du Cap Corveiro (MINAS et al., 1978). Lorsque l'intensité des alizés est forte, l'upwelling présente une circulation dite "à deux compartiments" et l'affleurement des eaux de résurgence se produit sur le bord du plateau continental. Une circulation simple (à "un compartiment") a lieu pour des intensités de vent faibles.

C'est ce type de circulation moins complexe qui a été appliqué dans l'exemple que nous avons choisi car l'apport d'oxygène atmosphérique dans ce cas est nettement plus réduit. Le principe de l'analyse consiste à évaluer dans les diagrammes oxygène - salinité ($O_2 - S$) et sel nutritif - salinité ($SN - S$), l'écart $+\Delta O_2$ et $-\Delta SN$ d'un point représentatif par rapport à la droite de mélange théorique reliant les points caractéristiques de l'eau de résurgence et de l'eau du large (Fig. 1.).

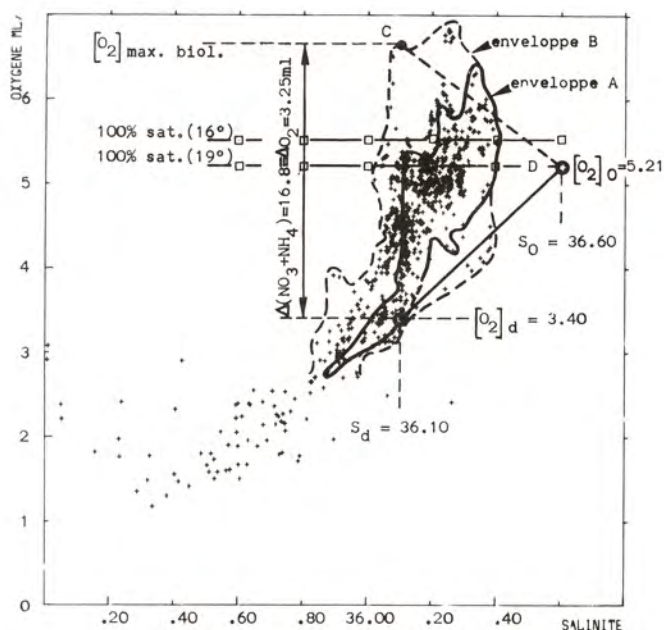


Fig. 1. Diagramme collectif $O_2 - S$ de toutes les mesures relatives à la campagne CINECA-CHARCOT V (Groupe MEDIPROD, 1976), d'après MINAS et al. (1978). L'enveloppe contient les points figuratifs correspondant à la circulation à un compartiment, lors de laquelle la pénétration d'oxygène atmosphérique est réduite.

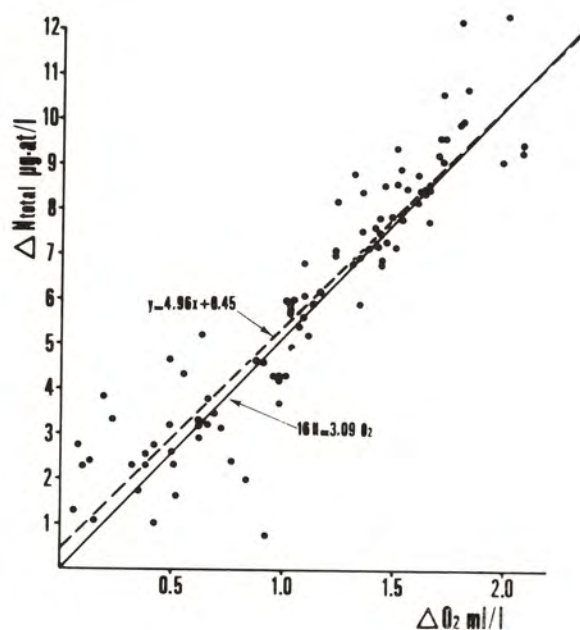


Fig. 2. Relation entre la production d'oxygène ΔO_2 et l'assimilation de l'azote total²: $-\Delta N_{total} = -(\Delta NO_3 + \Delta NH_4)$. Pour la comparaison, le diagramme comporte la droite traduisant la relation de REDFIELD et al. (1963): $\Delta O / \Delta N = 3,09 \text{ ml} / 16 \text{ } \mu\text{atg}$.

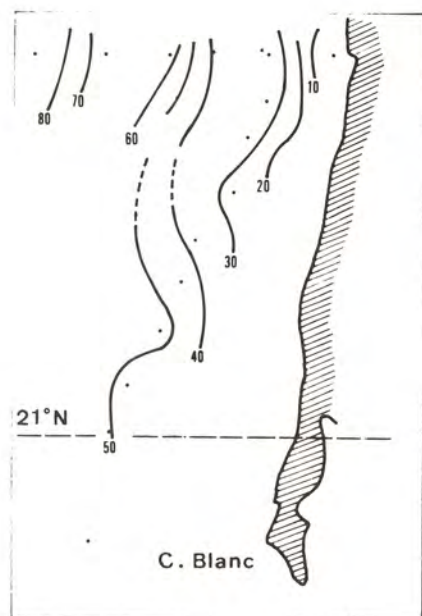


Fig. 3. Répartition de la quantité d'oxygène en l/m^2 d'origine photosynthétique devant le Cap Corveiro et le Cap Blanc.

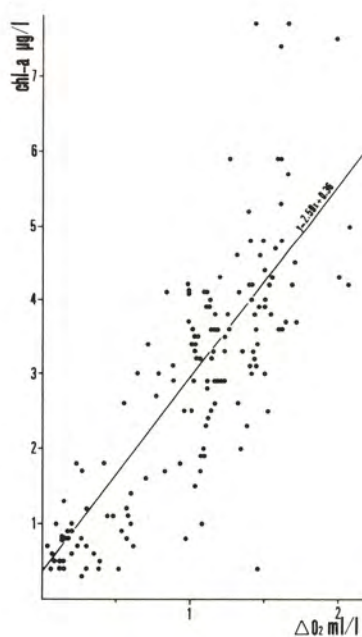


Fig. 4. Corrélation entre ΔO_2 et la quantité de chlorophylle a .

Le sel nutritif représenté est l'azote minéral total ($\text{NO}_3 + \text{NH}_4$). Un diagramme représentant les valeurs de ΔN total en fonction de ΔO_2 conduit à une relation s'identifiant pratiquement avec celle de REDFIELD et al. (1963), ce qui est en faveur de la validité du procédé appliqué (Fig. 2). Il est désormais possible de cartographier la distribution des fractions d'éléments nutritifs consommés ainsi que celle de la fraction d'oxygène photosynthétique. La figure 3 montre le gradient de répartition de cette fraction d'oxygène devant la côte du Cap Corveiro et du Cap Blanc. Compte tenu de l'existence d'une corrélation entre l'oxygène produit et la chlorophylle *a* (Fig. 4), la distribution de cette fraction d'oxygène biologique est similaire à celle de la chlorophylle, avec logiquement un gradient positif vers le large, car l'effet cumulatif de la production se manifeste dans la dérive des eaux vers le large. Des mesures directes de production d'oxygène (méthode d'incubation "in situ") ont montré que, dans la zone très active ($6 \text{ à } 8 \text{ g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$), la fraction journalière d'oxygène produit peut atteindre de l'ordre de 30% de la fraction photosynthétique préexistente. Ce pourcentage d'accroissement journalier est compatible avec le temps de résidence (4 à 5 jours) des eaux de remontée dans la zone euphotique, que l'on peut déduire des vitesses de circulation obtenues par mesures courantologiques directes (BARTON et al., 1977).

2. ZONES A FORT MELANGE VERTICAL

2.1. Méditerranée en période hivernale et printanière

- Rappel des caractéristiques du régime de production et des sels nutritifs lié aux phénomènes hydrologiques

Ces caractéristiques ont fait l'objet de nombreux travaux de la part des membres du Groupe MEDIPROD.

La Méditerranée, bassin d'évaporation greffé sur l'Atlantique reçoit de ce dernier une eau d'origine superficielle et lui restitue, en profondeur, une eau à salinité élevée et dont la teneur en sels nutritifs est nettement supérieure à celle de l'eau entrante. De la même manière, le bassin oriental se comporte par rapport au bassin occidental, en fonctionnant en machine de transformation de sels nutritifs, exportés en profondeur en compensation du courant d'entrée apportant les éléments nutritifs surtout à l'état organique.

La région nord du bassin occidental est le siège, en hiver, d'une circulation thermohaline verticale de grande envergure, ceci surtout durant les hivers particulièrement froids. Sous l'action de vents continentaux froids et secs, les eaux superficielles atteignent en hiver des densités élevées en particulier au centre de la divergence où des états de mélange parfait peuvent exister sur toute la hauteur de la colonne d'eau.

La concentration en sels nutritifs dans les zones les plus actives de la divergence est d'autant plus élevée que le mélange vertical atteint des profondeurs plus grandes. Durant la phase de mélange intense, le système de production primaire s'établit dans les régions où existe un compromis entre l'apport nutritif (instabilité) et la zone périphérique à plus faible salinité (zone de stabilité).

Ces zones de production élevée caractéristiques des fronts, ont pu être mises en évidence. A la stabilisation printanière, une forte production envahit le centre de la divergence où l'apport nutritif préalable a été maximal.

- Analyse des diagrammes *

Au cours de la phase de mélange intense, l'allure du diagramme $O_2 - S$ correspondant (Fig. 5) peut être considérée comme résultant de la déformation d'un système de droites de mélange existant entre l'eau intermédiaire (IW) et l'eau superficielle saturée (SW). Cette déformation due essentiellement aux quantités additionnelles ΔO_2 d'origine atmosphérique (0,2 à 0,3 ml/L) se présente sous forme d'un nuage de points parallèle à la droite de mélange (enveloppe B de la figure 5).

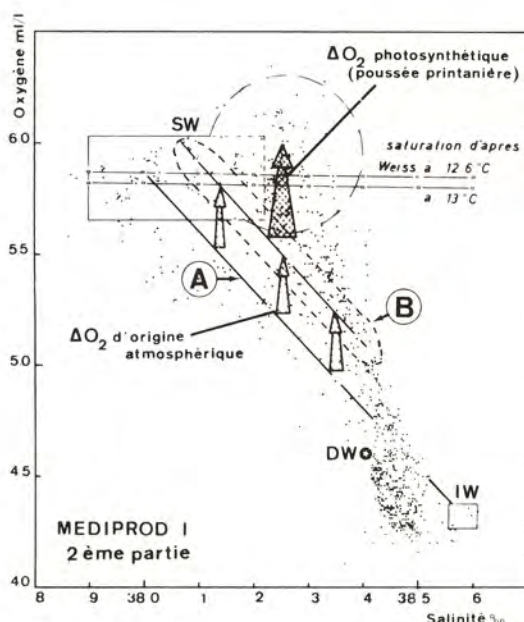


Fig. 5. Diagramme $O_2 - S$ correspondant à la 2ème partie de la campagne Médiprod I. La principale modification par rapport à la 1ère partie est l'apparition de points figuratifs indiquant l'oxygène photosynthétique à la place d'un nuage de points (enveloppe B) parallèle à la droite de mélange entre SW et IW.

Au niveau des caractéristiques des eaux en profondeur (eaux intermédiaire et profonde), le diagramme présente une disposition curviligne des points figuratifs qui, dans un diagramme T - S, correspond à une portion rectiligne. Cette courbure est interprétée par l'effet de minéralisation (consommation d'oxygène) affectant les eaux en cours de mélange (voir plus loin l'analogie avec les diagrammes de l'Océan antarctique). Pour mieux illustrer cette propriété des extraits de diagrammes collectifs, les figures 6 et 7 sont juxtaposées; les résultats proviennent de mesures ayant été faites jusqu'au fond, caractérisant ainsi l'eau profonde (DW) méditerranéenne.

La période de stabilisation printanière se traduit dans le diagramme (Médiprod, 2ème partie), par l'apparition d'un nuage de points dans la zone "saturée et sursaturée", signe d'une production d'oxygène photosynthétique qui, durant la phase violente de mélange était négligeable devant l'apport atmosphérique.

Un diagramme $PO_4 - S$ permet de mettre en évidence un déplacement équivalent des points, montrant ainsi l'utilisation photosynthétique du phosphore minéral (Fig. 8 et 9). La position, dans le diagramme $O_2 - S$, du point représentatif de l'eau profonde (EP) proche de la droite de mélange entre eaux saturées superficielles (ESS) et eau intermédiaire (EI) permet de conclure que la consommation d'oxygène dans les eaux profondes est compensée approximativement à la longue

* Certains résultats majeurs de cette analyse ont fait l'objet d'une publication sommaire (MINAS et BONIN, 1976). Les figures et le texte détaillé sur ce sujet sont réunis dans un manuscrit qui sera publié prochainement (MINAS et BONIN, en préparation).

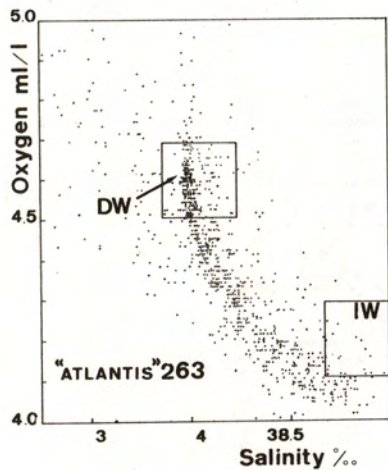


Fig. 6. Extrait d'un diagramme $O_2 - S$ montrant, par la disposition curviligne des points entre IW et DW, la consommation d'oxygène.

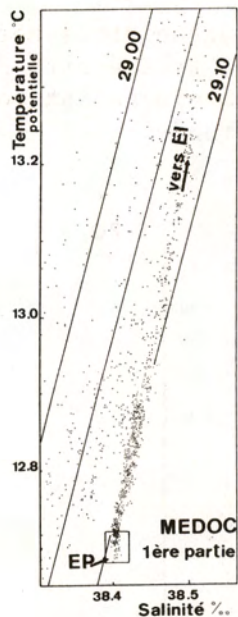


Fig. 7. Disposition rectiligne (droite de mélange) entre IW et DW dans un extrait de diagramme $\theta - S$ (Campagne Médoc, 1ère partie).

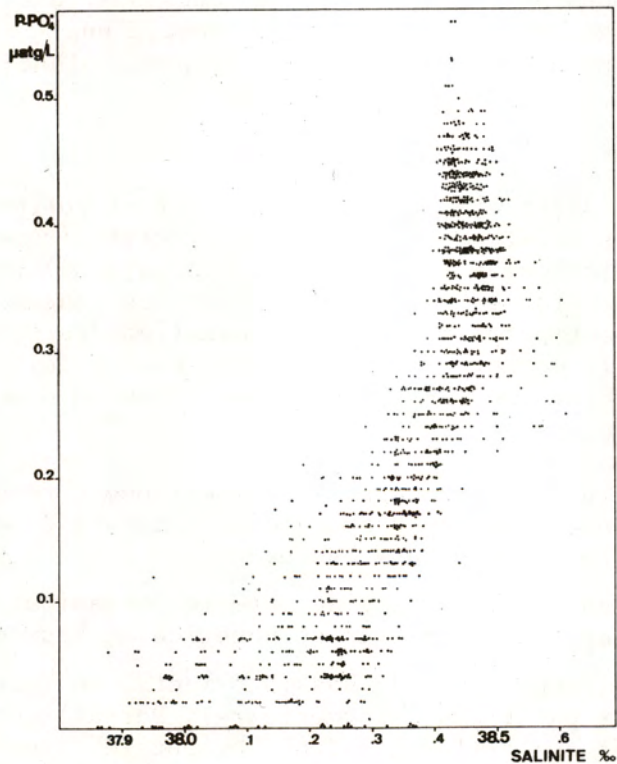


Fig. 8. Diagramme $PO_4 - S$ comprenant toutes les valeurs de la campagne Médiprod I d'après JACQUES et al. (1973).

par l'apport d'oxygène atmosphérique durant chaque période hivernale. Par contre, la position de EP, très écarté de la droite de mélange, dans le diagramme $PO_4 - S$ met en évidence la minéralisation du phosphore au fur et à mesure du vieillissement de l'eau profonde.

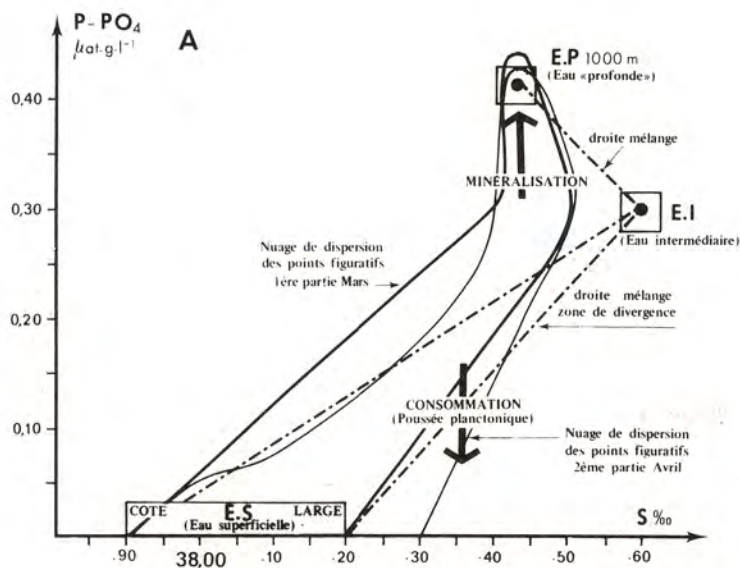


Fig. 9. Explication schématique du diagramme de la figure précédente d'après JACQUES et al. (1973). Les déviations par rapport à un système de droites de mélange entre IW et DW sont dues soit à une régénération (position de EP), soit à une consommation de phosphore minéral (poussée planctonique).

L'analyse conduit aussi à des résultats d'intérêt purement hydrologique: Un diagramme $O_2 - S$, par les effets de compensation précités (apport d'oxygène atmosphérique compensant à la longue la consommation d'oxygène) présente un système de "droite de mélange déformée". Si l'on connaît les causes de ces déformations, un tel diagramme peut permettre une détermination des proportions des masses d'eau engagées dans le mélange. Dans l'exemple étudié ici, la position de EP proche de IW indique donc une forte proportion d'eau intermédiaire (environ 2/3) dans l'eau profonde.

La position privilégiée qu'occupe la Méditerranée nord-occidentale du point de vue de la production organique résulte d'un concours de diverses circonstances dont on peut retenir les points essentiels :

- le tri particulière et non particulière du matériel organique du système de circulation dans les deux bassins s'effectue au bénéfice du bassin occidental,
- la régénération des sels nutritifs du bassin oriental se fait au bénéfice du bassin occidental (apport par l'eau intermédiaire). Par ailleurs, l'eau intermédiaire, de salinité élevée due à l'évaporation "orientale", favorise l'obtention de hautes densités nécessaires à la convection thermohaline du bassin occidental,
- en ce qui concerne l'apport nutritif, le mélange vertical hivernal est optimal seulement dans le nord du bassin occidental, dont le caractère de relative eutrophie n'est toutefois que saisonnier.

2.2. Océan antarctique

- Rappel de certaines caractéristiques principales des conditions hydrologiques et de production rencontrées au cours de la campagne "ANTIPROD-I" (1977).*

Les structures hydrologiques sur une coupe nord-sud à l'ouest des Kerguelen et atteignant 62° S sont conformes aux schémas classiques du système antarctique (cf. bloc diagramme de SVERDRUP et al., 1942), si l'on excepte la réduction de la zone subantarctique rapprochant ainsi la convergence subtropicale du front polaire (convergence antarctique). Les concentrations des sels nutritifs sont extrêmement élevées dans les niveaux superficiels (NO_3 atteignant maximale-ment 28 $\mu\text{atg/L}$ et PO_4 1,8 $\mu\text{atg/L}$) et les taux de production primaire se situent entre 0,1 et 0,5 $\text{g C m}^{-2} \text{ j}^{-1}$, le maximum étant situé directement au nord du front polaire. C'est entre ce dernier et la divergence antarctique que s'étale la zone à très faible productivité, dont la raison profonde est mal connue (cf. JACQUES et MINAS, sous presse).

- Résultats des analyses de diagrammes

Sur le diagramme T - S, on met en évidence les principales masses d'eau rencontrées (Fig. 10). L'eau intermédiaire antarctique (EIA) peut être considérée comme résultant d'un mélange entre les eaux superficielles au nord du front (eau centrale indienne) et les eaux superficielles antarctiques (eaux du minimum thermique). Le point de l'eau de fond antarctique (EFA) est lié par une droite de mélange à l'eau circumpolaire (EPC)

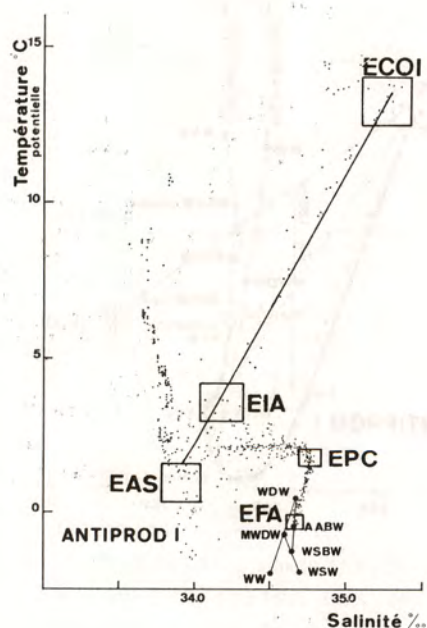


Fig. 10. Diagramme collectif T - S de la campagne Antiprod I (Groupe Médiprod, 1978), présentant également le schéma de mélange de FOSTER et CARMACK, 1976. La nomenclature des masses d'eaux est indiquée dans la légende de la figure 13.

* Les résultats de cette campagne (coupes hydrologiques, distribution de l'oxygène et des sels nutritifs, données sur les biomasses et productions phytoplanctoniques) ont fait l'objet d'une publication du Groupe MEDIPROD (1978). Les résultats de l'analyse des diagrammes font partie de l'article de LE CORRE et al. (en préparation).

Cette droite, connue sous l'appellation de "antarctic CDW/AABW base line" (GORDON, 1975) est une propriété commune aux diagrammes T - S méditerranéens, la similitude étant liée à des processus analogues intervenant dans la formation des eaux profondes (cf. analogie des diagrammes T - S en "queue de scorpion" de TCHERNIA, 1974).

Une étude comparative des diagrammes T - S, O_2 - S, PO_4 - S, NO_3 - S et SiO_3 - S, dont certains sont présentés sur les figures 10, 11 et 12, permet de mettre en évidence les effets de minéralisation dans les divers gradients de mélange :

— a) Le gradient de mélange entre ESA et ECOI de la zone subantarctique, qui conduit au niveau de la convergence antarctique (front polaire), à la formation de l'EIA, est représenté dans le diagramme PO_4 - S par une courbe de régénération; l'écart maximal par rapport à la droite de mélange indique une importante minéralisation ($\Delta P = 0,95 \mu\text{atg/L}$ - Fig. 11). Un diagramme NO_3 - S (non représenté ici) confirme cette minéralisation qui se fait dans des proportions N/P classiques ($\Delta N / \Delta P = 13,5 / 0,95 = 14,2$); par contre le rapport d'oxydation présente une anomalie ($\Delta O / \Delta P = - 1,85 \text{ ml} / 0,95 \mu\text{atg}$) dont la raison du déficit d'oxygène reste à expliquer.

— b) Le gradient entre ESA et EPC qui, dans un diagramme T - S présente un système de grande dispersion des points représentatifs (variabilité de la température de ESA et complexité due à des fractions d'eau d'un mélange ternaire) correspond, dans un diagramme SN - S à un groupement serré des points selon une disposition curviligne. Cette dernière indique ici une régénération maximale d'environ $0,5 \mu\text{atg}$ de PO_4/L .

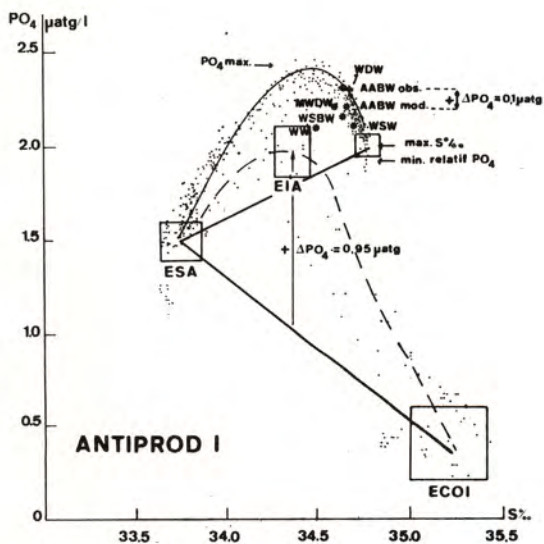


Fig. 11. Diagramme collectif PO_4 - S de la campagne Antiprod I avec mise en évidence des déviations dues aux effets de régénération.

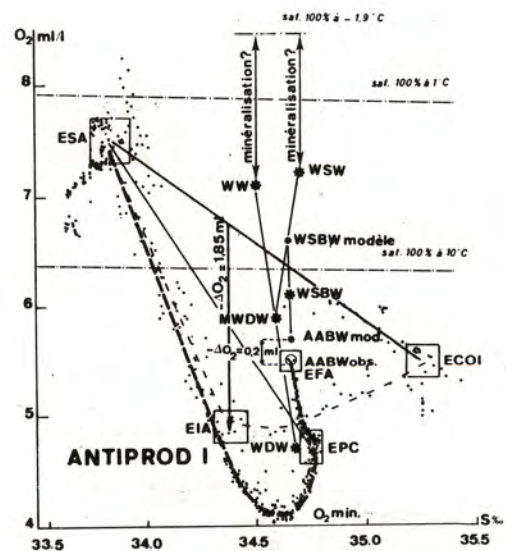


Fig. 12. Diagramme collectif O_2 - S de la campagne Antiprod I montrant la courbure de consommation d'oxygène correspondant à celle de régénération du diagramme précédent. Le modèle de mélange de FOSTER et CARMACK conduit à une valeur théorique très proche de la valeur d'oxygène observée de l'eau de fond antarctique (AABW).

La courbure entre ESA et EPC du diagramme $O_2 - S$ met en évidence la consommation d'oxygène correspondante et le rapport d'oxydation est plus proche de la valeur classique de REDFIELD et al. (1963).

— c) Le gradient correspondant à la droite de mélange EPC - EFA du diagramme T - S présente dans le diagramme $O_2 - S$ une courbure de consommation peu accentuée. La courbure de minéralisation dans un diagramme $PO_4 - S$ est masquée pour diverses raisons : faibles quantités de ΔP ; la gamme de salinité du gradient EPC - EFA est très faible; des diagrammes remplaçant la salinité par la température étaleraient la dispersion curviligne (cf. diagrammes $O_2 - T$ de GORDON et MOLINELLI, 1975).

Le schéma des mélanges complexes conduisant à la formation de l'eau de fond antarctique proposé par FOSTER et CARMACK (1976) dont la discussion de détail est présentée par LE CORRE et al. (en préparation) a été intégré dans nos divers diagrammes. On peut constater que la différence entre les positions AABW théorique - AABW observée est très faible tant pour l'oxygène (diagramme $O_2 - S$) que pour le phosphore minéral (diagramme $PO_4 - S$). Ceci a tendance à prouver que les deux paramètres, habituellement non conservatifs, se comportent pratiquement comme des facteurs conservatifs; autrement dit, on peut conclure que la formation de l'eau profonde s'accompagne de peu de régénération. On pourrait néanmoins penser que cette dernière se serait déjà opérée antérieurement au cours de la formation de WW et de WSW (Fig. 12), ce qui implique évidemment la supposition que ces deux masses d'eau étaient saturées en oxygène à un stade antérieur. La principale régénération avec consommation d'oxygène aurait lieu dans des niveaux supérieurs de la Mer de Weddell. Les très grandes richesses (cf. krill) de certaines zones du pourtour antarctique témoignent de telles activités biologiques intenses, que l'on est en droit de supposer, tout au moins localement. C'est là que réside également un problème majeur pour de futures recherches.

L'analyse du diagramme $SiO_3 - S$ (non représenté ici) montre un comportement du silicium différent par rapport aux autres éléments nutritifs. Une minéralisation semble se produire normalement au cours de la formation de l'eau intermédiaire antarctique, peu de régénération se manifeste dans le gradient ESA - EPC, alors que les mélanges du gradient EPC - EFA paraissent accompagnés d'apparition de silicium dissous, d'origine partiellement géochimique (CARMACK, 1973).

La manifestation de la régénération antarctique peut s'illustrer en intégrant dans le schéma classique de circulation des masses d'eau (SVERDRUP et al., 1942; DIETRICH et ULRICH, 1968) l'intensité du champ de régénération telle qu'elle résulte de notre analyse (Fig. 13). On constate que les zones de régénération reflètent en profondeur en quelque sorte, la répartition de l'activité biologique de la production organique. Après la convergence, zone la plus active, c'est près du continent antarctique que, localement tout au moins, l'activité de régénération se manifeste de façon sensible. L'important stock de sels nutritifs de l'Océan antarctique est d'importation, et la minéralisation autochtone est faible. C'est la grande masse de l'eau profonde circumpolaire (EPC, elle-même dérivant du côté atlantique de l'eau profonde nord-atlantique: EPNA) qui importe les sels nutritifs, dont la majeure partie quitte à nouveau l'Antarctique via l'EIA et l'EPA sans être utilisée.

Le passage à travers les eaux superficielles antarctiques des eaux d'origine profonde se traduit dans le stock nutritif par une modification de la fraction nutritive préformée des sels nutritifs. C'est l'oxygénation des eaux superficielles qui augmente cette fraction, qui, après avoir atteint sa valeur maximale dans l'ESA, se retrouve en grande partie dans l'EIA à cause de la proportion élevée de ESA dans cette dernière. Du point de vue hydrologique, les

résultats de l'analyse des diagrammes sont en faveur de l'hypothèse selon laquelle l'EPC entre dans la constitution des différentes masses d'eaux superficielles (ESA, WSW) dont les caractéristiques hydrologiques (température et salinité) sont modifiées rapidement par les influences climatiques (précipitation, fonte et formation des glaces).

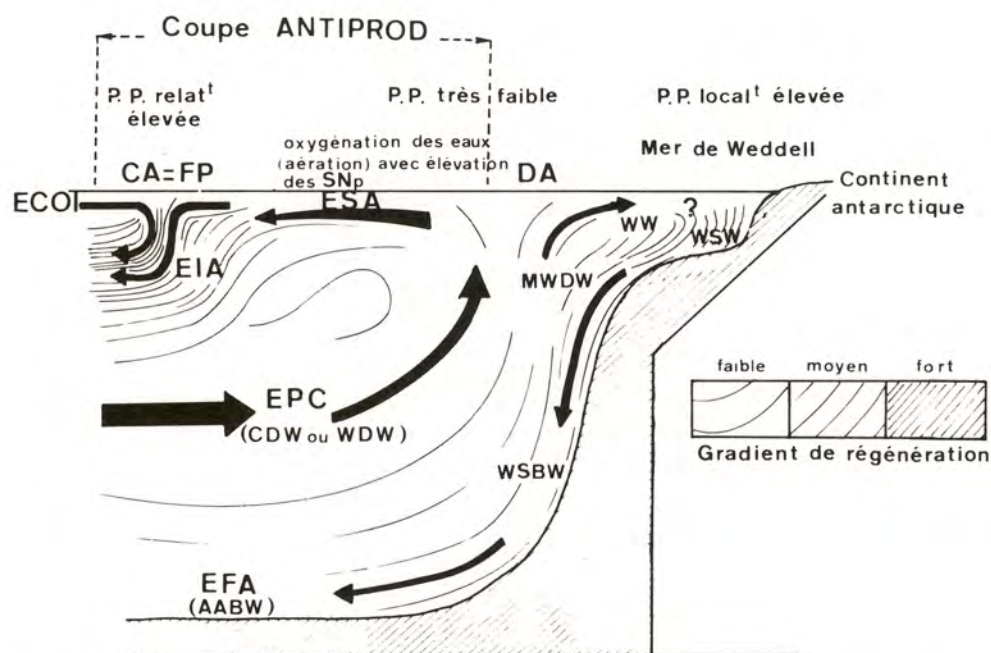


Fig. 13. Schéma des grands traits caractéristiques concernant la circulation générale des différentes masses d'eau dans l'Océan antarctique avec des indications sur l'intensité du champ de régénération du phosphore et de l'azote à l'exception du silicium dissous.

Signification des symboles et abréviations utilisées dans les figures et dans le texte :

PP : Production primaire; CA : Convergence antarctique
 FP : Front polaire; DA : Divergence antarctique;
 SNp : sels nutritifs préformés.

ECOI : Eau centrale Océan indien; EIA : eau intermédiaire antarctique; EPC : eau profonde circumpolaire; EFA : eau de fond antarctique; ESA : eau superficielle antarctique.

CDW : circumpolar deep water (d'après GORDON, 1975)

WDW : warm deep water; WW : winter water; WSW : western shelf water; MWDW : modified warm deep water; WSBW : Weddell Sea bottom water; AABW : antarctic bottom water d'après FOSTER et CARMACK (1976).

CONCLUSIONS

L'injection nutritive dans la zone euphotique par "upwelling" est toujours accompagnée de mélanges entre l'eau de remontée riche et l'eau oligotrophe superficielle. L'analyse de diagrammes combinant facteurs hydrologiques et facteurs biologiques permet de détecter l'ampleur de la manifestation biologique, c'est-à-dire de déterminer la quantité de sels nutritifs assimilés et d'oxygène produit par le phytoplancton dans le laps de temps séparant le moment de la remontée de celui de l'observation.

La régénération d'éléments nutritifs et la consommation d'oxygène correspondante peuvent être décelées dans les eaux profondes par ce même type d'analyse. La Méditerranée et l'Océan antarctique, caractérisés tous deux par des phénomènes hydrologiques analogues (mélange vertical et formation d'eaux profondes) se prêtent particulièrement bien à une telle étude.

Un accroissement photosynthétique peut être mesuré aisément par des méthodes appropriées (méthode C14, N15, oxygène, etc...) et être rapporté à l'intervalle de temps Δt déterminé. Pour ce qui est de la régénération en eau profonde, un problème majeur demeure, car le laps de temps correspondant est une donnée difficilement accessible; la méthode ETS (PACKARD et al., 1971) paraît actuellement la seule qui soit assez sensible pour déceler les taux d'activité respiratoire des microorganismes profonds (PACKARD et al., 1977). C'est la combinaison de résultats de cette méthode et de ceux de l'analyse des diagrammes qui, à l'avenir, permettra de voir plus clairement l'activité métabolique profonde des principales masses d'eaux océaniques.

Par ailleurs, l'analyse des diagrammes rapproche le domaine d'activité de l'océanographe biologiste de celui de l'océanographe physicien préoccupé par les problèmes d'hydrologie classique. Compte tenu des très nombreuses données existantes et jamais analysées sous cet angle et compte tenu de la complexité des seuls diagrammes T - S qui croît avec le nombre des constituants du mélange (cf. MAMAYEV, 1975), un champ d'études riche en perspective s'ouvrira aux analyses de diagrammes lorsque l'on associera aussi les paramètres biologiques.

BIBLIOGRAPHIE

- CARMACK E.C. - 1973 -Silicate and potential temperature in the deep and bottom waters of the western Weddell Sea. Deep-Sea Res., 20, p. 927-932.
- DIETRICH G., ULRICH J. - 1968 - Atlas zur Ozeanographie. Bibliographisches Institut AG. Mannheim, 76 p.
- FOSTER T.D., CARMACK E.C. - 1976 - Frontal zone mixing and antarctic bottom water formation in the southern Weddell Sea. Deep-Sea Res., 23, p.301-317.
- GORDON A.L. - 1975 - An antarctic oceanographic section along 170° E. Deep-Sea Res., 22, p. 357-377.
- GORDON A.L., MOLINELLI E. - 1975 - USNS ELTANIN southern ocean oceanographic atlas, cruises 4-55, June 1962-November 1972. Lamont-Doherty Geological Observatory and the Department of Geological Science of Columbia University, Palisades, N.Y.

- GROUPE MEDIPROD - 1976 - Résultats de la campagne CINECA - V J. CHARCOT - CAPRICORNE 7403 (1er mars au 20 avril 1974). Publ. CNEXO, série Résultats des campagnes à la mer, No 10.
- GROUPE MEDIPROD - 1978 - Résultats de la campagne ANTIPROD I "Marion Dufresne" 10-28 mars 1977. Publ. CNEXO, série Résultats des campagnes à la mer No 16.
- JACQUES G., MINAS H.J., MINAS M., NIVAL P. - 1973 - Influence des conditions hivernales sur les productions phyto-et zooplanctoniques en Méditerranée Nord-Occidentale. II. Biomasse et production phytoplanctonique. Mar. Biol., 23, p. 251-265.
- JACQUES G., MINAS M. - sous presse - Production primaire dans le secteur indien de l'Océan antarctique en fin d'été. Vie et Milieu,
- LE CORRE P., MINAS H.J., TREGUER P. - en préparation - Distribution et régénération des sels nutritifs dans l'océan antarctique : campagne "Antiprod I" à l'ouest des îles Kerguelen.
- MAMAYEV O.I. - 1975 - Temperature-salinity analysis of world ocean waters. Elsevier Oceanographic Series, Amsterdam, No 11, 374 p.
- MINAS H.J., BONIN M.C. - 1976 - L'oxygénation de la Méditerranée nord-occidentale en hiver et au printemps 1969. Rapp. Comm. int. Mer Médit., 23, p.33.
- MINAS H.J., BONIN M.C. - en préparation - Oxygen-salinity diagram analysis and basic problems of the Mediterranean oceanography.
- MINAS H.J., CODISPOTI L.A., DUGDALE R.C. - 1978 - Nutrients and primary production in the NW-African upwelling region and a comparison of this system with upwelling off Peru and Baja California. Communication présentée au Symposium CINECA sur le courant des Canaries : Upwelling et ressources vivantes, Las Palmas, avril 1978.
- MINAS H.J., MINAS M., COSTE B. - 1978 - Rôle de l'oxygène dans le système production-régénération des résurgences côtières NW-africaines (zone CINECA: Cap Corveiro - Cap Blanc). Communication présentée au Symposium CINECA sur le courant des Canaries : Upwelling et ressources vivantes, Las Palmas, avril 1978.
- PACKARD T.T., HEALY M.L., RICHARDS F.A. - 1971 - Vertical distribution of the activity of the respiratory electron transport system in marine plankton. Limnol. & Oceanogr., 16, p. 60-70.
- PACKARD T.T., MINAS H.J., OWENS T., DEVOL A. - 1977 - Deep-sea metabolism in the eastern tropical North Pacific Ocean. In: Oceanic sound scattering prediction, Plenum Press, Andersen & Zahuranec ed., p. 101-116.
- REDFIELD A.C., KETCHUM B.H., RICHARDS F.A. - 1963 - The influence of organisms on the composition of sea water. In: The Sea, Interscience, Hill ed., vol. 2, p. 26-77.
- SVERDRUP H.U., JOHNSON M.W., FLEMING R.H. - 1942 - The oceans, their physics, chemistry and general biology. Prentice Hall Inc., New York, 1087 p.

TCHERNIA P. - 1974 - De l'Antarctique à la Méditerranée - In: Processus de formation des eaux océaniques profondes, Colloques internationaux du CNRS No 125, p. 17-21.

TOMCZAK M. - 1978 - Distribution of water masses at the surface as derived from T - S diagram analysis from surface observations in the CINECA area. Communication présentée au Symposium CINECA sur le courant des Canaries: Upwelling et ressources vivantes, Las Palmas, avril 1978.

LES CARACTERES GENERAUX DE LA CROISSANCE ET DE
LA PHOTOSYNTHESE DES ALGUES.

par

Z.Z. FINENKO

(Institut de Biologie des mers du Sud, URSS)

R E S U M E

Les valeurs des intensités lumineuses de saturation sont très voisines chez des algues appartenant à différents groupes taxonomiques mais préalablement cultivées dans des conditions identiques d'éclairement. Les moyens d'adaptation à l'éclairement utilisés par les algues planctoniques sont variés. Un type d'adaptation consiste dans le changement du contenu cellulaire de chlorophylle "a", aussi bien que du "nombre d'assimilation" (ou indice photosynthétique) et de la saturation lumineuse. On peut considérer que des variations des caractéristiques fonctionnelles, alors que le contenu chlorophyllien demeure constant, constituent un autre type d'adaptation. Le taux de croissance des algues en fonction de la quantité de lumière reçue pendant 24 heures, pour des durées d'éclairement variées, s'accroît linéairement jusqu'à 22-55 cal. cm⁻².

La diminution de la concentration de phosphore intracellulaire conduit à la diminution du taux de croissance, du "nombre d'assimilation" et de l'intensité lumineuse de saturation de la photosynthèse.

Les relations entre le temps de multiplication, la photosynthèse, la respiration des algues et leurs volumes, et leur contenu de carbone organique, peuvent être décrites par une équation exponentielle. Ceci a permis de définir la relation entre le temps de doublement cellulaire et le taux de photosynthèse et de respiration.

A B S T R A C T

The values of light saturation (I_k) are similar in different groups of algae previously cultivated at identical light conditions. The means of adaptation of plankton algae to light are various. One type of adaptation is changed as in chlorophyll "a" content of cells as in values of assimilation number and light saturation. Variations of functional characteristics at the constant chlorophyll "a" content might be considered as another type of adaptation. Growth rate of algae as the function of quantity of light received by algae during twenty-four hours at various periods of illumination increases linearly up to 25-55 cal. cm⁻².

Decrease of intracellular phosphorus leads to decrease of growth rate, assimilation number and light intensity at which there is light saturation of photosynthesis.

The relation between generation time, photosynthesis, respiration of algae and their volumes, organic carbon content, may be described by exponential equation. On the base of these regularities the relation between time of cell doubling and rate of photosynthesis and respiration is defined.

La compréhension successive des principes physiologiques de l'étude de la production primaire a permis récemment d'accumuler un grand nombre de données qui permettent d'avoir une base pour l'évaluation quantitative de ce processus dans l'océan. Cependant, malgré l'énorme quantité de données, l'état actuel de nos connaissances ne permet pas de comprendre tous les mécanismes régissant les processus de photosynthèse dans les associations végétales. Ceci est principalement dû à ce que l'investigation écophysiological du phytoplancton a été faite, en général, sur un nombre restreint d'espèces et de facteurs influant sur la croissance et la photosynthèse des algues marines. C'est pourquoi, malgré la quantité relativement grande de renseignements pour certaines espèces, il n'est pas facile de répondre à une série de questions simples, en particulier, sur l'intensité de la photosynthèse d'algues de groupes systématiques différents ou sur la forme de la relation entre la photosynthèse et la croissance des algues, ou bien l'influence sur celles-ci de facteurs tels que la lumière, la température, la nutrition minérale. Comme on le sait, les données de ce type sont indispensables pour le développement de la théorie de la productivité dans les océans.

Depuis plusieurs années, notre travail a consisté en une étude expérimentale des liaisons quantitatives, entre la photosynthèse et la croissance des algues, considérées comme base pour la définition des liaisons fonctionnelles entre le niveau de la production primaire et les conditions du milieu qui déterminent ce niveau. Donc, nous avons porté essentiellement notre attention sur les caractéristiques quantitatives de croissance et de photosynthèse des algues unicellulaires en fonction de la lumière, de la température et de la nutrition minérale. Les résultats de nos recherches et les généralisations faites sur ces problèmes ont permis de trouver des relations communes entre la vitesse de photosynthèse et la croissance des algues de différents groupes systématiques.

Les résultats des recherches sur l'action de la lumière sur la photosynthèse de diatomées et pyrrhophytes, isolées du plancton de la mer Noire, nous ont permis pour la première fois de montrer que l'intensité de la lumière quand commence la saturation lumineuse de la photosynthèse (I_k) ne diffère pas significativement dans les deux groupes systématiques. D'après nos observations (Fig. 1) les valeurs de I_k , pour des algues adaptées à un éclairage faible de $0,05 \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ (radiation "physiologique"), sont comprises entre $0,10$ et $0,28 \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ pour les diatomées (8 espèces), et entre $0,14$ et $0,26 \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ chez les pyrrhophytes (7 espèces). Des résultats analogues ont été obtenus pour des algues adaptées à des éclairages de différentes intensités (Table 1). Les valeurs de I_k pour des algues adaptées à une intensité basse de la lumière sont inférieures de 30-40 % à celles obtenues pour les algues adaptées aux plus hautes intensités.

Dunstan (1973) ayant déterminé cette caractéristique pour deux espèces de diatomées, deux espèces de pyrrhophytes et une espèce de coccolithophoridés adaptées à $0,06 - 0,07 \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$, a montré que I_k se trouve dans une gamme étroite : $0,10 - 0,11 \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$. Des résultats semblables ont été obtenus par Jorgensen (1969) pour sept espèces d'algues vertes d'eau douce et quatre espèces de diatomées. Les valeurs de I_k pour les algues adaptées à une basse intensité se trouvent dans la gamme de $0,04$ à $0,06$, celles pour une haute intensité, de $0,10$ à $0,12 \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$.

Tous ces résultats infirment les conclusions bien connues de Ryther (1956) sur les différences caractéristiques de la saturation lumineuse, de la photosynthèse pour les différents groupes taxonomiques d'algues.

Par l'étude expérimentale de l'action de la lumière sur la photosynthèse des algues vertes, diatomées, et pyrrophytes, il a été établi que les voies d'adaptation des algues aux conditions d'éclairage sont différentes. Chez certaines espèces, l'adaptation est provoquée par le changement de la teneur en chlorophylle "a" des algues, par l'intensité de la lumière à laquelle commence la saturation lumineuse de la photosynthèse et par l'index d'assimilation. Chez d'autres espèces, le changement de valeur de I_k et de l'index d'assimilation se fait sans changement de la teneur en chlorophylle "a" chez les algues (Fig. 2). L'adaptation à la lumière de haute intensité pour les algues étudiées s'accompagne d'une augmentation de l'activité de l'appareil photosynthétique qui s'exprime dans l'augmentation de l'index d'assimilation. Pour une haute intensité lumineuse, l'index d'assimilation atteint la valeur maximale en trois jours pour une photopériode de 8 heures ; pendant ce temps s'effectue la reconstruction de l'appareil pigmentaire des algues. Cependant, une proportionnalité directe entre le changement de concentration en chlorophylle par cellule et l'index d'assimilation ne s'observe pas, parce que l'activité de l'appareil photosynthétique se détermine par une vitesse des réactions photochimiques et enzymatiques. Les résultats que nous avons obtenus confirment la conclusion de Steemann-Nielsen et Jorgensen (1968) selon laquelle les algues peuvent s'adapter à des éclairagements de différentes intensités sans changement de contenu en chlorophylle par cellule. Il est très probable que la même espèce peut s'adapter en utilisant deux voies d'adaptation. Par exemple, dans les expériences de Jorgensen (1969), l'adaptation de *Scenedesmus quadricauda* à la lumière de haute intensité ($0,2 \text{ cal.cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$) s'effectue sans changement du contenu en chlorophylle par cellule. Dans nos expériences, l'augmentation de l'intensité de la lumière de $0,03$ à $0,16 \text{ cal.cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$ provoquait une décroissance de la concentration en chlorophylle de 2 à 3 fois (Table 1).

Il faut souligner que les valeurs absolues de I_k et des index d'assimilation que nous avons obtenus sont en moyenne plus grandes que celles obtenues par d'autres chercheurs. Ces différences peuvent être expliquées par le fait que, dans nos expériences, la vitesse de division des algues était plus élevée que celles des travaux cités et correspondait à 2 à 3 divisions par jour. L'adaptation des algues à la lumière s'effectuait dans les conditions suivantes : température : 20° C , pH : 8,3-8,5, contenu en CO_2 : 75 mg/l^{-1} ; les cellules se trouvaient en phase logarithmique de croissance. Dans ces conditions a été fixée une efficacité maximale de la photosynthèse des algues. L'index d'assimilation maximale pour les diatomées était en moyenne de 15, pour les pyrrophytes, de 11, pour les algues vertes de $7 \text{ mgC.mg chl."a"}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$.

Comme on le sait, la croissance et la photosynthèse des algues sont déterminées non seulement par l'intensité de la lumière, mais aussi par la durée de l'éclairage. Les recherches faites dans cette direction avec des diatomées ont permis d'établir que la vitesse de croissance des algues, représentée (Fig. 3) en fonction de la quantité de lumière reçue par les algues pendant 24 heures dans les différentes périodes d'éclairage, et avec des intensités différentes de lumière, augmente proportionnellement jusqu'à $25-55 \text{ cal.cm}^{-2}$ de radiation "physiologique". Dans cet intervalle d'éclairage l'augmentation du nombre de cellules et de la biomasse des algues est proportionnelle à la quantité de lumière absorbée, c'est-à-dire au produit de l'intensité de la lumière par le temps (Fig. 3). Il faut souligner que pour la majorité des algues planctoniques dans cette gamme d'intensité se trouve le commencement de la saturation lumineuse de la vitesse de division (Finenko et Lanskaya, 1971). D'après ces résultats, on peut conclure que lorsque l'intensité de la lumière est inférieure à la saturation lumineuse,

la vitesse de division des algues et la synthèse de matière organique varieront en liaison directe de la quantité d'énergie lumineuse reçue et ne dépendront pas de la durée de la photopériode.

Les relations exposées ci-dessus, reflétant l'influence de la lumière sur la photosynthèse et sur la croissance des algues, sont obtenues dans le cas d'une surabondance de sels nutritifs. Il est bien connu que les sels nutritifs sont l'un des plus importants facteurs influant sur l'efficacité d'utilisation de la lumière par les algues. Il a été montré que l'absorption de ces éléments par les unicellulaires dépend des conditions suivantes : intensité de la lumière, pH du milieu, température, teneurs en oligoéléments ; mais les concentrations dans le milieu et dans la cellule ont une importance primordiale. Dans les conditions optimales d'éclairage, la diminution du phosphore intracellulaire de 5 à 10 fois sa valeur maximum (1-2 % du poids sec des algues) est accompagnée de l'abaissement du nombre d'assimilation de 13-15 à 4-6 $\text{mgC.mg chl.}^{-1}\text{h}^{-1}$ et de la valeur d' I_k de 0,15-0,20 à 0,06-0,08 $\text{cal.cm}^{-2}.\text{min}^{-1}$ (Fig. 4). Par un procédé direct et par calcul on a établi que la teneur minimale en phosphore intracellulaire chez les différentes espèces d'algues représente 0,02-0,05 % du poids sec (Finenko, Krupatkina-Akinina, 1974 ; Finenko, 1976). Avec une telle teneur en phosphore, la croissance et la photosynthèse des algues cesse pratiquement. C'est pourquoi on peut penser que dans les conditions naturelles les algues avec une telle teneur en phosphore ne sont pas concurrentes. Lors du développement des diatomées dans la baie de Sévastopol, la teneur en phosphore intracellulaire était en moyenne de 0,25 % du poids sec, soit à peu près un ordre de grandeur supérieur aux valeurs minimales. Il est à remarquer qu'en mer ces valeurs sont atteintes quand la concentration en phosphates n'est que de 5 $\mu\text{gP/l}^{-1}$ tandis que dans les cultures cette concentration est de 50 à 100 fois plus élevée (Finenko et al., 1971).

Pour les cultures, nous avons étudié l'influence des phosphates sur la croissance des diatomées (Finenko, Krupatkina-Akinina, 1974). Les résultats de ces expériences nous ont permis d'établir les concentrations en phosphates au-dessus desquelles la vitesse de division n'est pas limitée par leur abondance dans le milieu. Pour les différentes espèces d'algues, ces concentrations se trouvent dans la gamme de 1 à 30 $\mu\text{gP/l}^{-1}$. Les valeurs élevées sont caractéristiques des grandes cellules (Fig. 5). Pour une même espèce les concentrations limitantes peuvent varier. Ces différences dépendent avant tout de la teneur en phosphore dans les cellules, autrement dit des conditions préliminaires d'alimentation en phosphore. Avec la croissance du phosphore intracellulaire les concentrations limitantes décroissent régulièrement.

En comparant la teneur en phosphates dans la Mer Noire aux concentrations qui limitent la vitesse de croissance des algues dans les conditions expérimentales, nous avons tiré la conclusion que cet élément, dans les régions productives et aussi dans les couches basses de la zone euphotique, ne limite pas la vitesse de la reproduction du phytoplancton. Le point important, qui ressort de ces données, est que les résultats obtenus nous ont permis de relever des liaisons communes entre la vitesse de la croissance et la teneur en éléments étudiés dans le milieu, et dans la cellule, chez les différentes espèces. Dans les rapports quantitatifs, les concentrations limitantes en phosphates dépendent en général de la grandeur de la cellule. Cela nous permet de considérer la taille et la masse de la cellule comme des facteurs principaux déterminant la vitesse d'absorption des sels nutritifs par les algues.

Les résultats des études biosynthétiques et des processus destructifs chez les diatomées et les algues pyrrophytes montrent à quel point les principaux processus biochimiques sont semblables chez des espèces différentes. L'analyse des données obtenues dans la large gamme pondérale des algues (dépassant

5 ordres de grandeur) nous a permis pour la première fois de montrer qu'avec l'augmentation du volume et de la masse des cellules, l'intensité de la photosynthèse et de la respiration, la régularité baisse (Fig. 6). Sur la base de ces résultats, nous avons obtenu les équations quantitatives reliant photosynthèse, respiration et temps de génération des cellules à leur volume et leur masse.

$$G = 3,28 V^{0,13} \quad (1)$$

$$G = 3,69 C^{0,17} \quad (2)$$

$$Q = 0,024 V^{0,72} \quad (3)$$

$$Q = 0,045 C^{0,94} \quad (4)$$

$$F = 0,405 V^{0,54} \quad (5)$$

$$F = 0,666 C^{0,71} \quad (6)$$

où
 G - temps de génération des cellules en heures (moyenne journalière)
 Q - respiration en 10^{-9} mgC.h⁻¹
 F - photosynthèse en 10^{-9} mgC.h⁻¹ (moyenne pour la photopériode)
 V - volume d'une cellule en μm^3
 C - carbone organique en 10^{-9} mg

On voit que dans toutes les équations, l'exposant de "V" est inférieur à celui de "C". Ceci est dû à ce que la proportion de carbone dans la cellule diminue quand le volume cellulaire croît (Mullin et al., 1966). Les équations obtenues expriment des niveaux moyens de la respiration, de la photosynthèse et du temps séparant les divisions des cellules, en fonction de leur volume et de leur masse dans les conditions optimales. Elles peuvent être posées comme base de calcul des valeurs maximales du métabolisme des algues planctoniques marines. En utilisant les équations (4 et 6 ou 3 et 5), on peut calculer le temps nécessaire pour une division de la cellule.

$$G = \frac{m}{F-Q} \quad (7)$$

D'après cette équation la valeur de G pour une cellule ayant $m = 1 \cdot 10^{-7}$ mgC est 7,1 heure et par la mesure directe (l'équation 2) - 8,1 heure.

En examinant ces résultats il faut souligner deux points d'importance théorique. Premièrement, la vitesse spécifique de la croissance et de la photosynthèse chez les espèces ayant des cellules de petite taille est plus élevée que celle des espèces de grande taille. Deuxièmement, la concentration des éléments nutritifs qui donne une vitesse élevée de croissance est plus faible chez les petites cellules que chez les grandes. C'est pourquoi on peut croire que les espèces à cellules petites dans la nature sont plus concurrentielles que les grandes. C'est pour cette raison que les algues de petite taille sont les plus abondantes.

En généralisant ces remarques on peut conclure qu'il n'y a pas de raison de croire que la vitesse de développement du phytoplancton dans les différentes zones de l'océan où la teneur en azote et en phosphates atteint quelques dizaines de microgrammes par litre sera limitée par le défaut de ces éléments. En règle générale ces zones sont caractérisées par un niveau moyen ou élevé de production primaire (Finenko, 1978). Dans les zones où le niveau de la production est bas et où la teneur en azote et phosphates ne dépasse pas quelques microgrammes par litre, la vitesse de croissance pour la majorité des espèces sera limitée par ce manque de sels nutritifs.

TABLE 1

Vitesse maximale de la photosynthèse : valeur I_k et index d'assimilation des algues en fonction de l'adaptation à des intensités différentes de la lumière.

(D'après Berseneva, Sergeeva, Finenko, 1978).

Espèces	I	I_k	mgC.mg chl.a ⁻¹ .h ⁻¹	mgC.h ⁻¹ , 10 ⁶ cell.	mg chl"a", 10 ⁹ cell.
Ditylum brightwellii	0,03	0,23	8	0,55	72,5
	0,16	0,27	14	1,00	72,8
Chaetoceros curvisetus	0,03	0,18	18	0,08	5,1
	0,16	0,26	20	0,08	4,1
	0,40	0,27	21	0,06	3,0
Chaetoceros socialis	0,03	0,14	6	0,007	1,19
	0,16	0,24	11	0,006	0,68
Peridinium trochoideum	0,03	0,16	6	0,11	17,9
	0,16	0,23	7	0,09	13,5
Gymnodinium kovalenskii	0,03	0,19	11	0,008	0,76
	0,16	0,27	14	0,016	1,08
Gyrodinium fissum	0,03	0,21	2	0,30	34,6
	0,40	0,17	4	0,38	32,4
Scenedesmus quadricauda	0,03	0,18	5,5	0,032	6,1
	0,16	0,27	7,5	0,018	2,7

I - intensité de la lumière (cal.cm⁻².min⁻¹) au cours de l'adaptation.

I_k - cal.cm⁻².min⁻¹. (intensité lumineuse à saturation).

BIBLIOGRAPHIE

- BERSENEVA G.P., SERGEEVA L.M., FINENKO Z.Z. - 1978 - Marine plankton algae adaptation to light (en Russe). Okeanologiya, Vol. XVIII, p. 298-306.
- DUNSTAN W.M. - 1973 - A comparison of the photosynthesis-light intensity relationship in phylogenetically different marine microalgae. J. exp. mar. Biol. Ecol., Vol. 13, p. 181-187.
- FINENKO Z.Z. - 1976 - Les principes écophysiologiques de la production primaire en mer (en Russe). Doc. Scient. Institut de Biologie des Mers du Sud. Sévastopol.
- FINENKO Z.Z. - 1978 - Production in Plant Populations. In O. Kinne (Ed.) Marine Ecology, Vol. IV. Dynamics. John Wiley, Sons., p. 13-87.
- FINENKO Z.Z., LANSKAYA L.A. - 1971 - Growth and rate of algae division in limitedcultival volumes (en Russe) In K.M. Khailov (Ed.) Ecological Physiology of Marine Planktonic Algae in Cultures. Naukova Dumka. Kiev., p. 22-50.
- FINENKO Z.Z., TEN V.S., KRUPATKINA-AKININA D.K., SERGEEVA L.M., BERSENEVA G.M. - 1971 - Pigments in marine unicellular algae and photosynthesis intensity (en Russe). In K.M. Khailov (Ed.), Ecological Physiology of Marine Planktonic Algae in Cultures. Naukova Dumka. Kiev., p. 51-92.
- FINENKO Z.Z., KRUPATKINA-AKININA D.K. - 1974 - Effect of inorganic phosphorus on the growth rate diatoms. Mar. Biol., Vol. 26, p. 193-201.
- JORGENSEN E.G. - 1969 - The adaptation of plankton algae. IV. Light adaptation in different algae species. Physiol. Plantarum, Vol. 22, p. 1307-1315.
- MULLIN M.M., SLOAN P.R. and EPPLEY R.W. - 1966 - Relationship between carbon content and cell volume and area in marine phytoplankton. Limnol. Oceanogr., Vol. 11, p. 307-311.
- RYTHER J.H. - 1956 - Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. Limnol. Oceanogr., Vol. 1, p. 72-84.
- STEEMANN NIELSEN E. and JORGENSEN E.G. - 1968 - The adaptation of plankton algae. I. General part. Physiol. Plantarum, Vol. 21, p. 401-413.

FIGURES

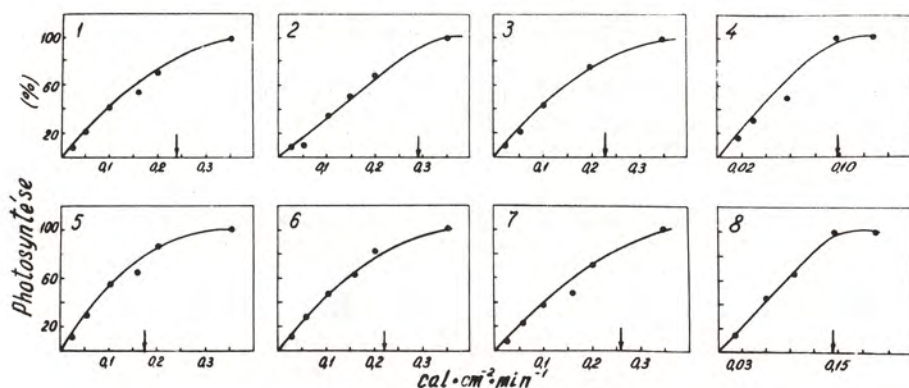


Fig. 1 : Photosynthèse des algues diatomées et pyrrhophytes en fonction de l'intensité de la lumière.
 1. *Chaetoceros curvisetus* - 2. *Ditylum brightwellii*
 3. *Skeletonema costatum* - 4. *Coscinodiscus granii*
 5. *Prorocentrum micans* - 6. *Gyrodinium fissum*
 7. *Peridinium trochoideum* - 8. *Gymnodinium kovalevskii*
 Les valeurs I_k sont marquées par les flèches.

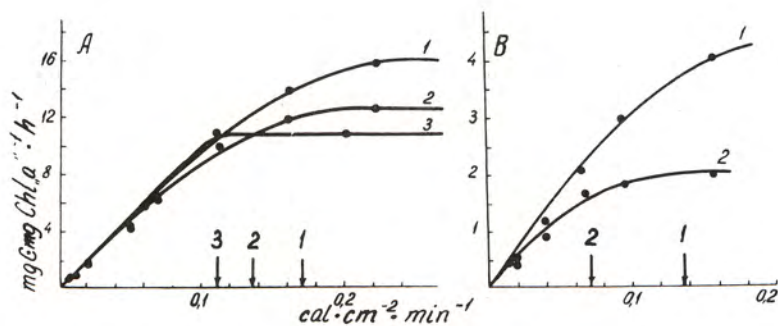


Fig. 2 : Photosynthèse des algues adaptées aux différentes conditions d'éclairage en fonction de l'intensité de la lumière.

A - *Ditylum brightwellii*, culture adaptée à l'intensité de la lumière 0,15 (1), 0,05 (2) et 0,005 (3) $\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$

B - *Gyrodinium fissum*, culture adaptée à l'intensité de la lumière 0,10 (1) et 0,02 (2) $\text{cal}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{min}^{-1}$. Les valeurs I_k sont marquées par les flèches.

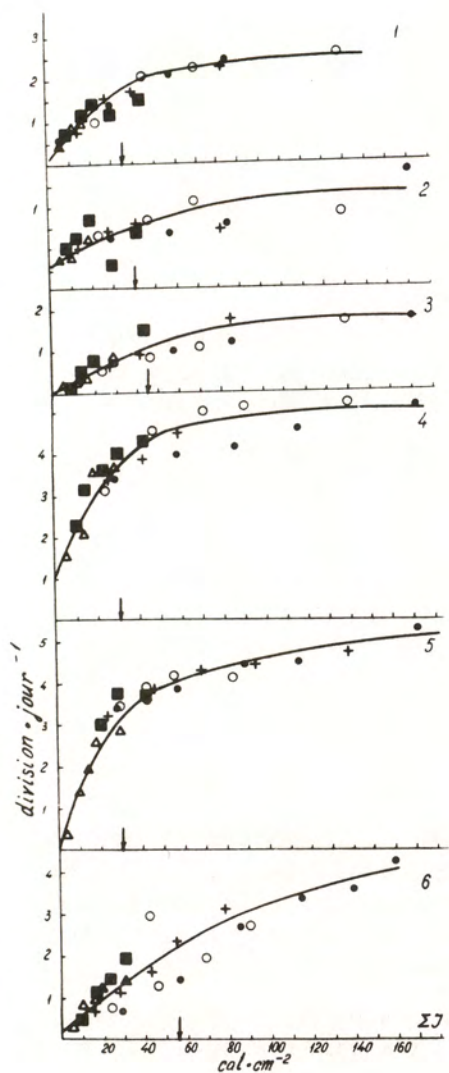


Fig. 3 : Index d'assimilation des algues en fonction de l'intensité de la lumière pour différents contenus en phosphore intracellulaire.

P_{max}/P - le rapport de la quantité maximale du phosphore par cellule à la quantité minimale.

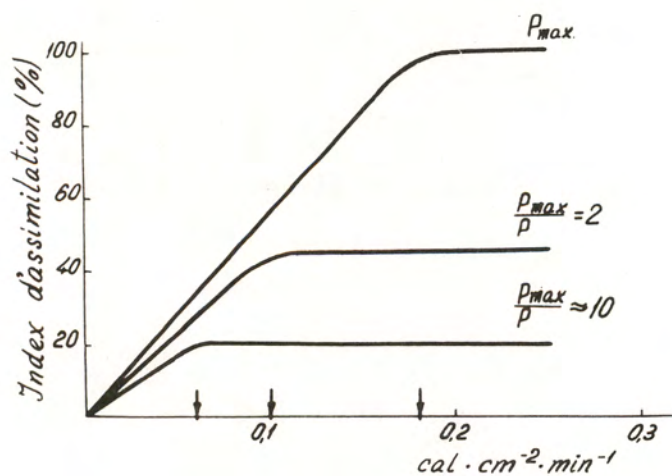


Fig. 4 : Vitesse de division des algues en fonction de l'énergie lumineuse obtenue par des algues pour différentes durées de la photopériode.

1. *Ditylum brightwellii*
2. *Coscinodiscus granii*
3. *Thalassionema nitzschioides*
4. *Skeletonema costatum*
5. *Chaetoceros socialis*
6. *Chaetoceros curvisetus*

(.) - 0,12 ; (o) - 0,10 ; (x) - 0,06 ; () - 0,03 ; (Δ) - 0,02 cal.cm⁻².min⁻¹

Les limites des secteurs linéaires sont marquées par les flèches.

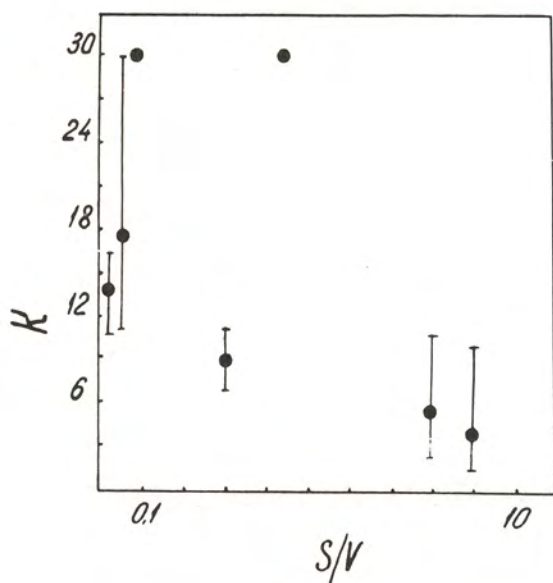


Fig. 5 : Concentration limitante en phosphates en fonction du rapport de de la surface d'une cellule à son volume.

K - $\mu\text{g P/l}$.

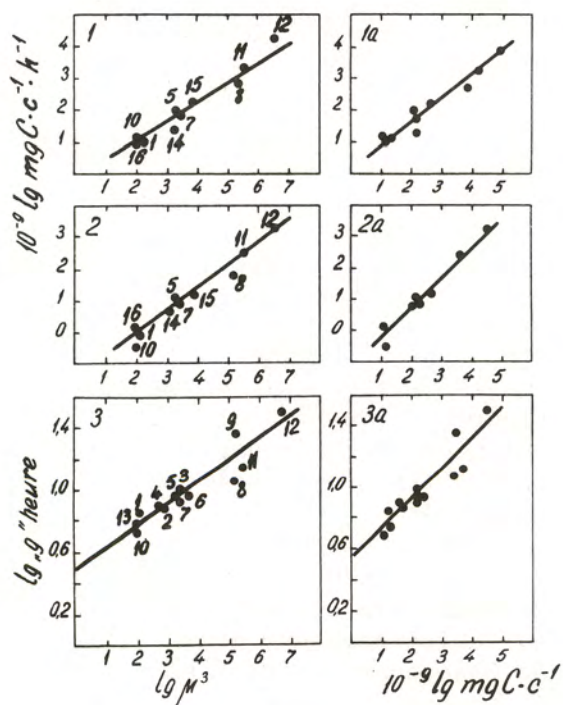


Fig. 6 : Vitesse de la photosynthèse (1 ; 1a), de la respiration (2 ; 2a) et temps de génération des cellules (3 ; 3a) en fonction de leur volume et du contenu en carbone organique par cellule.

1. *Skeletonema costatum*, 2. *Asterionella japonica*, 3. *Thalassiosira* sp., 4. *Chaetoceros affinis*, 5. *Ch. curvisetus*, 6. *Ch. pseudocurvisetus*, 7. *Cerataulina bergonii*, 8. *Ditylum brightwellii*, 9. *Biddulphia mobiliensis*, 10. *Chaetoceros socialis*, 11. *Coscinodiscus granii*, 12. *Coscinodiscus gigas*, 13. *Phaeodactylum tricorutum*, 14. *Chaetoceros laudarii*, 15. *Gyrodinium fissum*, 16. *Amphidinium klebsii*.

(Température - 18-20° C ; intensité de la lumière - 0,08-0,12 cal.cm⁻².min⁻¹, photopériode - 10 h., éclairage artificiel).

STRUCTURE HYDROLOGIQUE ET PRODUCTION PRIMAIRE
DANS L'ATLANTIQUE TROPICAL

par

Alain HERBLAND et Bruno VOITURIEZ

ORSTOM, Centre Océanologique de Bretagne - BP 337 - 29273 BREST CEDEX

RESUME

La distribution verticale des paramètres impliqués dans la production primaire est étudiée sur un grand nombre de stations dans l'Atlantique tropical. Une analyse statistique et une interprétation écologique sont présentées, pour mettre en évidence une Structure Tropicale Typique (STT). La STT a les propriétés suivantes : les profondeurs des gradients de nitrate (nitracline) des gradients d'oxygène (oxycline) et des maximum de chlorophylle sont statistiquement les mêmes. La position de la nitracline est corrélée à celle du gradient thermique maximum. Le maximum primaire de nitrite est localisé 10-12 mètres au-dessous du sommet de la nitracline, où les conditions d'éclairement ne sont plus satisfaisantes.

Le maximum de chlorophylle serait plus le résultat d'une production in situ que d'une sédimentation passive, plusieurs arguments sont avancés en faveur de cette hypothèse.

Les valeurs intégrées de chlorophylle et de production primaire de la couche euphotique sont inversement proportionnelles à la profondeur de la nitracline. Cette relation est utilisée pour cartographier la production primaire dans l'Atlantique tropical.

ABSTRACT

The vertical distribution of parameters involved in primary production processes was studied on a large number of stations in the Tropical Atlantic Ocean. A statistical analysis and an ecological interpretation are used to print out a Typical Tropical Structure (TTS) of the tropical oceanic ecosystem in the euphotic layer.

The TTS has the following characteristics :

The depths of the nitracline (nitrate gradient), oxycline (oxygen gradient) and chlorophyll a maximum are statistically the same. The nitracline position is correlated with the thermal maximum gradient, according to its value and depth.

The nitrite primary production is located ten to twelve meters below the top of the nitracline, in the decreasing concentrations of chlorophyll, where light conditions are limited.

The chlorophyll maximum would be the result of an in situ formation. Arguments are presented in favour of this hypothesis : 1) An inverse relationship exists between the depth of chlorophyll maximum and its value ; 2) The chlorophyll maximum is frequently beneath the thermal maximum gradient ; 3) Oxygen maximum are located near the chlorophyll maximum in productive areas ; 4) The percentage of soluble fluorescence (=fluorescence of dissolved degraded pigments) is minimum in the chlorophyll a maximum.

The integrated values of chlorophyll and primary production are negatively correlated with the depth of nitracline.

This analysis allows the rough estimation of the integrated biomass and production of the phytoplankton from any vertical profile of nitrate, nitrite, oxygen, in vivo chlorophyll and temperature. Maps of production in the tropical Atlantic from oxygen values of Equalant I and II are presented.

BIBLIOGRAPHIE

- HERBLAND A. et B. VOITURIEZ, 1977 :
Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique Tropical.
I. Distribution du nitrate et production primaire. Cah. ORSTOM, ser.
Oceanogr., 14, 47-55
- VOITURIEZ B. et A. HERBLAND, 1977 :
II Distribution du nitrate et production de nitrite. Cah. ORSTOM.,
ser. Oceanogr., 14, 57-65
- HERBLAND A., 1978 :
The soluble fluorescence in the open sea. Distribution and ecological
significance in the equatorial Atlantic Ocean. J. Exp. Mar. Biol.,
32, 275-284
- HERBLAND A. and B. VOITURIEZ, 1979 :
Hydrological structure analysis for estimating the primary produc-
tion in the tropical Atlantic Ocean. J. Mar. Res., 37, 87-102
- VOITURIEZ B. and A. HERBLAND, 1980 :
The primary production in the tropical Atlantic ocean, mapped from the
oxygen data of Equalant cruises soumis au Bull. mar. Science Miami.

Cette communication n'est pas publiée. Elle est la synthèse de publications antérieures ou à paraître mentionnées ci-dessus.

THÈME II

ZOOPLANCTON ET PRODUCTION PRIMAIRE

FOOD INTERRELATIONSHIPS AS THE BASIS OF MATTER
AND ENERGY TURNOVER IN MARINE ECOSYSTEMS

par

T.S. PETIPA

Institute of Biology of South Seas of the
Academy of Sciences USSR Sevastopol, USSR.

R E S U M E

Le problème de la circulation de la matière organique est étudié en se fondant sur les relations nutritives. Ce travail résume les recherches sur la part des relations nutritives relatives à la matière organique détritique, à sa production et à sa consommation par la nutrition des organismes. Une tentative a été faite en Mer Noire pour décrire la distribution verticale de la matière organique détritique en suspension : il est montré que le taux de production de détritits frais (algues et animaux morts, matières fécales et exuvies) est élevé. Ces détritits frais constituent une source importante de nourriture pour les animaux planctoniques. Les principaux axes de recherche fondamentale sur ce problème de renouvellement de la matière organique sont examinés.

A B S T R A C T

The problem of organic turnover has been examined on the basis of food interrelations. The paper summarizes investigations about the part of food interrelationships that concerns non-living matter, its production and its consuming in the feeding process of organisms. On the example of the Black Sea an attempt was made to characterize the distribution of non-living suspended organic matter in the water column. It is shown that the rate of production of fresh detritus (dead algae and animals, feces, moulting skins) is high. The fresh detritus is a most important source of food for planktonic animals in pelagic area. Main directions of fundamental investigations in the problem of organic turnover were considered.

The progress of modern ecology allows us to consider a sea with its habitats or separate water masses as a whole system producing and transforming an organic matter.

The turnover of organic matter and functioning of marine ecosystems is determined, first of all by food interrelationships between organisms. Therefore the analysis of trophic relationships between organisms and ecological groups in pelagic ecosystems, and also the analysis of rates of food consumption and of matter excretion in the environment are the main steps of the study of organic turnover in systems. Quantitative estimation of organic turnover is necessary for the study of ecosystem productivity.

The study of food interrelationships, accumulation and expenditure of matter by mass populations and "life forms" in marine ecosystems were earlier represented (Petipa et al., 1970, Petipa, 1978). This paper summarizes investigations only about the part of food interrelationships that concerns non-living matter, its production and its consuming in the feeding process of organisms.

On the example of the Black Sea an attempt was made to characterize the distribution of non-living suspended organic matter in the water column.

MATERIALS AND METHODS

One of the main point of my paper is the idea that there is more suspended detritus in the sea than our net and bathometer hauls bring back. These differencies are connected with bad registration of organism dying away and of some product of plankton life-activity : defecation and moulting.

In net and bathometer samples of plankton and in the sea many fresh products of plankton activity are quickly destroyed and partly dissolved. Some products can not be completely counted or weighted in the samples. That is why we applied a new method for evaluation the quantity of fresh detritus in the sea. At this method we combined direct count of living and non-living particles in the samples with the experimental observations on the rate of getting non-living particles into the water and on the rate of their destroying.

The amount of suspended products of plankton activity and of dead organisms in the sea was evaluated according to the following data and calculations. The simple formula was used :

$$D = \frac{M}{T} , \quad (I)$$

where D = daily rate of particle getting into the water ; M = amount of dead unbroken particles (with intact covers) which is in the sea by one moment observation ; T = time, number of days, during which non-living organisms (or other particles) are preserved intactive. By this formula and experimental data each of its parameters may be calculated. For example, the quantity of dead organisms in the sea by one moment observation may be determined from expression (I) :
 $M = DT. (2)$

Both these equations were used for calculation of rate of detritus particle getting into the sea as well as the amount of separate detritus groups : fecal pellets, moulting skins etc.

Daily rate of getting of the moulting skins into the water was determined from the data on development duration of age stages of copepods at corresponding temperatures (Sadzina, 1960, 1969) and the defecation rate was determined in direct observations on consumption of different food and daily excretion of feces in the periods of intensive and weak feeding.

At present time it is not yet discovered exactly with which rate all dead organisms, moulting skeletons and feces are decomposed. The observations show that feces and dead algae are preserved in more or less intact state to

24 hours at 15°-17°, dead animals are preserved during 2-4 days and moulting skins of plankton crustaceans are kept in the water not less than 4-7 days.

Determination, calculation and measurement of detritus particles as well as living organisms are made in net and bathometer samples according to standard methods of plankton investigations. Material consisted of 20 series of catches at 4 one day-and-night stations from 6 layers up to 150 meter depth. Thus, for each of 6 water layers the mean number and the mass of detritus particles and organisms were determined according of 20 catches.

Dead algae were determined according to one essential sign: their protoplasm come off cell cover (membrane) and curled. Dead animals in fixed samples differ strongly from living ones according to destroyed tissues of the body and injured covers. The weight of intact dead organisms was equalized to that of living ones. It is considered that the mass of moulting skins of copepods constitutes 5% of the total weight of living moulting animals in wet matter (Khmeleva, 1967).

In numerous experiments on the rate of nutrition excretion of feces in different age stages of main species of copepods (Acartia clausi, Calanus helgolandicus, Paracalanus parvus, Centropages ponticus, Oithona minuta in culture of different algae (Glenodinium foliaceum, Prorocentrum micans, Exuviaella cordata, Chaetoceros socialis, Skeletonema costatum and others) are evaluated not only the amount of fecal pellets but their sizes were measured and their mass was determined by the volume. Direct weighting of feces of females C. helgolandicus and A. clausi only was made using ultramicroanalytic scales ("VLU-5 mg"). The content of organic carbon in feces was found in experiments with the use of radiocarbon method.

RESULTS AND DISCUSSION

According to the received data the sizes of feces fluctuated from 0.006 (length) - 0.003 (width) mm in nauplii of small copepods (Oithona, Acartia) up to 0.8 (length) - 0.008 (width) mm in large females (Pontella, Calanus). The volume of one fecal pellet was correspondingly changed from $2.0 \cdot 10^{-7}$ up to $4.4 \cdot 10^{-3}$ mm³, dry mass - from $2.3 \cdot 10^{-7}$ up to $5.1 \cdot 10^{-3}$ mg (Fig. 1; Table I). The carbon content in one pellet occurs to be on the average $0.17 \cdot 10^{-4}$ mg that corresponds $1.6 \cdot 10^{-4}$ calories. In 1 mg of dry feces matter 0.164 mg C is contained that is equal to 1.54 cal.

Dependence of one fecal pellet volume on the size of Copepoda is described by curve proportionated cube of their length.

It was discovered that at active consuming of only plant food and at availability of every day intensive and weak feeding at 16° copepods of all age stages excrete 144 feces.day⁻¹, at consuming animal and mixed food under the same conditions they excrete about 27 fecal pellets.day⁻¹. The lowering of the temperature up to 8° causes the sharp decrease of the number of excreted pellets: at plant food - up to 18, at animal and mixed food - up to 9.

At rather large range of concentration of different algae (from 12-400 up to 3000 cells.ml⁻¹) and uniform nutrition activity at temperature 20-25° copepods of same size with the analogous manner of nutrition excrete daily on the average approximately the equal amount of feces of one and the same size, volume and mass. Largest differences are conditioned by types of nutrition. For exam-

ple, a female Acartia clausi (mainly a grabber) under the described range of concentrations on 2 species of peridinians excrete daily approximately 35 fecal pellets (Fig. 2). The volume and dry mass of one pellet fluctuates respectively about $0.9 \cdot 10^{-4} \text{ mm}^3$ and $1 \cdot 10^{-4} \text{ mg}$. A female Centropages ponticus Karavajev (mainly a filtrater) under is $0.7-1.2 \cdot 10^{-4} \text{ mm}^3$ and the mass - $0.8-1.4 \cdot 10^{-4} \text{ mg}$. In small usually carnivorous Oithona minuta the volume of fecal pellet and the number of ones at nutrition by algae are lowest (Fig. 3, 4). Gaudy (1971) also discovered that the length of fecal pellets of C. helgolandicus was not changed depending on the food species and concentration.

It is necessary, however, to notice that from the beginning of feeding with lower concentration of food objects the following dependence is distinctly appeared in Copepods : with increase of food concentration to $12-400 \text{ cells.ml}^{-1}$ the amount of excreted feces increases up to some constant quantities.

In the result of carrying out the corresponding observations in field and experimental conditions and calculations mean data on production and distribution of separate groups of relatively large detritus in the sea parallel to living plankton were received (Tables 2, 3 ; Figs. 5, 6) (Petipa et al., 1970).

The total amount of non-living organic matter in cyclonic centre waters of the Black Sea from the surface up to 150 meters consists of 12-47 % of the total mass of living and non-living investigated organics.

The most absolute amount of non-living organics was found in layers 0-12 and 12-25 meters. But the largest relative values appeared for the surface layer (0-12) and the lowest layer of oxygen zone (100-150 m) (Figs. 5, 6).

The amount of feces in the Black Sea is very large, on the average about ten of thousand fecal pellets in m^3 , in separate layers there are up to 100-200 thousand pellets, sometimes up to 1 million or up to 70 mg.m^{-3} that is equal to the amount of Copepods (Tables 2, 4). According to Sekiguchi data (1975) in the Island Sea of Japan on the average 500 thousand pellets in m^3 were discovered, the maximum amount is reached 2 million.m^{-3} .

In spite of rather large sinking rates of zooplankton fecal pellets investigated in laboratory conditions on single food source and also received for natural pellets ($0.04-0.15$ to 1.0 cm.sec^{-1} or $36-800 \text{ m.day}^{-1}$) (Smaida, 1969 ; Fowler, Small, 1972 ; Susumu, Michnel, 1978), feces float in water layers a rather long time and may be consumed by different animals of plankton.

The careful determination of chemical composition and nutritive value of fecal pellets was made by Iohannes and Satomi (1966) on the example of shrimps Palaemonetes pugio having large (more than 1 mm length and 50 μm width) fecal pellets covered by peritrophic membrane. The authors fed the shrimps on Nitschia closterium. Feces were collected and then were given to shrimps for the second time as food.

The experiments show that in dry matter of feces 20 % of organic carbon, 28 % of protein, 13 % of carbohydrate, 2,5 % of lipids, 17 % of phosphorus and 26 % of water are contained. Feces excreted for the second time from feces food are contained twice less carbon, protein and phosphorus.

A comparison of chemical composition of living diatoms (Lanskaja, Pshemina, 1961) and feces collected in the period of crustacean's feeding on algae shows, first, that the nutritive value of feces consisting of badly digested (30-50 %) food approaches to that of living algae and, second, that in the first turn from algae lipids then carbohydrate or protein are digested. The analogous

TABLE 1

Dependence of the average sizes (mm) and dry mass (mg)
of fecal pellet copepods on their age.

Age stages	<u>Acartia clausi</u>			<u>Calanus helgolandicus</u>		
	Length	Width	Mass. 10^{-5}	Length	Width	Mass. 10^{-5}
Nauplii III-VI	0.025	0.015	0.34	0.041	0.034	2.88
Copepodites I	0.030	0.020	0.73	0.106	0.033	7.00
Copepodites II	0.037	0.025	1.40	0.190	0.039	17.5
Copepodites III	0.060	0.030	3.27	0.300	0.049	43.7
Copepodites IV	0.066	0.033	4.36	0.390	0.055	71.6
Copepodites V	0.080	0.040	7.76	0.524	0.067	142.7
Females	0.140	0.043	19.6	0.560	0.070	166.5
Males	0.080	0.036	6.29	0.55	0.058	112.2

TABLE 2

Daily rate of large detritus production ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$)
in the vertical water layers of the Black Sea.

Layers, m	Dying away	Moult	Defecation
0-12	1	0.9	63.7
12-25	52	0.56	69.1
25-50	1.5	0.38	7.9
50-75	8.8	0.25	6.7
75-100	1.6	0.14	11.7
100-150	0.2	0.002	1.2

TABLE 3

The vertical distribution ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) of wet living
plankton in the Black Sea (net and bathometer samples).

Layer, m	Phytoplankton		Zooplankton		Total plankton
	Diatomea, Peridinea et al.	Noctiluca	Copepoda	Rest of plankton	
0-12	49	2388	79	71	2587
12-25	50	5103	58	162	5373
25-50	40	499	40	45	624
50-75	15	49	38	362	464
75-100	3.9	48	46	267	365
100-150	0.0	2.6	0.1	0.5	3.2

TABLE 4

The quantity of feces from different ecological groups
of copepods in Black Sea in the vertical layers
(number.m⁻³.day⁻¹)

Level	Ecological group	Layer, m					
		0-12	12-25	25-50	50-75	75-100	100-150
Herbivores	Nauplii III-VI, of all species	284400	140112	19832	18432	9288	198
	Copepodites I-III of all species	1006850	216648	19260	14058	7434	216
	Paracalanus IV-VI	339552	12258	1206	1170	1026	0
	Calanus, Pseudo- calanus, IV-V	2160	51408	2826	1890	1044	0
	Calanus, Pseudo- calanus	2592	17856	2772	4392	8370	18
Omni- vores	Acartia, Oithona IV-V ; Acartia	74817	3519	1089	2367	1296	45
Car- nivo- res	Oithona	85347	2799	1710	5463	3456	36

data were received while evaluating the rates of digestion of different organics from phytoplankton in Copepods.

What is the utilization of detritus by animals in the sea ?

The amounts of non-living and living organic matter in the daily ration of different age crustaceans in the Black Sea in vertical layers changed.

In the surface layer junior copepodites of Calanus (up to IV copepodites) consume only living plankton. There are not more than 2 % of non-living algae in this layer. In layers 12-25 and 25-50 m the role of non-living organic matter in daily ration of junior groups increases up to 50-97 % in connection with the increase of importance of non-living consumed forms in these layers (diatoms, peridinians and feces). They form about 20-80 mg.m⁻³ or 33-61 % of total mass of living and non-living objects in the sea. Older age stages of Calanus eat in all layers mainly living and dead specimens Noctiluca the amount of which in comparison with remaining amount of plankton is very large (up to 0.6-5 g.m⁻³). Mass of non-living Noctiluca on different depths equal to 12-62 % of the sum of living and dead specimens.

The analysis of content in the interior secreting part of copepod's intestines show that feces are actively eaten by crustaceans. In our materials we met almost undestroyed fecal pellets, sometimes with intact peritrophic membrane, in Acartia and Calanus.

CONCLUSION

Thus, fresh detritus (dead algae and animals, feces and so on) is no worse food than living algae. It can be eaten by copepods as intensively as living organisms only if it is abundant, that is, not less 1/3 or 1/2 of the amount of total living and non-living seston.

In the sea the mass of all detritus which may be consumed must be not less than 15-80 mg in meter cubic (14-140 cal.m⁻³).

The rate of production of fresh detritus is high and so is its nutritive value. That is why fresh detritus is a most important source of food for planktonic animals in pelagic domain.

We may distinguish the following directions of fundamental investigations and methods which are necessary for further development the problem of organic turnover and functioning of the ecosystems on the basis of food interrelationships.

1) The study of turnover, power of matter flows through food webs and also of dynamics of available amount of all types of suspended and dissolved non-living and living organic matter.

2) Investigation of total balance of matter and energy in food webs of ecosystems at the concret environment conditions with including biochemical changes.

3) Etological investigations and study of nutrition types at experimental and natural conditions for evaluating of real functions and food needs of orga-

nisms, their microdistribution and migration in the sea.

4) Study of ecosystem metabolism, that is, the metabolism between association of living organisms and non-living environment.

5) Organization of investigation on mathematic ecology and mathematic model of population and ecosystem dynamics for the aim of determination of the regulating mechanisms of matter producing and using in the systems (on the basis of the results received at the working out of the above mentioned questions).

BIBLIOGRAPHY

- FOWLER S.W., SMALL L.F. - 1972 - Sinking rates of euphausiid fecal pellets. Limnol. Oceanogr. (17), p. 293-296.
- GAUDY R. - 1974 - Feeding four species of pelagic Copepods under experimental conditions. Marine Biology, (25), p. 125-141.
- IOHANNES R.E., and SATOMI M. - 1966 - Composition and nutritive value of fecal pellets of a marine crustacean. Limnol. Oceanogr. (II), p. 191-197.
- KHMELEVA N.N. - 1967 - Transformation of energy in *Artemia salina* (L), in : Voprosy Biookeanographii. Ed. by V.A. Vodjanitskiy. Naukova Dumka ; 226. p. 135-142.
- LANSKAJA L.A., PSHENINA T.I. - 1961 - Content of protein, lipid, carbohydrates and ash in the Black Sea mass planktonic algae rearing in the culture, in Trudy Sevastopol Biolog. Stancii, (XIV), Moscow, 345. p. 292-302.
- PETIPA T.S., PAVLOVA E.V., and MIRONOV G.N. - 1970 - The food web structure ; utilization and transport of energy by trophic levels in the planktonic communities, in Marine food chains. Ed. by L.H. Steele. Edinburgh : Oliver Boyd, 552. p. 142-167.
- PETIPA T.S. - 1978 - Matter accumulation and energy expenditure in planktonic ecosystems at the different trophic levels. Marine Biology, (49), p. 285-293.
- SADZINA L.I. - 1960 - Development of the Black Sea copepods. I. Nauplii stages of *Acartia clausi* Giesbr. ; *Centropages kröyeri* Giesbr., *Oithona minuta* Kritcz., in Trudy Sevastopol Biolog. Stancii, (XIII), Moscow, 393. p. 49-67.
- SADZINA L.I. - 1969 - Idem. IV. Copepodites stages of *Acartia clausi* Giesbr., *Centropages ponticus* Karavajev, *Oithona minuta* Kritcz., in Biologia morja, (17), Naukova Dumka, 233. p. 96-143.
- SEKIGUCHI H. - 1975 - Studies on grazing behaviour of planktonic animals - I. Some considerations on the fecal pellet in the inlet waters. Bull. Faculty of Fisheries, Mie Univer., 2, p. 1-9.
- SMAIDA T.J. - 1969 - Some measurements of the sinking rate of fecal pellets. Limnol. Oceanogr. (14), p. 621-625.
- SUSUMU H., MICHNEL R. - 1978 - Marine copepod fecal pellets : production, preservation, sedimentation. J. Mar. Res. , (36), p. 45-57.

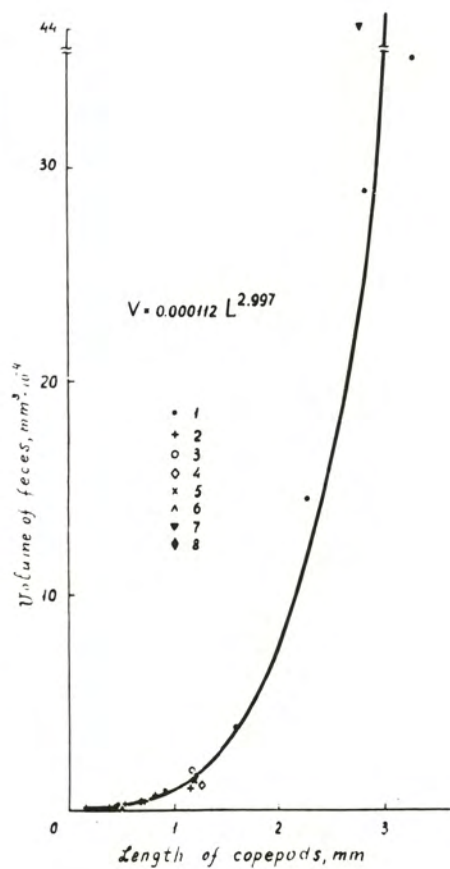


Fig. 1. Dependence of one fecal pellet volume on the size of Copepoda.

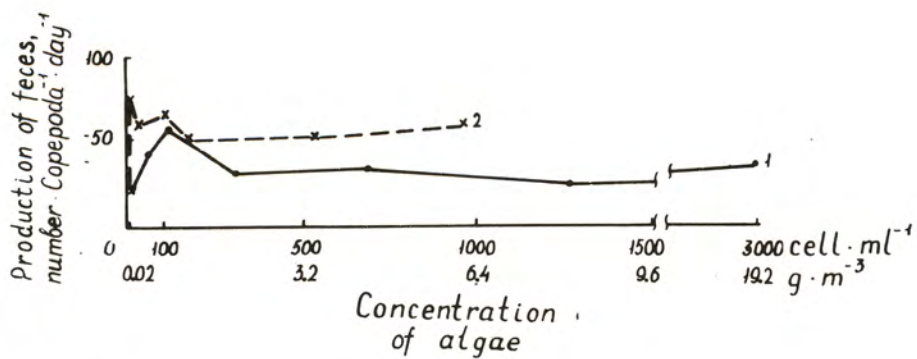


Fig. 2. The rate of producing of fecal pellets by *Acartia clausi* in the period of uniform feeding on algae of different concentration, 20° C. 1 - *Prorocentrum micans*; 2 - *Glenodinium foliaceum*.

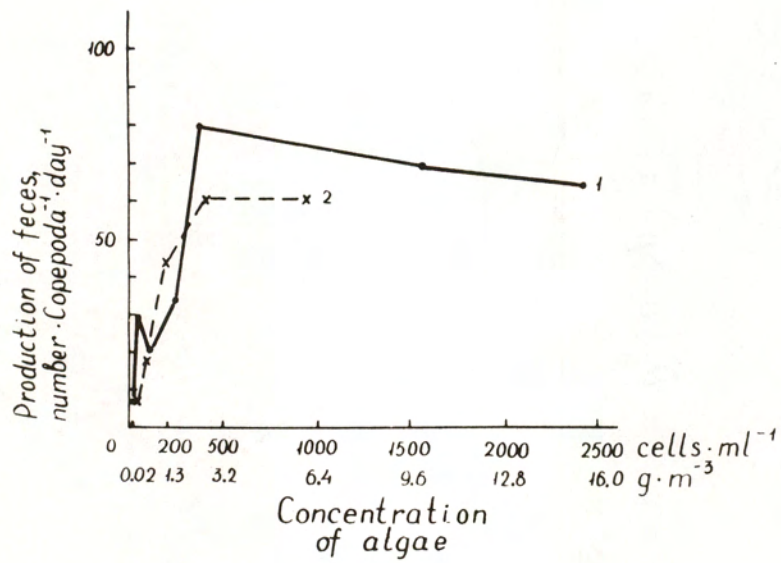


Fig. 3. The same in Centropages ponticus, 25° C.

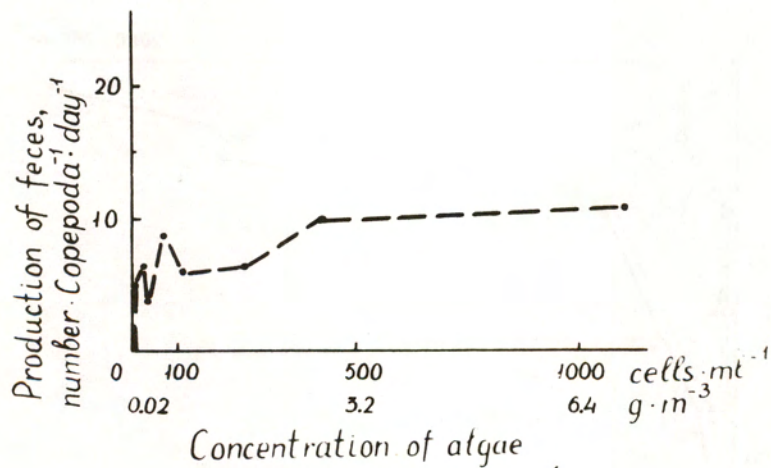


Fig. 4. The same in Oithona minuta on food peridinin Glenodinium foliaceum, 20° C.

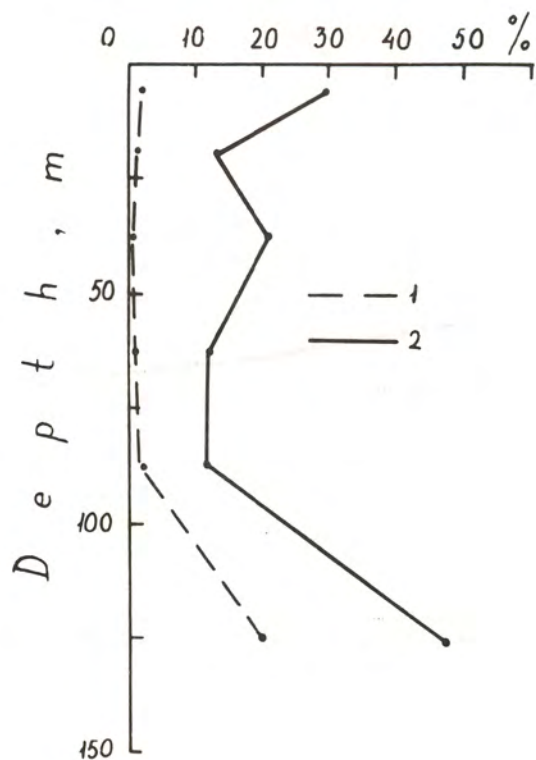


Fig. 5. The vertical distribution of suspended detritus groups in the Black Sea. 1 - fecal pellets ; 2 - dead zooplankton ; 3 - dead phytoplankton ; 4 - total quantity of detritus.

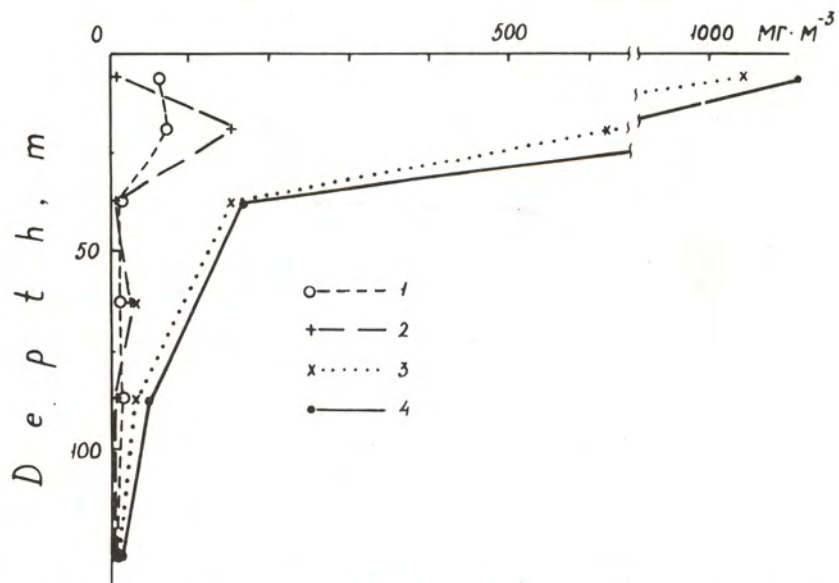


Fig. 6. The role (%) of fecal pellets and fresh detritus among the total mass of living and non-living organic matter in the Black Sea. 1 - fecal pellets ; 2 - fresh detritus.

BILAN ENERGETIQUE D'UN MYSIDACE DES EAUX MEDITERRANEENNES SUPERFICIELLES

par

R. GAUDY

Station marine d'Endoume - Rue de la Batterie des lions
13007 - Marseille

RESUME

Les rendements bruts et nets de croissance de *Leptomysis lingvura* (crustacé mysidacé) ont été calculés à quatre températures différentes (10, 14, 18 et 22°C). Ces coefficients ont été obtenus à partir de données expérimentales sur la croissance, la reproduction, le cycle de mues, la respiration et le taux d'assimilation.

La croissance dépend étroitement de la température et se trouve particulièrement ralentie à 10°C. Les stades de développement ont été déterminés et mesurés. Une relation taille-poids a été utilisée pour déterminer l'accroissement pondéral au cours du développement.

La fréquence et le poids des mues ont servi à calculer la perte en matière organique due à l'élimination des mues.

En se basant sur une relation taille des mères-nombre de jeunes par marsupium, la production de juveniles par femelle de taille définie a pu être établie. Les différentes valeurs pondérales ont été converties en mg de carbone, à partir de dosages de constitution chimique élémentaire.

Le métabolisme a été étudié pour les différentes températures. Des lignes de regression respiration-poids ont été dressées, permettant de calculer les dépenses métaboliques aux différentes étapes du développement, et l'énergie cumulée du métabolisme pour l'ensemble de la vie des individus. Les besoins métaboliques ont été convertis en équivalents carbone, en adoptant un QR de 0,8 (alimentation mixte). Une valeur élevée du taux d'assimilation (90%) a été obtenue pour la température de 18°C.

Pour la durée de vie productive totale, les valeurs de K2 augmentent avec la température, mais cet accroissement est limité entre 14 et 22°C. L'efficacité nette de croissance est maximale peu après le début du développement. La plus grande part de l'énergie acquise par la nourriture assimilée est utilisée pour les besoins métaboliques (65 à 70%). Ces différents résultats sont comparés avec les données antérieures et discutés en partant d'un point de vue écophysio- logique.

ABSTRACT

Gross growth efficiency (K1) and net growth efficiency (K2) of *Leptomysis linguura* (crustacea mysidacea) were calculated at four different temperatures (10, 14, 18 and 22°C). These values were obtained from experimental data on growth, reproduction, molts, respiration and assimilation.

Growth was temperature dependent and appeared to be particularly depressed at 10°C. Developmental stages were determined and measured. A relation between size and dry weight was used to determinate the weight increase during the growth.

The frequency and weight of molts were used to calculate the loss of organic matter due to the molt elimination.

Referring to a relation size of females - number of youngs in their marsupium, the young production by female of a definite size was established. All these values were converted in mg Carbone, from chemical elementary constitution measurements.

Metabolism was studied at different temperatures. Regression lines relating respiration to dry weight were computed, allowing the calculation of the metabolism expenditure during the different steps of the development, and the cumulative respiratory energy spent during the whole life of growing animals. Metabolic needs were converted in carbon equivalent, using a RQ of 0,8 (mixt feeding)

A high value of assimilation rate (90%) was obtained by the CONOVER's method at the temperature of 18°C.

For the total productive life, K2 values increase with temperature, but the variation is limited between 14 and 22°C. The net growth efficiency is maximum closely to the beginning of the development. The largest part of energy obtained from the assimilated food is used for metabolic needs (65 to 75%). These different results are compared with previous data and discussed from an ecophysiological point of view.

MOTS - CLES : Bilan énergétique, Mysidacés, Température.

KEY WORDS : Energetic balance, Mysids, Temperature.

INTRODUCTION

La compréhension du fonctionnement des écosystèmes implique la connaissance des flux d'énergie et de leurs transformations aux différents niveaux de la trame alimentaire. Chez les utilisateurs pélagiques secondaires ou tertiaires, l'énergie apportée par la nutrition n'est utilisée qu'en partie pour la synthèse de matière animale, une certaine fraction étant utilisée pour les besoins métaboliques, une autre, non utilisée par l'organisme, étant rejetée sous forme de fèces.

On conçoit que les rendements de production de matière vivante au cours de cette transformation soient pour l'écologiste marin d'un grand intérêt. Pour une espèce déterminée, cette connaissance suppose une analyse suffisamment précise de différents aspects de la physiologie des organismes étudiés : ration alimentaire, taux de digestion, croissance, reproduction, fréquence des mues, respiration.

Pour l'ensemble de la population d'une espèce, des données supplémentaires concernant la dynamique et la structure des populations sont nécessaires pour évaluer les rendements écologiques.

Malgré l'intérêt représenté par ce type d'études, et notamment son application dans les calculs de production secondaire et dans les essais de modélisation, relativement peu de bilans énergétiques ont été dressés chez les organismes marins, les données les plus fournies concernant surtout les copépodes des eaux superficielles. Les autres groupes de crustacés ont été peu abordés, en particulier les mysidacés pour lesquels seuls les travaux de CLUTTER et THEILACKER (1971) et de SHUSHKINA (1972) apportent des résultats concrets.

Le groupe des mysidacés a rarement été pris en compte dans les études de production biologique des eaux marines superficielles, bien que son abondance y soit parfois très forte, notamment dans certaines zones littorales, du fait de la propension de beaucoup d'espèces à vivre groupées en essaims. Bien des incertitudes planent encore sur leur comportement, leur cycle annuel, leur régime alimentaire. Pourtant, la possibilité d'élevages dans les conditions de laboratoire de plusieurs de ces espèces, et la facilité d'étude du recrutement (les oeufs se développent entièrement dans une cavité incubatrice) en font un matériel de choix pour une étude de bilan énergétique à l'échelle des individus.

Parmi les espèces fréquentes dans les eaux de surface, *Leptomysis lingua* nous a paru par son abondance et son mode de vie essentiellement pélagique la plus caractéristique. C'est une forme d'eaux très superficielles, vivant surtout en essaims denses dans les zones non polluées de Méditerranée nord-occidentale. Bien que largement répartie, sa biologie n'avait été que partiellement étudiée (MACQUART-MOULIN, 1965; MAUCLINE, 1969). Cette espèce a fait depuis quelque temps l'objet d'études expérimentales dans le cadre d'un travail d'équipe : Comportement à la lumière (phototropisme, activité), variations métaboliques (ATP, respiration, excrétion minérale), élevages sous conditions contrôlées de température. Les données utilisées dans cette note font largement appel en particulier aux résultats obtenus en collaboration avec J.P. GUERIN.

DETERMINATION DU BILAN ENERGETIQUE

Dans ce travail, l'étude des rendements de transformation énergétique n'a été abordée qu'à l'échelle de l'individu, la détermination des bilans de transfert énergétique à l'échelle des populations nécessitant encore un complément d'informations sur la structure et la dynamique des populations dans le milieu naturel. Nous avons utilisé une relation du type

$$\text{Ration assimilée} = \text{Ration ingérée} \cdot A = \text{Croissance} + \text{Mues} + \text{Juveniles} + \text{Resp.} \quad (1)$$

Les bilans de production sont exprimés par K2 (rendement net de croissance) = Production animale / Ration assimilée et par K1 (rendement brut de croissance) = Production animale / Ration ingérée. En se référant à l'équation (1), on a $K2 = \text{Croissance} + \text{juvéniles} / \text{Croissance} + \text{Mues} + \text{Juveniles} + \text{Respiration}$ (2)

$$\text{et } K1 = A \cdot K2 \quad (3)$$

où A représente le taux d'assimilation.

Les différents termes de ces équations sont ici exprimés en Carbone ou en équivalent Carbone. Chez les invertébrés, il existe une liaison étroite entre le contenu en carbone et la valeur calorifique. D'après SALONEN et al. (1976), cette relation s'établit à 46 KJ g⁻¹ carbone. En tenant compte d'un taux moyen de 42% de carbone chez *Leptomysis*, l'énergie exprimée en calories est de 4,61 Cal /mg PS.

D'après les valeurs caloriques établies par MOROVITZ (1968) pour les protides (5,5 cal/mg), les lipides (9,3 cal/mg) et les carbohydrates (4,1 cal/mg), et les analyses chimiques de RAYMONT et LINFORD (1966) chez *Leptomysis lingvura*, la valeur calorique obtenue indirectement chez cette espèce serait de 4,96 Cal/mg.

Ces valeurs sont donc assez proches et sont à mettre en regard avec d'autres données concernant les mysidacés : 4,60 Cal/mg chez *Metamysidopsis elongata* (CLUTTER et THEILACKER, 1971), entre 4 et 5 Cal/mg chez *Neomysis mirabilis*, selon SHUSHKINA (1972).

CROISSANCE

La croissance a été étudiée aux températures de 10, 14, 18 et 22°C, cette gamme correspondant aux températures susceptibles d'être rencontrées au cours de l'année par l'espèce dans son biotope naturel.. Des lots de juveniles venant juste d'être libérés du marsupium des mères ont été élevés, et observés à intervalles réguliers pour déterminer l'allongement linéaire et la fréquence des mues. La nourriture adoptée après des premiers essais négatifs à partir de chlorelles, consistait en aliments composés d'aquariophilie. Cependant, une nourriture exclusivement végétale peut convenir, à condition que la taille des cellules soit appropriée, comme l'ont démontré des essais récents avec *Amphidinium*.

La croissance en taille des jeunes a pu être suivie pendant les différents stades successifs d'intermue. Très homogène pour une température donnée, la vitesse de croissance est directement liée à la température d'élevage, les taux obtenus aux quatre températures étant respectivement 0,034, 0,079, 0,104 et 0,175 mm/j. Les données concernant le développement des stades préadultes et adultes ont été dans certains cas complétées en élevant temporairement des stades provenant d'une réserve à la même température, pendant deux ou trois mues consécutives. Pour la température de 10°C, à laquelle le développement est considérablement ralenti, nous avons extrapolé les résultats à partir des données acquises en début de développement, et des caractéristiques de la suite du développement observées aux autres températures.

L'accroissement pondéral au cours du développement a été déduit d'une abaque taille - poids établie par pesées d'individus deshydratés en étuve, sur une micro-balance au 1/1000 de mg. Cette relation est linéaire en coordonnées log-log

$$\log P = 3,08 \log L - 2,48 \quad (r = 0,92) \quad N=85 \quad (4)$$

Le contenu en carbone par rapport au poids sec varie légèrement selon la saison, dans les deux sexes. Nous avons adopté un taux moyen de 42% pour les femelles aux différents âges. Les mâles présentent un taux plus réduit de 38%.

Ces données, fournies par des analyses de constitution chimique élémentaire (auto-analyseur Perkin-Elmer) ont été étendues aux mues pour lesquelles nous ne possédions pas d'information particulière.

La teneur en azote (11% en moyenne) permet d'attribuer une constitution protidique de 68,7%, en utilisant un facteur de conversion de 6,25. Ce taux est en accord avec la valeur de 70,1% calculée chez la même espèce par RAYMONT et LINFORD (19).

MUES

Le contenu en matière organique des mues a été établi en pesant des exuvies d'individus isolés ayant mué au cours d'expériences de respiration. Une moyenne de 9% du poids sec des individus ayant mué a pu ainsi être établie.

Ce taux est plus réduit que celui avancé par CLUTTER et THEILACKER (1971) : 13%, mais demeure comparable à la valeur de 10% calculée par LASKER (1966) chez une espèce d'euphausiacé.

Les données d'élevage relatives à la fréquence des mues et à la taille des individus muant pour les différentes températures ont été utilisées pour calculer la quantité totale de matière organique éliminée sous forme de mues au cours de la croissance des individus.

PRODUCTION DE JUVENILES

A partir du dixième stade, les femelles sont susceptibles d'être fécondées, l'accouplement succédant immédiatement à la mue adulte. Très peu de temps après la libération des jeunes, une nouvelle mue se produit chez la femelle, si bien que la durée d'intermue peut être assimilée au temps de développement de l'oeuf et des larves dans le marsupium. Dans les conditions naturelles, la mortalité au cours du développement larvaire semble très réduite : des comptages du nombre d'embryons contenus par marsupium au cours de trois étapes successives de leur développement (stade "oeuf", stade larves sans yeux, stade larves à yeux pigmentés) n'ont pas montré de mortalité notable au cours de la maturation des embryons (10, 10,4 et 9,6 larves par marsupium, respectivement).

Le nombre de jeunes produits par une femelle de dimension donnée dans des conditions données de température a été déduit de comptages de jeunes libérés par des femelles isolées au cours d'expériences de respiration. Il apparaît une relation directe entre ce nombre et la taille des mères, fait déjà noté antérieurement par CLUTTER et THEILACKER (1971) et MAUCLINE (1973) (fig. 1)

$$N \text{ juv.} = 4,69 L \text{ (mm)} - 18,04 \quad (r = 0,78) \quad N = 24 \quad (5)$$

Compte tenu du poids d'un juvénile (moyenne sur 20 mesures : 0,0196 mg) il est alors possible d'établir la production pondérale par ponte pour une femelle de taille donnée.

D'après des observations biométriques sur des populations naturelles de femelles, le nombre de mues adultes semble s'étagérer entre 2 et 4. Les élevages n'ayant pas permis de dépasser la première mue adulte chez cette espèce, et faute de données plus précises, nous avons arbitrairement limité à deux pontes successives l'activité de reproduction de l'espèce dans le calcul du bilan énergétique.

RESPIRATION

Le métabolisme respiratoire a été mesuré entre 10 et 22°C au cours d'expériences répétées régulièrement sur une période d'environ deux ans. La consommation d'oxygène était calculée sur un temps d'incubation de 18 à 24 h afin de limiter le biais introduit par le stress des premières heures. Une eau de mer filtrée sur Millipore HA (0,45 microns) et additionnée d'un mélange pénicilline-streptomycine a été utilisée pour minimiser l'action bactérienne et permettre des dosages d'excrétion en ammoniac et phosphates sur le même matériel. Les teneurs en oxygène des flacons témoins et expérimentaux ont été mesurées à l'aide d'un oxymètre à électrode de Clark .

Malgré quelques variations saisonnières, il est possible de ramener l'ensemble des courbes métabolisme-température obtenues à une courbe moyenne (fig. 2) : l'intensité respiratoire croît jusqu'à 20°C, puis tend vers un plateau entre 20 et 22°C. Par rapport à une deuxième espèce de mysidacés (*Hemimysis speluncola*) étudiée au laboratoire dans les mêmes conditions, le métabolisme de *Leptomysis lingvura* se signale par un Q_{10} plus bas et l'absence d'une dépression de respiration au delà de 20°C, qu'on peut considérer chez la deuxième espèce comme un caractère de mauvaise adaptation

La consommation d'oxygène par individu croît avec leur poids sec selon une relation linéaire en coordonnées log - log, les coefficients de pente demeurant très proches de celui indiqué par la loi de surface (2/3 ou 0,66, la respiration étant proportionnelle à la surface et le poids au volume).

Les équations des lignes de regression correspondant aux quatre températures d'élevage sont :

$$10^{\circ}\text{C} : \log R = 0,66 \log P + 0,25 \quad r = 0,40 \quad N = 82 \quad (6)$$

$$14^{\circ}\text{C} : \log R = 0,56 \log P + 0,37 \quad r = 0,47 \quad N = 98 \quad (7)$$

$$18^{\circ}\text{C} : \log R = 0,56 \log P + 0,53 \quad r = 0,78 \quad N = 120 \quad (8)$$

$$22^{\circ}\text{C} : \log R = 0,58 \log P + 0,42 \quad r = 0,42 \quad N = 94 \quad (9)$$

Pour évaluer les dépenses métaboliques, les taux respiratoires ont été convertis en équivalents-carbone, en adoptant un QR de 0,8. Cette valeur correspond à une alimentation mixte glucides-protides, du type de celle proposée dans les élevages. Le taux de conversion ml O₂- mg C est ainsi de 0,43. Pour une température donnée, l'énergie représentée par le métabolisme dépensée au cours de la vie de l'animal est calculée en tenant compte du poids atteint aux différentes étapes de la croissance et de la relation respiration-poids établie pour cette température. Une courbe d'intensité respiratoire en fonction de l'âge peut être ainsi dressée. L'énergie cumulée du métabolisme correspond à l'intégrale de cette courbe et est calculée par planimétrie. Dans ces calculs, la respiration des juvéniles contenus dans le marsupium a été négligée, les expériences montrant que des différences significatives du taux respiratoire des mères n'apparaissent qu'au moment de leur libération, période d'activité accrue.

TAUX D'ASSIMILATION

Nous avons utilisé la méthode de CONOVER (1966), basée sur les rapports respectifs poids sec sans cendre / poids sec dans les aliments et dans les fèces, cette méthode ayant l'avantage de ne pas nécessiter une récupération complète du matériel fécal. Les calcinations de matière organique ont été effectuées dans un four à moufle à 500 °C. Avec la nourriture composée utilisée dans les élevages, une valeur de 0,894 a été obtenue. Elle se situe à un niveau analogue à beaucoup de valeurs de la littérature concernant en particulier les Euphausiacés (LASKER, 1966) et les Mysidacés (CLUTTER et THEILACKER, 1971). Cette détermination n'a pour l'instant été faite qu'à la température de 18°C, mais il est peu probable, d'après CONOVER (1966) que la température joue un rôle sur les taux de digestion.

RESULTATS ET DISCUSSION

A partir de leur libération, la croissance des jeunes est caractérisée par une première phase à taux d'allongement constant et au cours de laquelle les variations individuelles sont très faibles. A partir du huitième stade, on observe un ralentissement de la vitesse de croissance, qui s'accuse à la maturité. (fig. 3)

L'accroissement pondéral, calculé d'après la relation taille - poids, est géométrique au cours de la phase initiale, puis tend à devenir linéaire par la suite, pendant la période de maturité sexuelle au cours de laquelle le ralentissement de croissance des femelles est contrebalancé par la production de juvéniles. En s'appuyant sur les observations d'élevage, le gain en poids de cette production a été étalé sur toute la durée d'intermue des femelles matures. Par contre les pertes pondérales dues aux mues n'ont pas été représentées sur les figures pour des raisons de clarté.

On constate que la température a une action marquée sur l'accélération de l'ensemble du cycle biologique, et corrélativement, sur les taux d'accroissement pondéral, malgré la légère diminution de taille à stade égal observée aux températures élevées. En effet, les tailles sont liées au temps de dévelop-

aux températures élevées. En effet, les tailles sont liées au temps de développement, une croissance lente permettant l'acquisition d'une taille plus élevée.

Ainsi, dans la nature, la dépendance du métabolisme de croissance vis-à-vis des températures saisonnières se traduit chez *Leptomysis lingvura* par des variations importantes de taille au cours du cycle annuel (5,5 mm en octobre; 7 mm en février : valeurs moyennes du premier stade fécond chez les femelles).

Les valeurs de K2 obtenues pour l'ensemble de la vie des femelles croissent en fonction de la température : 0,22; 0,26; 0,27; 0,28, aux températures de 10, 14, 18 et 22°C, respectivement. On constate cependant que cet accroissement est réduit, particulièrement entre 14 et 22°C. L'augmentation des dépenses métaboliques journalières aux hautes températures est en effet compensée en partie par le raccourcissement du cycle biologique, si bien que le métabolisme cumulé varie peu. L'homéostasie du budget énergétique qui apparaît entre 14 et 22°C est à mettre en regard avec le mode de vie superficiel de *Leptomysis lingvura*, qui se trouve ainsi exposée à des fluctuations de température peu amorties.

Un résultat analogue avait été obtenu avec *Tisbe holothuriae*, copépode harpacticoïde thermophile des milieux littoraux (GAUDY et GUERIN, 1978), les K2 obtenus aux températures de 14, 19 et 24°C (0,23; 0,40 et 0,39 respectivement) reflétant une mauvaise adaptation à la température la plus basse, alors que le budget n'est pas modifié dans la gamme des températures plus élevées.

Ainsi, il apparaît que la détermination des rendements de croissance pour différentes conditions thermiques peut permettre d'avancer des conclusions de nature écophysiological probablement plus précises que celle apportées par l'étude du seul métabolisme respiratoire : elles sont en effet basées sur l'ensemble des processus physiologiques régissant la vie des individus aux différentes étapes de son cycle vital. On trouve encore peu de données dans la littérature concernant le rôle de la température sur la balance énergétique. Un effet direct sur les rendements de croissance a été observé par MULLIN et BROOKS (1970) chez le copépode *Rhincalanus*. Au contraire, REEVES (1970) fait état du résultat inverse chez le chaetognathe *Sagitta*.

Les variations de K1 et K2 en fonction de l'âge des individus (fig. 4) montrent un maximum peu après le début du développement. Les rendements énergétiques diminuent par la suite et atteignent une certaine constance à l'apparition des stades préadultes et adultes. L'existence d'un maximum analogue en début de développement avait également été relevée par SHUSHKINA (1972) chez *Neomysis mirabilis* et chez d'autres crustacés, copépodes en particulier, tels que *Calanus helgolandicus*, *Acartia clausi*, *Temora* spp. (PETIPA, 1967; PAFFENHOFER, 1976; HARRIS et PAFFENHOFER, 1976; RAZOULS et APOSTOLOPOULOU, 1977)

En valeur absolue, les taux obtenus chez *Leptomysis lingvura* sont assez comparables à ceux relevés chez d'autres groupes de crustacés (Tableau I). Ils demeurent assez élevés pendant la période de reproduction, alors que chez la plupart des copépodes, crustacés dont le nombre de mues est fixe, on assiste à une réduction de ces valeurs, la seule production adulte étant celle des oeufs.

Parmi les éléments constitutifs du budget énergétique, le métabolisme est celui qui demande la plus grande part d'énergie (Tableau II) : 65 à 75% de l'énergie est ainsi consommée selon la température. La croissance et la production de jeunes n'exigent que 17 à 20% et 5 à 8% de l'énergie acquise. Quant aux mues, elles ne représentent que 3 à 6% d'énergie. Cette répartition est en accord avec les valeurs relevées dans la littérature (Tableau II). Le rôle du facteur thermique semble jouer sur cette répartition, l'importance du métabolisme étant d'autant plus grande que le développement est long (température basse, alors que la production de jeunes paraît directement liée à l'accroissement de température.

CONCLUSIONS; PERSPECTIVES

Cette étude montre qu'une expérimentation assez simple peut apporter les éléments nécessaires à une meilleure compréhension des processus intervenant au cours de la production organique secondaire ou tertiaire chez des organismes souvent négligés dans les bilans synthétiques de production pélagique. Une multiplication de ce type de recherches devrait permettre de donner un aperçu de la balance énergétique sous conditions contrôlées des principaux métazoaires de l'écosystème des milieux marins superficiels. Ces résultats pourraient aussi être exploités avec une optique écophysiological, les facteurs envisagés étant soit des facteurs naturels (température, salinité, qualité de la nourriture, soit des facteurs résultant de la pollution.

Chez *Leptomysis lingvura*, les recherches entreprises devront être complétées pour plusieurs aspects, en particulier, ceux relatifs à la durée de la période de reproduction, à la longévité maximale, aux variations éventuelles du taux d'assimilation en fonction de la température et de la nature ou de la quantité de nourriture. L'étude du facteur alimentaire serait d'ailleurs utile pour préciser la place occupée par les mysidacés des eaux de surface dans le réseau trophique de la Province néritique. Enfin, un bilan à l'échelle des populations, appuyé sur une étude de la dynamique et de la structure des populations (sex-ratio, taux de mortalité) devrait permettre de calculer les rendements écologiques de production, soit en ne considérant que le niveau trophique supérieur (utilisation par les prédateurs), soit en considérant l'ensemble de la trame alimentaire, avec notamment l'utilisation des fèces et des mues par les détritivores ou les bactéries.

BIBLIOGRAPHIE

- BUTLER E.I., CORNER E.D.S. et S.M. MARSHALL - 1969- On the nutrition and the metabolism of zooplankton- VI. Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus. J. mar. biol. Ass. U.K., 49 : 977-1001.
- CLUTTER R.I. et G.H. THEILACKER - 1971- Ecological efficiency of a pelagic mysid shrimp; estimates from growth, energy budget and mortality studies. Fish. bull. Fish Wildl. Serv. U.S., 69 : 92-105.
- CONOVER R.J. -1966- Assimilation of organic matter by zooplankton. Limnol. Oceanogr. 11 : 338-345.
- CORNER E.D.S., COWEY C.B. et S.M. MARSHALL -1967- On the nutrition and metabolism of zooplankton - V. Feeding efficiency of *Calanus finmarchicus*. J. mar. biol. Ass. U.K., 47 : 259-270.
- CORNER E.D.S., HEAD R.N., KILVINGTON C.C. et L. PENNYCNICK -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 : 345-358.
- GAUDY R. -1974- Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. Mar. Biol., 25 : 125-141.
- GAUDY R. et J.P. GUERIN -1978- Etude expérimentale de la respiration, de la croissance et de la fécondité de *Tisbe holothuriae* élevé à des températures différentes, pp. 31-38 in Physiology and behaviour of marine organisms, Edit. Mc Lusky et A.J. Berry, Pergamon Press, Oxford, New-York.

- HARRIS R.P. -1973- Feeding, growth, reproduction and nitrogen utilization by the harpacticoid copepod *Tigriopus brevicornis*. J. mar. biol. Ass. U.K., 53 : 785-800.
- HARRIS R.P. et G.A. PAFFENHOFER -1976- The effect of food concentration on cumulative ingestion and growth efficiency of two small marine planktonic copepods. J. mar. biol. Ass. U.K., 56 : 875-888.
- LASKER R. -1966- Feeding, growth, respiration and carbon utilization of a Euphausiid crustacean. J. Fish. Res. Bd. Canada, 23 : 1291-1317.
- LASKER R. et J.B.J. WELLS -1970- Growth, reproduction, respiration and carbon utilization of the sand-dwelling harpacticoid copepod *Asellopsis intermedia*. J. mar. biol. Ass. U.K., 50 : 147-160
- MACQUART-MOULIN C. -1965- Les mysidacés benthoplanctoniques du Golfe de Marseille. Rec. Trav. Stat. mar. Endoume, 38 (54) : 129-253.
- MAUCLINE J. -1969- The biology of *Leptomysis gracilis* and *L. lingvura* (Crustacea, Mysidacea). J. mar. biol. Ass. U.K., 49 : 379-389.
- MAUCLINE J. -1973- The broods of british mysidacea (Crustacea). J. mar. biol. Ass. U.K., 53 : 801-817.
- MOROVITZ H.J. -1968- Energy flow in biology. Academic Press, New-York, 179 pp.
- MULLIN M.M. et E.R. BROOKS - Growth and metabolism of two planktonic marine copepods, as influenced by temperature and type of food, pp.74-95 in Marine Food Chains, Ed. J.E. Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh.
- PAFFENHOFER G.A. - 1976- Feeding, growth and food conversion of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. Limnol. Oceanogr., 21 : 39-50.
- PETIPA T.S. -1967- On the efficiency of utilization of energy in pelagic ecosystems of the Black Sea, pp. 44-64 in Sbornik, Struktura i Dinamica vodnykh sool-schestv i populatsii (Biologiya Morya), Acad. Sci. Ukraine, Naukova Dumka, Kiev.
- RAYMONT J.E.G. et E. LINFORD -1966- A note on the biochemical composition of some mediterranean zooplankton. Int. Rev. ges. Hydrobiol., 51 : 485-488.
- RAZOULS S. et M. APOSTOLOPOULOU -1977- Bilan énergétique de deux populations de copépodes pélagiques *Temora stylifera* et *Centropages typicus* en relation avec la présence d'une thermocline. Vie et Milieu, 27 (B) : 12-25.
- REEVE M.R. -1970- The biology of chaetognatha I. Quantitative aspects of growth and egg production in *Sagitta hispida*, pp. 168-189 in Marine Food Chains, Ed. J.E. Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh.
- SALONEN K., SARVALA J., HAKALA I et M.L. VILJANEN -1976- The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. Limnol. Oceanogr., 21 : 724-730.
- SHUSHKINA E.A. -1972- Intensity of production and utilization of assimilated food for growth of mysids from the Sea of Japan. Oceanology, 19 : 275-285.

TABLEAU I

Valeurs du rendement brut de croissance (K_1) chez différents crustacés marins.

espèce	période de vie considérée		
	Croissance	Reproduction	Vie totale
COPEPODES CALANOIDES			
<i>Calanus helgolandicus</i>			
Petipa (1967)	0,05-0,50	0,02	
Butler et al. (1969)		0,19-0,34	
Mullin et Brooks (1970)			0,35
Paffenhöfer (1976)	0,17-0,33		
Gaudy (1974)		0-0,12	
Corner (1976)	0,53		
<i>Calanus finmarchicus</i>			
Corner et al. (1967)		0,34	
<i>Rhincalanus nasutus</i>			
Mullin et Brooks (1970)			0,30-0,45
<i>Acartia clausi</i>			
Petipa (1967)	0,10-0,23	0,02	
<i>Pseudocalanus elongatus</i>			
Harris et Paffenhöfer (1976)	0,13-0,17	0,06	
<i>Temora longicornis</i>			
Harris et Paffenhöfer (1976)	0,17-0,27	0,14	
<i>Temora stylifera</i>			
Gaudy (1974)		0-0,05	
Razouls et Apostolopoulou (1977)	0,16	0,08	
<i>Centropages typicus</i>			
Gaudy (1974)		0-0,04	
Razouls et Apostolopoulou (1977)	0,18	0,08	
COPEPODES HARPACTICOIDES			
<i>Tigriopus sp.</i>			
Harris (1973)	0,13	0,22	
<i>Tisbe holothuriae</i>			
Gaudy et Guerin (1978)	0,37-0,47	0,09-0,23	0,17-0,29
EUPHAUSIACES			
<i>Euphausia pacifica</i>			
Lasker (1966)			0,10
MYSIDACES			
<i>Neomysis mirabilis</i>			
Shushkina (1972)	0,43-0,57		
<i>Metamysidopsis elongata</i>			
Clutter et Theilacker (1971)			0,23-0,34
<i>Leptomysis lingvura</i> (présent travail)	0,24-0,35	0,14-0,24	0,20-0,26

TABLEAU II

Utilisation de l'énergie assimilée chez différents crustacés marins (%)

espèce	°C	Métabolisme	Croissance	Reproduction	Mues
<i>Calanus finmarchicus</i> (1)	10	62	25	12	9
<i>Asellopsis intermedia</i> (2)	6-20	82	5	11	2
<i>Tigriopus brevicornis</i> (3)	15	73	4	23	0,4
<i>Tisbe holothuriae</i> (4)	14	76	12	9	1
	19	58	22	18	1
	24	59	17	23	1
<i>Euphausia pacifica</i> (5)	10	72	10	1	17
<i>Metamysidopsis elongata</i> (6)	18	55	19	19	7
<i>Leptomysis lingvura</i> (7)	10	75	17	5	3
	14	69	20	6	5
	18	68	21	6	5
	22	65	21	8	6

(Résultats arrondis d'après les données de Corner et al. (1967)(1), Laker et al. (1970) (2), Harris (1973) (3), Gaudy et Guerin (1978) (4), Lasker (1966) (5), Clutter et Theilacker (1971) (6) et du présent travail (7).

Nbre larves

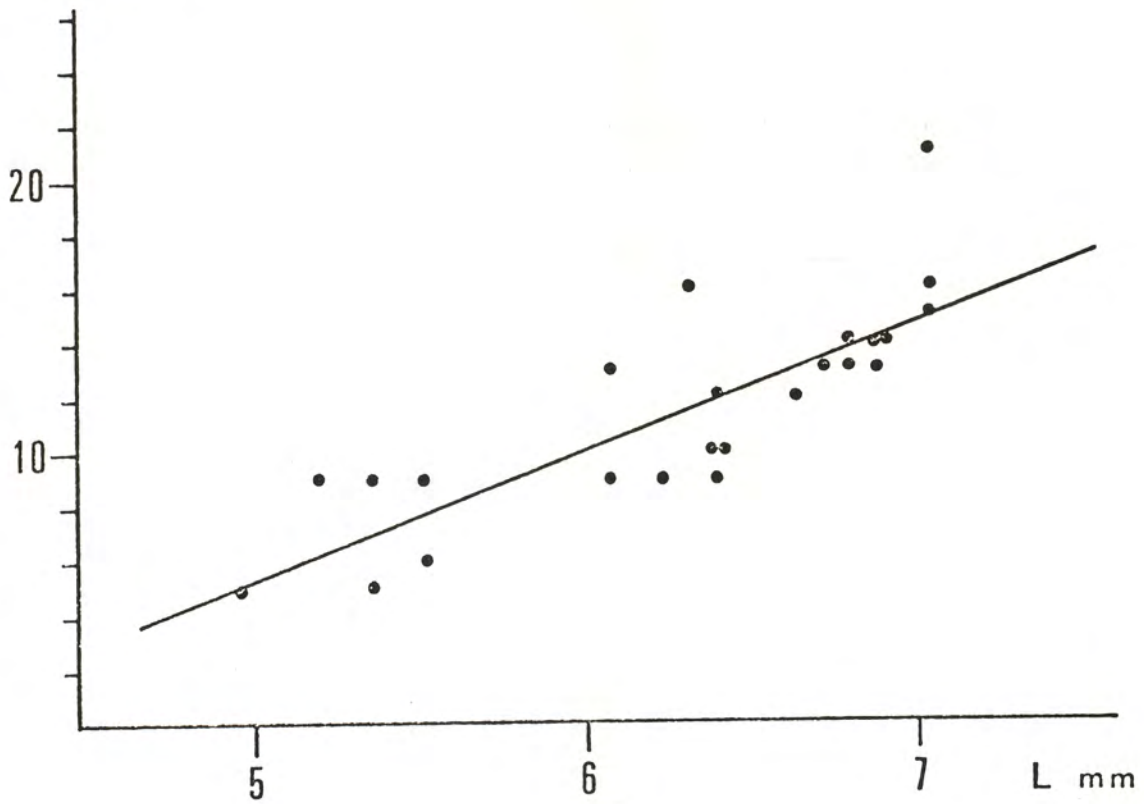


Fig. 1. Relation entre le nombre de larves par marsupium et la taille des femelle

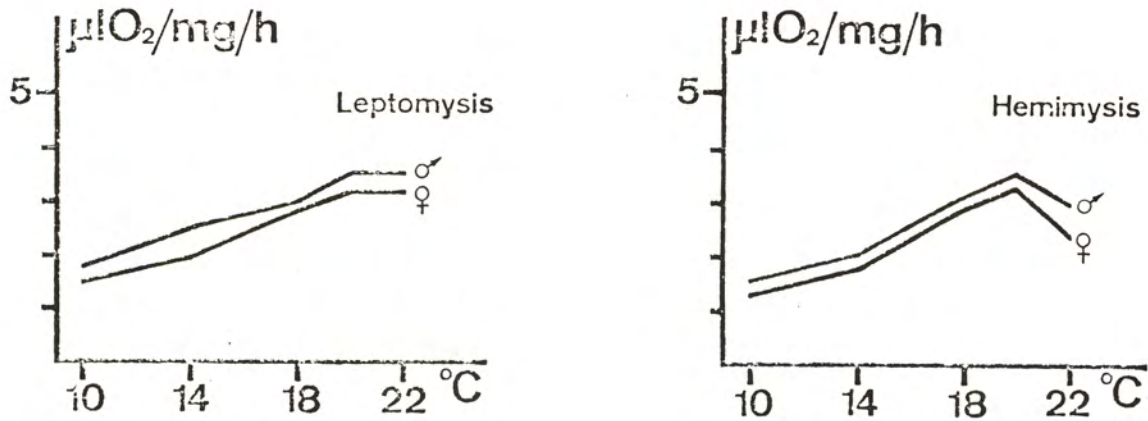


Fig. 2. Courbes respiration-température chez *Leptomysis lingvura* et *Hemimysis speluncola*

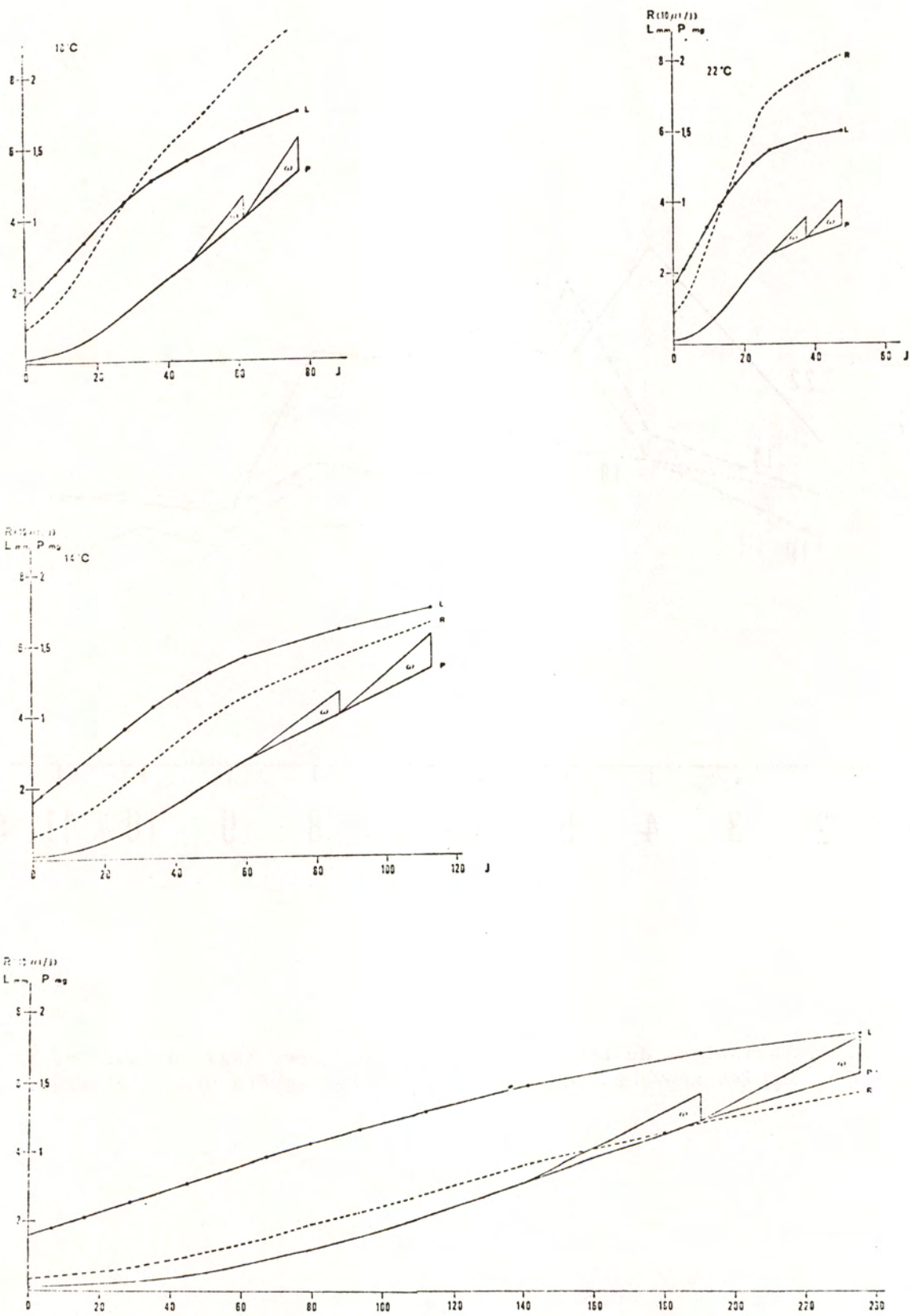


Fig. 3. Croissance linéaire (L), pondérale (P) et respiration journalière (R) en fonction de la durée du développement (j) aux quatre températures d'élevage chez la femelle. Les périodes de mue sont indiquées par des points sur la courbe de L. La production pondérale de juveniles (ω) est reportée sur la courbe de P.

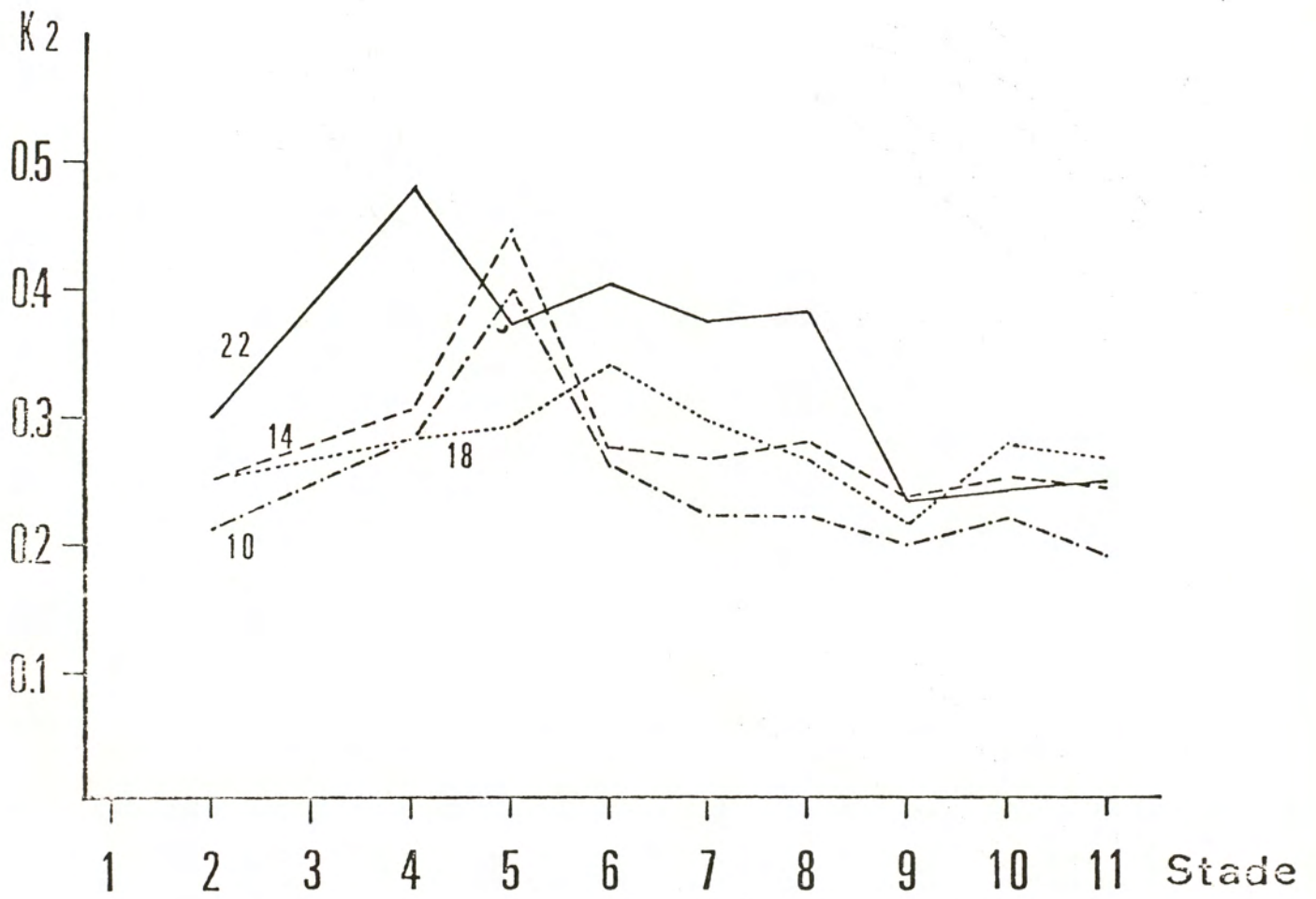


Fig. 4. Variations du rendement net de croissance (K2) au cours de la croissance des individus, aux quatre températures d'élevage.

THE SECONDARY MESOPLANKTON PRODUCTION
OF THE ANTARCTIC

par

N.M. VORONINA^{*}, V.V. MENSHTUKIN^{**}, V.B. TSEITLIN^{*}

^{*} P.P. Shirchov Institute of Oceanology Academy
of Sciences USSR, Moscow.

^{**} Institute of evolutionary Physiology and Biochemistry
Academy of Sciences USSR, Leningrad.

R E S U M E

Le cycle annuel des populations antarctiques de copepodes herbivores Calanoides acutus, Calanus propinquus and Rhincalanus gigas et le modèle mathématique sur leur distribution spatiale et temporelle et leur âge sont brièvement décrits. Ce modèle permet d'estimer les caractéristiques de la production de ces populations sous les différentes latitudes de l'Antarctique.

La production annuelle nette de C. Acutus montre des valeurs de 22,3, 18,3 et 13,8 g/m² (poids humide) respectivement dans les zones nord, intermédiaire et sud. La production moyenne au niveau de l'équateur s'élève à 18,6 g/m²/an. Le taux de production spécifique de cette espèce pendant l'été atteint des maximums de 6,8 à 8,2 %.

La production annuelle nette des populations de C. propinquus est de 8,7 g/m², et de la première génération de R. gigas, d'après des premières estimations, de 31 g/m².

La production totale du second niveau trophique du mésoplancton antarctique est estimée à approximativement 70 g poids humide/m². On suppose que la production primaire annuelle de l'Antarctique ne devrait pas être moins de 70 g C/m² en fonction de la production secondaire existante.

A B S T R A C T

The annual cycles of massive antarctic herbivorous copepods populations Calanoides acutus, Calanus propinquus and Rhincalanus gigas and the mathematical model reflecting their space and time distributions and age structure are shortly described. The model was used for estimating the production characteristics of this populations in different latitudinal zones of the Antarctic.

It was found that the net annual production of C. acutus yields the values 22,3, 18,3 and 13,8 g/m² (wet weight) in the northern, intermediate and southern zones respectively. The mean net production for the entire equatory amounts to 18,6 g/m² per year. The specific production rate of this species during the summer maxima equals 6,8-8,2 %.

The net annual production of C. propinquus population is 8,7 g/m², and of the first generation of R. gigas, according to preliminary calculations amounts to 31 g/m².

The total production of the second trophic level of the Antarctic mesoplankton is estimated approximately at 70 g wet weight/m². It is supposed that the annual primary production of Antarctic must be no less than 70 g C/m² in order to support the existing secondary production.

INTRODUCTION

The pelagic community of Antarctic waters plays a substantial part in the production of the World Ocean, and in recent years there has been a growing interest in this equatory. Nevertheless little research has been directed towards its production. This is accounted for primarily by the remoteness of these regions and absence of stationary observation points. The latter condition is essential, as the biological processes in the Antarctic are of a strictly seasonal nature and characterized by strongly marked local differences in the value of the maxima and the time of its development.

Most thoroughly studied in the pelagial of the Antarctic are mesoplankton* organisms, the bulk of which consists of copepoda (73 %). Chaetognaths (10 %) and euphausiids (8 %) rank second (Voronina and Naumov, 1968). Dominant among the Antarctic copepods are three species of filter-feeders: Calanoides acutus, Calanus propinquus and Rhincalanus gigas. Knowing their life cycles it became possible to build a mathematical model of the age structure of their populations and their distribution in space and in time (Voronina et al., 1979). In the present paper a description is given of the use of this model for estimation the secondary production of Antarctic mesoplankton.

The life cycles of Antarctic copepods

Our concept of the life cycles of massive antarctic plankton species is derived mainly from the results of cruise surveys of English and Soviet expeditions (Mackintosh, 1937 ; Andrews, 1966 ; Voronina, 1966, 1976, 1977 ; Voronina et al., 1978).

All the three species perform seasonal migrations from the surface to depths of 1500 m and more. They winter in the Deep water in a widely scattered condition. C. acutus and C. propinquus during this period are in the copepodite stages IV-VI, usually with a predominance of stage V. The first to ascend in the euphotic layer is C. acutus which spring are indiscriminate filter-feeders (Voronina and Sukhanova, 1975). Intensive feeding, transition to adult state and breeding start directly after the quantity of phytoplankton reaches a certain threshold concentration. Intensive development of phytoplankton follows the establishment of the summer pycnocline which depends on summer warming of the water and melting of ice. The maximum of algae is earliest in the north (Hart, 1942) and increasingly tardy the farther south. The same phenomenon is observed in

* Under this term are understood all pelagic animals taken with nets of gauze N 38 (mesh size 160 microns).

each phase of the life cycle of phytophages. There is a two month interval between their beginning in the region of convergence and near the continent.

The main mass of the new generation inhabits the narrow surface layer. With growth the population begins to disperse as the older individuals shift to greater depths, down to the layer of wintering. Sinking beyond the limits of the copepodite stage IV. The numerical abundance of the population reaches its maximum during the period of the dominance of copepodite stage I. Later the number of individuals is gradually reduced by natural mortality and predation to a minimum during the brief prespawning period.

The life cycle of C. propinquus is rather similar to that of C. acutus, but with certain shiftings in time : somewhat later ascent to the surface, breeding period and autumn migration (Voronina, 1966).

The spring-summer development of R. gigas is identical to that described above over the greater part of the equatory, but all its phases lag about a month behind those of C. acutus. Its population sinks in autumn to somewhat lesser depths but at the same age composition as in the two other species. However, unlike them, R. gigas completes in winter one more generation. This second generation has been as yet little studied, we know only that it is three times less numerous than the summer generation.

Thus it may be stated that out of the three dominant populations of Antarctic copepods two are monocyclic and one is bicyclic.

On the whole the seasonal development of plankton in the greater part of the Antarctic equatory follows the same pattern, differing only in the time of the identical phases of their annual cycle. Local differences in abundance of zooplankton are determined mainly by the conditions of algal development (primarily by the density stratification of the water), as well as by numerical strength of the wintering fund.

The biological software of the model

The basic parameters of the model were obtained in the following way :

1. The biomass of each development stage was calculated by the formula of Kamshilov (1951).
2. The concepts of dynamics of abundance and elimination during the different phases of the life cycle were derived from calculations of average during the periods of dominance of consecutive copepodite stages, based on data of cruise surveys.
3. The life span of the consecutive stages was determined according to Marshall and Orr (1955).
4. The rate of ascent during the vernal migration was calculated from the shifting of the median of vertical distribution of populations in a section along 80° W from September to October (after Mackintosh, 1937).
5. The value of threshold phytoplankton concentration is taken as equal to 200 mg/m³, because at lesser biomasses the females at the surface were found to contain no food in the gut.
6. The fecundity of females was assumed to depend on the abundance of phytoplankton (Marshall and Orr, 1955). Its concrete values were fitted in the model experiments so that the average abundance of the population during the period of dominance of copepodite stage I should exceed by ten times its average abundance during the prespawning period. Such relationship follows from the

empirical data for all the three populations.

The mathematical model

The described model of the copepods populations belongs to the class of probabilistic models of zooplankton populations. In its building we proceeded from the principles of the Monte Carlo. Unlike most models of populations of aquatic invertebrates published up to now, which deal with age-or stage groups, its element is a single individual. The fates of the separate individuals are played in the model. Instead of averaged rates of mortality the probabilities of the death of the individual under the given conditions are considered. This approach permits to represent in the model the changes in the mortality depending on the age of the copepod, on the depth of its sinking, on the food supply and other environmental factors. In an analogous manner are treated in the model the probabilities of occurrence of other events in the life of the individual : transition from one developmental stage to the next one, reaching of maturity, breeding, seasonal migrations, transport by vertical and horizontal currents. Such an approach, although increasing substantially the expenditure of machine time, ensures a far more pliable and adequate representation of the biological essence of the phenomenon under investigation, as compared with deterministic models.

Each individual considered in the model is determined by its stage of development (K), latitude of habitat (L) and depth of occurrence (H). Six stages of development are considered : the five copepodite stages and the state of sexual maturity. Eggs and nauplii are not considered separately. The latitude of habitat varies from 49° to 67° S with a step of 2°. The association with a definite latitude is conventional, because the extent of the Antarctic zone varies in different sectors from 27° to 11° and the position of its Northern boundary from 48° to 62° S. Therefore the latitudinal scale in the model is meant to characterize the range of the meridional variability of phenomena rather than concrete geographical points. Depth is measured from the surface down to 1500 m, at intervals of 100 m.

A block-scheme of the modelling algorithm is shown Fig. 1. The model begins to function with the input in the memory of the computer of the initial distribution of individuals by depth and latitude at the beginning of July (operator 1), and accordingly coded scheme of currents (f_1 , f_2 , f_3) and function of the biomass of phytoplankton (f_4) in the upper 100 m layer, depending on time, latitude of the place and the individual peculiarities of the given year (Y).

The time step of the model is taken as equal to 24 hours (7, 8, 9), the beginning of processing is timed to July 1. The number of individuals in the model population is restricted to 2000. The history of each individual is considered separately. The look-through for all animals is performed by the operators 10, 11, 12. If the individual next in turn is absent ($K = 0$) the program passes to the following one (13).

The biomass of phytoplankton (P) (14) is determined by an empirical formula based on the schematized data of Hart (1942).

The event of the elimination of an individual (16) is played in the model by the procedure of developing an evenly distributed pseudorandom number (RANU) and comparing this number with the rate of mortality.

To sexually mature individuals (18) is attributed a fecundity E (19). Breeding results in the appearance of E new individuals aged K = 1, the parent individual dies off.

The probability of an individual passing into the next stage (A) is considered to depend not only on the age of the individual but also on the depth of occurrence. The probability of passing to the next stage of development is substantially reduced for individuals staying below the euphotic layer. The event of transition to the next stage (26), like the event of elimination is treated in the model with the aid of the procedure RANU (25).

Production in the model is calculated from the relation :

$$P = \sum_{i=1}^6 (W_{i+1} - W_i) N_i$$

where W_i is the weight of the individual in stage i, N_i - the number of individuals passing from stage i into stage (i + 1) during the given 24-hour period.

Elimination is calculated from the total number of dying and consumed individuals (N_i^m) :

$$E = \sum_{i=1}^6 W_i N_i^m$$

The changes in biomass within the preassigned range of latitudes is obtained from :

$$\Delta B = P - E + \Delta B_{in} - \Delta B_{out}$$

where ΔB_{in} is the biomass of individuals carried by currents into a given region, and ΔB_{out} the biomass of individuals carried away by currents from a given region.

The computer printed : monthly and ten-day data on the distribution of individuals by developmental stages, latitude and depth ; biomass, production, elimination and P/B quotients related to different periods of time.

The model is designed as a program in FORTRAN language. The model experiments were carried out on the computer M-4030 at the United Centre of the Leningrad Biological Institutes and the Hewlett-Packard 3000 computer at the Institute of Oceanology of the USSR Academy of Sciences. The program consists of 380 operators.

The conformity of the model results with observed data

In order to check whether the model adequately reflects the natural processes, the results of simulating machine experiments were compared with the data of natural observations on a number of factors not included in the design of the model, such as changes in time of the age composition of populations along the sections and at single points, changes in latitudinal vertical distribution of abundance, vertical sequence of maxima of different copepodite stages and others. The model results were found to be in good agreement with the empirical data (Voronina et al., 1979). Consequently the model can be used for obtaining characteristics unavailable by direct measurements.

RESULTS

Data on changes in average monthly production, elimination and biomass of *C. acutus* in the course of the year in different latitudinal zones are given in Fig. 2. In winter months the production of the population is extremely low and rather stable. A marked increase in the northern and intermediate zones is observed in the fifth month of the model year, accounted for by the greater frequency of molts in individuals of the wintering fund and the transition of copepodite stage IV to V, and from V to the stage of maturity. An analogous increase is observed in the southern zone, but less expressed and setting in a month later. A very sharp increase in production follows the appearance and growth of new generations. This increase reaches its maximum values (7, 6-5, 1 g/m² monthly) on the sixth month in the northern zone, on the seventh month in the intermediate zone and on the eighth month in the southern zone. The production is accounted for by the slowing down of growth with the transition to older stages. The low winter level of production sets in on the 9th - 10th month of the model year.

Calculations of net annual production yielded the values 22,3, 18,3 and 13,8 g/m² in the northern, intermediate and southern zones respectively. The mean annual net production of the entire equator of the Antarctic amounted to 18,6 g/m².

Changes in elimination are generally very similar to the changes in production. In the winter months when the population is scattered in the deep-water column, elimination by predation is very low and losses of biomass are about compensated by accretion from infrequent moults of individuals of the wintering stock. Increased elimination observed in the spring is due to two causes: the greater vulnerability to predation of the dense swarms formed by individuals ascending after wintering, and the dying-off of spent females.

The condition of the total biomass of the population depends on the interaction of these two processes - production and elimination. The amplitude of its annual fluctuations is, on the whole relatively small. Important in the redistribution of the biomass is the effect of meridional transport by currents to the region of Antarctic convergence, but in our case plankton advection is smoothed out by the averaging by latitudinal zones used in our investigations (Fig. 2A).

The variations of the 24-hour P/B quotient or specific production rate (according to Zaika, 1972), characterizing production intensity, are shown in figu-

re 3. We see that its seasonal course is very similar in different latitudinal zones and practically follows the changes in production in time (Fig. 2). The absolute values of summer maxima specific production are rather similar : 6,8-8,2 % ; the minimum values are practically identical : 0,1-0,2 %. The period of most intensive production coincides with the period of dominance of copepodite stage III and sets in about a month later than the period of maxima abundance.

For the characterization of the potentialities of populations with strongly expressed fluctuations of production the annual P/B quotient may be very conveniently used. In different years and different latitudes the P/B quotient of C. acutus varied from 1,6 to 5,7, averaging 4,3 in the northern, 4,8 in the intermediate and 4,0 in the southern zone. The P/B quotient of the entire Antarctic equator is 4,5.

The results obtained for C. propinquus are, generally, the same as for C. acutus - a natural consequence of the similarity of their annual cycles. Therefore we shall restrict ourselves to presenting here only the average data for this species. Its net production for the entire equator is 8,7 g/m², the mean annual P/B quotient - 3,8.

Research R. gigas is still continued. The picture obtained for its first spring-summer generation is practically the same as already described for C. acutus and C. propinquus but with retardation of all the processes. The annual net production of the first generation of R. gigas, according to preliminary calculations amounts to 31,2 g/m². Since production of the winter generation cannot be, strictly speaking, termed as secondary, it is not considered here.

The summed up annual secondary of all the three species equals 58 g/m². As these species constitute about 90 % of the biomass of herbivorous copepods the annual production of the entire group is estimated approximately at 65 g/m².

Assuming for the herbivorous euphausiids a P/B quotient of 1,8 according to that found for E. superba by Allen (1971), their annual production must amount to 3 g/m². Consequently the total production of the second trophic level of the Antarctic mesoplankton may be evaluated at 68 g/m² or, rounding off - 70 g/m² wet weight. According to the data of American researches 1 g wet weight corresponds to 0,1 g C. Thus the total annual secondary production of Antarctic amounts to 7 g C/m².

DISCUSSION

The value of the specific production of Antarctic copepods during periods of maxima (6-8 % / 24 hours) fits well into the range of values obtained for the marine and oceanic species of warm eutrophical regions which, generally, vary between 5 and 15 % (Greze, 1978 ; Zaila, 1972).

Far more complicated is the question of the average annual P/B quotient. The value 7 given for the shallows of the Bering Sea (Kamshilov, 1958) does not represent the actual relationship between production and biomass because of the extensive horizontal displacements of plankton by currents existing in this region. Apart from this unreliable value, there are for the boreal waters of the Northern Hemisphere the estimates 2,7 for C. finmarchicus in the Bering Sea

(Jashnov, 1940) and 0,6-8,8 in different regions of the Norwegian Sea, and for *C. hyperboreus* an estimates varying from 0,5 to 2,7 (Timokhina, 1968). One generation is produced yearly in the Bering Sea and two or three generations in the Norwegian Sea.

In order to understand whether the lower productivity values obtained for the North Hemisphere as compared with the Antarctic, are due to species differences or to the method used for their determination let us examine the latter more closely. For the determination data of periodical cruises were used by all authors. The calculations were performed by the method of Boysen-Yensen. The decrease in biomass in each population was determined from the moment of the reaching of maximum numerical abundance for intervals between successive cruises by the formula :

$$P = \frac{W_1 + W_2}{2} (N_1 - N_2),$$

where W_1 and W_2 is the average weight of the individual and N_1 and N_2 their number at the first and second survey. The sum of the losses and the remainder of biomass at the last survey represents the production of the population.

It is obvious that such a method will yield underestimates, as has been recognized by all the authors who used it. The causes of this are to be sought in the fact that calculation begins only with the reaching of maximum number, so that the production of the preceeding period is not taken into account ; the copepods born during the postmaximum period are likewise ignored. And after this, the maximum number itself is underestimated because, due to the insufficient frequency of surveys any short timed peaks would be missed, and also because the data are averaged over relatively large equatories, where the development of a population can never be perfectly synchronous even within a single water mass. But even apart from all these causes the calculations of production cover only the spring and summer periods, and not the whole year, so that the accretion of biomass with the passage of the wintering stock into the adult stage is not taken into account. All these sources of errors do not occur in the model calculations, which as already mentionned, are performed separately for nine points of a meridional section with a 24-jour time step. It may be assumed that the P/B quotients inherent in all monocyclic populations of interzonal copepods of the World Ocean are close to the computed values (4,0-4,5). It is interesting that a similar quotient (4,7) was obtained for another herbivore, the krill Euphausia superba in its first year of life (Allen, 1971).

CONCLUSIONS

We have determined the value of secondary production of Antarctic mesoplankton averaging 7 g C/m². This result is reliable, as it is based on data on the dynamics of abundance and growth of the massive populations of this zone, and, although mesoplankton, according to many researches, does not play an important part in the food chains of the Antarctic pelagial, the knowing of this value may help to form a judgement on the validity of estimates of production at trophic levels.

So, two extreme opinions seem to exist in the evaluation of the primary production of the Antarctic. According to one of them (Sorokin, 1978) this production ensures not only the food supply of the local fauna but, being carried away by currents, plays also an important part in the trophic chains of tropical communities. The second opinion (Holm-Hansen et al., 1978) is that of an extremely low Antarctic production, averaging 16 g C/m^2 , i.e. about 10-15 times less than in analogous regions of the Northern Hemisphere. It is generally accepted that the ecological efficiency (ratio of annual secondary to primary production) in pelagic ecosystems averages 10 %. This means that annual primary production of Antarctic must be no less than 70 g C/m^2 in order to assure the existing secondary production. But considering the Antarctic community as rather poorly balanced (Voronina, 1977) it may be assumed that the actual value is somewhat higher.

REFERENCES

- ALLEN K.R. - 1971 - Relation between production and biomass. Journ. Fish. Research Board Canada, 28 (10), p. 1573-1581.
- ANDREWS K.J.H. - 1966 - The distribution and life history of *Calanoides acutus* (Giesbrecht). Discovery Rep., 34, p. 119-161.
- GREZE V.N. - 1978 - Production in animal population, in Kinne O., ed., Marine Ecology, 4, London-New York, Wiley and Sons, p. 89-114.
- HART T.J. - 1942 - Phytoplankton periodicity in Antarctic surface waters. Discovery Rep., 21, p. 261-356.
- HOLM-HANSEN O., EL-SAYED S.L., FRANCESCHINI G.A., CUHEL K. - 1978 - Primary production and the factors controlling phytoplankton growth in the Antarctic seas. Proc. third Sympos. Antarctic biol., Washington, 1974. Sci. Com. Antarctic Res., p. 11-50.
- JASCHNOV V.A. - 1940 - Plankton productivity of the northern seas of the USSR (Russ.) Moscow, Moskovskoe obshchestvo ispytatelei prirody, p. 1-85.
- KAMSHILOV M.M. - 1951 - Calculation of the weight of *Calanus finmarchicus* from its body length (Russ.). Dokl. Akad. Nauk SSSR, 76 (6), p. 945-948.
- KAMSHILOV M.M. - 1958 - Production of *Calanus finmarchicus* (Gunner) in inshore zone of the Eastern Murman (Russ.). Trudy murmansk. biol. sta., 4, p. 45-55.
- MACKINTOSH N.A. - 1937 - The seasonal circulation of the Antarctic macroplankton. Discovery Rep., 16, p. 365-412.
- MARSHALL S.M., ORR A.P. - 1955 - The biology of a marine Copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Edinburgh. Oliver and Boyd, p. 188.
- SOROKIN Yu.I., FEDOROV V.K. - 1978 - On the characteristic of bacterioplankton in the Antarctic waters. Trudy Instituta Okeanologii Akademii Nauk SSSR, 112, p. 69-76.

- TIMOKHINA A.F. - 1968 - Production of mass species of zooplankton in Norwegian Sea (Russ.). Trudy Polyarnogo nauchno-issled. Inst. morsk. ryb. khoz. okeanogr., 23, p. 173-192.
- VORONINA N.M. - 1966 - Some results of studying the Southern Ocean zooplankton. Okeanologiya, 6 (4), p. 681-689.
- VORONINA N.M. - 1975 - On the ecology and biogeography of plankton in the Southern Ocean. Trudy Instituta Okeanologii Akademii Nauk SSSR, 103, p. 60-87.
- VORONINA N.M. - 1977 - Communities of temperate and cold waters of the Southern Hemisphere, in Vinogradov M.E., ed. Okeanologiya, Biologiya okeana, 2, Moscow, Nauka, p. 400.
- VORONINA N.M., MENSHTUKIN V.V., TSEITLIN V.B. - 1979 - Mathematical simulation of space-time distribution and age structure of the Antarctic Copepoda population. Okeanologiya, 19 (1), p. 122-132.
- VORONINA N.M., NAUMOV A.G. - 1968 - Quantitative distribution and composition of mesoplankton in the Southern Ocean. Okeanologiya, 8 (6), p. 1059-1065.
- VORONINA N.M., SUKHANOVA I.N. - 1976 - The composition of food in the mass species of the Antarctic herbivorous copepods. Okeanologiya, 16 (6), p. 1082-1086.
- VORONINA N.M., VLADIMIRSKAYA E.V., ZMIEWSKA M.J. - 1978 - On the seasonal variation in the age composition and the vertical distribution of the mass plankton species in the Southern Ocean. Okeanologiya, 18 (3), p. 512-518.
- ZAIKA V.E. - 1972 - Specific production of aquatic invertebrates. Kiev, Naukova dumka, p. 143.

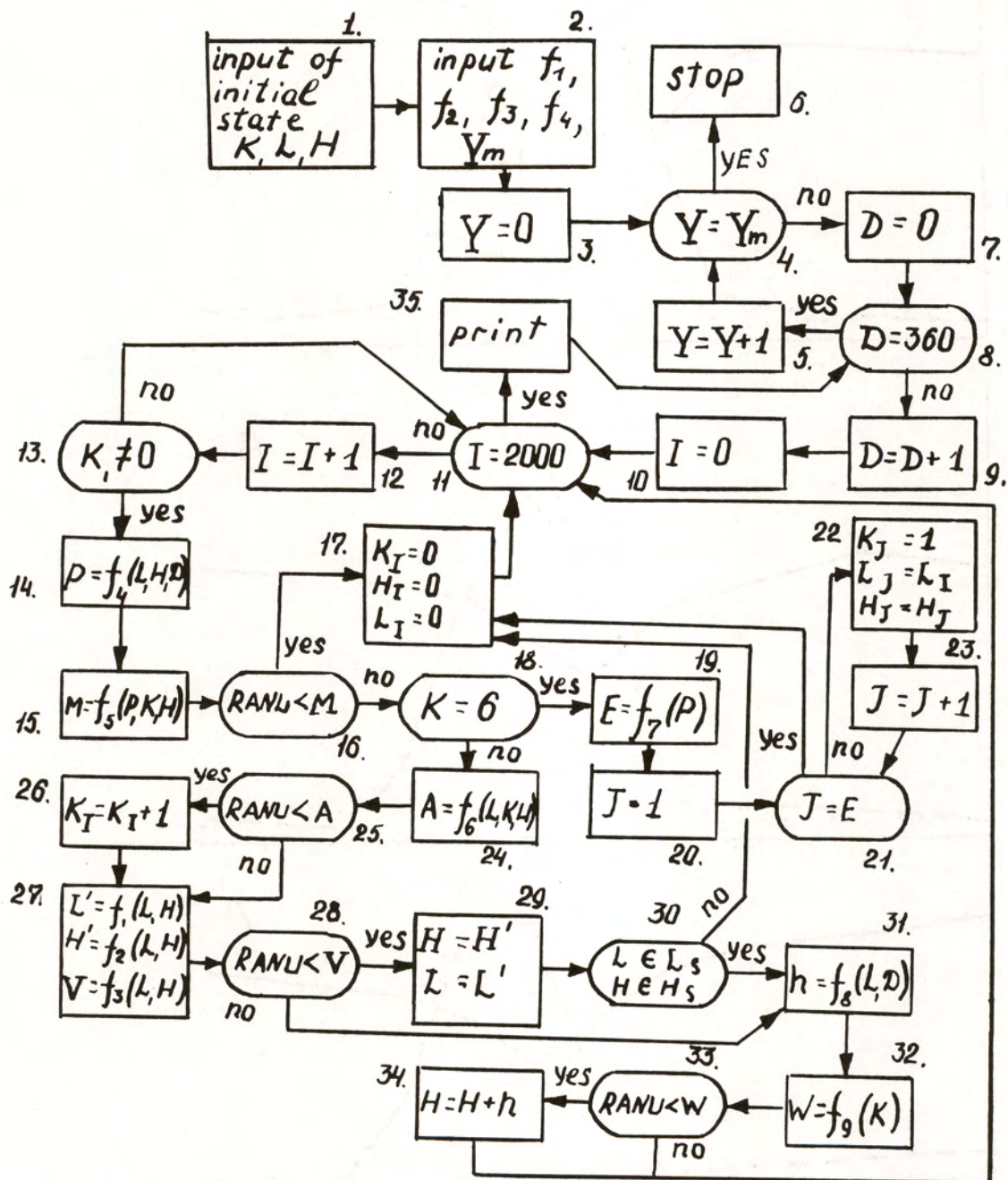


Fig. 1. Block-scheme of the modelling algorithm. Explanation in text.

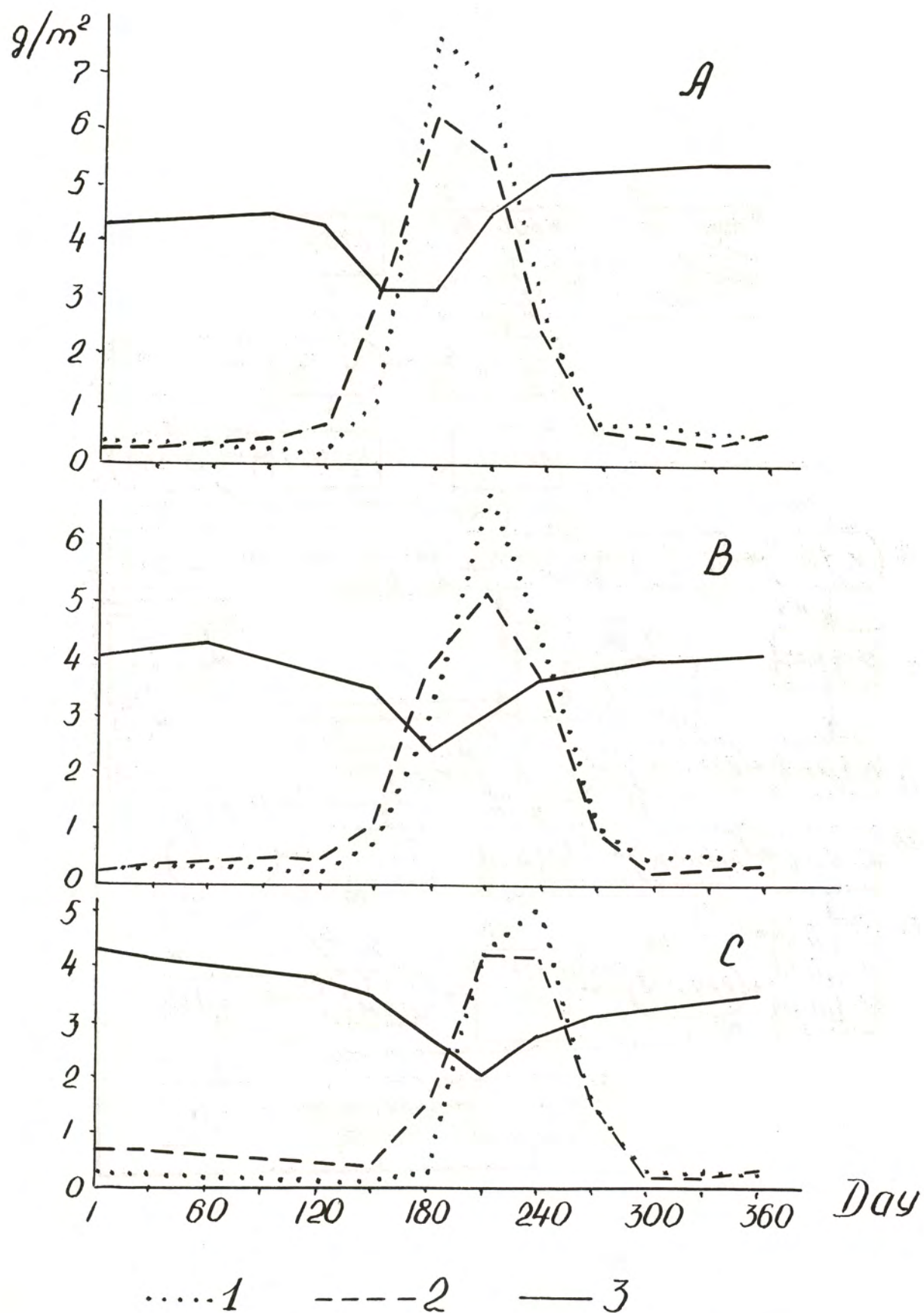


Fig. 2. Annual changes on production, elimination and biomass of *Calanoides acutus* population in different latitudinal zones (g/m^2 , wet weight).

- A - Northern zone,
- B - Intermediate zone,
- C - Southern zone,
- 1 - monthly production,
- 2 - monthly elimination,
- 3 - mean biomass.



Fig. 3. Annual changes of specific production of *Calanoides acutus* (daily P/B quotient) in different latitudinal zones :

- 1 - Northern,
- 2 - Intermediate,
- 3 - Southern.

EXEMPLES D'APPLICATION DES MESURES D'ACTIVITES
ENZYMATIQUES A L'ETUDE DE LA CROISSANCE ET DE
LA NUTRITION DU ZOOPLANCTON

par

Jean BOUCHER

Centre Océanologique de Bretagne - BP 337 - 29273 BREST CEDEX

R E S U M E

La signification et l'intérêt des indices enzymatiques pour l'étude de la croissance et de la nutrition du zooplancton sont exposés. Pour la nutrition, diverses causes de variations des activités de l'amylase et de la trypsine sont répertoriées. Elles sont liées au stade de développement et à l'espèce étudiée, à l'état physiologique des individus ainsi qu'à l'influence des facteurs trophiques du milieu. Des exemples d'application de ces indices à l'étude de la nutrition dans les conditions naturelles sont présentées.

La signification d'indice de croissance de l'Aspartate transcarbamylase est étudiée ; son utilisation est explicitée par une étude de la croissance et du stade de maturité de la gonade de *Pecten maximus* L.

S U M M A R Y

Biological significance and interest of enzymatics index for studying growth and zooplanktonic feeding are exposed. For feeding, different types factors influencing variations of digestives enzymes activities (amylase and trypsine) are analyzed. Those are species, development stages, physiological state of organisms and trophics condition. Examples are given of results obtained on both total zooplankton and Copepods species feeding.

Aspartate transcarbamylase another enzyme is shown as biochemical index for growth. Use is described by studying growth rate and maturity stage in the gonad of *Pecten maximus* L.

INTRODUCTION

Les études d'écologie et de production du zooplancton se sont orientées plus particulièrement ces dernières années, vers une approche physiologique des mécanismes biologiques. Dans ce domaine, les chercheurs sont confrontés à une difficulté principale liée à la nature des organismes étudiés, fragiles et de petites tailles, ainsi que celle de reproduire *in vitro* la synergie des paramètres influents du milieu. Dans ces conditions, des biais sont introduits par l'extrapolation de mesures expérimentales au domaine naturel.

Pour contribuer à résoudre ces problèmes, des indices biochimiques permettant une estimation des activités physiologiques *in situ* ont été proposés (CURL et SANDBERG - 1961, PACKARD - 1969). C'est dans cette optique que le groupe d'Ecophysiologie Pélagique du Centre Océanologique de Bretagne a entrepris, dès 1973, l'étude de la nutrition en utilisant la mesure des enzymes digestives : Amylase et trypsine. Ces travaux ont été réalisés dans le double but de déterminer les lois de variation des activités des enzymes digestives en fonction des conditions trophiques du milieu (SAMAIN et *al.* 1975) et de leur application à l'étude de la nutrition dans les systèmes pélagiques (BOUCHER et SAMAIN - 1974, 1975, BOUCHER et *al.* 1975). Simultanément le programme a été étendu à la recherche d'un indice de croissance : l'aspartate transcarbamylase.

L'objet de cet exposé est de faire le point des connaissances acquises sur la signification et les conditions de variation de ces indices, d'illustrer l'intérêt de leur application à l'écologie de la production par des exemples précis des résultats obtenus. Il sera divisé en deux parties :

- . L'analyse de la nutrition par la mesure de l'amylase et de la trypsine,
- . L'étude de la croissance par mesure de l'aspartate transcarbamylase.

1. ANALYSE DE DIFFERENTS TYPES DE VARIATIONS DES ACTIVITES ENZYMATIQUES DIGESTIVES

Les mécanismes de régulation des activités amylasique et tryptique sont complexes ; ils ne permettent pas actuellement une interprétation directe quantitative des taux d'activités mesurés en termes de nutrition, ingestion ou assimilation. Il apparaît donc nécessaire de faire le point des facteurs internes et externes induisant des variations d'activités de ces paramètres avant d'en analyser la signification et l'intérêt pour l'étude de la nutrition.

1.1. Variations des activités amylasique et tryptique en fonction de facteurs autres que trophiques

Deux types de variations de l'amylase et de la trypsine, correspondant à des facteurs de régulation d'ordre interne et externe qui pourraient être qualifiés de "génétique" et physiologique, sont mis en évidence par une expérience (ALAYSE et *al.* 1978) de détection des effets perturbants de métaux toxiques : le cuivre et le zinc.

Des *nauplii* d'*Artemia salina* sont obtenus à partir de l'éclosion d'oeufs de la même origine (METAFRAME), incubés 24 heures à 22°C. Ils sont répartis en quatre bacs d'élevage ; les conditions expérimentales (température, espace vital, ...) sont identiques pour chacun des bacs. La nourriture est apportée sous forme d'une algue planctonique *Tetraselmis suecica*, à une concentration de 2.10^5 cellules par ml de milieu. On ajoute sous forme de sulfates, 2ppm. de cuivre dans l'un des bacs, 5 ppm de zinc dans un second. Deux bacs non contaminés servent de témoins. Les doses de métaux toxiques ont été choisies assez élevées pour obtenir un effet rapide au niveau de la croissance, sans excès cependant pour éviter une mortalité trop rapide.

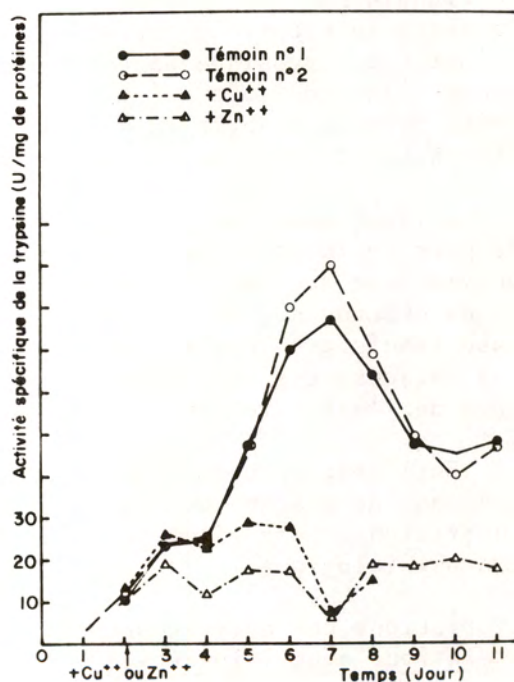
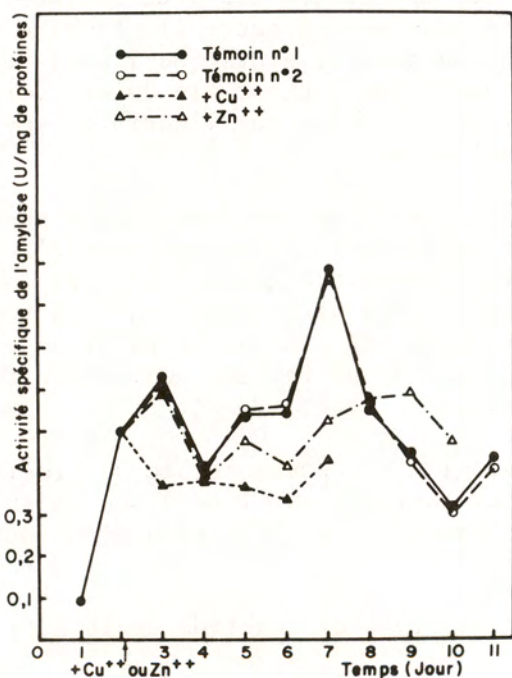
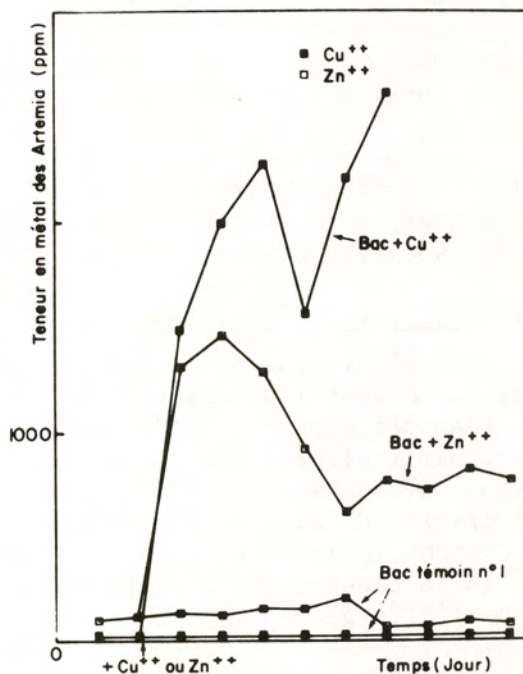
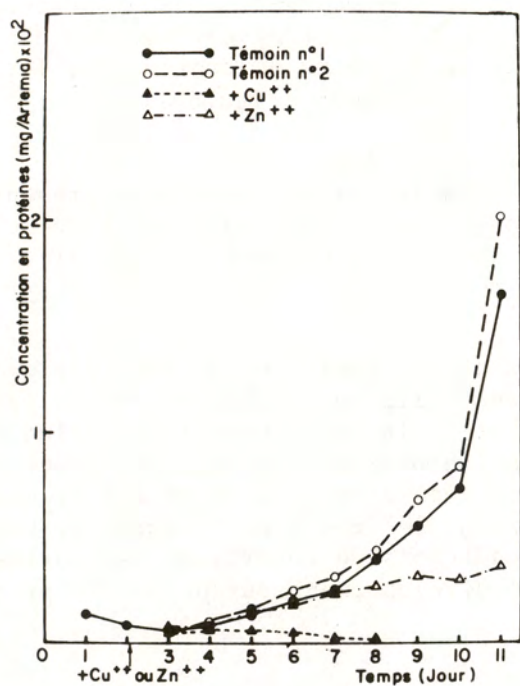


Figure 1 : Croissance comparée d'*Artemia salina* contaminées par le cuivre (▲), le zinc (△) et d'individus non contaminés. Augmentation du poids de protéines en fonction de la durée de l'expérience (en haut à gauche), accumulation du cuivre ou du zinc (en haut à droite). Spectres de l'activité spécifique de l'amylase en U/mg. protéines (en bas à gauche) et de l'activité spécifique de la trypsine en U/mg. protéines (en bas à droite) des individus témoins ou contaminés, en fonction de la durée de l'élevage.

Dans les conditions de l'expérience, les individus témoins présentent un développement caractérisé par l'accroissement en taille (Longueur totale) et en poids (Poids sec, Poids de Protéines). Au bout de 11 jours de croissance, les individus témoins sont aux stades 9 à 10 de développement. (figure 1)

Le cuivre et le zinc sont concentrés de la même manière par les *Artemia* et selon un processus très rapide (figure 1). Les individus intoxiqués présentent une perturbation de la croissance décelable par rapport aux individus témoins, trois jours après le début du traitement par le cuivre, 6 jours pour le zinc.

1.1.1. Régulation "génétique"

Les individus non contaminés présentent une évolution de leur équipement enzymatique digestif au cours de leur croissance (figure 1). Les activités spécifiques (Rapport enzyme : poids) de l'amylase et de la trypsine varient selon deux spectres particuliers. Dans les conditions de l'expérience, le spectre d'activité amyliasique présente deux maximums le 3ème et le 7ème jour de l'élevage ; le spectre d'activité de la trypsine présente un maximum le 7ème jour (figure 1). Ces spectres sont reproductibles pour de mêmes conditions de nutrition. Ils correspondent à la succession des différents stades de développement durant les 10 premiers jours de l'élevage.

1.1.2. Régulation physiologique

Des perturbations des spectres normaux de ces deux enzymes digestives sont observées pour les animaux traités par le cuivre ou par le zinc. La perturbation se traduit par une diminution de l'activité spécifique des deux enzymes. Elle diffère selon la nature du toxique et l'enzyme considéré (figure 1). Le zinc perturbe l'activité tryptique après 24 heures de traitement, alors que l'activité amyliasique n'est modifiée qu'au bout de 72 heures. Inversement, le cuivre perturbe l'activité tryptique après 72 heures d'intoxication tandis que l'activité amyliasique est inhibée au bout de 24 heures de contamination.

Il faut souligner ici que les effets toxiques de ces deux métaux sont décelés plus rapidement par l'observation des perturbations des spectres d'activité enzymatique que par la croissance. De plus, il existe une spécificité de réponse de chacune des deux enzymes, le cuivre affecte plus rapidement les taux d'amylase tandis que le zinc inhibe plus rapidement les taux de trypsine. Pour ces deux raisons, ces indices enzymatiques présentent un intérêt réel comme tests sublétaux de l'effet toxique de ces deux métaux.

En l'état actuel de cette expérience, il n'est pas possible de préciser si la réponse de chacune des deux enzymes à ces toxiques est liée à une inhibition de la nutrition ou par effet secondaire en réponse à la modification d'une autre fonction physiologique.

1.2. Variations des activités enzymatiques digestives en fonction de la nutrition. Relations avec l'ingestion

Des expériences de grazing des Copépodes *Temora longicornis* et *Acartia clausi*, ont été réalisées chaque mois de janvier à juin 1977. On utilise des individus adultes capturés dans la Rade de BREST à ces différentes périodes. Pour chaque série d'expériences, les individus sont conservés dans des bacs d'eau de mer filtrée, à température et rythmes lumineux voisins des conditions naturelles au moment de la capture. Ils sont nourris quotidiennement avec l'algue planctonique *Tetraselmis suecica*. Concentration de la nourriture et espace vital sont conservés constants. On réalise pour chaque expérience une série de lots nourris suivant une gamme croissante de concentrations.

Chaque jour, la quantité d'algues ingérées (numération au compteur COULTER type TA II), les activités moyennes de l'amylase, de la trypsine et du poids protéique des individus sont mesurés.

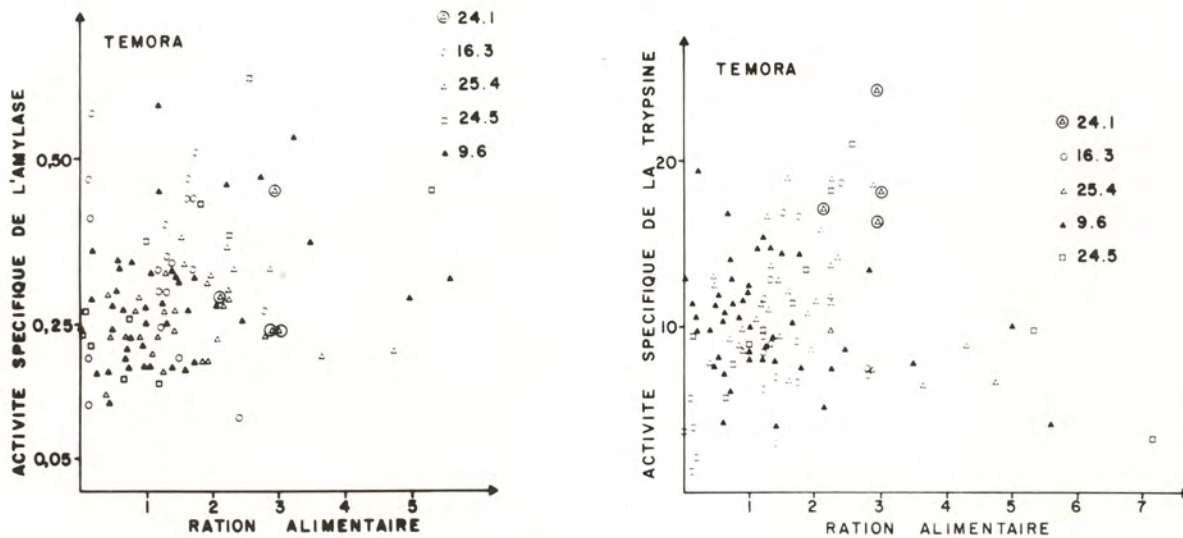


Figure 2 : Dispersion des valeurs de l'activité spécifique de l'amylase en U/mg. protéines (à gauche) et de l'activité spécifique de la trypsine en U/mg. protéines (à droite) de *Temora longicornis*, en fonction de la ration alimentaire (en nombre de cellules ingérées/mg. protéines de *Temora*).

Les courbes de dispersion de l'activité spécifique de chacune des deux enzymes en fonction de la ration alimentaire (rapport du nombre de cellules ingérées au poids moyen de l'individu) sont représentées sur la figure 2.

Elles présentent chacune deux types de relation :

- a) L'activité spécifique des enzymes est constante et indépendante de la ration,
- b) L'activité spécifique est une fonction linéaire croissante de la ration.

Chacune des deux enzymes considérées présente ces deux types de relation, mais de manière indépendante l'une de l'autre. Par exemple, à une activité spécifique de la trypsine indépendante de l'ingestion peut correspondre une activité amylasique fonction de l'ingestion. Enfin, l'activité spécifique de la trypsine apparaît plus fréquemment constante pour les individus de période hivernale (janvier), l'activité spécifique de l'amylase étant alors proportionnelle à l'ingestion. A l'opposé, les activités spécifiques constantes de l'amylase sont observées plus fréquemment en avril-mai-juin.

Dans le premier cas de relation (a) on vérifie que la quantité d'enzyme moyenne d'un individu est une fonction linéaire croissante du poids moyen de l'individu. Elle est indépendante de l'ingestion (figure 3).

Dans le second cas (b), la quantité moyenne d'enzyme d'un individu croît avec la quantité de cellules ingérées, elle est indépendante du poids de l'individu (figure 3).

Des relations similaires ont été mises en évidence pour une seconde espèce de Copépodes, *Acartia clausi*.

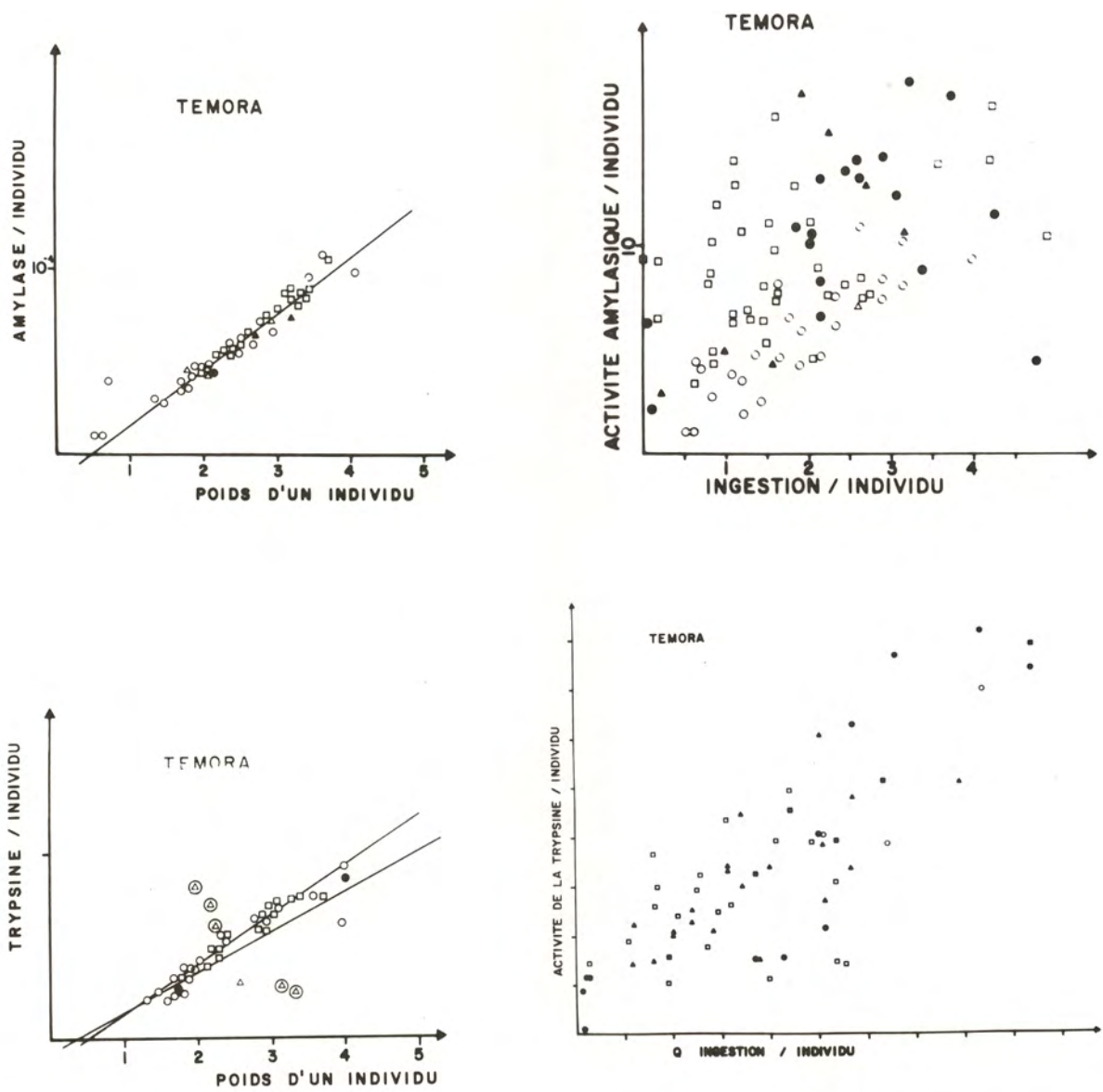


Figure 3 : *Temora longicornis* : Relation (a) à gauche: Concentration par individu de l'amylase (U./ind.) et de la trypsine (U./ind.) fonction du poids en mg de protéines d'un individu.

Relation (b) à droite: Concentration d'amylase ou de trypsine d'un individu fonction du nombre de cellules ingérées.

2. INTERETS DES INDICES ENZYMATIQUES POUR L'ETUDE DE LA NUTRITION

2.1. Etude du comportement trophique du peuplement *in toto*

Les activités enzymatiques de l'amylase et de la trypsine sont mesurées sur une pêche zooplanctonique totale (pêche horizontale au filet W.P. 2) et rapportées au poids de protéines solubles de l'échantillon (activité spécifique).

Dans la zone de l'upwelling Mauritanien, ces mesures ont été effectuées à trois profondeurs standard échelonnées entre le fond et la surface, réparties suivant un quadrillage de stations couvrant la zone côtière affectée par la remontée d'eau profonde. A chaque mesure d'activité enzymatique digestive est associée la numération faunistique par catégorie générique des organismes composant l'échantillon, ainsi que la détermination du stock trophique (particules en suspension) disponible, caractérisé par le pourcentage de représentation des particules par classe de taille, leurs teneurs en protéines, glucides, carbohydrates, chlorophylle a et phaeophytine. Les méthodes de prélèvement et d'analyse, la répartition géographique des prélèvements sont détaillées dans une publication antérieure (BOUCHER et *al.* 1975). Un traitement mathématique est utilisé, pour définir les variations relatives des activités spécifiques des deux enzymes digestives, amylase et trypsine, en fonction de la composition faunistique des peuplements et des conditions trophiques de leur environnement. On utilise une analyse des correspondances (BENZECRI, 1973) sur le tableau des contingences obtenu en croisant les modalités des variables hydrologiques et trophiques avec les modalités des variables faunistiques.

Les résultats de cette analyse sont schématisés sur la figure 4. Dans le plan défini par les deux premières composantes, on distingue quatre groupes de situations déterminés par leurs caractéristiques hydro-biologiques.

Suivant la diagonale S.W. N.E. du graphique :

Deux ensembles s'opposent définis par l'abondance élevée des animaux et les faibles teneurs en protéines, carbohydrates, glucides, la dominance des particules de petites dimensions (partie Nord-Est de la figure 4) tandis que le second ensemble (partie Sud-Ouest du graphique) présente des caractéristiques inverses.

Chacun des deux ensembles est divisé en deux sous-ensembles caractérisés par une composition faunistique particulière : peuplements à *Temora*, *Acartia*, *Calanus* dominants opposés aux peuplements à dominance de *Centropages* *Oithona* *Corycaeus*, ...

Cette structuration des caractéristiques de la zone étudiée peut se traduire par l'opposition entre zones riches en ressources trophiques, (abondance des particules de grande taille, fortes teneurs en Chl a, en protéines, amidon et glucides) et à biomasse zooplanctonique plus faible par opposition à l'ensemble à fortes biomasses peuplant une zone à faible ressources trophiques.

Les variations des activités enzymatiques liées à cette structuration du système apportent des informations sur l'utilisation potentielle du stock trophique pour la nutrition du zooplancton.

L'activité spécifique de l'amylase (A/P) centrée sur le graphique (figure 4) présente peu de variations ; elles sont indépendantes des caractéristiques ainsi définies du milieu.

L'activité spécifique de la trypsine au contraire, présente une grande amplitude de variations. Elle est reliée aux ensembles caractérisés par la dominance des Copépodes *Acartia*, *Temora*, *Calanus* ... L'activité trypsique est plus forte pour l'ensemble moins peuplé et plus riche en nourriture disponible. On peut admettre que pour cet ensemble d'observations, l'ingestion est plus forte puisque à une nourriture plus abondante correspond un nombre de consomma-

teurs plus faible. Par ailleurs, des mesures de trypsine effectuées au niveau spécifique sur les principaux Copépodes composant les prélèvements ont montré que les valeurs maximales observables étaient du même ordre de grandeur. L'augmentation de l'activité spécifique de la trypsine traduirait alors une utilisation potentielle plus active des protéines du milieu.

2.2. Etude de la nutrition au niveau de l'espèce

Par définition, l'amylase permet la digestion des carbohydrates (Amidon) tandis que la trypsine correspond à la digestion des protéines.

On mesure les taux d'activités de ces deux enzymes chez les individus des espèces zooplanctoniques peuplant un système pélagique. L'analyse des valeurs moyennes d'activité spécifique de l'amylase et de la trypsine, de leur variabilité, et de leur rapport, conduit à mettre en évidence les possibilités de digestion des carbohydrates et des protéines ainsi qu'une utilisation potentielle plus élevée de l'un ou l'autre de ces substrats.

Ce faisant, on admet que l'ingestion des proies (particules en suspension pour les filtreurs pélagiques) dépend d'abord de leur abondance et à un degré moindre de leurs tailles. Dans cette hypothèse, pour un même type d'environnement, la quantité de nourriture ingérée diffère peu en première approximation d'une espèce de Copépodes à l'autre.

Une telle étude a été réalisée pour les Copépodes de la zone de remontée d'eau profonde des côtes Mauritanienne (BOUCHER et *al.* 1975). Elle fait apparaître que tous les Copépodes analysés présentent une activité amylasique et tryptique, donc peuvent digérer les deux types de substrat. De ce point de vue, aucune espèce n'apparaît donc comme un carnivore strict ; les Chaetognathes par exemple ne présentent aucune trace d'amylase.

Les rapports d'activité des deux enzymes considérés permettent un classement des différentes espèces. On est ainsi conduit à distinguer un groupe constitué d'*Oncaea* de *Rhincalanus* de *Candacia* à fortes activités tryptiques et faibles activités amylasiques qui présente donc une utilisation potentielle plus élevée des protéines. A l'opposé un groupe constitué de *Temora*, *Calanoides*, *Acartia* est caractérisé par une utilisation plus élevée des carbohydrates. On peut remarquer que ce classement correspond à celui qui est défini pour ces genres à partir du comportement trophique en carnivores et omnivores.

Les mêmes analyses ont été réalisées pour neuf espèces de Copépodes échantillonnés en une même station de longue durée, au cours de la campagne 1978 en zone équatoriale de l'Océan Indien du N.O. "Professor VODIANITZKY" (Institut de Biologie des Mers du Sud, SEBASTOPOL).

Ces Copépodes sont désignés ici par leur nom générique : *Sapphirina*, *Euchirella*, *Scolecithrix*, *Candacia*, *Eucalanus*, *Oncaea*, *Euchaeta*, *Temora* et *Undinula*.

Les valeurs moyennes d'activité spécifique de l'amylase, de la trypsine, l'écart-type, le rapport Amylase/Trypsine de ces neuf espèces sont représentées sur la figure 5 (à gauche). Les valeurs sont classées suivant l'ordre croissant du rapport Amylase/Trypsine (A/T). De manière générale, les activités enzymatiques mesurées sont plus faibles que celles observées en zone d'Upwelling Atlantique. Tous les Copépodes étudiés présentent une activité amylasique et tryptique. La variabilité des valeurs d'activité est assez élevée.

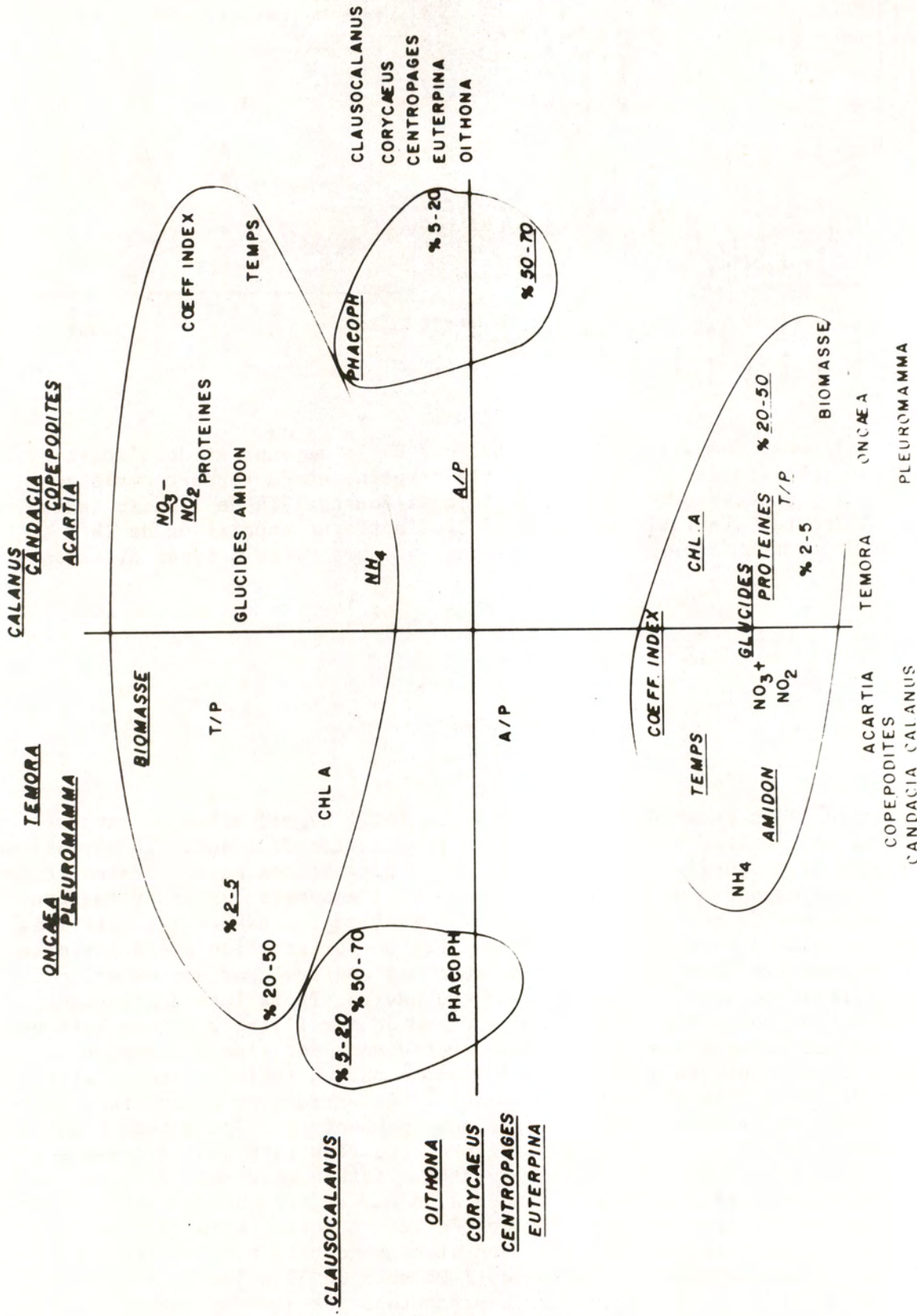


Figure 4 : Structuration après analyse des correspondances des paramètres hydrologiques, biologiques et de la composition faunistique des observations effectuées en zone d'upwelling mauritanien. Le nom des différents paramètres mesurés est écrit en italique pour les fortes valeurs du paramètre, en droit pour les faibles valeurs.

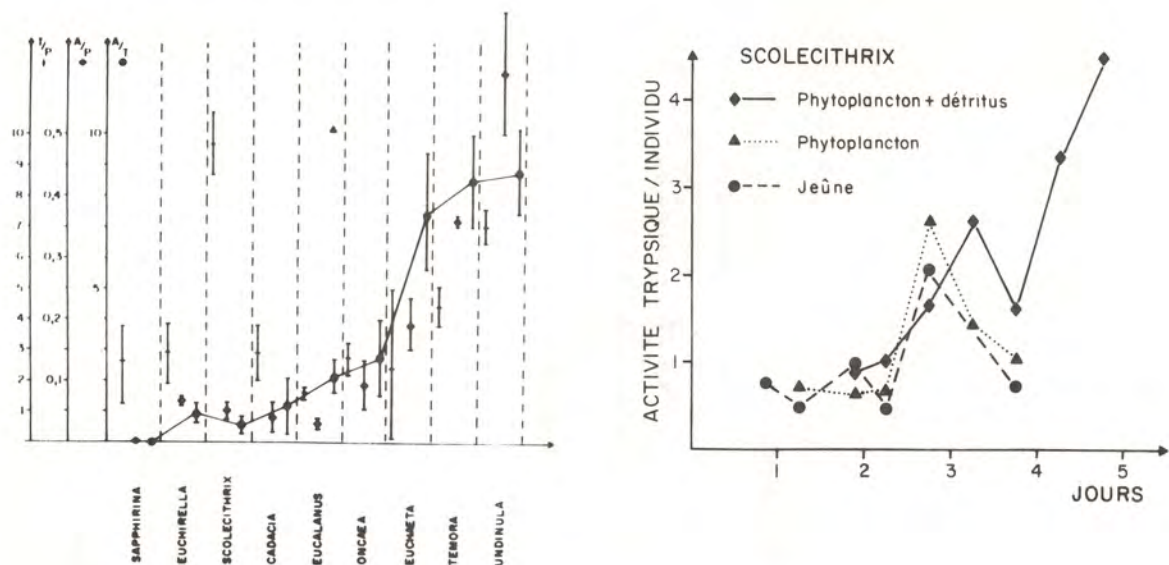


Figure 5 : A gauche: Comparaison des variations de la moyenne et de l'écart-type des activités spécifiques de l'amylase de la trypsine et du rapport amylase-trypsine de neuf espèces de Copépodes de la zone équatoriale de l'Océan Indien.

A droite : Variations comparées de l'activité spécifique de la trypsine de *Scolecithrix bradyi* soumis pendant 5 jours à trois types différents de régimes.

Lorsque l'on passe de *Candacia* à *Undinula*, l'augmentation du rapport Amylase/Trypsine est liée à une augmentation plus rapide de l'activité amylasique. Ceci traduit donc une utilisation potentielle simultanée des carbohydrates et des protéines et correspond à un régime omnivore pour l'ensemble des individus étudiés. De l'ensemble de ces Copépodes *Scolecithrix bradyi* présente les activités trypsiniques les plus élevées. On peut en conclure une orientation préférentielle du régime alimentaire vers les protéines. Ceci est confirmé par une expérience de nutrition réalisée avec *S. bradyi* à bord du navire. Trois lots d'individus adultes triés sont conservés dans des bacs d'eau de mer filtrée. Un des lots est mis à jeûner. Les deux autres sont nourris quotidiennement l'un par apport de cellules phytoplanctoniques de culture, le second par un régime mixte constitué de cellules de culture et de débris organiques*. Les variations d'activités enzymatiques digestives mesurées deux fois par jour pendant cinq jours permettent de suivre l'adaptation de *S. bradyi* à ces régimes. Les résultats sont représentés sur la figure 5 (à droite). L'activité amylasique faible chez les individus au début de l'expérience est rapidement tombée à un niveau très bas non significativement décelable. Elle n'est pas représentée ici. L'activité spécifique de la trypsine présente pour les individus à jeun et ceux nourris par un régime phytoplanctonné une valeur moyenne stable (excepté le soir du 3ème jour). Par contre, les individus nourris par un régime mixte présentent des niveaux moyens d'activités plus élevés avec une augmentation des valeurs en fonction du temps. Ceci confirme bien la meilleure adéquation d'un régime non strictement herbivore et l'orientation de *Scolecithrix bradyi* vers l'utilisation préférentielle des protéines de la nourriture.

*Les deux types de nourriture utilisés ont été préparés à bord et fournis par Dr. T. PAVLOVSKAYA.

3. ANALYSE DE LA CROISSANCE

La détermination du taux potentiel de croissance a également été approchée par la mesure d'une activité enzymatique : l'Aspartate Transcarbamylase (A.T.C.).

L'A.T.C. intervient au début de la chaîne de réactions enzymatiques réalisant la biosynthèse de *ново* des bases pyrimidiques, constituant des acides nucléiques. Des travaux antérieurs ont montré les relations entre les taux d'A.T.C. et les activités de multiplication cellulaire de différents tissus animaux et végétaux. L'utilisation de cet indice enzymatique a été entreprise au C.O.B. et les résultats obtenus par BERGERON et BUESTEL (1978) pour l'étude de l'activité sexuelle de la coquille St-Jacques (*Pecten maximus* L) illustrent les possibilités d'application dans le domaine marin.

3.1. Cycle sexuel de *Pecten maximus* caractérisé par un indice de croissance classique

Le problème posé dans ce cas est celui de l'interprétation précise des diagrammes d'évolution de maturité des gonades pour déterminer les périodes et le nombre de pontes effectuées par les coquilles St-Jacques (*Pecten maximus* L).

L'indice pondéral classiquement utilisé est le rapport Gonado-somatique (R.G.S) : rapport du poids de la gonade au poids de l'individu. La mesure périodique du R.G.S de *Pecten* en baie de St-Brieuc a permis de déterminer et de contrôler leur cycle sexuel saisonnier, excepté pendant les périodes d'émission des gamètes.

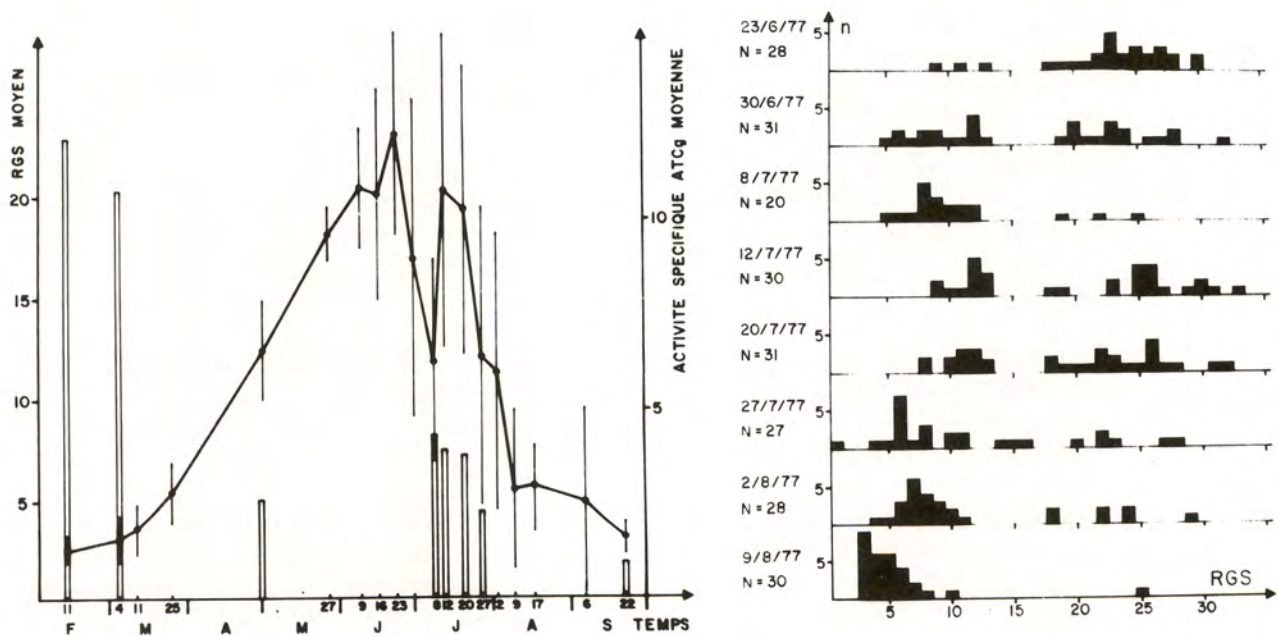


Figure 6 : A gauche: Evolution des moyennes et écarts-types du R.G.S. au cours du cycle sexuel comparé aux valeurs moyennes de l'A.T.C. des gonades.

A droite: Histogramme de fréquence des R.G.S. au cours de la période des pontes (N=effectif total ; n=effectif par classe).

Par exemple, l'évolution du R.G.S moyen au cours du cycle annuel indique plusieurs phases du cycle sexuel (figure 6) : maturation de Février à Juin, avec accroissement pondéral des gonades, homogène pour l'ensemble de la population. A la fin du mois de Juin la chute du R.G.S traduit une première ponte qui peut être partielle.

Les mesures suivantes montrent d'importantes fluctuations durant un mois, parfois plus, et correspondent à la période d'émission des gamètes.

L'interprétation est alors délicate même en utilisant conjointement les histogrammes de fréquence des R.G.S (figure 6).

Dans cet exemple, deux hypothèses peuvent être retenues :

- a) Une ponte progressive s'effectue durant le mois de Juillet, l'histogramme du 8/7 (figure 6) qui infirme l'hypothèse pouvant présenter un défaut d'échantillonnage.
- b) Les individus pondent massivement entre le 23.6 et le 8.7, puis une très importante rematuration a lieu ensuite jusqu'au 12.7, date à partir de laquelle les histogrammes bimodaux traduiraient une série de ponte et de rematuration.

A partir du début du mois d'Août, la diminution du R.G.S rend compte de la période de repos sexuel.

Les observations du plancton durant ces périodes et notamment la recherche systématique des larves suggèrent une forte présomption en faveur de la seconde hypothèse.

L'analyse des taux d'activité de l'A.T.C des gonades durant ce cycle sexuel devrait nous permettre de lever l'indétermination liée aux difficultés d'interprétation du R.G.S durant la période des pontes et de préciser le comportement des gonades.

3.2. Variations de l'activité spécifique de l'A.T.C. de la gonade au cours du cycle sexuel - Comparaison avec le R.G.S.

Les valeurs moyennes de l'activité spécifique de l'A.T.C. de la gonade sont représentées sur la figure 6 : Avant le début de la maturation (11.2) le taux d'A.T.C. est maximale. Ce taux diminue régulièrement au cours de la première maturation, il est faible à la fin de cette première période. R.G.S et A.T.C. varient en sens inverse.

On constate ainsi que lorsque la gonade se prépare à une importante croissance pondérale nécessitant une forte activité de synthèse, les taux d'A.T.C. sont élevés et, à l'inverse, qu'ils sont faibles lorsque la gonade approche de la maturité sexuelle.

Pendant la période des pontes, au mois de Juillet, la population présente des poids de gonades très hétérogènes, traduits par les valeurs élevées de l'écart-type du R.G.S moyen. De même, les valeurs moyennes d'A.T.C. présentent une forte variabilité. L'analyse est donc conduite au niveau, non plus de la population de *Pecten* mais des individus. Les activités spécifiques de l'A.T.C. en fonction du poids de la gonade sont représentées pour les prélèvements effectués durant la période des pontes du 8.7 au 20.7 (figure 7).

Le diagramme du 8.7 (figure 7) permet de distinguer parmi les gonades de faible poids deux groupes d'individus à fortes (supérieur à 4) et faibles valeurs de l'A.T.C. spécifique. Certaines gonades à taux d'A.T.C. fort sont donc aptes à réaliser une nouvelle maturation. Ceci est confirmé par l'histogramme de fréquence des R.G.S. du 12.7 (figure 6) ; dans ce cas, les taux d'A.T.C. relativement faibles pour de forts poids de gonade (figure 7) indiquent l'état de maturité. Le 20.7 (figure 7) A.T.C. et poids des gonades faibles indiquent

qu'aucune rematuration importante ne doit plus se réaliser. Ceci est confirmé par les faibles R.G.S observés le 27.7 (figure 6).

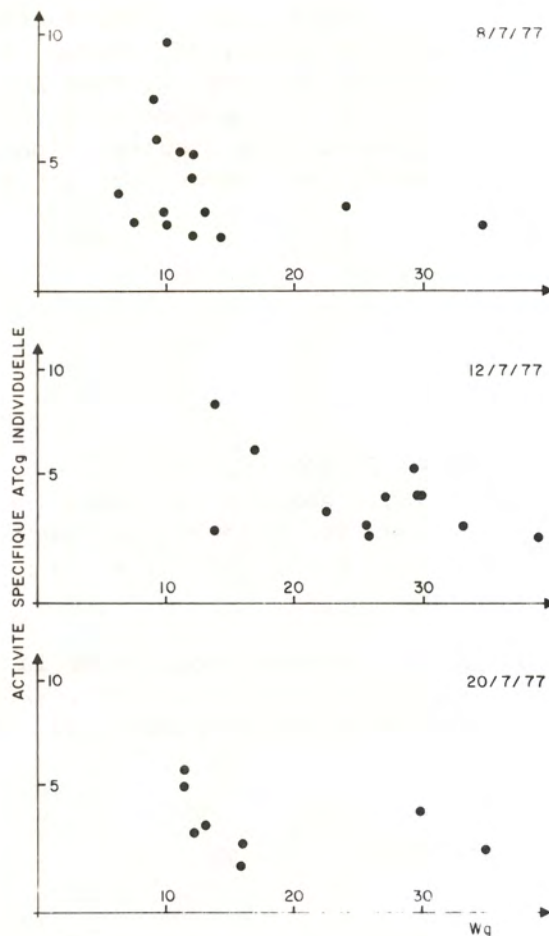


Figure 7 : Variations de l'activité spécifique individuelle de l'A.T.C. de la gonade au cours de la période des pontes en fonction des poids de gonade exprimés en grammes.

L'analyse des mesures d'A.T.C. effectuées au cours du mois de Juillet permet donc de vérifier l'hypothèse de l'existence de rematurations rapides pour certains individus suivies de nouvelles pontes.

En résumé, la comparaison des valeurs de R.G.S et d'A.T.C permet de mettre en évidence l'intérêt de l'information apportée par cet indice enzymatique.

Par exemple, les gonades prélevées le 4.3 et le 22.9 présentent un même R.G.S. (figure 5) ; mais les taux élevés d'A.T.C. indiquent que les gonades du 4.3 sont en début de maturation, tandis que celles du 22.9 à faible taux d'A.T.C entrent dans une phase de repos sexuel.

3.2. Conclusion

Nous avons observé que lorsque les potentialités de croissance de la gonade sont importantes en début de maturation, l'activité spécifique moyenne est forte et qu'à l'approche de la maturité les activités de l'A.T.C. sont significativement plus faibles. Ces comparaisons qualitatives sont renforcées au plan quantitatif par une corrélation non détaillée ici.

Durant cette phase de maturation, le taux d'A.T.C. semble réguler la croissance pondérale de la gonade qu'il s'agisse d'une augmentation de protéines nécessitant l'élaboration d'acides ribo-nucléiques ou de la synthèse du matériel génétique nécessaire aux divisions cellulaires.

L'A.T.C. constitue donc un indice des potentialités de croissance. Dans le cas de l'étude de la gonade de *Pecten maximus* réalisée par BERGERON et BUESTEL, l'A.T.C. (indice de croissance) comparé à un second indice de maturation, le R.G.S., permet de définir le stade de maturité des individus.

Cependant, il faut souligner ici que les possibilités d'utilisation de cet indice de croissance dépassent ce seul aspect. En effet, cet enzyme est présent de manière générale chez les organismes marins. De plus, la mise au point d'une méthode de mesure commune pour tous les groupes zoologiques (ALAYSE et BERGERON; en préparation) a été réalisée. Ceci permettra de disposer d'un indice d'estimation *in situ* des potentialités de croissance, notamment pour les populations zooplanctoniques.

BIBLIOGRAPHIE

- ALAYSE-DANET A.M., J.L. CHARLOU, M. JEZEQUEL et J.F. SAMAIN, 1979 :
Modèle de détection rapide des effets sublétaux des polluants :
Modification des taux d'Amylase et de Trypsine d'*Artemia salina*
contaminées par le cuivre et le zinc. *Mar. biol.* 51(1) : 41-46
- BERGERON J.P. et D. BUESTEL, 1978 :
L'Aspartate transcarbamylyase indice de l'activité sexuelle de la
coquille St-Jacques *Pecten maximus*, premiers résultats. *Proc. 13th*
Europ. mar. biol. symp., Cyclic phenomena in marine plants and
animals (sous presse).
- BENZECRI, 1973 :
L'analyse des données. II DUNOD Edit. Paris : 619 pp.
- BOUCHER J. et J.F. SAMAIN, 1974 :
L'activité amylasique, indice de la nutrition du zooplancton ; mise
en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling. *Tethys* 6 (1-2):
179-188.
- BOUCHER J. et J.F. SAMAIN, 1975 :
Etude de la nutrition du zooplancton en zone d'upwelling par la
mesure des activités enzymatiques digestives. *Proc. 9th Europ. Mar.*
biol. Symp., H. BARNES Edit., Aberdeen : 329-341.
- BOUCHER J., A. LAUREC, J.F. SAMAIN et S.L. SMITH, 1975 :
Etude de la nutrition, du régime et du rythme alimentaire du zooplanc-
ton dans les conditions naturelles, par la mesure des activités
enzymatiques digestives. *Proc. 10th Europ. mar. biol. symp.*, Vol. 2 :
85-110.
- CURL H.jr. et J. SANDBERG, 1961 :
The measurement of dehydrogenase activity in marine organisms.
J. mar. Res., 19 : 123-128.
- PACKARD T.T., 1969 :
The estimation of the oxygen utilization rate in sea water from the
activity of the respiratory electron transport system in plankton.
Ph. D. thesis Univ. Wash., Seattle.
- SAMAIN J.F., J. BOUCHER et D. BUESTEL, 1975 :
Signification biologique des teneurs protéiques et des activités de
l'amylase et des protéases chez *Artemia salina* L. Aspects d'applica-
tion à l'étude de la nutrition. *Proc. 10th Europ. mar. biol. symp.* (1) :
391-417.

THÈME III

RELATIONS PHYTOPLANCTON-ZOOPLANCTON

RÉSEAUX TROPHIQUES

LES RELATIONS ENTRE LE ZOOPLANCTON ET LE PHYTOPLANCTON DANS TROIS
SITUATIONS CARACTERISTIQUES DE L'ATLANTIQUE INTERTROPICAL

par

Robert LE BORGNE

Océanographe de l'O.R.S.T.O.M.

Centre de Recherches Océanographiques - B.P. V 18 - ABIDJAN - COTE D'IVOIRE

R E S U M E

On compare la production végétale et la production du zooplancton à l'aide des rapports suivants : ingestion du zooplancton/production primaire, production du zooplancton/production primaire et production/ingestion du zooplancton. Trois situations sont analysées : la zone équatoriale en période d'upwelling, lorsque la production primaire semble suffisante pour couvrir les besoins nutritifs du zooplancton ; la même région en saison "chaude" lorsqu'elle est insuffisante au contraire ; l'upwelling du Cap Timiris (Mauritanie) lorsque la production végétale est largement excédentaire par rapport aux besoins du zooplancton. L'exposé souligne l'importance des "non-autotrophes" dans la ration du zooplancton et le gaspillage de la production végétale dans les zones eutrophes par suite de son utilisation incomplète par les herbivores.

A B S T R A C T

Autotrophic and zooplankton productions are compared with the following indexes : zooplankton ingestion/primary production, zooplankton production/primary production and zooplankton production/ingestion. Three situations are analyzed : the equatorial area during the upwelling season, when primary production seems equal to zooplankton nutritional needs ; the same area during the "warm" season, when primary production is not great enough to supply zooplankton needs ; Cape Timiris (Mauritania) upwelling, when autotrophic production is much greater than zooplankton nutritional needs. Two particular points are stressed : the importance of "non-autotrophic" particles in zooplankton diet and the bad utilization of primary production by the upper trophic level in eutrophic areas, at times.

MOTS-CLES : Zooplancton, Phytoplancton, Production, zone intertropicale.

KEY WORDS : Zooplankton, Phytoplankton, Production, intertropical area.

INTRODUCTION

Le but de cet exposé est de montrer trois exemples de relations entre la production autotrophe, ou production primaire, et la production du zooplancton.

Le premier exemple décrira une situation où la production primaire est suffisante pour assurer le maintien de la production zooplanctonique : il s'agit de la zone équatoriale située au sud d'Abidjan, à 4°W, en période d'upwelling pendant l'été boréal (Fig.1). Le second exemple est celui de la même

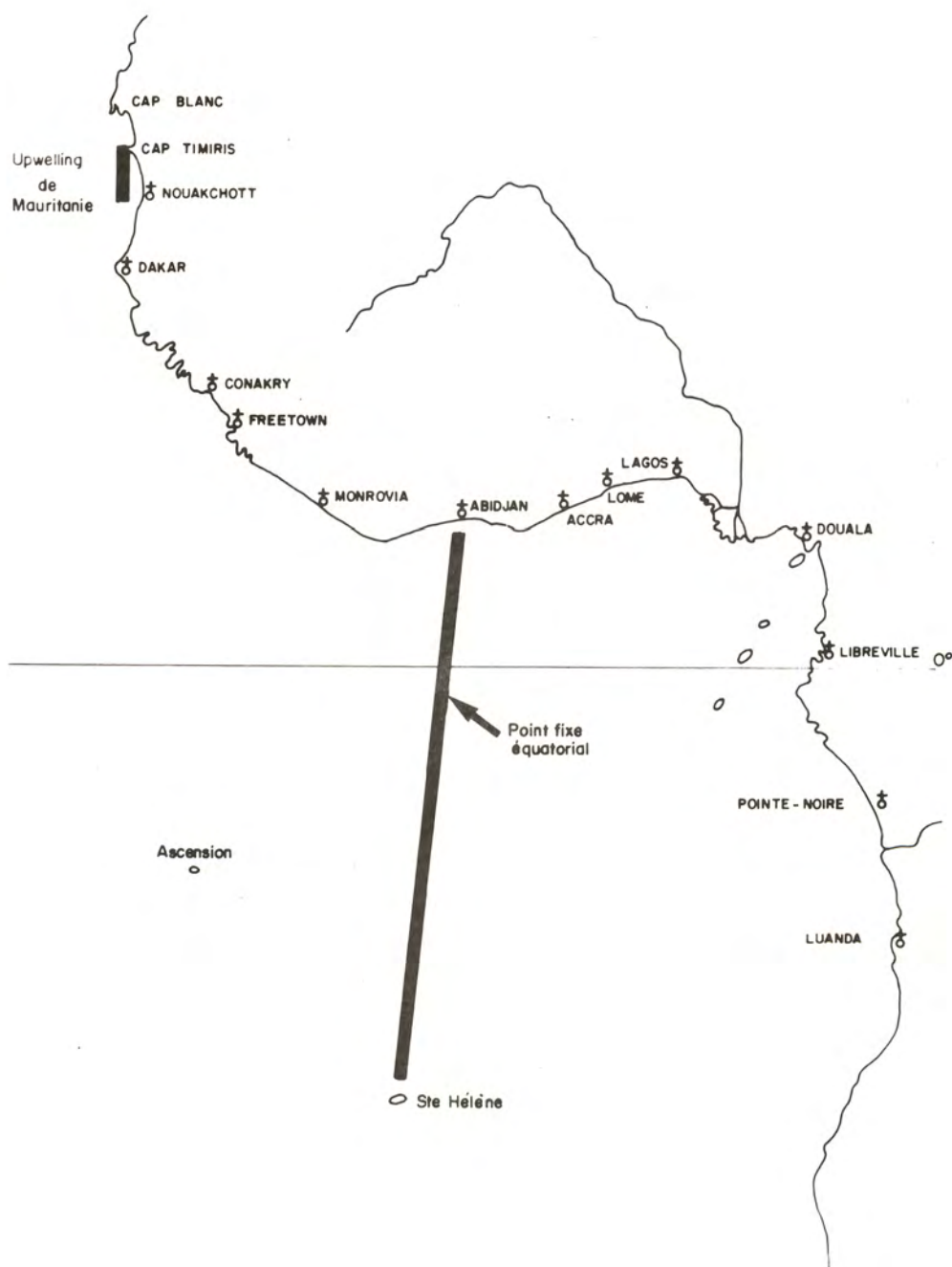


Fig.1 : Position des stations.

zone pendant la saison "chaude" (hiver boréal), lorsqu'il n'y a pas d'upwelling : la production primaire est alors insuffisante et il faut faire intervenir une production complémentaire pour couvrir les besoins nutritifs du zooplancton. Enfin, l'upwelling de Mauritanie, au sud du cap Timiris, nous fournira un exemple de production primaire excédentaire et qui est gaspillée puisqu'elle n'est pas entièrement utilisée (1).

METHODES

La zone équatoriale et l'upwelling de Mauritanie n'ont pas été étudiés de la même façon. A l'Equateur, où les fonds étaient d'environ 5000m, nous avons évalué la production dans les 100 premiers mètres, au cours de deux points fixes de 4 jours.

En Mauritanie, en mars 1973, nous avons suivi pendant cinq jours, avec une bouée dérivante, l'évolution d'une masse d'eau nouvellement remontée en surface (Fig.2). Au départ du parcours de la bouée dérivante, les eaux sont froides et riches en nitrates, phosphates et silicates, qui permettent le développement spectaculaire du phytoplancton quelques jours plus tard. L'ensemble des paramètres physico-chimiques et biologiques a pu être suivi tout au long du parcours de la bouée dérivante, sur des fonds de 20 à 70 m.

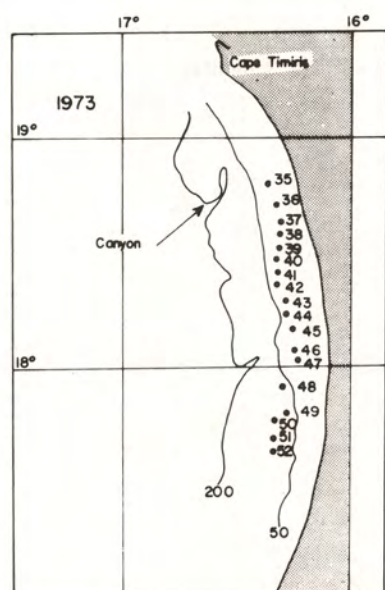


Fig.2 : Parcours de la bouée dérivante lors de l'étude de l'upwelling mauritanien en mars 1973 (d'après LE BORGNE, 1978a).

Pour comparer la production du zooplancton à celle du phytoplancton, nous avons dû mesurer ou estimer les transferts suivants, exprimés en quantités d'azote produites, ingérées ou excrétées par unité de temps et par mètre-carré. Ce sont :

- la production autotrophe, mesurée à 8 ou 10 niveaux de la colonne d'eau, par la méthode au ^{14}C et convertie en azote par l'intermédiaire du rapport C/N particulière (en atomes) que nous avons mesuré (C/N = 7,2 en Mauritanie ; C/N = 6,1 à l'Equateur).

(1) Cet exposé reprend les résultats de quatre articles de LE BORGNE (1977a, b, c et 1978a).

- l'ingestion du zooplancton, ensuite, qui doit couvrir les besoins du zooplancton nécessaires à sa production et à ses dépenses métaboliques. Pour l'azote, les produits de dégradation sont libérés par l'excrétion liquide, que nous avons mesurée. Cependant, tout ce qui est ingéré n'est pas assimilé et une partie est rejetée sous forme de faeces. On passe donc de la production et de l'excrétion à l'ingestion par l'intermédiaire d'un rendement, le coefficient d'assimilation D :

$$\text{Ingestion} = (\text{Production} + \text{Excrétion}) / \text{Coefficient d'Assimilation}$$

L'excrétion totale du zooplancton dans la colonne d'eau considérée est le produit de la biomasse du zooplancton par son taux d'excrétion. Ces deux paramètres varient en fonction de la température et de l'heure de la journée. Afin d'intégrer les variations nycthémerales des taux d'excrétion, les mesures ont été faites pendant environ 24 heures. La biomasse, qui varie également avec l'heure de la journée, a été mesurée toutes les 4 heures à l'Equateur avec un filet WP-2 (Anonyme, 1968). En Mauritanie par contre, les traits fond-surface effectués deux fois par jour avec le même filet, étaient censés échantillonner la totalité des organismes présents dans la colonne d'eau.

Le second facteur de variation est la température. En Mauritanie, le problème était simplifié car l'écart maximum de température du fond à la surface n'était que de 2°C. A l'Equateur, nous avons dû découper la colonne d'eau en tranches de 1° en période d'upwelling (août) et de 2 à 3° en saison chaude (mars) (Fig.3).

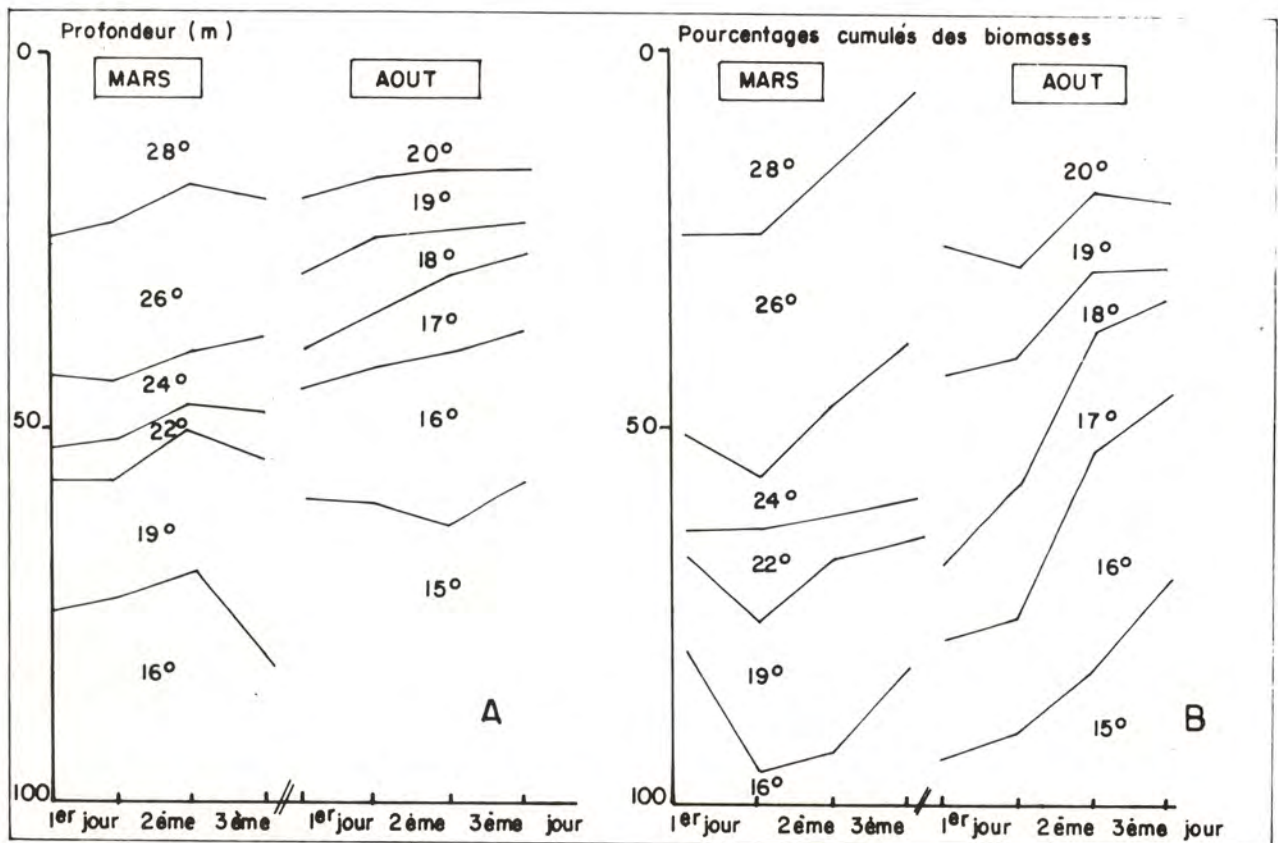


Fig.3 : Distribution verticale des tranches isothermes de la colonne 0-100 m (A) et pourcentages cumulés de biomasses du zooplancton dans les couches homo-thermes (B) (d'après LE BORGNE, 1977b).

A chacune de ces tranches d'eau correspond une valeur de biomasse (Fig.3) et une valeur de taux d'excrétion. Ce dernier n'a été mesuré qu'à une ou deux températures et les autres valeurs ont été extrapolées par une loi de la forme : $Y = A.B^\theta$ (A et B étant des coefficients, Y le taux d'excrétion totale d'azote et θ , la température).

En combinant donc la distribution verticale des biomasses et des taux d'excrétion avec les variations nyctémérales, on arrive au schéma suivant qui représente la distribution verticale de l'excrétion totale d'azote dans les 100 premiers mètres à l'Equateur (Fig.4).

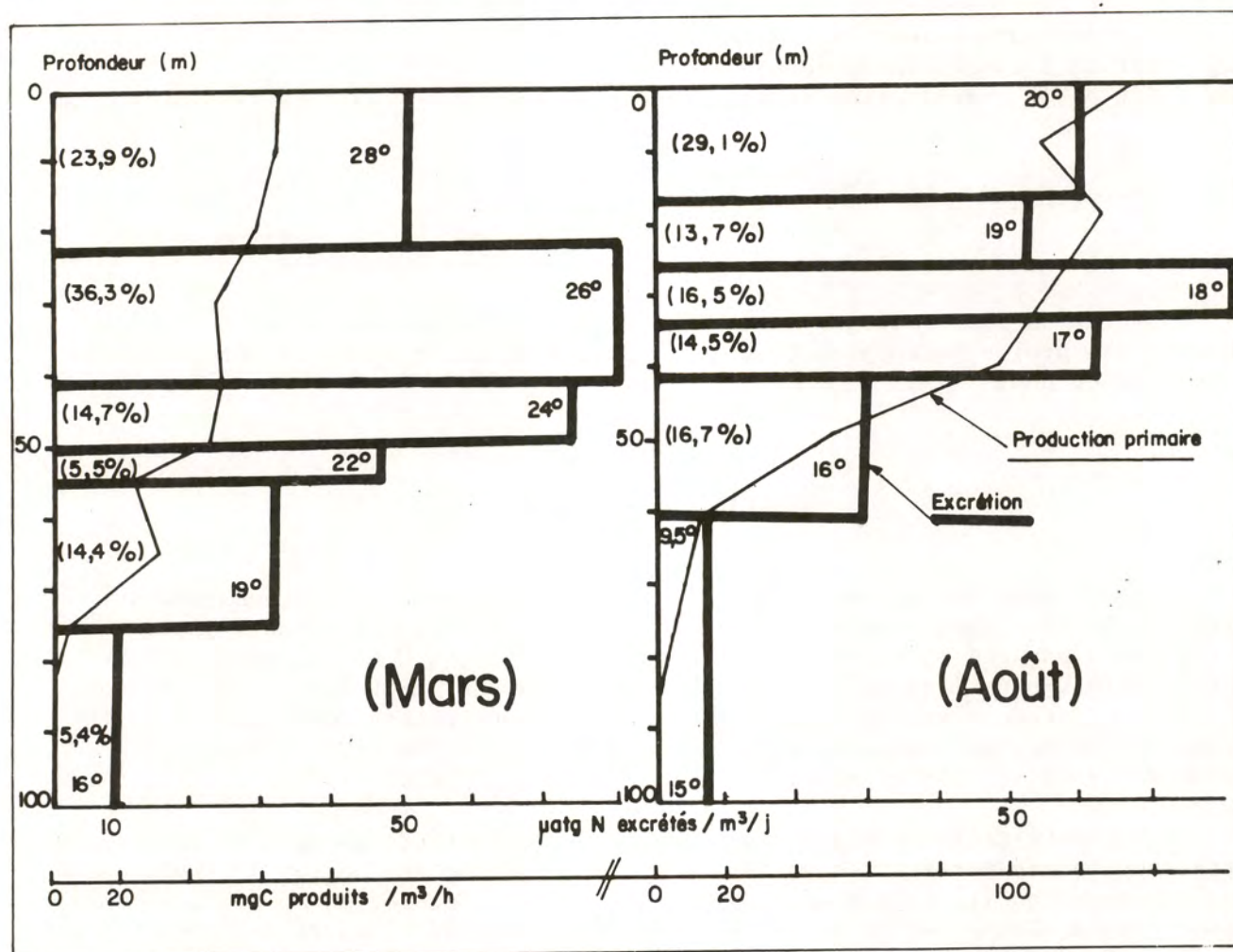


Fig.4 : Distribution verticale de l'excrétion totale d'azote du zooplancton et de la production primaire. Les pourcentages sont ceux de l'importance de l'excrétion de la couche 0-100 m (d'après LE BORGNE, 1977b).

Sur la figure, nous avons noté la part de chaque couche - exprimée en pourcentages - dans l'excrétion totale. Est également représentée la distribution verticale de la production primaire, plus superficielle et plus forte en période d'upwelling. Il existe d'ailleurs une similitude dans les distributions verticales de la production primaire et de l'excrétion du zooplancton. Les produits de cette dernière sont donc susceptibles d'être réutilisés très rapidement par le phytoplancton.

La production du zooplancton (P_N) a été déduite de l'excrétion (E_N) par l'intermédiaire du coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée

($K_{2,N}$) par la relation $PN = EN \cdot K_{2,N} \cdot (1 - K_{2,N})^{-1}$. Nous avons mesuré le coefficient $K_{2,N}$ à l'équateur pour le mésozooplancton de taille supérieure à 200 μm . Pour le mésozooplancton de Mauritanie et pour le microzooplancton, de taille comprise entre 50 et 200 μm , qui n'a été étudié qu'en août, nous avons utilisé des valeurs de $K_{2,N}$ variables.

La mesure de $K_{2,N}$ a été faite à partir des valeurs des rapports N/P (azote-phosphore) de la constitution des particules et du zooplancton et de son excrétion par une méthode dont l'idée revient à KETCHUM (1962) et que j'ai redécrite récemment (LE BORGNE, 1978b). Si on appelle :

a_1 = N/P des particules, les proies du zooplancton

a_2 = N/P de l'excrétion du zooplancton

a_3 = N/P de la constitution du zooplancton

on a :

$$K_{2,N} = \frac{a_3 (a_1 - a_2)}{a_2 (a_2 - a_3)}$$

L'un des avantages de cette méthode est de pouvoir considérer l'ensemble des proies du zooplancton, qu'elles soient autotrophes ou hétérotrophes, vivantes ou non.

RESULTATS - DISCUSSION

L'ensemble de ces mesures nous permet de dresser le schéma suivant (Fig.5) où sont représentées les trois situations. Le coefficient d'assimilation D n'a pas été mesuré et nous l'avons admis égal à 0,6 (valeur de BUTLER *et al.*, 1970 pour l'azote) et 0,7 (valeur de CONOVER, 1966 pour la matière organique). Ces deux valeurs sont les plus couramment rencontrées dans la littérature. Citons, par exemple, celles de 0,66 de SUSCHENYA (1970), 0,60 de VINOGRADOV *et al.* (1976) et 0,7 de PAFFENHOFER et KNOWLES (1978).

Pour tenir compte de la présence des prédateurs au sein du zooplancton, nous avons corrigé les valeurs d'excrétion et de production à l'Equateur en admettant qu'ils sont responsables pour 10% de l'excrétion et de la production totale. Cette valeur de 10% est le pourcentage de biomasse des prédateurs au sein du zooplancton supérieur à 200 μm et qui a été déterminé après tri et pesée. Les prédateurs sont par ordre d'importance décroissante, les Chaetognathes, les Amphipodes, les Polychètes, les larves de Poissons et de Décapodes, les Hétéropodes, les Siphonophores et les Cténophores. Nous avons considéré que l'ensemble des Copépodes, les Ostracodes, les larves d'Euphausiacés, les Appendiculaires et les Ptéropodes thécosomes se nourrissaient de proies de taille inférieure à 200 μm .

En mars - donc en saison chaude - la production primaire ($67\text{mgN/m}^2/\text{j}$) est insuffisante pour couvrir les besoins en azote du zooplancton nécessaires à ses seules production et excrétion ($89\text{mgN/m}^2/\text{j}$).

En août, pendant l'upwelling, la production primaire est égale ou supérieure à son ingestion selon la valeur de D . Si l'on ajoute l'ingestion du microzooplancton, la production primaire devient égale ou même inférieure de 33 mg N, selon la valeur de $K_{2,N}$.

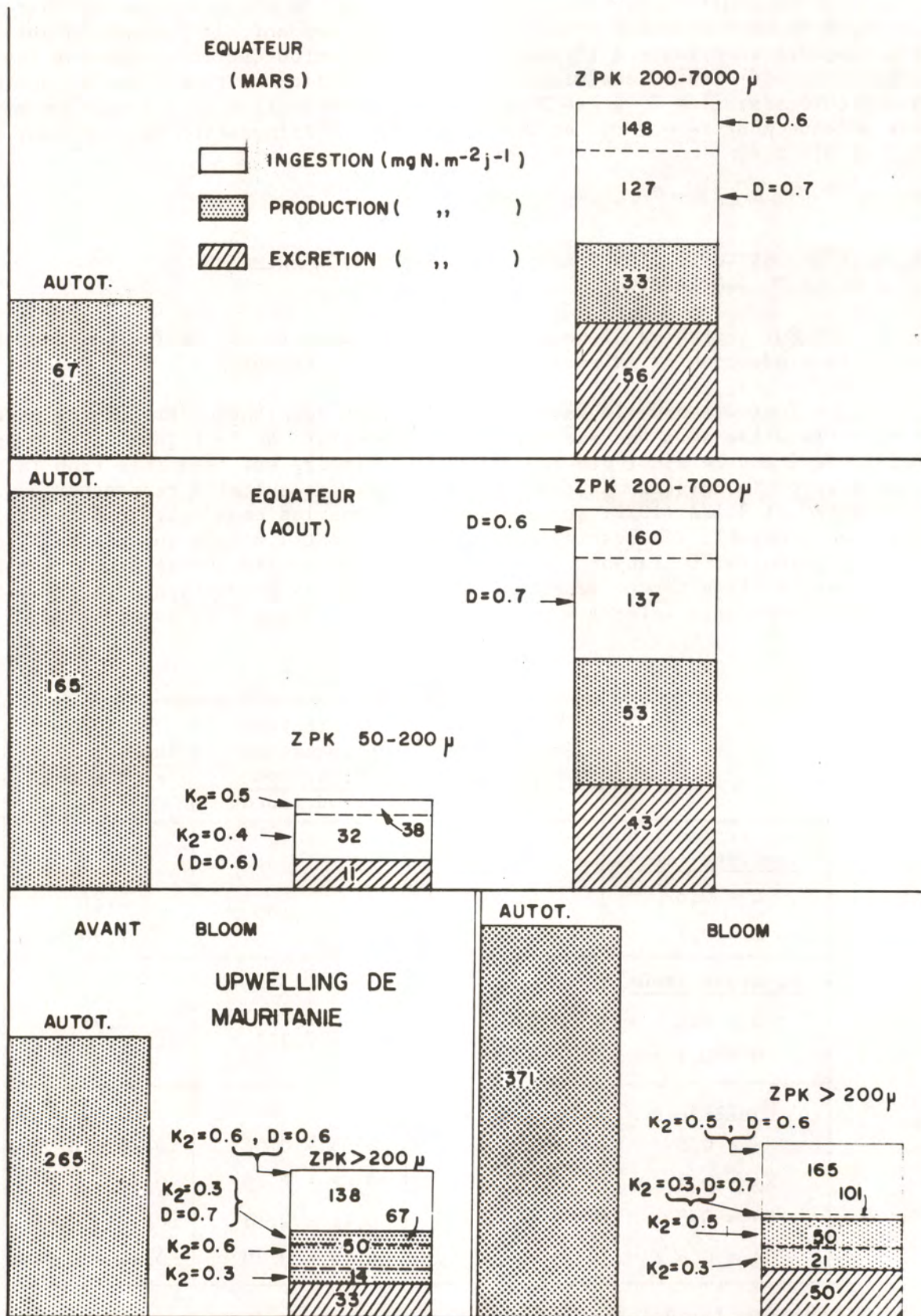


Fig.5 : Diagrammes montrant l'importance respective de la production autotrophe et celle du zooplancton, de son excretion et de son ingestion lors des trois situations caracteristiques etudiees.

En Mauritanie, où nous avons distingué la situation qui prévaut avant le bloom de phytoplancton et celle qui prévaut pendant, la production autotrophe est toujours supérieure à l'ingestion du zooplancton quelle que soient les valeurs du coefficient d'assimilation D ou du coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée $K_{2,N}$ que l'on utilise. L'estimation de l'ingestion minimum est obtenue pour $K_{2,N} = 0,3$ et $D = 0,7$, celle de l'ingestion maximum pour $K_{2,N} = 0,5$ et $D = 0,6$.

1. VALEURS DES COEFFICIENTS RELIANT LA PRODUCTION PRIMAIRE A CELLE DU ZOOPLANCTON

Sur le tableau I nous avons fait figurer trois coefficients qui relient la production primaire à celle de ses utilisateurs.

Tout d'abord, le rapport Ingestion du zooplancton/Production autotrophe visualise sous une autre forme les résultats de la figure 5. Un rapport voisin de 2 montre ainsi que la production primaire est deux fois trop faible pour assurer le maintien du zooplancton en mars, résultat à rapprocher de celui de FINENKO et ZAIKA (1970) qui estiment que dans les eaux oligotrophes de l'Atlantique tropical, les besoins du zooplancton sont 1,5 fois supérieurs à la production primaire. Le rapport voisin de 1 en août montre que la production autotrophe est suffisante. En Mauritanie par contre, la production primaire est de 2 à 4 fois trop forte selon les valeurs de $K_{2,N}$ et D que l'on considère.

	Efficienc écologique : D K_2	Coefficient de transfert : $\frac{\text{Prod. Zpk}}{\text{Prod. autot}}$	Rapport : $\frac{\text{Ingestion Zpk}}{\text{Prod. autot.}}$
<u>Equateur (mars)</u>			
D = 0,6	0,226	0,49	2,21
D = 0,7	0,263		1,90
<u>Equateur (août)</u>			
D = 0,6	0,330	0,32	0,97
D = 0,7	0,385		0,83
<u>Mauritanie</u>			
$K_2 = 0,3$		0,05 - 0,06	0,25 - 0,32
$K_2 = 0,4$		0,08 - 0,09	0,30 - 0,37
$K_2 = 0,5$		0,12 - 0,13	0,33 - 0,45
$K_2 = 0,6$		0,19 - 0,20	0,44 - 0,56

Tableau I : Valeurs des rapports liant la production du zooplancton à celle du phytoplancton. (D = coefficient d'assimilation ; K_2 = coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée).

Le second rapport est le coefficient de transfert, encore appelé rendement de la chaîne alimentaire ("food chain efficiency"). Dans notre cas, c'est le rapport production secondaire/production autotrophe. Nous l'avons calculé en considérant que le zooplancton représentait l'échelon secondaire.

L'efficacité écologique, enfin, est le rapport entre la consommation d'un échelon N par ses prédateurs et la ration, ou l'ingestion, de cet échelon N (SLOBOOKIN, 1962). En régime stable, lorsque la biomasse est constante et que toute la production de l'échelon N sert à l'échelon N+1, l'efficacité écologique est le rapport Production/Ingestion, encore appelé coefficient d'utilisation de la nourriture ingérée K_1 . On montre que $K_1 = D K_2$.

D'après le tableau I, l'efficacité écologique est plus élevée en période d'upwelling qu'en saison chaude à l'Equateur, même si D diminuait de 10%. Ceci provient de valeurs mesurées de K_2 nettement différentes aux deux saisons (LE BORGNE, 1977c).

Le tableau I montre également que le coefficient de transfert et le rapport ingestion/production autotrophe décroissent des zones pauvres vers les zones riches, non pas du fait d'une baisse de rendement de l'utilisation par le zooplancton, puisque comme nous l'avons vu, l'efficacité écologique est plus élevée en période d'upwelling qu'en saison chaude, mais parce qu'il faut faire intervenir à côté du phytoplancton, une alimentation constituée d'hétérotrophes et de particules mortes (tripton). En effet, on conçoit aisément que si l'on ajoute à la production primaire une production complémentaire, les valeurs des rapports diminuent.

2. IMPORTANCE DES NON-AUTOTROPHES DANS LA PRODUCTION DE L'ECHELON 1

Il est donc intéressant d'estimer la production de l'échelon 1 aux dépens duquel se nourrit le zooplancton, afin d'estimer le coefficient de transfert.

L'échelon 1 est constitué de phytoplancton et de non-autotrophes, terme qui englobe à la fois le tripton et les hétérotrophes. Ces derniers utilisent des substances dissoutes dans le cas des Bactéries et du matériel particulaire dans le cas du microzooplancton. L'estimation directe de la production de l'échelon 1 est délicate en raison des relations existant entre ses différents éléments. Sur la figure 6, nous n'avons pas représenté toutes les interactions. Il manque en particulier la production des faeces et des cadavres par le micro - et le mésozooplancton, et qui constituent une partie de la production de tripton.

On peut cependant estimer la production de l'échelon 1 par l'intermédiaire de sa productivité journalière, le rapport P_1/B_1 j.

P_1 est la somme : Production autotrophe + Production non autotrophe,
 B_1 est la biomasse vivante qui a été estimée à partir de nos valeurs d'A.T.P.

On peut alors déterminer l'importance de la production non autotrophe par rapport à la production autotrophe pour différentes valeurs de $a = P_1/B_1$ j, d'après la relation : $P_{\text{non autot.}} = a B_1 - P_{\text{autot.}}$

On obtient deux droites correspondant à la saison chaude (mars) et à la saison d'upwelling (août) (Fig.7).

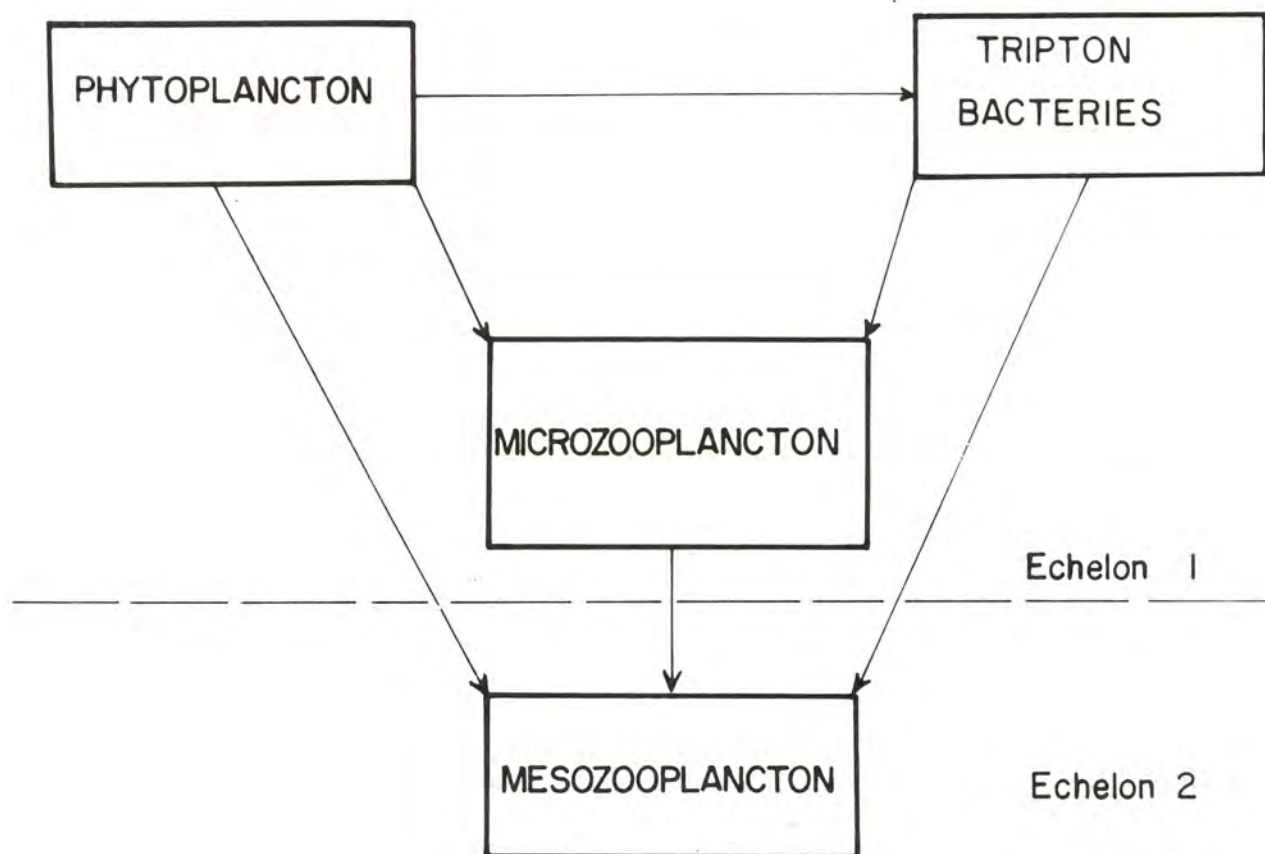


Fig.6 : Schéma simplifié des interactions au sein de l'échelon 1, aux dépens duquel se fait l'alimentation de l'échelon secondaire (mésozooplancton).

On remarque :

1 - Pour une même valeur de P_1/B_{1j} , la part des non autotrophes est plus importante en mars qu'en période d'upwelling, résultat qui découle des données utilisées. Le rapport Production primaire/Biomasse vivante est en effet plus élevé en période d'upwelling pendant laquelle les concentrations en nitrates supérieures à $5 \mu\text{atg/l}$ en surface permettent un accroissement de la production primaire. En cette saison, les particules vivantes représentent 35% de la biomasse particulaire contre 26% en saison chaude.

2 - La deuxième remarque est celle-ci : si l'on voulait que l'efficacité écologique et le coefficient de transfert soient égaux, autrement dit que toute la production de l'échelon 1 soit ingérée par le zooplancton (supposant donc nulles les pertes par sédimentation ou par prédation de la part d'autres prédateurs que le mésozooplancton), il faudrait que P_1/B_{1j} soit de 0,31 en août et de 0,52 en mars. La figure 7 montre que le rapport serait nul en période d'upwelling - donc qu'il n'y aurait que la production autotrophe - et voisin de 1 en saison chaude - donc que la production non autotrophe serait égale à la production autotrophe. Ce cas de figure donne donc une valeur limite du coefficient de transfert et du rapport P_1/B_{1j} .

3 - On peut faire varier le coefficient de transfert en fonction du rapport P_1/B_{1j} de l'échelon 1, en prenant comme valeur limite supérieure, celle de l'efficacité écologique.

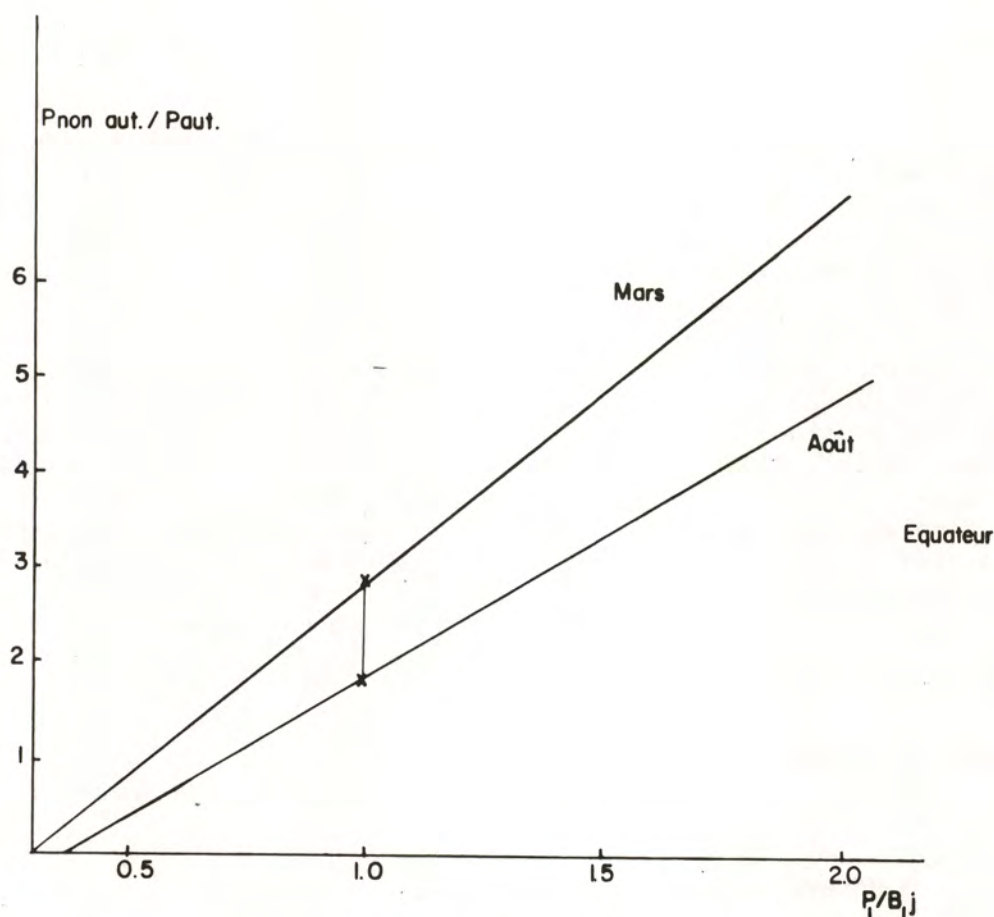


Fig.7 : Variations du rapport production non autotrophe/production autotrophe de l'échelon 1 en fonction de son rapport P_1/B_{1j} journalier.

On remarque (Fig.8) que le coefficient est toujours un peu supérieur en août, en période d'upwelling. Si l'on prend comme valeur de P_1/B_{1j} de l'échelon 1, la valeur 1, le coefficient de transfert est de 0,127 en mars et de 0,132 en août, donc sensiblement égal pour les deux périodes. Dans ce cas, la production non autotrophe est 2,9 fois plus importante que la production autotrophe en saison chaude (mars) et 1,9 fois plus en saison d'upwelling (août) (Fig.7). Cette valeur de $P_1/B_{1j} = 1$ est une valeur moyenne pour le microzooplancton (2). Dans le cas de la production autotrophe, P/B est inférieur à 1, mais le "turn-over" rapide est compensé par celui, plus lent, du tripton (FINENKO et ZAIKA, 1970, citent une valeur globale de "turn-over" du tripton de 0,2 an, mais la moitié biochimiquement active aurait un "turn-over" d'un mois. Dans les régions d'upwelling, le "turn-over" est vraisemblablement plus rapide). Le fait de prendre P/B_j égal pour les deux saisons est, bien sûr, arbitraire, mais on peut penser qu'en saison chaude le "turn-over" est accéléré sous l'effet de la température (28°C). L'effet de la température peut être équilibré en saison d'upwelling par la présence de particules vivantes plus nombreuses. Il apparaît

(2) PETIPA *et al.* (1970) observent $P/B = 0,76$ pour les producteurs primaires (phytoplancton et saprophages) de la communauté épiplanctonique de la Mer Noire. Pour SHUSHKINA et KISLIKOV (1976), $P/B = 0,5$ à 1,0 pour les nauplii et les copépodites. $P/B = 0,8$ à 1,5 pour les Protozoaires du Pacifique équatorial (VINOGRADOV *et al.*, 1976). $P/B = 1$ à 2 pour les Tintinnides (HEINBOKEL, 1978).

donc que la production autotrophe joue un rôle qui est loin d'être négligeable à l'Equateur.

Enfin, pour clore ce chapitre sur l'importance de la production non autotrophe, signalons que l'on peut faire apparaître son rôle dans la ration du zooplancton par le calcul des rapports existant entre la consommation d'oxygène et l'excrétion d'ammoniac (O/NH_4), la consommation d'oxygène et l'excrétion de phosphates (O/PO_4) et entre l'excrétion totale d'azote et celle de phosphore (N_T/P_T) (Tabl.II). Les rapports O/NH_4 et O/PO_4 plus élevés en Mauritanie indiquent une nutrition de type glucidique plus marqué qu'à l'Equateur et ceci provient de la présence d'importantes concentrations de Diatomées riches en glucides. Des rapports O/NH_4 et O/PO_4 plus faibles dénotent au contraire une part plus importante des protides (rapport O/NH_4) ou des lipides (rapport O/PO_4) dans la ration du zooplancton, ce qui est le cas aux deux saisons à l'Equateur. Le rapport N_T/P_T plus élevé dans les zones oligotrophes, dénote un rendement en croissance du zooplancton, K_2 plus faible, mais provient également d'un rapport N/P des proies plus élevé (18,8 en mars contre 17,0 en août). Ceci est dû à la présence dans les particules d'une fraction importante d'hétérotrophes et de tripton dont le rapport N/P est plus élevé que celui du phytoplancton.

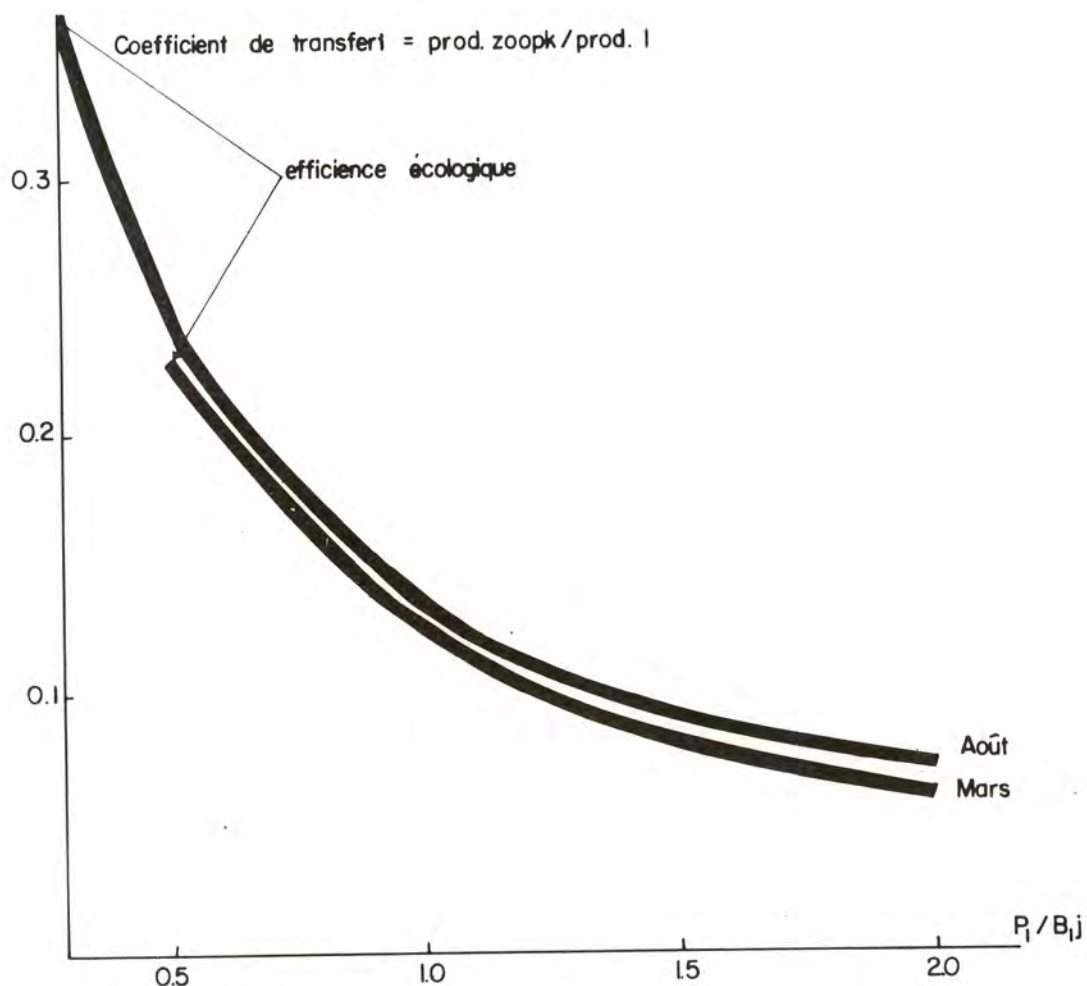


Fig.8 : Variations du coefficient de transfert en fonction du rapport P_1/B_{1j} de l'échelon 1.

		O/NH ₄	O/PO ₄	N _T /P _T
Mauritanie	m	16,3	200	9,3*
	s	1,5	27	
	n	7	8	
Equateur (upwelling)	m	11,4	144	11,4
	s	2,0	24	1,2
	n	4	4	4
Equateur (mars)	m	10,8	140	17,0
	s	1,6	44	2,2
	n	8	4	8

Tableau II : Valeurs des rapports atomiques O/NH₄, O/PO₄, N_T/P_T liant la respiration (O), l'excrétion minérale d'azote (NH₄) et de phosphore (PO₄) et l'excrétion total (N_T et P_T). (m = moyenne, s = écart-type, n = nombre de données, * Mesure en 1972).

3. DEVENIR DE LA PRODUCTION PRIMAIRE LORSQUE LE RAPPORT INGESTION/PRODUCTION PRIMAIRE EST INFÉRIEUR À 1 : CAS DE L'UPWELLING DE MAURITANIE

Revenons à présent sur le cas de l'upwelling de Mauritanie, où la production primaire est largement excédentaire par rapport aux besoins du zooplancton (Fig.5). Deux solutions s'offrent alors : ou bien le phytoplancton est utilisé par d'autres herbivores ou bien il dégénère sur place. C'est ce deuxième processus qui semblait prévaloir lorsque nous avons étudié cet écosystème. En effet, nous avons évalué la mortalité du phytoplancton par "grazing" par différence entre les valeurs observées de carbone et celles auxquelles on pouvait s'attendre avec les mesures de ¹⁴C. Le grazing converti en azote serait de 156 mg N/m²/j avant le bloom et de 167 pendant le bloom, soit respectivement 59% et 45% de la production primaire. L'ingestion du zooplancton représente tout au plus 88% du grazing total avant le bloom (pour K₂ = 0,6 et D = 0,6) et plus de 100% pendant le bloom. Pour avoir une valeur inférieure à 100%, il faut alors que K₂ et D soient inférieurs à 0,6, ce qui suggère une baisse du coefficient d'assimilation et du coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée simultanément ou de l'un des deux seulement, lors du bloom phytoplanctonique. Puisqu'une fraction importante du phytoplancton (40 à 55%) n'est pas utilisée par les phytophages, on peut se poser la question du devenir de la production primaire.

Sur la figure 9, nous avons représenté l'évolution des valeurs intégrées de l'ammoniac, de l'azote organique dissous, de la chlorophylle et de l'activité bactérienne, le long du parcours de la bouée dérivante en 1973. On observe le développement spectaculaire de ces différents paramètres, pendant le bloom phytoplanctonique, la chlorophylle et l'azote organique ayant des variations synchrones et l'ammoniac et l'activité hétérotrophe (activité bactérienne) suivant avec un décalage de 24 heures. Ceci suggère la libération par le phytoplancton, d'azote organique, par excrétion ou par libération à partir de cellules dégénérescentes et sa minéralisation en ammoniac par activité bactérienne.

L'ammoniac ne provient pas d'apports éoliens ni de transports verticaux comme l'ont montré CODISPOTI et FRIEDERICH (1978), mais provient bien de processus de régénération. Selon nos estimations, 70% proviendrait du phytoplancton à la fin du parcours de la bouée dérivante, le reste provenant de l'excrétion animale.

Ce cas n'est certainement pas exceptionnel dans les régions d'upwelling intense et explique les très faibles valeurs du coefficient de transfert, rapport entre la production du zooplancton et la production primaire. Si une bonne partie de cette dernière n'est pas utilisée, on conçoit en effet aisément que le rapport diminue.

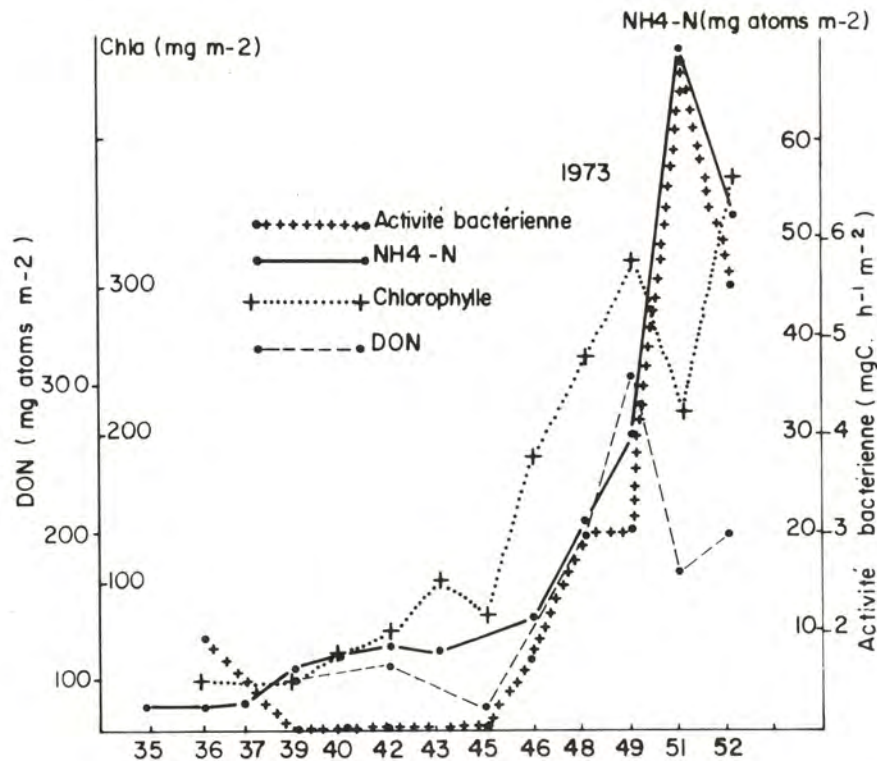


Fig.9 : Evolution, le long du parcours de la bouée dérivante (Mauritanie) des valeurs intégrées du fond à la surface, de l'activité bactérienne, de l'ammonium, de la chlorophylle et de l'azote organique dissous (DON) (d'après LE BORGNE, 1978a).

CONCLUSIONS

On a coutume de considérer les relations entre le zooplancton et le phytoplancton en termes de relation "végétaux-herbivores". Ce schéma simpliste est sans doute exact dans les régions d'upwelling lors des "blooms" de phytoplancton, constitués de Diatomées de taille relativement importante et qui peuvent être ingérées directement par le zooplancton, à régime essentiellement herbivore. Dans les régions moins riches, les cellules végétales sont généralement plus petites et la part du tripton dans la biomasse particulaire plus grande (3), ce qui entraîne d'une part la constitution d'un échelon intermédiaire - le microzooplancton - qui permet le transfert des particules les plus petites au zooplancton, et d'autre part, l'existence d'une ration constituée

d'une fraction d'organismes non autotrophes qui peut être importante, comme nous l'avons vu. En conséquence, toute étude d'interaction entre le zooplancton et ses proies devrait considérer l'ensemble des particules et leur production, ce qui pose actuellement bon nombre de problèmes d'ordre méthodologique.

Les trois exemples que nous avons étudiés permettent de comparer deux indices du transfert : l'efficacité écologique et le coefficient de transfert. Le premier est indépendant de la valeur de la production de l'échelon 1 et semblerait - si l'on se base sur nos données à l'Equateur - plus élevé dans les zones eutrophes. Le calcul du second indice, le coefficient de transfert, n'est valable que lorsque l'on connaît la production de l'échelon 1 et celle de ses prédateurs. Dans l'état actuel de nos moyens de mesures, le calcul de ce coefficient n'est valable que dans le cas des upwellings où l'échelon 1 est représenté principalement par la production autotrophe et dans le cas des expériences de nutrition, en grands bacs, par exemple. Ce coefficient donne une valeur de rendement de la chaîne alimentaire qui peut être plus intéressante que l'efficacité écologique, car il tient compte - tout au moins pour le premier échelon - des pertes dues aux échanges verticaux ou latéraux et d'un éventuel gaspillage, comme c'était le cas pour l'upwelling de Mauritanie lorsque nous l'avons étudié.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME - 1968 - Zooplankton sampling. Monogr. Oceanogr., 2, 174 p.
- 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. 525-550.
- CODISPOTI L.A. & FRIEDERICH G.E. - 1978 - Local and mesoscale influences on nutrient variability in the northwest african upwelling region near Cabo Corbeiro. Deep Sea Res., 25, p. 751-770.
- CONOVER R.J. - 1966 - Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding. Limnol. Oceanogr., 11 (3), p. 346-354.
- HOBSON L.A., MENZEL D.W. & BARBER R.T. - 1973 - Primary productivity and sizes of pools of organic carbon in the mixed layer of the ocean. Mar. Biol., 19, p. 298-306.
- FINENKO Z.Z. & ZAIKA V.E. - 1970 - Particulate organic matter and its role in the productivity of the sea. *in* "Marine Food Chains", J.H. STEELE Ed., Oliver & Boyd, Edinburgh, p. 32-44.
- HEINBOKEL J.F. - 1978 - Studies on the functional role of the Tintinnids in the Southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures. Mar. Biol. 47 (2), p. 177-190.

-
- (3) FINENKO et ZAIKA (1970) montrent que lors des "blooms" de phytoplancton la partie vivante peut représenter 100% du seston contre 10 à 50% habituellement. HOBSON *et al.* (1973) estiment que le phytoplancton représente 70 à 90% du carbone particulaire dans les zones d'upwelling.

- KETCHUM B.H. - 1962 - Regeneration of nutrient by zooplankton. Rapp. P.V. Réunion. Cons. Perm. int. Explor. Mer, 153, p. 142-147.
- LE BORGNE R. - 1977a - 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. - 1977b - 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. - 1977c - Etude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4°W. IV - Production et rôle du zooplancton dans le réseau trophique. Cah. ORSTOM, sér. Océanogr., XV (4), p.363-374.
- LE BORGNE R. - 1978a - Ammonium formation in Cape Timiris (Mauritania) upwelling. J. exp. mar. Biol. Ecol., 31, p. 253-265.
- LE BORGNE R. - 1978b - Evaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. Oceanol. Acta, 1 (1), p. 107-118.
- PAFFENHOFER G.A. & KNOWLES S.C. - 1978 - The ecological implications of Fecal pellet production and consumption. 41 st annual meeting of ASLO, Victoria, June 1978 (Abstract).
- PETIPA T.S., PAVLOVA E.V. & MIRONOV G.N. - 1970 - The food-web structure, utilization and transport of energy by trophic levels in the planktonic communities. *in* "Marine Food Chains", J.H. STEELE Ed., Oliver & Boyd, Edinburgh, p. 142-167.
- SLOBODKIN L.B. - 1962 - Energy in animal ecology. Adv. Ecol. Res., 1, p. 69-101.
- SUSCHENYA L.M. - 1970 - Food rations, metabolism and growth of crustaceans. *in* "Marine Food Chains", J.H. STEELE Ed., Oliver & Boyd, Edinburgh, p. 127-141.
- SHUSHKINA E.A. & KISLIAKOV Iu.Ia - 1975 - An estimation of the zooplankton productivity in the equatorial part of the Pacific ocean in the Peruvian upwelling. *in* "Ecosystems of the pelagic zone of the Pacific Ocean", M.E. VINOGRADOV Ed., Trudy Inst. Okeanol., 102, Acad. Sciences USSR, p. 384-395 (traduction anglaise de CUEA Office, Duke mar. lab., Beaufort, USA).
- VINOGRADOV M.E., SHUSHKINA E.A. & KUKINA I.N. - 1976 - Functional characteristics of a planktonic community in an equatorial upwelling region. Oceanology, 16 (1), p. 67-76.

- Questions posées à la suite de cet exposé -

Dr ZAIKA : Combien de personnes ont-elles participé à ce travail ?

LE BORGNE : Cet exposé est le fruit d'un travail d'équipe. La production primaire a été mesurée par DANDONNEAU en Mauritanie et HERBLAND à l'Équateur. La production bactérienne l'a été par HERBLAND, l'adénosine triphosphate (A.T.P.) par PAGES. J'ai assuré moi-même les mesures qui ont trait au zooplancton.

Dr ZAIKA : Dans le calcul de la production de l'échelon 1, on tient compte de celle de la production autotrophe et de celle du microzooplancton qui se nourrit d'une partie du phytoplancton.

LE BORGNE : C'est exact. On considère la production de l'ensemble des non-autotrophes (microzooplancton + bactéries + tripton) de façon à estimer son importance par rapport à la production primaire.

Dr FINENKO : L'importance élevée des non-autotrophes dans l'alimentation du zooplancton est-elle un résultat courant ?

LE BORGNE : FINENKO et ZAIKA (1970) l'avaient déjà mise en évidence dans l'Atlantique tropical (se reporter au texte). Même remarque en ce qui concerne l'importance du phytoplancton dans les régions d'upwelling.

Dr KOBLENTZ-MISHKE : Comment les mesures d'excrétion ont-elles été réalisées ?

LE BORGNE : Le plancton "total" à faible concentration a été mis en incubation dans des flacons de 2 l pendant environ 24 h. A la fin, on a mesuré l'augmentation des concentrations d'azote total, d'ammoniac et d'urée par rapport à des flacons témoins, sans zooplancton.

Dr KOBLENTZ-MISHKE : Y-a-t-il eu des examens microscopiques du phytoplancton ?

LE BORGNE : DANDONNEAU a fait des examens en Mauritanie (données non publiées). Il n'y a pas eu d'observations à l'Équateur, malheureusement.

Dr PETIPA : Quelles sont les valeurs des taux d'excrétion ?

LE BORGNE : Cite des valeurs figurant dans LE BORGNE (1977b) et LE BORGNE (1978a) pour l'excrétion d'ammoniac et l'excrétion totale d'azote.

Dr COSTE : Comment arrive-t-on à la valeur de 70%, correspondant à l'importance du phytoplancton dans la production d'ammoniac pendant le "bloom" ?

LE BORGNE : Ce point est détaillé dans LE BORGNE (1978a). En gros, on a estimé la production d'ammoniac par le zooplancton par rapport à la production totale d'ammoniac. Avant le bloom, son importance est de 35.4%, l'excrétion par les autres organismes représentant 64.6% ($100 - 35.4 = 64.6$). Pendant le bloom, la part de l'excrétion du mésozooplancton représente 10.3% de la production totale d'ammoniac. On a des raisons de croire que la part de l'excrétion par les autres animaux n'augmente pas et si l'on suppose qu'elle est la même ($35.4 : 64.6 = 0.546$), elle serait de 18.9% pendant le bloom ($10.3 : 18.9 = 0.546$). Soit une excrétion totale de $10.3 + 18.9 \approx 30\%$ de la production totale d'ammoniac. L'ammoniac provenant du phytoplancton par l'intermédiaire des bactéries représente alors $100 - 30 = 70\%$, pendant le bloom.

Dr MINAS : Y-a-t-il gaspillage puisque cette production d'ammoniac pourra servir à édifier une nouvelle production végétale, ultérieurement ? Et

pourquoi la production primaire n'est-elle pas utilisée par le zooplancton ?

LE BORGNE : Il y a gaspillage puisque la production primaire n'est pas utilisée immédiatement par les herbivores. Même si ultérieurement les particules et les substances dissoutes provenant du phytoplancton, sont utilisées, il n'en reste pas moins vrai qu'il y a perte d'énergie pour le système puisqu'il en faudra pour la dégradation et la reminéralisation.

Lors de notre étude, le zooplancton était abondant (son excrétion, par exemple, est 6 fois plus forte que dans l'upwelling du Pérou) et il ne semble pas qu'il y ait eu exclusion du zooplancton par le phytoplancton comme c'était le cas pour l'upwelling du Cap Blanc, lorsque nous l'avons étudié en février 1974. Il est possible que cette non-utilisation soit due au décalage dans le temps entre la production primaire et celle du zooplancton et également à l'absence d'autres phytophages, tels les Poissons, qui jouent un rôle essentiel dans l'upwelling du Pérou.

LES RELATIONS PHYTOPLANCTON-ZOOPLANCTON

par

Paul NIVAL

Station Zoologique, 06230 - Villefranche-sur-Mer.

R E S U M E

On doit tenir compte de la composition spécifique du zoo et du phyto-
plancton pour comprendre la circulation de la matière dans le réseau trophique.
Les Salpes peuvent imposer à l'écosystème une prédation importante et brutale.
On différencie encore assez mal la part d'activité passive de celle qui implique
des choix dans la capture du phytoplancton par les copépodes. On peut penser que
parmi les particules de tailles diverses qu'ils rencontrent, les plus petites
sont capturées passivement, tandis que les plus grosses, saisies une à une, font
l'objet d'un choix. Les modèles les plus détaillés du mécanisme alimentaire n'ont
pas encore été utilisés dans des modèles d'écosystème. L'adaptation de l'ingestion
à l'abondance de nourriture, rend nécessaire la comparaison de l'échelle
de temps caractéristique de ce phénomène avec l'échelle de temps et d'espace de
la variabilité du phytoplancton en mer.

A B S T R A C T

In order to understand the circulation of matter in the marine food
web one must take into account the taxonomic composition of phyto-and-zooplank-
ton. Salps can stress the ecosystem when they occur in large numbers, by a hea-
vy and fast feeding. The respective importance of the passive and active compo-
nents in the capture of particles by copepods is not clearly defined. One may
suggest that among the different particles encountered by the herbivore, the
smallest are passively captured and the largest are seized one by one and cho-
sen. The more complex models of feeding have not yet introduced in ecosystem
models. Adaptation of the ingestion rate to the food concentration emphasizes
the need to compare the time scale of these phenomena to the time and space sca-
le of the phytoplankton variability in the sea.

M O T S C L E S : herbivores - nutrition - modèles.

K E Y W O R D S : herbivores - feeding - models.

INTRODUCTION

Il y a deux raisons au retard que l'on a dans la connaissance des relations trophiques dans les peuplements pélagiques et de l'influence sur elles de la structure spatiale des masses d'eau.

Les contraintes imposées à la cartographie des masses d'eau, par l'évolution rapide des structures ont souvent fait négliger l'aspect spécifique des peuplements phyto et zooplanctoniques. On utilise habituellement la concentrations en chlorophylle comme indice de l'abondance du phytoplancton et le poids sec ou le volume déplacé comme indice de l'abondance du zooplancton. Ceci a conduit fréquemment les chercheurs à représenter le réseau trophique dans l'écosystème marin sous forme d'une chaîne, ce qui évidemment ne traduit pas la réalité et néglige la diversité spécifique.

La lenteur des moyens conventionnels d'exploration du milieu marin (navires se déplaçant à 20 km/h sur des milliers de km) conduit à faire un échantillonnage réduit de l'espace étudié (stations tous les 5, 10, voire 60 milles). On néglige de cette façon la variabilité du milieu à une échelle qui correspond aux déplacements des animaux ou à leur durée de vie. Il est évident que si on appliquait cette technique à la reconnaissance de la couverture végétale continentale, on ne comprendrait que peu de chose aux fonctionnement des écosystèmes terrestres.

Il est difficile de discerner dans l'évolution globale du phytoplancton au cours d'une cycle annuel par exemple, ce qui est dû aux phénomènes physiques (turbulence, stabilisation) de ce qui est dû à la consommation par les animaux ou à l'action des sels nutritifs ; tous ces facteurs concourant ensemble à la modification des biomasses globales et des compositions spécifiques.

Il est cependant remarquable de constater qu'il existe des tendances exprimées par les relations entre les biomasses globales de phytoplancton et de zooplancton. On peut en donner deux exemples : TANIGUCHI (1973) montre que dans l'Est du Pacifique, les besoins du zooplancton sont directement proportionnels à la production primaire (Fig. 1). CUSHING (1973) résumant les données obtenues par différents auteurs dans les régions de remontée côtière d'eau profonde, met en évidence une bonne relation entre l'efficacité de la chaîne alimentaire et la production primaire (Fig. 2).

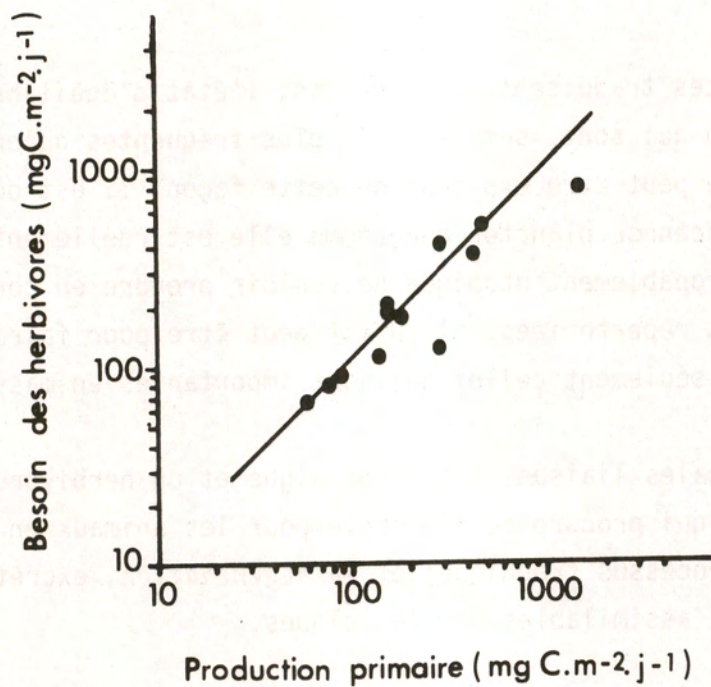


Figure 1 : Relation entre les besoins des herbivores et la production du phytoplancton dans la partie Ouest du Pacifique.

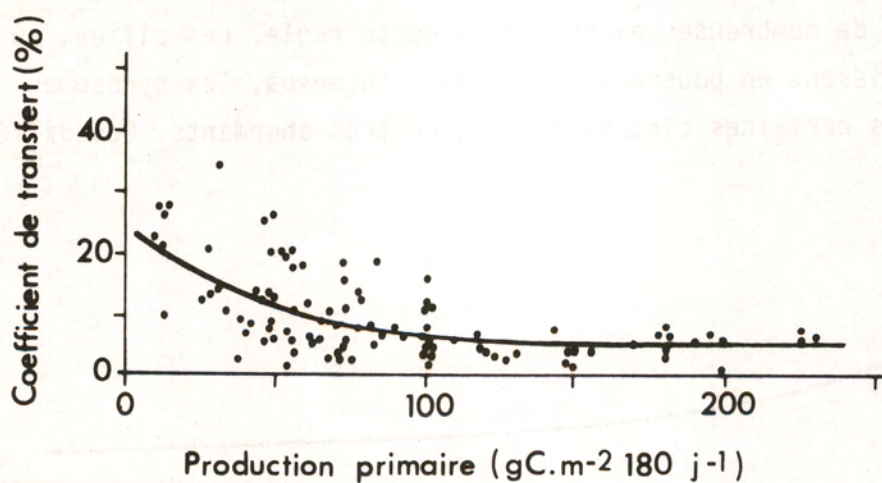


Figure 2 : Relation entre le coefficient de transfert (rapport de la production des herbivores à celle du phytoplancton) et la production primaire, qui est à peu près proportionnelle à la biomasse de plantes.

Ces tendances traduisent, dans ce cas, l'état d'équilibre. Pendant les phases de transition qui sont, semble-t-il, plus fréquentes qu'on peut le penser d'abord, rien ne peut être expliqué de cette façon. Il est donc important de considérer la biocénose planctonique comme elle est réellement : composée de N espèces. Il est probablement utopique de vouloir prendre en considération la totalité des espèces répertoriées, il suffit peut être pour faire un pas en avant de considérer seulement celles qui sont importantes en masse ou en nombre.

Les principales liaisons entre une algue et un herbivore sont de deux types : *l'ingestion* qui procure de l'énergie pour les animaux en réduisant la masse de plantes (processus trophique) et la *régénération*, excréments de sels minéraux directement assimilables par les algues.

Nous ne considérons ici que la liaison qui transfère de l'énergie des plantes vers les animaux : l'ingestion.

1 - LES DIFFERENTS GROUPES D'HERBIVORES

On peut construire un diagramme donnant l'abondance moyenne d'organismes herbivores en fonction de leur taille (Fig. 3). La concentration des organismes de petite taille est généralement supérieure à celle des grands ; mais on peut trouver de nombreuses exceptions à cette règle. Les ciliés, ou les rotifères, apparaissent en poussées brèves mais intenses, les pyrosomes, les salpes peuvent dans certaines circonstances être très abondants. Ces différents

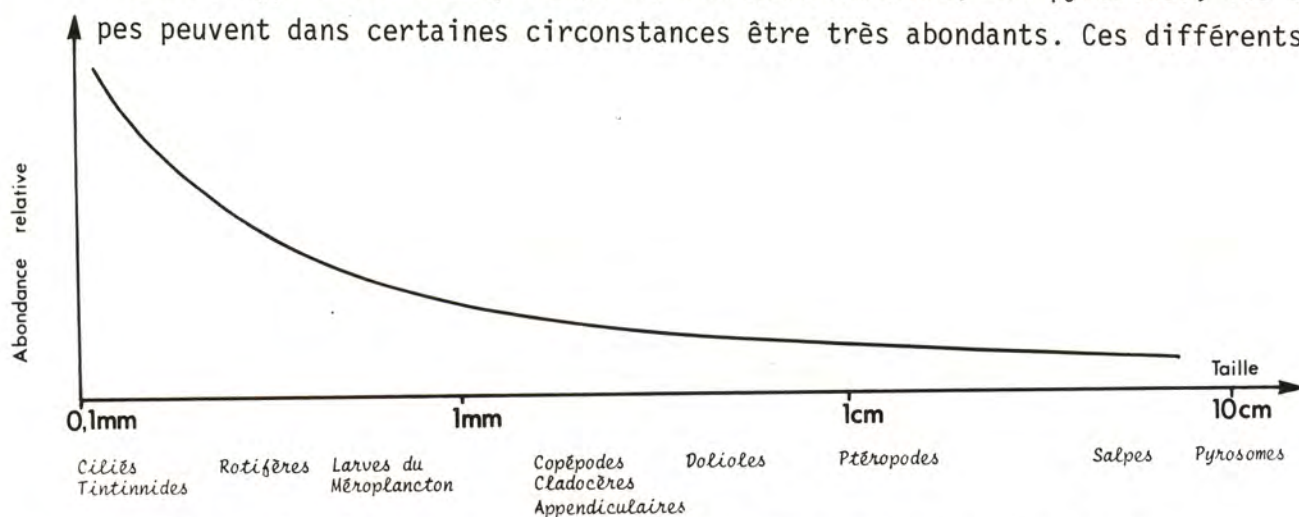


Figure 3 : Quelques exemples d'herbivores placés sur un axe de taille. L'abondance relative traduit le fait qu'en mer les petites formes sont en moyenne plus abondantes que les grandes.

exemples montrent qu'il faut tenir compte des fluctuations d'abondance de ces différents groupes de consommateurs. De ce point de vue on peut considérer deux groupes :

- 1 : les herbivores qui sont présents pendant de longues périodes de temps, sur de grands espaces (les copépodes, certains appendiculaires) ;
- 2 : ceux qui font des apparitions courtes et, peut être, sur des aires réduites, c'est le cas des ptéropodes, des salpes, des cladocères, et aussi des Euphausiacés qui vivent en essaims. Les organismes appartenant à cette catégorie peuvent, par l'impulsion qu'ils imposent aux peuplements en place, créer des déséquilibres importants dans le réseau alimentaire existant.

On a jusqu'alors surtout porté une attention particulière aux organismes communs et convenablement échantillonnés par les moyens de récolte classiques. On a certainement à tort négligé les organismes habituellement rares et généralement mal échantillonnés.

Il serait trop long de passer en revue tous les groupes d'herbivores. Nous allons nous attarder sur deux d'entre eux : les salpes et les copépodes.

2 - LES MECANISMES ALIMENTAIRES ET LEURS CONSEQUENCES

A/ Les Salpes

Bien que généralement présents chaque printemps en Méditerranée, ces animaux peuvent faire des apparitions massives mais fugitives. Ils sont souvent mal capturés par les filets usuels et leur distribution spatiale est mal connue. Ils ont typiquement une répartition sur-dispersée (1 à 2 individus solitaires (oozoïdes) par m^3 pour les plus gros, ou bien 50 lorsqu'il s'agit d'une chaîne d'individus agrégés (blastozoïdes)). La reproduction végétative pendant une partie de leur cycle vital leur permet d'avoir un taux de croissance important et ainsi d'envahir une niche écologique inoccupée.

Les organismes herbivores ont généralement deux types de déplacement : l'un rapide qui correspond à des moments de fuite ou de chasse, l'autre lent qui traduit des périodes de nutrition ou d'ingestion. Les salpes font exception à cette règle. Alors que les ascidies benthiques ou les doliolles qui appartiennent

à la même classe, assurent une circulation d'eau à travers leur branchie grâce à des cils, les salpes ont une branchie trop réduite pour créer un tel courant. C'est le déplacement de l'animal, grâce aux contractions musculaires du corps, qui assure la circulation de l'eau du pharynx au cloaque. L'eau entrant dans le pharynx, traverse un film muqueux qui est capable de capturer des particules très petites (voisines de 2μ). Ce filet est consommé au niveau de la bouche qui est située au fond du pharynx, aussi vite qu'il est sécrété.

HARBISSON et GILMER (1976) ont établi la relation qui lie le taux de filtration (F) et le poids de l'animal (B) :

$$F = 0,0185 \cdot B^{1,62} \quad \text{avec } F \text{ en ml.h}^{-1}\text{.indiv.}^{-1} \\ \text{et } B \text{ en } \mu\text{g C. indiv.}^{-1}$$

Les formes isolées (oozoïdes) filtrent moins d'eau par unité de temps, que les blastozoïdes (formes en chaînes). Le taux de filtration est considérable: une salpe de 5 cm filtre 3,2 litres par heure. Une salpe de 3,5 cm filtre 804 ml. $\text{mg C}^{-1}\text{.h}^{-1}$. Un copépode tel que *Temora* filtrerait 200 ml. $\text{mg C}^{-1}\text{.h}^{-1}$. Si on adopte l'abondance maximale : 50 salpes de 5 cm par m^3 filtreront 160 l.h^{-1} ce qui ne pourra être assuré que par 75 000 *Temora* par m^3 .

Lorsque la concentration du phytoplancton est élevée, la Salpe ne peut avaler le filet muqueux aussi vite qu'il se remplit. Celui-ci se casse alors au niveau de la bouche et est entraîné à l'extérieur par le cloaque. Il y a formation ainsi de pseudo-feces, agrégats de phytoplancton non digéré qui, en sédimentant rapidement, sont probablement perdus pour la couche euphotique.

Les salpes sont donc des animaux apparaissant brusquement en quantité importante dans le plancton, filtrant une grande quantité d'eau par unité de temps et entraînant un gaspillage du phytoplancton dans la couche superficielle.

B/ Les Copépodes.

Ce sont des organismes qui sont présents et abondants toute l'année, cependant cette permanence ne doit pas faire oublier la succession des espèces, qui peuvent avoir des caractéristiques nutritionnelles différentes. Nous avons beaucoup de données sur leur nutrition mais on ne peut pas dire que l'on connaisse parfaitement son mécanisme, ni qu'il y ait accord entre toutes les théories.

1 - Aspects qualitatifs de la nutrition

Comment se fait la collecte de la nourriture ? Les copépodes ont été considérés tour à tour comme des organismes capables de réflexion, capables de choix fait après avoir goûté leur nourriture, ou comme des machines filtrantes automatiques. La réalité doit se situer entre ces deux extrêmes. Le grand nombre d'appendices morphologiquement différents engagés dans la nutrition suggère l'existence de plusieurs stratégies. Les antennules ont été considérées comme déterminant l'espace dans lequel le copépode capturerait sa nourriture (CUSHING, 1955). En effet elles portent des organes sensoriels (STRIKLER et BAL, 1973). Mais cette fonction sensorielle est elle liée à la nutrition ou à la localisation des prédateurs ?

On attache plus d'importance actuellement aux appendices directement liés à la bouche. Les maxillipèdes 1 et 2 seraient les éléments filtrants de l'appareil buccal, mais ils peuvent être transformés en organes de capture chez les carnivores. Les processus molaires des mandibules et les lèvres de la bouche joueraient un rôle important dans l'ingestion de la nourriture capturée par les autres appendices (NIVAL et NIVAL, 1978). On a mis en évidence dans la région de la bouche des organes sensoriels qui seraient liés directement à la gustation.

Un certain nombre d'observations ont permis à différents auteurs d'apporter des éléments de réponse :

WILSON (1973) a fait ingérer des billes de plastique à des copépodes du genre *Acartia*. Il constate que le pourcentage de grandes billes dans le tube digestif est supérieur à celui qui existe dans le mélange offert. Il en conclut que les *Acartia* choisissent de préférence les grandes particules (Fig. 4).

POULET (1973, 1974) constate à l'aide de mesure de broutage de *Pseudo calanus* sur la matière particulaire naturelle du bassin de Bedford que les animaux consomment de préférence les particules les plus abondantes qu'elles soient grosses ou petites (Fig. 5).

Les copépodes seraient capables de choisir les particules les plus grandes, celles qui sont les plus rentables du point de vue énergétique, mais peuvent modifier leur comportement pour capturer les plus abondantes quelle que soit leur taille. D'ailleurs RICHMAN et ROGERS (1969) montraient que *Calanus finmarchicus* consommait mieux les cellules doubles de *Ditylum*, issues de la division, que les cellules isolées.

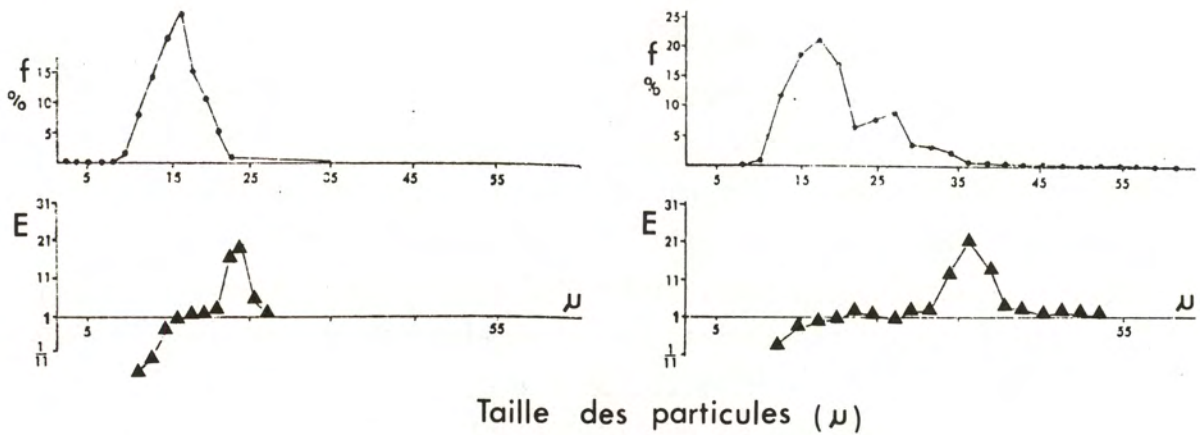


Figure 4 : On a représenté la fréquence des tailles de particules dans un mélange de billes de plastique (f , ●—●) offert à *Acartia clausi* et ses préférences (E , ▲—▲) pour deux expériences de broutage (d'après WILSON, 1973). L'indice de préférence (électivité) correspond au rapport entre la fréquence des tailles dans la nourriture et dans l'estomac de l'animal.

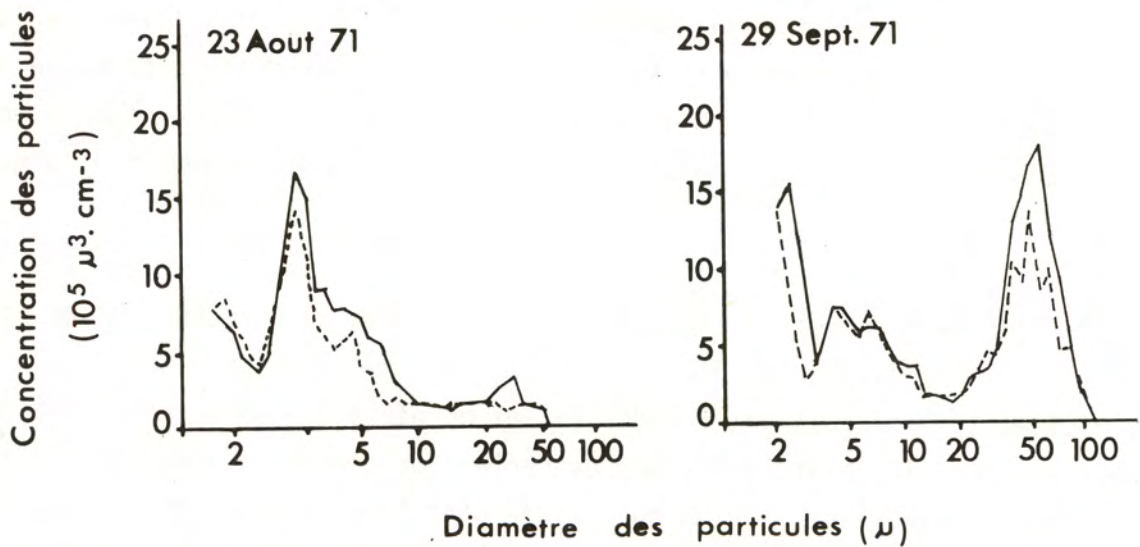


Figure 5 : Deux exemples de l'effet du broutage de *Pseudocalanus* sur la matière particulaire naturelle du bassin de Bedford (Canada) d'après POULET (1974).

Un second groupe d'observations tend à montrer que la collecte de la nourriture est essentiellement passive.

On sait depuis longtemps qu'il existe un espace minimal entre les sétules des appendices que portent les copépodes. Ils laissent donc passer les plus petites particules. La taille minimale des particules capturées serait de 2 à 12 μ pour *Calanus finmarchicus* (MARSHALL, 1973). FROST (1972) montre que *Calanus pacificus* ne peut pas ingérer *Thalassiosira nana* qui a un diamètre de 3,8 μ . NIVAL et NIVAL (1973) calculent à l'aide d'un échantillonnage des espaces intersétulaires et de mesure de surface filtrante, l'efficacité de capture d'une particule de diamètre donné (d). On peut ainsi attribuer à chaque espèce un spectre d'efficacité de capture ou de filtration : $E(d) = f(d)$ qui la caractérise (Fig. 6). Le spectre d'efficacité établi sur des échantillons de *Calanus pacificus* expliquerait bien les résultats de FROST (1972).

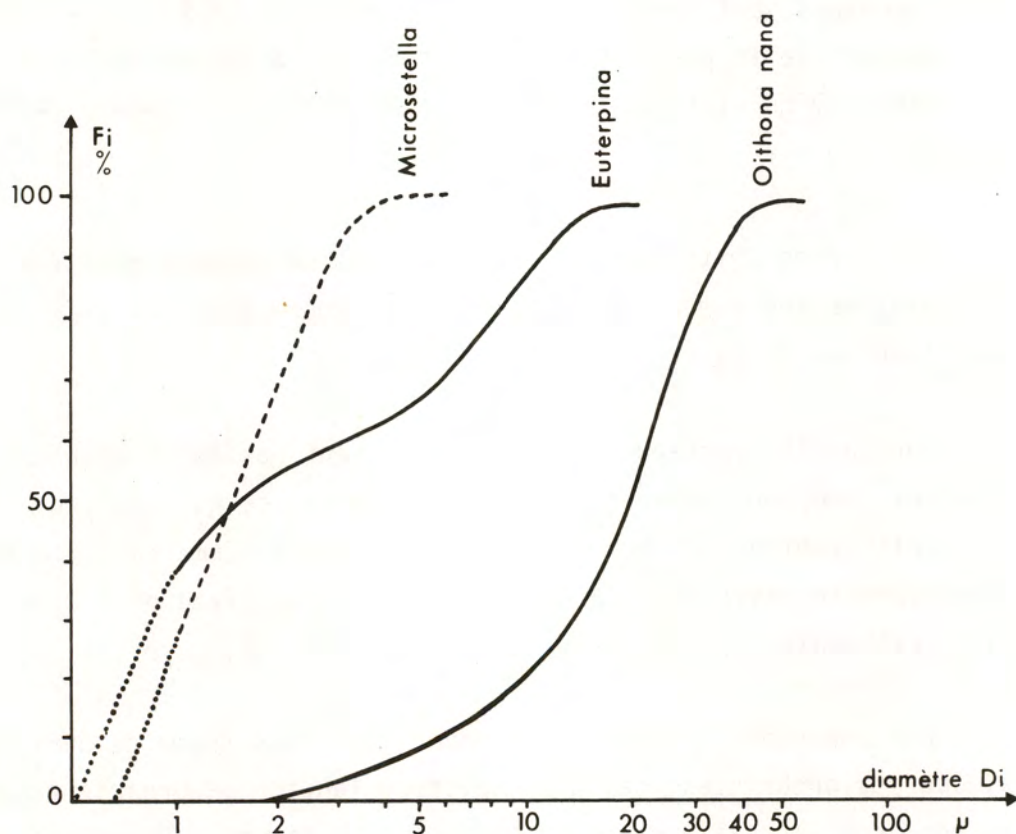


Figure 6 : Exemple de spectre d'efficacité de capture des particules, établi d'après les mensurations des appendices filtreurs (NIVAL, 1976) pour trois espèces. F_i : efficacité de filtration en pourcentage.

BOYD (1976) et NIVAL et NIVAL (1976) expliquent l'action de la nutrition des copépodes par l'effet mécanique d'un tel filtre. Si cette hypothèse éliminant la réflexion et le choix chez les copépodes peut expliquer un bon pourcentage du comportement de ces organismes, elle n'explique pas tout et ne satisfait pas tous les auteurs. Pour LAM et FROST (1976) le copépode serait capable de resserrer plus ou moins les soies de ses appendices pour capturer éventuellement plus de petites particules que prévu par le spectre d'efficacité dont on vient de parler.

Un tel spectre d'efficacité, établi d'après les mesures anatomiques, montre que pour une certaine taille les particules sont parfaitement capturées ($E = 100\%$). Si on considère des particules de taille de plus en plus grande, on conçoit qu'il existe une taille critique pour laquelle les particules, suffisamment grosses, ne peuvent être capturées et ingérées qu'une à une. Plusieurs observations montrent que les grandes cellules allongées de *Rhizosolenia* ou les chaînes sont mangées comme des sandwiches. La taille critique n'est plus la longueur de la particule, le diamètre de la sphère équivalent mais sa largeur (PAFFENHÖFER et KNOWEL (1978) pour *Rhizosolenia alata* - PERUYEVA (1977) pour *Chaetoceros crinitus*).

Au delà de cette taille les particules ne peuvent plus être saisies : KUKINA, 1976, montre que *Eucalanus elongatus* ingère très mal *Rhizosolenia castroaneii* ($586\ \mu \times 96\ \mu$).

Lorsque les particules végétales ne sont pas assez abondantes on suppose que les copépodes peuvent devenir carnivores, ce qui implique un comportement très différent de la récolte passive : *Calanus finmarchicus* est probablement carnivore en hiver dans la manche ; *Temora stylifera* peut être carnivore lorsqu'il est adulte.

Les copépodes trouvent leur nourriture sous forme de particules diverses, débris organiques, cellules de phytoplancton et organismes du microzooplancton dont la taille est très variable. La figure 7 donne quelques exemples de types de particules vivantes que le copépode peut rencontrer sur une échelle de taille. Dans une partie de cette gamme de dimensions, les organismes peuvent rencontrer aussi bien du phytoplancton que du zooplancton. Il est probable que dans cette région de l'échelle de taille, les copépodes vont changer de comportement selon la ou les particules rencontrées. On peut ainsi diviser cette échelle, pour chaque espèce d'herbivore, en deux parties : une zone

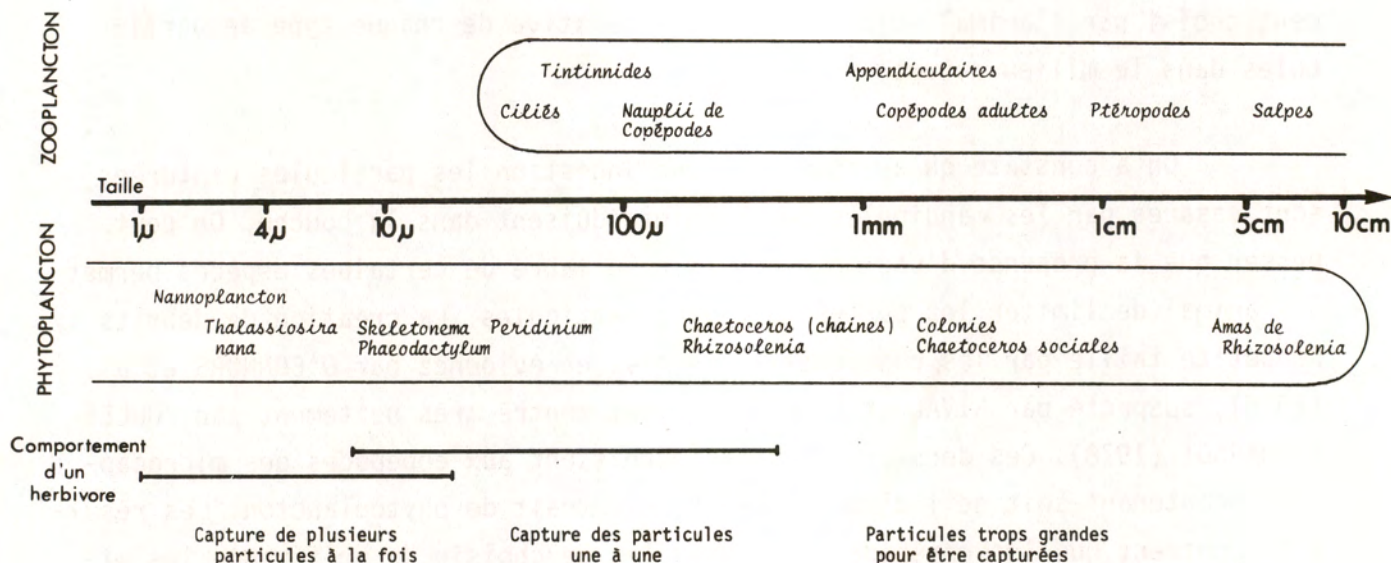


Figure 7 : Exemples de "particules" existant en mer. Dans une gamme de taille allant de 20 μ à 5 cm l'animal peut avoir à sa disposition à la fois des organismes du zooplancton et des cellules du phytoplancton. On peut faire l'hypothèse qu'il capturera passivement les petites particules par filtration, tandis que les grosses pourront être capturées une à une et éventuellement choisies. Les très grosses particules ne seront pas consommées. La partie inférieure de la figure schématise cette idée pour un copépode ayant une efficacité de filtration de 100% vers 10 μ .

comprenant les particules nettement plus petites que les organes de capture ; une zone correspondant à des particules dont la taille est comparable à celle des organes de capture, ou plus grande.

On peut tenter de faire une analogie pour suggérer le comportement des herbivores en présence des particules appartenant à chacune des zones ainsi définies. Les petites particules seront capturées comme un chalutier capture les poissons, les plus grandes le seront à la manière dont un baleinier chasse les cétacés. Chacun de ces comportements différents est probablement choisi par l'animal selon l'abondance relative de chaque type de particules dans le milieu naturel.

On a constaté qu'au cours de leur ingestion les particules capturées sont cassées par les mandibules qui les introduisent dans la bouche. On peut penser que la présence d'une moustache sur le labre de certaines espèces permet à l'animal de limiter les pertes de telles particules. La création de débris de petite taille par les copépodes a été mise en évidence par O'CONNORS et al. (1976), suspecté par NIVAL et NIVAL (1976) et montré très nettement par POULET et MARSOT (1978). Ces derniers auteurs fournissent aux copépodes des microcapsules contenant soit de l'albumine, soit un extrait de phytoplancton. Les résultats montrent que les copépodes sont capables de choisir de préférence les microcapsules contenant l'extrait de phytoplancton quelle que soit leur taille.

2 - Aspects quantitatifs de la nutrition

Il semble que les auteurs soient d'accord sur les grandes lignes de la relation entre la ration ingérée (le taux d'ingestion) et la quantité de nourriture offerte (Fig. 8)

Plusieurs solutions ont été fournies pour représenter cette relation par une expression mathématique qui permet de traduire les résultats expérimentaux

$$(1) \quad I = I_{\max} (1 - e^{-\delta \cdot B - B_0})$$

$$(2) \quad I = \frac{I_{\max} \cdot B}{KB + B}$$

$$(3) \quad \begin{aligned} I &= \alpha \cdot I & \text{si } B < BC \\ I &= I_{\max} & \text{si } B > BC \end{aligned} \quad (\text{FROST, 1972})$$

$$\text{ou } I = I_{\max} - \gamma \cdot B \quad \text{si } B > BC \quad (\text{MULLIN et al., 1975})$$

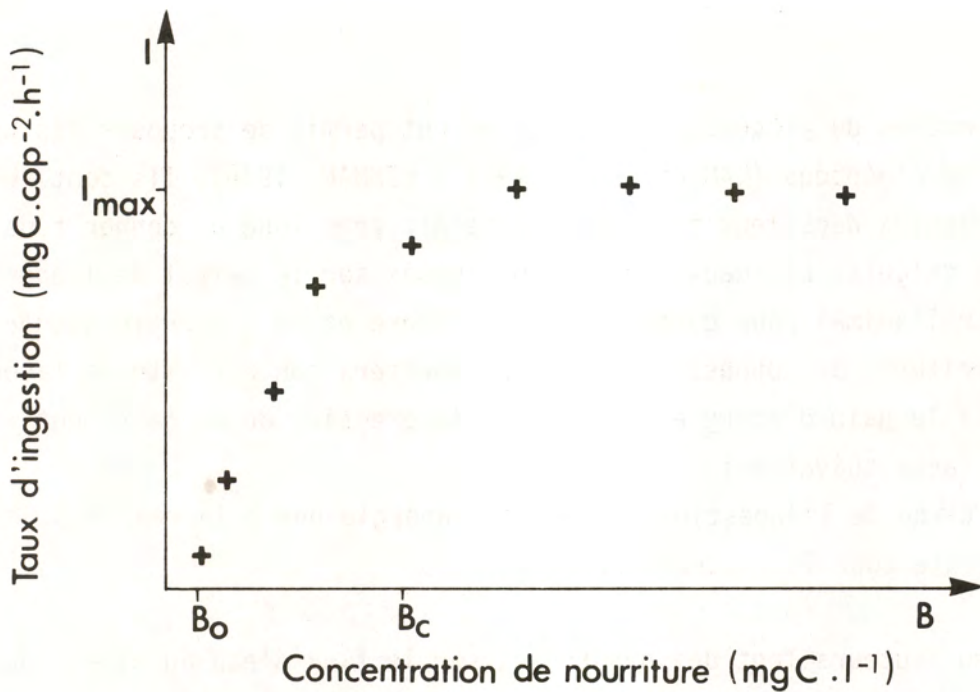


Figure 8 : Type de résultat habituellement obtenus au laboratoire lorsque l'on offre à des copépodes des concentrations croissantes de nourriture.

Avec la précision des résultats expérimentaux dont nous disposons, il semble que ces différentes expressions soient équivalentes; ceci a été démontré par MULLIN et al. (1975) pour *Calanus pacificus* se nourrissant de *Thalassiora rotula*. (Fig. 9).

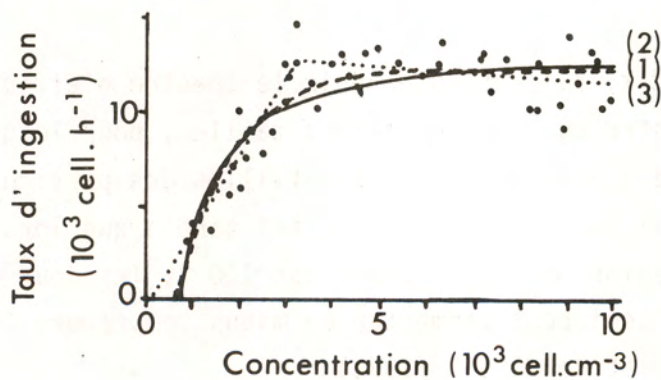


Figure 9 : Résultats expérimentaux et courbes représentant la meilleure adaptation des expressions mathématiques (1), (2), (3) (cf. teste). On a constaté qu'elles sont équivalentes pour représenter cet ensemble de résultats. D'après MULLIN et al. (1975).

Deux modèles du processus de nutrition ont permis de proposer des hypothèses pour les copépodes (LAM et FROST, 1976 - LEHMAN, 1976). Ils sont relativement semblables dans leur principe. Il serait trop long de donner tous les détails des calculs. Les deux modèles sont basés sur le calcul de l'énergie dépensée par l'animal pour capturer la nourriture et de l'énergie gagnée dans cette nourriture. On suppose que l'animal adaptera son activité de façon à rendre maximal le gain d'énergie résultant. L'expression de ce gain peut s'écrire de la façon suivante :

gain = énergie tirée de l'ingestion - dépense d'énergie due à la respiration
- dépense d'énergie pour la filtration.

Les deux auteurs font des hypothèses sur le flux d'eau au niveau des appendices filtreurs pour calculer l'énergie dépensée pour la filtration. Ils admettent que les forces à vaincre, dues à la viscosité de l'eau, sont proportionnelles au carré de la vitesse de l'eau qui traverse le filtre. L'originalité du modèle de LEHMAN (1976) est d'introduire la valeur énergétique des particules alimentaires. En effet il fait plusieurs hypothèses sur la façon dont la nourriture est digérée dans l'estomac. Compte tenu du volume de celui-ci et de la diminution de volume des particules au cours de la digestion, on peut calculer le volume d'eau que le copépode doit filtrer pour gagner le maximum d'énergie.

Ces deux modèles restituent assez bien l'allure de la relation entre ingestion et concentration de nourriture mise en évidence expérimentalement (Fig. 10).

Le modèle de LEHMAN, faisant intervenir le spectre d'efficacité de capture des particules, montre que pour certaines tailles, pour lesquelles l'efficacité est inférieure à 100 %, le mode des tailles des particules capturées est supérieur à celui des particules offertes tandis que lorsque ce dernier se situe dans la région où l'efficacité est 100 %, les deux modes sont identiques (Fig. 11). Ceci peut permettre de mieux comprendre les résultats de POULET (1973, 1974) et de WILSON (1973).

Bien qu'un grand nombre d'hypothèses sous-tendent ces modèles, ils ont l'avantage de pousser la réflexion sur le mécanisme de l'alimentation au delà des hypothèses habituelles.

Il est généralement difficile de comparer des modèles de processus relativement compliqués aux événements qui se déroulent dans la mer. L'une des raisons en est la différence d'échelle de temps dans la réponse de chaque processus.

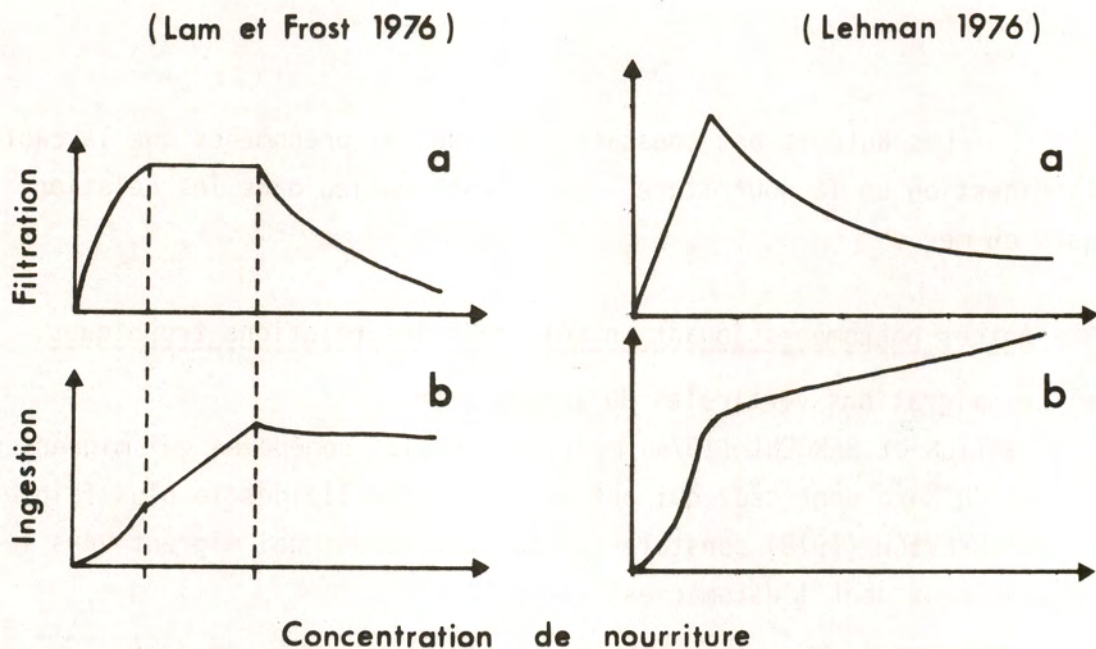


Figure 10 : Exemple de résultats des modèles de processus d'ingestion, chez les copépodes : modèles de LAM et FROST (1976) et de LEHMAN (1976). a : taux de filtration ; b : taux d'ingestion. Ces deux modèles traduisent assez bien l'allure des résultats expérimentaux.

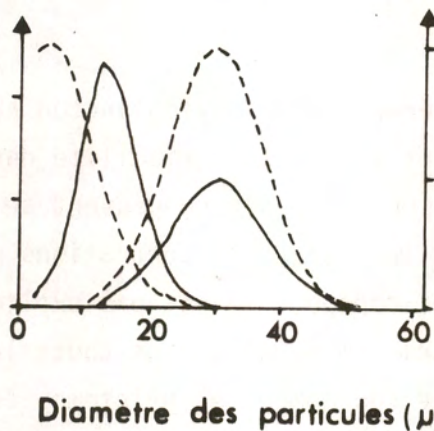


Figure 11 : Ingestion des particules capturées par un copépode selon la position du mode de la distribution de taille des particules offertes. Lorsque le mode correspond à de petites particules pour lesquelles le copépode n'a pas une efficacité de capture de 100%, ils recueillent surtout les grandes particules. Dans le cas contraire, le mode des particules offertes est confondu avec celui de celles capturées. Résultats théoriques du modèle de LEHMAN (1976); — : ingestion ; --- : abondance des particules.

Les auteurs ont constaté que d'autres phénomènes que la capture et la digestion de la nourriture entraînent en jeu dans les relations trophiques en mer.

3 - Autres phénomènes jouant un rôle dans les relations trophiques.

a) Les migrations verticales du zooplancton.

GATTEN et SARGENT (1974) montrent que les copépodes qui migrent dans la mer du Nord sont ceux qui ont un contenu en lipides le plus faible. De même ARASHKEVICH (1978) constate que les ostracodes qui migrent vers la surface sont ceux dont l'estomac est vide.

b) Variation du taux de nutrition au cours du temps.

MAC ALLISTER (1970) avait montré que le taux d'ingestion des copépodes diminuait au cours du temps (quelques heures). Le taux initial élevé peut être interprété comme une accélération de l'ingestion lorsque les animaux arrivent dans une zone riche en phytoplancton. Ce phénomène lié à la faim n'existerait que pour des concentrations de phytoplancton supérieures à $300 \mu\text{g C.l}^{-1}$ (5 mg Chl.l^{-1}).

c) La variabilité spatiale.

Il est courant de considérer que le phytoplancton apparaît en nuages. MULLIN et BROOK (1976) ont étudié la variabilité dans l'Atlantique et ont montré que les populations de copépodes ne peuvent se développer convenablement que si on considère les fortes concentrations de nourriture des nuages. Le développement des copépodes n'est pas explicable si on ne tient compte que de la concentration moyenne dans toute la zone. Dans la mer Ligure on met en évidence couramment au printemps des taches de phytoplancton contenant de 2 à 4 mg.m^{-3} de chlorophylle. Ce sont des lieux propices au développement rapide de cohortes de copépodes.

d) L'acclimatation.

MAYZAUD et POULET (1978) ont montré que la quantité d'enzyme digestif augmentait avec la concentration de nourriture. Ce qui veut dire que si la quantité de nourriture offerte ne varie pas trop vite, l'ingestion maximale lui est proportionnelle. On peut cependant penser qu'il existe une valeur maximale qui correspondra aux possibilités maximales de synthèse des enzymes digestifs. Le fait qu'on n'observe pas cet effet dans le cas d'une expérience classique qui peut durer 24 heures montre qu'il existe une fréquence de variation spatiale et temporelle de la biomasse du phytoplancton critique en dessous de laquelle il y aura acclimatation et au dessus de

laquelle l'animal ne s'adaptera pas aux variations du milieu.

3 - LES RELATIONS PHYTO-ZOOPLANCTON DANS LES MODELES DE L'ECOSYSTEME PELAGIQUE.

Les modèles mathématiques n'ont pas encore absorbé toutes les connaissances que nous venons de présenter pour trois raisons :

1 - Certaines d'entre elles sont encore trop imprécises et difficiles à traduire par des expressions mathématiques ;

2 - La précision avec laquelle on connaît les autres processus intervenant dans l'écosystème (régénération des sels nutritifs par les bactéries par exemple) est si faible qu'actuellement il ne paraît pas nécessaire de représenter les processus de nutrition avec le détail que l'on connaît dans certains cas.

3 - Les phénomènes intervenant au niveau de la capture et de la digestion de la nourriture sont des processus rapides vis à vis d'autres processus qui gouvernent la dynamique de l'écosystème et qui sont plus lents (régénération des sels nutritifs, diffusion,..).

Généralement les modèles globaux de l'écosystème pélagique négligent la sélectivité de la nutrition. Le phytoplancton est considéré comme une masse indistincte (masse de carbone ou d'azote).

O'BRIEN et WROBLEVSKI (1973), WROBLEVSKI (1977) utilisent pour représenter la nutrition du zooplancton herbivore l'expression (1) ; STEELE (1974), JORGENSEN et al. (1978) utilisent le relation (2) ; DUBOIS (1975) par contre, suppose que l'ingestion des herbivores est proportionnelle à la biomasse :

$$I = \alpha \cdot B.$$

Dans certains cas les auteurs ont pris en considération les différents groupes fonctionnels, les différentes espèces ou éventuellement les différents stades de développement des espèces.

NIVAL et MALARA (1978) ont construit un modèle distinguant dans les herbivores, les copépodes et les rotifères. Ce modèle dont la structure correspond au schéma de la figure 12 permet d'expliquer les évènements observés dans l'évolution des biomasses végétales et animales dans les bassins de plancton de l'île des Embiez.

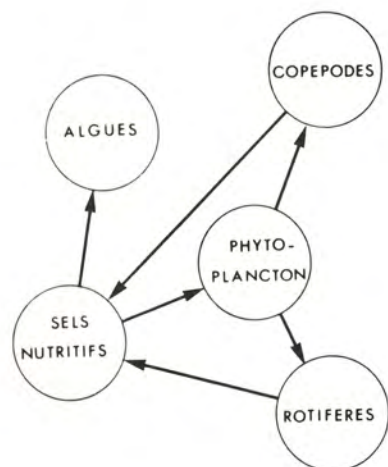


Figure 12 : Schéma représentant les variables considérées dans le modèle d'évolution du plancton du bassin de culture (île des Embiez).

VINOGRADOV et al. (1973) ont proposé un modèle de l'écosystème pélagique comprenant différentes catégories trophiques au niveau du zooplancton mais considèrent eux aussi que le phytoplancton est homogène. (Fig. 13).

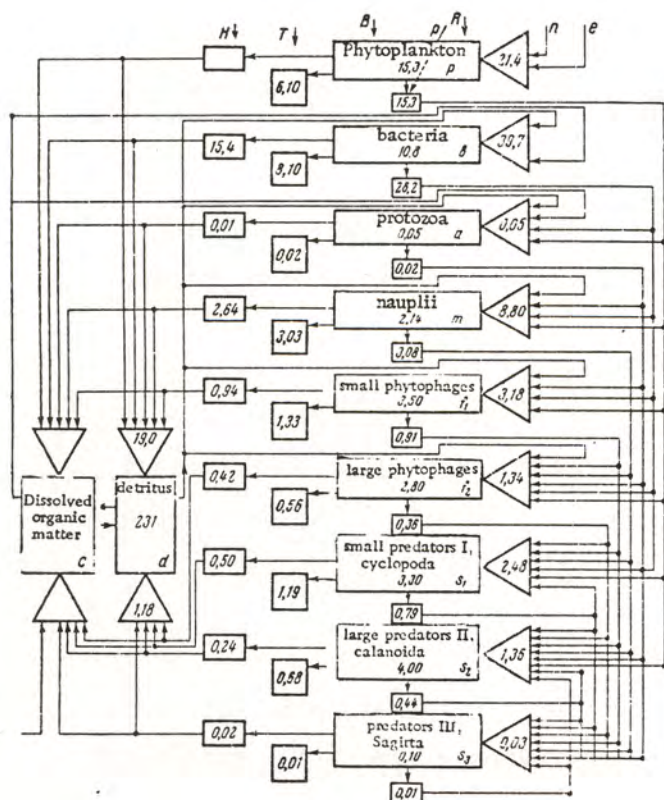


Figure 13 : Modèle utilisé par VINOGRADOV et al. (1973) pour représenter la dynamique du plancton dans le Pacifique. Il représente une tentative pour prendre en compte les différentes catégories de l'écosystème planctonique.

NIVAL (1976) et plus tard STEELE et FROST (1977) ont considéré que les particules que peuvent capturer les organismes herbivores ont des tailles différentes. Ils ont mis à profit l'information que l'on peut obtenir à l'aide d'appareils tels que le compteur Coulter. Le phytoplancton est alors considéré comme constitué de 14 à 20 catégories de particules différentes. NIVAL (1976) suppose que le zooplancton est constitué de deux espèces comprenant chacune 4 stades de développement (oeufs, nauplii, copépodites et adultes) (Fig. 14), tandis que STEELE et FROST (1977) considèrent que chacune des trois espèces herbivores peut être assimilée à 20 classes de poids différents (Fig. 15). Ces auteurs ont montré l'effet du broutage des espèces étudiées sur la distribution

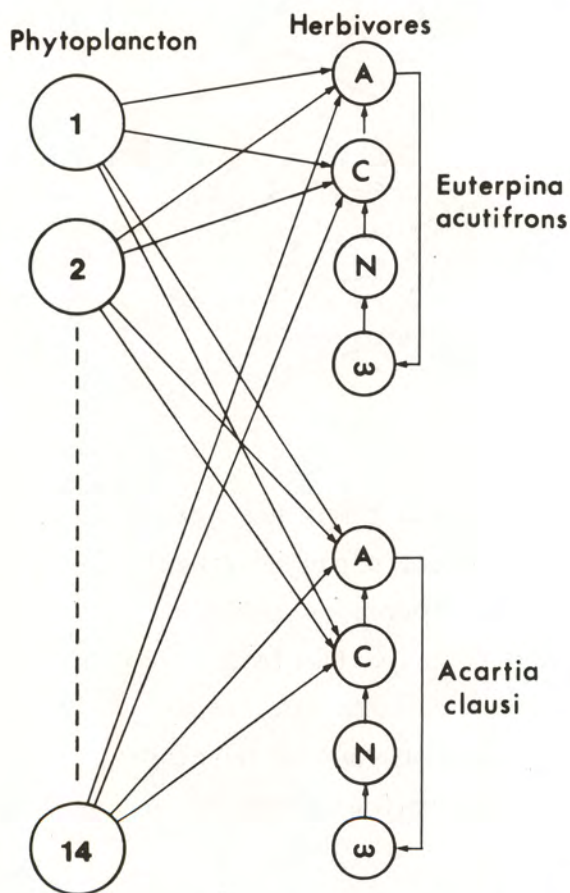


Figure 14 : Schéma représentant les relations entre les éléments du système envisagé dans le modèle de NIVAL (1976).

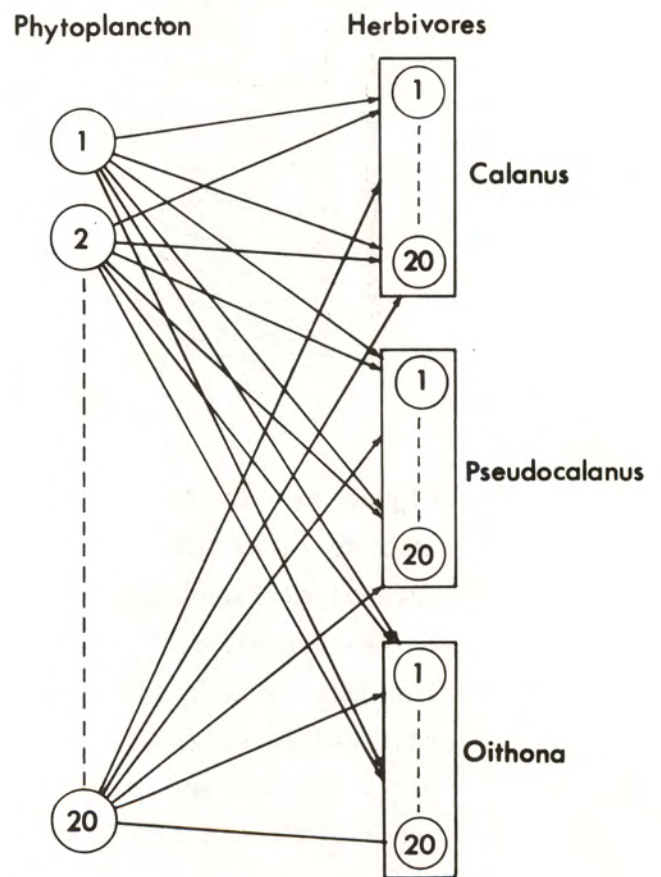


Figure 15 : Schéma représentant les relations entre les différentes catégories de taille du phytoplancton et des herbivores dans le modèle de STEELE et FROST (1977).

des particules végétales. La figure 16 montre l'évolution au cours du temps du spectre de la matière particulaire lorsque une ou deux espèces sont présentes.

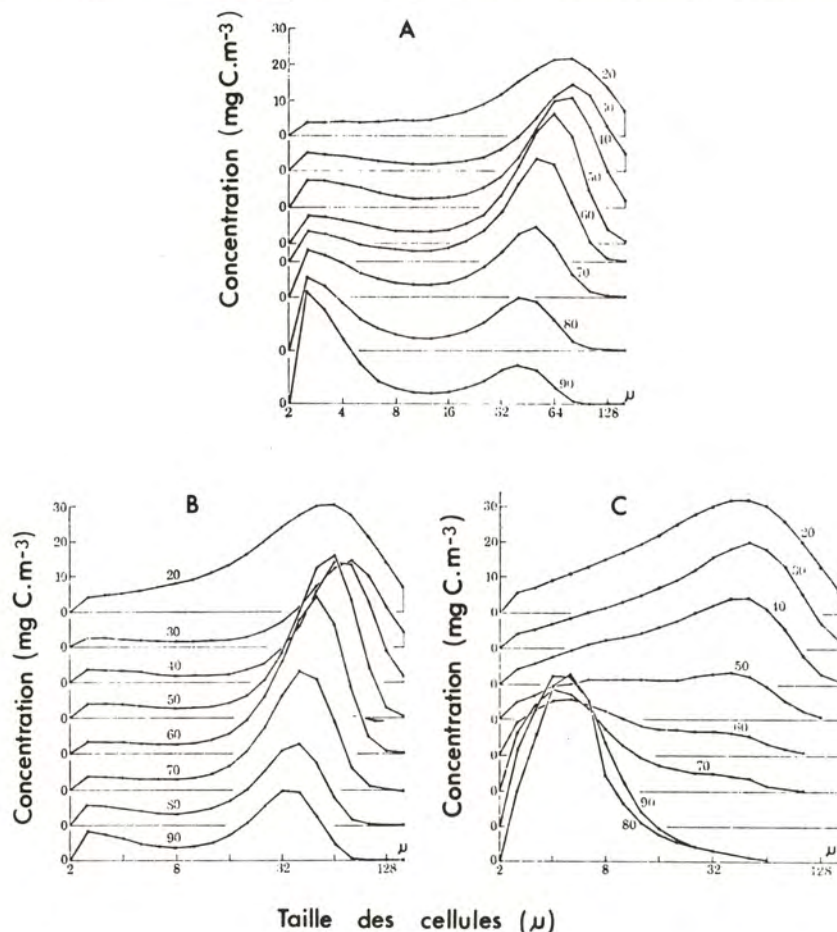


Figure 16 : Evolution théorique au cours du temps des spectres de taille de particules dans une masse d'eau contenant *Calanus* et *Pseudocalanus*. A : les deux espèces ensemble ; B : *Pseudocalanus* seul (broute les petites particules) ; C : *Calanus* seul (broute les grosses particules qui disparaissent du milieu alors que les petites peuvent se développer). Les nombres près des courbes indiquent le temps en jours ; d'après STEELE et FROST (1977).

L'effet de chaque espèce est mis en évidence lorsqu'on les considère seules. *Pseudocalanus* réduit l'abondance des petites particules, tandis que *Calanus* élimine les grandes. Ces figures montrent clairement que seules les particules qui ne subissent qu'une faible pression de broutage parcequ'elles sont mal capturées par les prédateurs peuvent se développer.

Une expérience que nous avons faite dans le laboratoire de R.T. CONOVER au Bedford Institut (Dartmouth, Canada) montre bien ce phénomène. 200 individus d'*Eurytemora herdmani* sont placés dans 2,5 litres d'eau de mer provenant du bassin de Bedford où elle est enrichie en sels nutritifs par les effluents urbains. Chaque jour nous avons fait une mesure de la distribution en classe de taille des particules que contient l'eau à l'aide d'un compteur Coulter, modèle T. La figure 17 donne l'évolution des spectres de taille. On peut constater que dans le flacon témoin les cellules de phytoplancton de 10 μ de diamètre se développent alors que celle de 4 μ varient peu en abondance. Dans le flacon contenant les copépodes le phénomène inverse : les particules de 10 μ disparaissent alors que celles de 4 μ se développent. On peut interpréter ce phénomène en supposant que *Eurytemora* capture mal les particules de 4 μ alors qu'il est capable de collecter efficacement celles de 10 μ . Mais il faut aussi prendre en considération l'effet des sels nutritifs pour comprendre les différences que l'on constate entre les deux flacons. On peut faire l'hypothèse que dans le flacon témoin les particules de 10 μ seraient plus rapides que celles de 4 μ pour utiliser les sels nutritifs en conséquence elles se développent plus vite. Lorsque les grandes cellules sont éliminées par les animaux dans le flacon contenant les copépodes, les particules de 4 μ disposent alors de toute la masse initiale de sels minéraux pour croître.

On voit clairement que l'effet du broutage des herbivores se fait sentir à deux niveaux ; d'abord en réduisant l'abondance de certaines catégories de taille, ensuite en permettant à d'autres, celles qui ne sont pas exploitées de se développer. Un tel phénomène se produisant en mer peut conduire à l'apparition de ciliés ou de tintinnides qui sont eux capables d'exploiter les petites particules.

CONCLUSION

On comprend mieux actuellement les mécanismes de nutrition des herbivores les plus abondants dans la mer, les copépodes, mais on prend conscience aussi que certains, qui jusqu'alors ont été négligés parce que leur abondance est faible ou parce que leur apparition est très courte peuvent avoir temporairement une action déterminante sur l'écosystème.

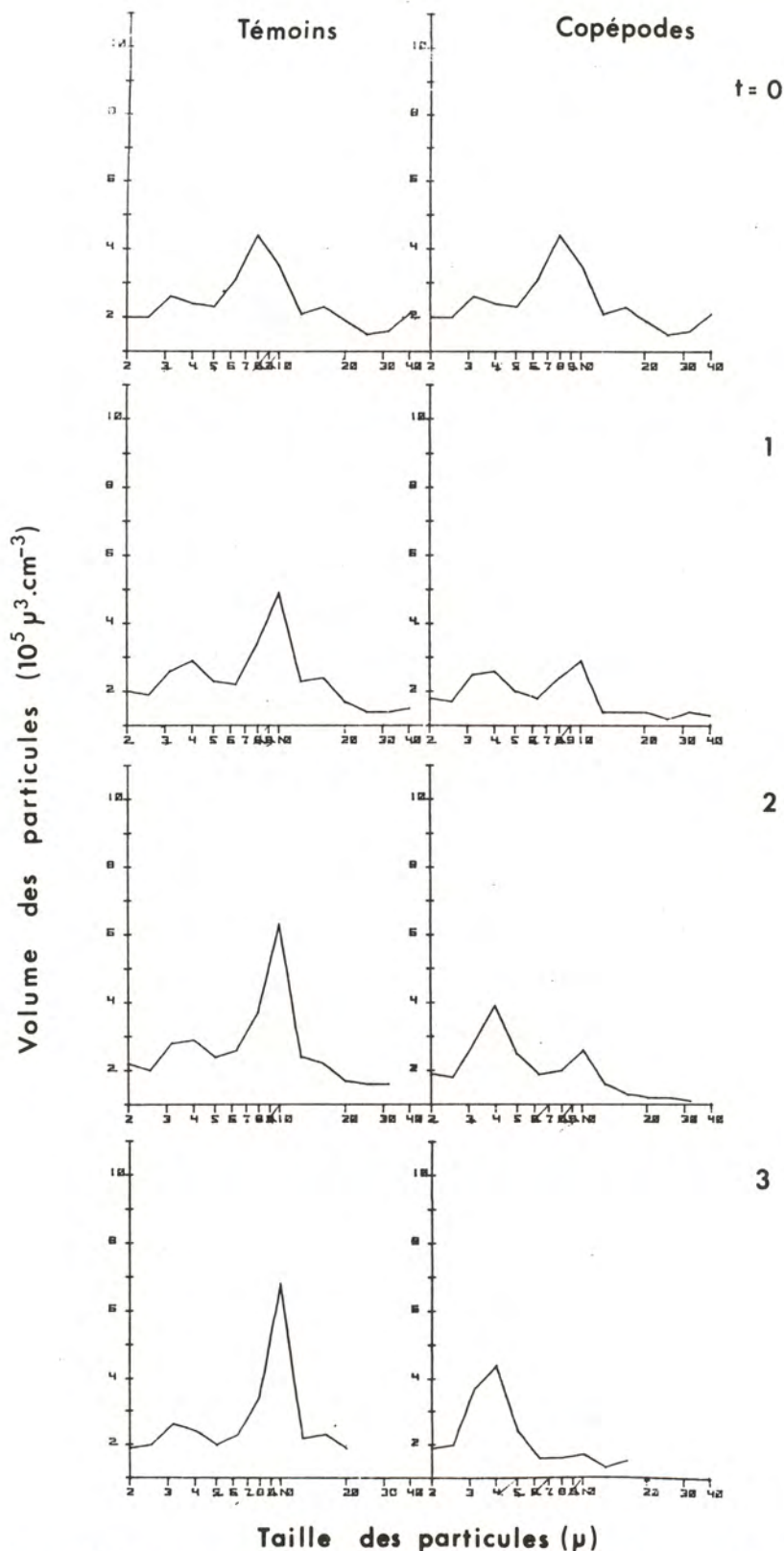


Figure 17 : Evolution du spectre de taille de la matière particulaire dans un flacon contenant des copépodes (*Eurytemora herdmani*) et dans un flacon témoin. Dans ce dernier les particules de 10 μ se développent alors que dans le flacon contenant les herbivores elles sont consommées. En contrepartie les cellules de 4 μ peuvent croître. Le temps est indiqué en jours.

S'il est nécessaire de construire des modèles incluant les connaissances récentes des relations trophiques, il est aussi important d'acquérir les données permettant la vérification de ces modèles. Il semble que cela ne puisse être obtenu que grâce à l'étude de peuplements relativement simples, isolés de l'influence des facteurs physiques (transport, turbulence). Ce type d'étude devrait être mené dans des écosystèmes expérimentaux de type bassin, enceinte immergée, etc..

Enfin il faut augmenter nos connaissances sur la distribution, le métabolisme et la biologie des autres herbivores, en particulier les très grands (salpes, pyrosomes, etc..) et les très petits (tintinnides, ciliés, etc..), ainsi qu'améliorer notre compréhension de la distribution de la nourriture de ces herbivores à l'échelle qui correspond à celle de leurs déplacements.

Le système naturel est rarement à l'état stable, mais au contraire il est soumis à des impulsions dues à la météorologie, aussi il est important de connaître l'effet de cette variabilité temporelle de certains facteurs du milieu à fréquence plus élevée que celle du cycle annuel sur le comportement du phytoplancton et des herbivores.

BIBLIOGRAPHIE

- ARACHKEVICH Y.G. -1977- Oceanologia, 17 (4) : 466-469.
- BOYD C.M. -1976- Selection of particle sizes by filter-feeding copepods : A plea for reason. Limnol. Oceanogr., 21 : 175-179.
- CUSHING D.H. -1955- Production and a pelagic fishery. Fish Invest. London, ser 2, vol. 18 (7) : 104 p.
- CUSHING D.H. -1973- Production in the Indian Ocean and the transfert from the primary to the secondary level in Zeitschel B. (ed.). The biology of the Indian Ocean : 475-486.
- DUBOIS D. -1975- A model of Patchiness for prey-predator plankton populations. Ecological Modelling, 1 : 67-80.

- FROST B.W. -1972- Effect of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic Copepod *Calanus pacificus*. Limnol. Oceanogr., 17 (6) : 805-815.
- GATTEN R.R. and SARGENT J.R. -1973- Wax ester biosynthesis in calanoid copepods in relation to vertical migration. Neth.Jour.Sea. Res. 5 : 150-158.
- HARBISSON G.R. and GILMER R.W. -1976- The feeding rate of the pelagic tunicate *Pegea confederata* and two other salps. Limnol. oceanogr., 21: 517-528.
- JORGENSEN S.E. and MEJER H. -1977- Ecological buffer capacity. Ecol. Model., 3 : 39-61.
- KUKINA I.V. -1976- Experimental study of the consumption of algae of different sizes by marine copepods. Oceanologia, 15 : 355-358.
- LAM R.K. and FROST B.W. -1976- Model of copepod filtering response to changes in size and concentration of food. Limnol. oceanogr., 21 : 490-500.
- LEHMAN J.T. -1976- The filter feeder as an optimal forager and the predicted shapes of feeding curves. Limnol. oceanogr., 21 : 501-516.
- MAC ALLISTER C.D. -1970- Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production ; in Marine food chains, Steele J.H. ed. Oliver and Boyd.
- MARSHALL S.M. -1973- Respiration and feeding in copepods. Adv. Mar. Biol., 11 : 57-120.
- MAYZAUD P. and POULET S.A. -1978- The importance of the time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter. Limnol. oceanogr., 23 : 1144-1154.

- MULLIN M.M., FLUGLISTER-STEWART E., FLUGISTER F.J. -1975- Ingestion by planktonic grazer as a function of concentration of food. Limnol. and oceanogr., 20 : 259-262.
- MULLIN M.M. and BROOKS E.R. -1976- Some consequences of distributional heterogeneity of phytoplankton and zooplankton. Limnol. and oceanogr. 21 : 784-796.
- NIVAL P. -1976- Relation phytoplancton-zooplancton ; essai de modélisation. Thèse d'Etat, Univ. P. et M. Curie, Paris VI, 700 p.
- NIVAL P. et NIVAL S. -1973- Efficacité de filtration des copépodes planctoniques. Ann. Inst. oceanogr., 49 : 135-144.
- NIVAL P. and NIVAL S. -1976- Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod : *Acartia clausi* (adult and copepodite stage) : effects on grazing. Limnol. and oceanogr., 21 (1) : 24-38.
- NIVAL P. et MALARA G. -1978- Ecotron-Embiez 8. Modélisation de la production d'organismes planctoniques dans les bassins. Communication au colloque C.N.E.X.O., Juillet 1979, 22 p.
- O'BRIEN J.J. and WROBLEWSKI J.S. -1973- A simulation of the mesoscale distribution of the lower trophic levels off West Florida. Inv. Pesq., 37 : 193-244.
- O'CONNORS H.B., SMALL L.F. and DONAGHAY P.L. -1976- Particle-size modification by two size classes of the estuarine copepod *Acartia clausi*. Limnol. and Oceanogr., 21 : 300-308.
- PAFFENHÖFER G.A. and KNOWLES S.C. -1978- Feeding of marine planktonic copepod on mixed phytoplankton. Mar. Biol., 48 : 143-152.
- PERUYEVA Y.G. -1977- Oceanology, 16 (6) : 617-619.
- POULET S.A. -1973- Grazing of *Pseudocalanus minutus* on naturally occurring particulate matter. Limnol. and oceanogr., 18 : 564-573.

- POULET S.A. -1974- Seasonal grazing of *Pseudocalanus minutus* on particles. Mar. Biol., 25 : 109-123.
- POULET S.A. and MARSOT P. -1978- Chemosensory grazing by marine Calanoid Copepods (Arthropoda : Crustacea). Science, 200 : 1403-1405.
- RICHMAN S. and ROGERS J.M. -1969- The feeding of *Calanus helgolandicus* 1969 on synchronously growing populations of the marine diatom *Dytilum brightwelli*. Limnol. and oceanogr., 14 : 701-709.
- STEELE J.H. -1974- The structure of marine ecosystems Harvard : University Press.
- STEELE J.H. and FROST B.W. -1977- The structure of plankton communities. Phil. t. Roy. B., 280 : 485-534.
- STRICKLER J.R. and BAL A.K. -1973- Setae for the first antennae of the copepod *Cyclops scutiger* (Sars). Their structure and importance. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 70 : 2656-2659.
- TANIGUSHI A. -1973- Phytoplankton-zooplankton relationship in the Western Pacific Ocean and adjacent seas. Mar. Biol., 21 : 115-121.
- VINOGRADOV M.Y., KRAPIVIN V.F., MENSHTUKIN V.V., FLEISHMAN B.S. and SHUSHKINA E.A. -1973- Mathematical model of the functions of the pelagical ecosystem in tropical regions (from the 50th voyage of the R/V VITYAZ). Oceanology, 13 (5) : 704-717.
- WILSON D.S. -1973- Food selection among copepods. Ecology, 54 : 909-914.
- WROBLEVSKI J.S. -1977- Vertically migrating herbivore plankton -their possible role in the creation of small scale phytoplankton patchiness in the Ocean in Oceanic sound scattering prediction. N.R. Andersen and B.J. Zahdianec (ed.) Plenum press : 817-847.

THÈME IV

MICROPHYTO-BENTHOS ET RELATIONS MICRO-MEIOBENTHOS

RÔLE DU MICRO-MEIOBENTHOS DANS LES

ÉCOSYSTÈMES BENTHIQUES

MICROPHYTOBENTHOS DE SUBSTRATS MEUBLES,
CHLOROPHYLLE α ET PRODUCTION PRIMAIRE.

par

Marie-Reine PLANTE-CUNY

Station Marine d'Endoume et Centre d'Océanographie 13007 Marseille

R E S U M E

On définit le microphytobenthos, et on analyse sa composition et sa structure.

L'auteur utilise les données de 25 travaux sélectionnés et ses résultats personnels pour donner un ordre de grandeur des concentrations en chlorophylle α fonctionnelle (par unité de surface) obtenues sur les substrats meubles, sous diverses latitudes, et en fonction de la profondeur des stations, de la granulométrie du sédiment, de l'épaisseur considérée. Quelques comparaisons sont possibles avec des résultats phytoplanctoniques.

On donne les moyennes annuelles de production primaire du microphytobenthos obtenues par diverses méthodes sous diverses latitudes.

A B S T R A C T

The microphytobenthos is defined and its composition and structure analysed.

By means of 25 selected references and of her own results, the author gives an order of magnitude of functional chlorophyll α concentrations (per surface units) observed on soft bottoms from several latitudes, and considered as a function of depth of stations, grain size and thickness of concerned sediments. These figures allow some comparisons with phytoplanktonic ones.

Annual average values of primary production of microphytobenthos are also quoted using results from the same latitudes and obtained by means of several methods.

M O T S - C L E S : benthos, sédiments, production primaire, chlorophylle α

K E Y W O R D S : benthos, sediments, primary production, chlorophyll α

INTRODUCTION

Les études concernant la production primaire dans le domaine benthique marin ne sont pas parvenues au stade de maturité qu'elles ont atteint dans le domaine pélagique.

Cette production primaire benthique est limitée à une frange littorale qui peut comprendre des fonds situés entre 0 et 100 m de profondeur environ, dans des régions bien éclairées telles que les mers tropicales, et se restreindre à des profondeurs plus faibles sous des latitudes plus élevées ou lorsque les eaux sont troubles.

Dans une synthèse sur la productivité primaire des écosystèmes marins, BUNT (1975) prend en compte la production primaire des fonds littoraux, attitude assez neuve qui mérite d'être soulignée. Il tente d'estimer "*l'étendue de l'environnement benthique susceptible de fournir une production primaire*", et donne les marges théoriques probables de 0,45 à $4,5 \cdot 10^6$ km². Le phytobenthos de cette zone serait susceptible de produire entre 0,65 et $6,5 \cdot 10^9$ tonnes de carbone par an (estimation théorique fondée sur des données de RYTHER, 1959). BUNT pense qu'il est prématuré de donner une évaluation globale à partir des résultats expérimentaux obtenus par différents auteurs. En effet :

- 1°) ces résultats sont rares
- 2°) les habitats benthiques considérés sont très divers et les méthodes de mesures très variées
- 3°) les travaux existants concernent des périodes d'étude assez brèves et des régions très limitées.

Cependant, les régions côtières suscitent actuellement un regain d'intérêt car elles représentent le lieu principal des pêcheries et des nurseries de poissons et elles sont des zones d'équilibre écologique à protéger.

Mais les études de production primaire benthique restent peu nombreuses et il ne paraît pas encore possible de faire un bilan mondial.

1. ORGANISMES RESPONSABLES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE BENTHIQUE

La production primaire benthique est due à des végétaux occupant des biotopes très divers. Cette production revient :

- aux macrophytes : phanérogames des herbiers, des marais maritimes, des roselières de lagunes; algues pluricellulaires souvent inféodées aux substrats durs. La production primaire de ces macrophytes est en général très élevée (plusieurs g. ou dizaines de g. par m² par jour).
- à la flore des récifs coralliens en milieu tropical : algues libres et algues symbiotiques des coraux
- enfin, aux microphytes, essentiellement ceux qui peuplent les substrats meubles. Cette association a été désignée par le terme général de "*microphytobenthos*" (POGREBNIAK, 1960). D'autres auteurs, suivant les époques et les milieux considérés, l'ont appelée : Aufwuchs, periphyton, microflore benthique, microbenthos, epipelon, phytosammon. Le terme "*microphytobenthos*" me paraît étymologiquement le plus exact.

La suite de cet article traite du rôle de ces microphytes de substrats

meubles. Plusieurs exemples seront choisis dans une région côtière au NW de Madagascar.

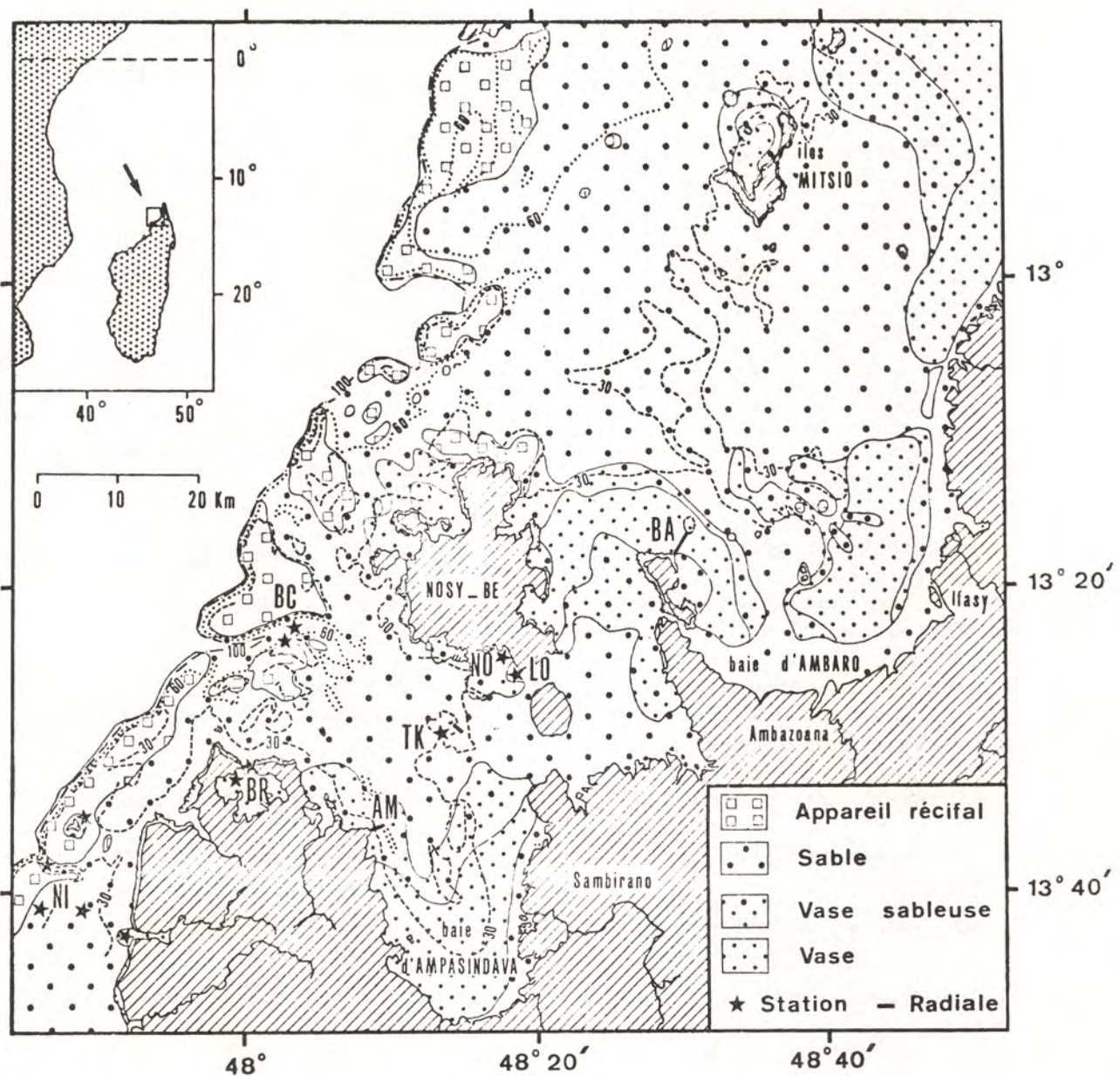


Figure 1. Extension des différents substrats meubles, jusqu'à l'isobathe de 100 m, dans la région de Nosy-Bé (côte NW de Madagascar). Des stations d'étude de production primaire benthique situées entre 3 et 83 m sont localisées (sédimentologie d'après DANIEL, DUPONT et JOUANIC, 1973).

La Fig. 1 permet de vérifier la prépondérance des substrats meubles dans la zone euphotique, phénomène assez général dans l'océan mondial : il existe, dans cette région, des substrats durs diversifiés, un littoral rocheux basaltique assez découpé, de nombreuses îles et des récifs coralliens, mais les fonds de 0 à 30 m sont occupés en majorité par des vases et vases sableuses au fond des baies où parviennent de grands fleuves, et par des sables coralliens partout ailleurs jusqu'au bord du plateau continental (60 - 100 m).

2. MICROPHYTES RESPONSABLES DE LA PRODUCTION PRIMAIRE DES SUBSTRATS MEUBLES

Les algues microscopiques qui peuplent les sédiments marins appartiennent à divers groupes taxinomiques :

<i>PROCARYOTA</i>	(Bactéries photosynthétiques)	
	<i>CYANOPHYTA</i>	<i>CYANOPHYCEAE</i>
<i>EUCARYOTA</i>	<i>CHLOROPHYTA</i>	<i>CHLOROPHYCEAE</i>
	<i>PYRRHOPHYTA</i>	<i>CRYPTOPHYCEAE</i>
		<i>DINOPHYCEAE</i>
	<i>EUGLENOPHYTA</i>	<i>EUGLENOPHYCEAE</i>
	<i>CHROMOPHYTA</i>	<i>CHRYSOPHYCEAE</i>
		<i>XANTHOPHYCEAE</i>
		<i>BACILLARIOPHYCEAE</i>
		(: Diatomées)

Ces algues possèdent, en plus de la chlorophylle α , divers pigments photosynthétiques (pigments accessoires : phycocyanine, caroténoïdes dont xanthophylles, chlorophylle c) qui permettent l'utilisation optimale de la lumière dans des conditions parfois extrêmes.

Bien que les études de composition des populations soient encore limitées, on peut avancer que la prépondérance numérique revient en général aux diatomées et aux cyanophycées.

L'ensemble des microphytes benthiques de substrats meubles inclut :

- 1°) des espèces mobiles ou non, vivant en mince pellicule à la surface des vases;
- 2°) des espèces sessiles, étroitement attachées aux grains de sable, jusque dans l'épaisseur de ces sédiments souvent remaniés par l'hydrodynamisme;
- 3°) des espèces mobiles se déplaçant activement entre les grains de sable.

Tous ces végétaux microscopiques contribuent donc à la photosynthèse marine et constituent une source de nourriture pour de nombreux organismes, depuis les ciliés jusqu'aux poissons.

3. CONCENTRATIONS EN CHLOROPHYLLE α

3.1. Historique

Les précurseurs de l'extraction de chlorophylle des sédiments sont, LUBIMENKO (1921) sur des vases de lac de la province de TWER, et RAUSER-CERNOOU-SOVA (1929) sur des sédiments de la Mer Noire.

Jusqu'en 1954, la chlorophylle présente dans les sédiments est considérée comme un fossile biochimique. Ensuite, on note la présence des végétaux vivants mais on ne peut séparer la chlorophylle non dégradée du reste des produits pigmentés plus ou moins dégradés

En 1963, WETZEL, dans une étude benthique lacustre, introduit le procédé d'acidification des extraits acétoniques pour distinguer la chlorophylle α fonctionnelle ("functional chlorophyll") des pigments dégradés (phéophytine, phéophorbides).

3.2. Chlorophylle α fonctionnelle du microphytobenthos

A partir de 1963 apparaissent donc des résultats exprimés en terme de "chlorophylle α fonctionnelle" et la méthode se généralise malgré ses imperfections. Il faudrait maintenant parvenir à une uniformisation des unités dans l'expression des résultats : $\mu\text{g.g}^{-1}$ de sédiment sec, mg.m^{-2} de sédiment en place.

Le tableau 1 (5° colonne) donne des exemples de concentrations en chl. α fonctionnelle obtenues dans divers milieux marins ou lacustres (en mg.m^{-2} quand l'auteur l'indique)

On remarque que les données sont disparates (profondeurs variées, biotopes divers, estuaires, marais salants), donc peu comparables entre elles pour en tirer des conclusions sur d'éventuelles variations en fonction de la latitude.

On note que les lacs paraissent assez riches (WETZEL, ROMAGOUX).

Dans le milieu marin, on observe :

- des variations selon la profondeur des stations
- des variations selon l'épaisseur de sédiment considérée
- des variations selon les caractères granulométriques des sédiments.

3.2.1. Variations en fonction de la profondeur des stations

Les concentrations en chl. α diminuent en général avec la profondeur croissante. Le tableau 1 montre, par exemple, des valeurs élevées dans la zone intertidale ou les marais peu profonds (TAYLOR et GEBELEIN, EATON et MOSS, VAN RAALTE et VALIELA). Les moyennes diminuent quand les échantillons sont prélevés au delà de quelques mètres de profondeur (COLOCOLOFF, PLANTE-CUNY, BOUCHER).

Dans la région de Nosy-Bé, j'ai pu observer cette diminution en fonction de la profondeur, avec cependant un maximum à 15 m (Fig.2, haut). A partir de 40 m, les moyennes annuelles sont faibles et uniformes. A 83 m, on a encore obtenu ponctuellement $3,7 \text{ mg.m}^{-2}$

3.2.2. Variations en fonction de l'épaisseur de sédiment considérée

On obtient des valeurs parfois très élevées si l'on tient compte de la chl. α présente au delà du premier centimètre d'épaisseur de sédiment. Dans le tableau 1 (5° colonne) on notera les valeurs obtenues à partir d'échantillons de plusieurs centimètres d'épaisseur (HICKMAN et ROUND, MATHEKE et HORNER, SOURNIA)

Les graphes de la Fig. 3 montrent l'importance de ce phénomène, notamment dans les sédiments sableux.

3.2.3. Variations en fonction de la granulométrie des sédiments (Fig. 3, caractères granulométriques encerclés)

- Pour 4 stations de sables coralliens brassés par les vagues et les courants (TK) Fig.3a, on note la diminution de la chl. α en épaisseur, selon la profondeur croissante et par conséquent, selon l'hydrodynamisme décrois-

AUTEURS	DATE	REGIONS ETUDIÉES (LATITUDE)	NATURE DES SEDIMENTS PROFONDEUR DES STATIONS	CHLOROPHYLLE α FONCTIONNELLE (en $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$)	PRODUCTION PRIMAIRE <i>in situ</i> méthode du ^{14}C (en $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$)
GRØNTVED J.	1960 1962 1966	fjords Jutland (Danemark) 55-57°N Mer de Wadden 55° N	sables sables vaseux 0,2 à 1,8 m zone intertidale		116 taux potentiel : 571 à 892 (sables agités)
WETZEL R.G.	1964	Grand Lac Borax (N. Californie U.S.A.) lac salé 40° N	divers sédiments lacustres 0 à 1,45 m	100 à 580 (épaisseur 1cm)	periphyton = microphytobenthos 267 (phytoplahton : 91) (macrophytes : 28)
TAYLOR W.R. et GEBELEIN C.	1964 1966	Barnstable Harbor (Mass. U.S.A.) 41°43' N	sables et vases zone intertidale	227 à 530 (épaisseur 1,1cm)	<i>in vitro</i>
EATON J.W. et MOSS B. MOSS B. et ROUND F.E. MOSS B. HICKMAN M. et ROUND F.E.	1966 1967 1969 1970	région de Bristol (G.B.) 51° N même région lacs, étangs	sables et vases marins, lacustres ou de marais 0 à 4 m	2 à 229 vases : 2 à 5 sables : 60 à 106 (épaisseur 5 cm)	vases : 0,5 à 1,7 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ sables : 20 à 49 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$
STEELE J.H. et BAIRD I.E.	1968	W Ecosse (G.B.) 57°50' N	sables fins quartzeux 0 à 13 m	(Chl. α "totale": 0 à 20 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de sable sec)	4 à 9 (10 à 30 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$)
LEACH J.H.	1970	N.E. Ecosse (G.B.) 57° N	vase estuaire 0,6 m	25 à 34 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de sable sec	31
MARSHALL N. OVIATT C.A. et SKAUVEN D.M.	1971	Sud Nouvelle Angleterre (U.S.A.) 41°20' N	sables et vases zone intertidale estuaire	(Chl. α "totale": >100 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$)	81 (80 à 530 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$)
COLOCOLOFF M.	1972	Golfe de Marseille (France) 43° N	sables calcaires 2,5 à 12 m	24 à 64 (épaisseur 1 cm)	44 à 71
PLANTE-CUNY M.R.	1971 1973 1978	côte NW Madagascar 13° S	sables et vases 5 à 60 m	sables : 44 vases : 29 (épaisseur 0,5cm)	5 à 40m sables: 22 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ vases : 9 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ sables 5 m : 150 5 à 60 m : 66
BUNT J.S. LEE C.C. et LEE E.	1972	Sud Floride (U.S.A.) Grande Bahama 26° N W mer Caraïbes 15-20° N	sable intertidal sédiments divers 16 à 64 m	3,7 à 22,4 (épaisseur 1 cm) (Chl. α "totale" : 17 à 219) épaisseur 2,5 cm	16 m sable : 20 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 18 m tapis cyano. : 36 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 8,1 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ 20 à 220 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$
SOROKIN Y.I.	1973	Îles Marshall 7° N	sables coralliens peu profonds		(méthode non précisée) 300 780 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ épaisseur 2,5 cm
BOUCHER D.	1972 1975	Baie de Concarneau (France) 47°50' N	sables fins envasés 5 à 18 m	27 à 900 (selon saison) (épaisseur 1 cm)	maximum à 10 m 15 (max. au printemps : 170 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$)
VAN SAALTE G. et VALJELA I.	1976	Falmouth 41°30' N (Mass. U.S.A.)	vase de marais salants 0 m	200 à 980 Estrada et al. 1974	106
MATHERE G. et HOPNER	1974	Chuchki Sea Alaska (U.S.A.) 71°20' N	vases fines et sables fins 5 m	35 à 321 selon saison (épaisseur 4 cm)	0,5 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (février sous la glace) 57 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ en août
CADEE G.C. et HEGEMAN J.	1974 1977	mer de Wadden (Hollande) 53° N	sables vaseux zone intertidale	3,8 à 11,3 $\mu\text{g}\cdot\text{g}^{-1}$ de sédiment sec	moyenne sur 5 ans (38 à 170) 100 ± 40
ROMAGOUX J.C.	1976	lac Pavin (France) 45°30' N	séd. lacustres 10 à 60 m	0 m : 46 - 30 m : 138 (épaisseur 1,5 cm)	à 10 m : 17
SOURNIA A.	1976 _a 1976 _b	Île de Moorea 17°30' S lagon Takapoto Tuamotu 14°45' S	sable à cyano. 0,2 à 0,5 m sable 0,5 à 1 m 10 à 17 m	886 épaisseur 3 cm 236 à 907 20 à 150 (ép. 3 cm)	(méthode de l'oxygène) 1137 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ (août) 43 à 133 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$

Tableau 1. Quelques exemples de concentrations en chlorophylle α fonctionnelle par unité de surface (épaisseurs diverses, pigments dégradés exclus) et de production primaire (sauf mention contraire la méthode utilisée est celle du ^{14}C et les résultats sont exprimés en $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{an}^{-1}$) du microphytobenthos de substrats meubles dans diverses régions, à diverses profondeurs.

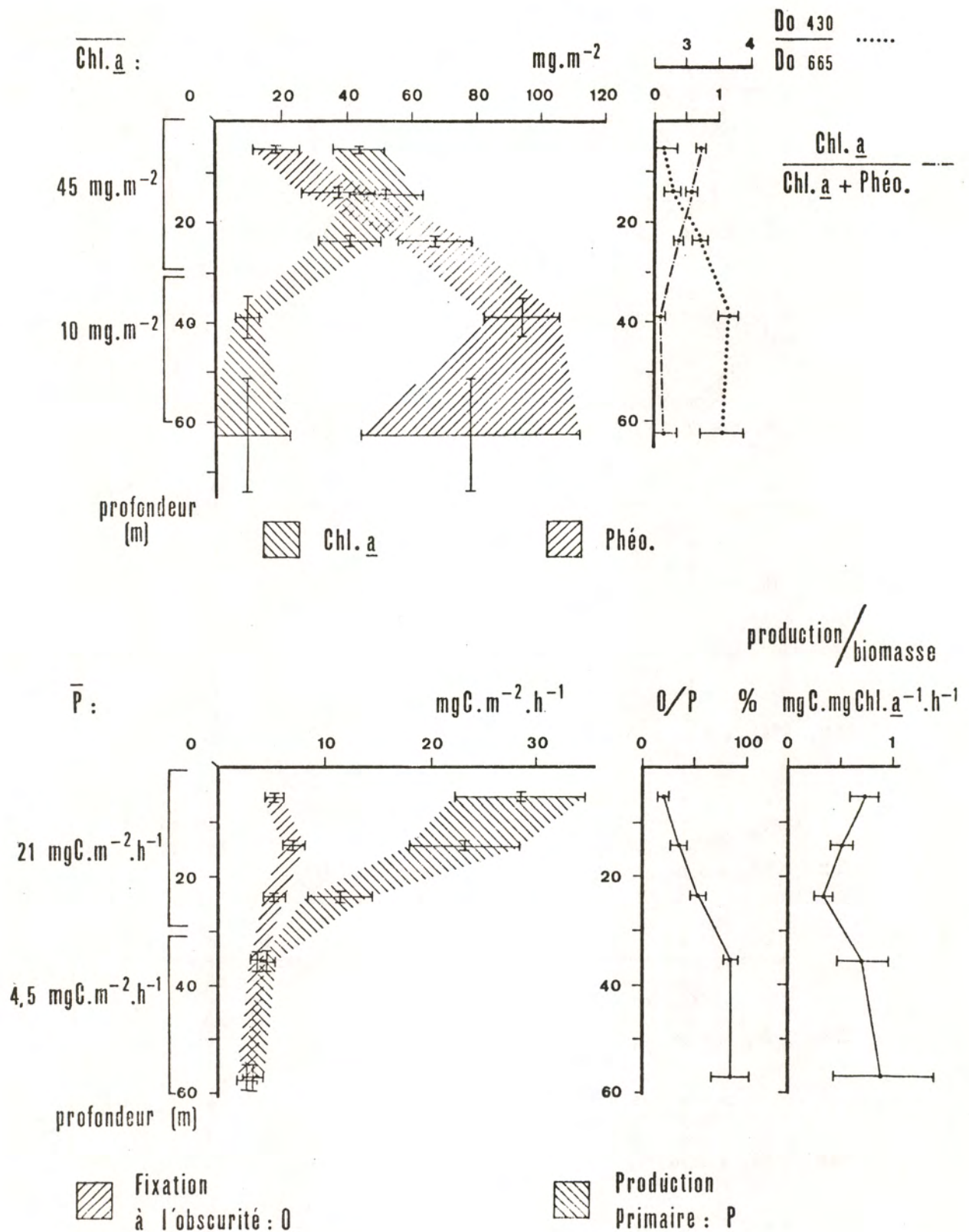
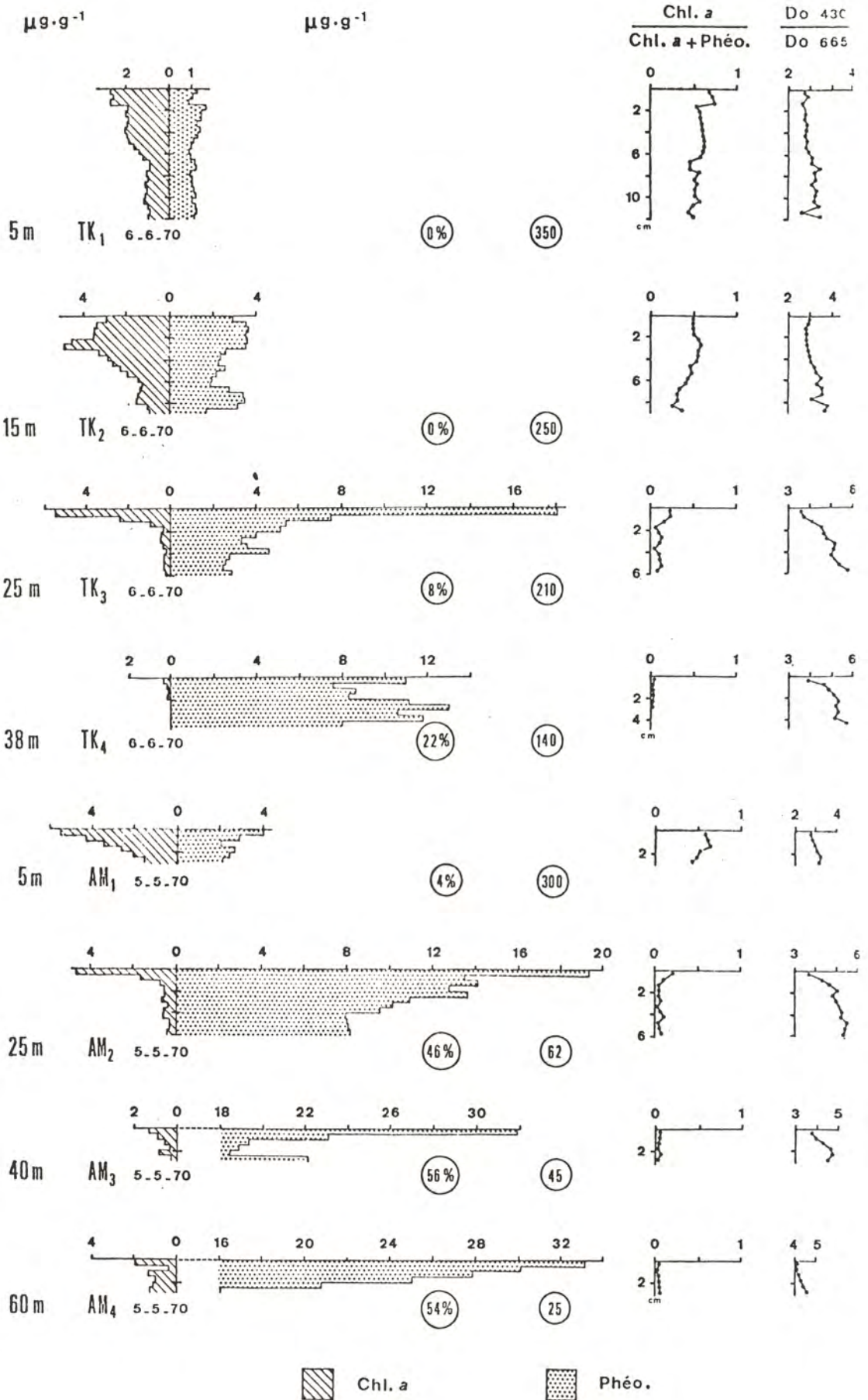
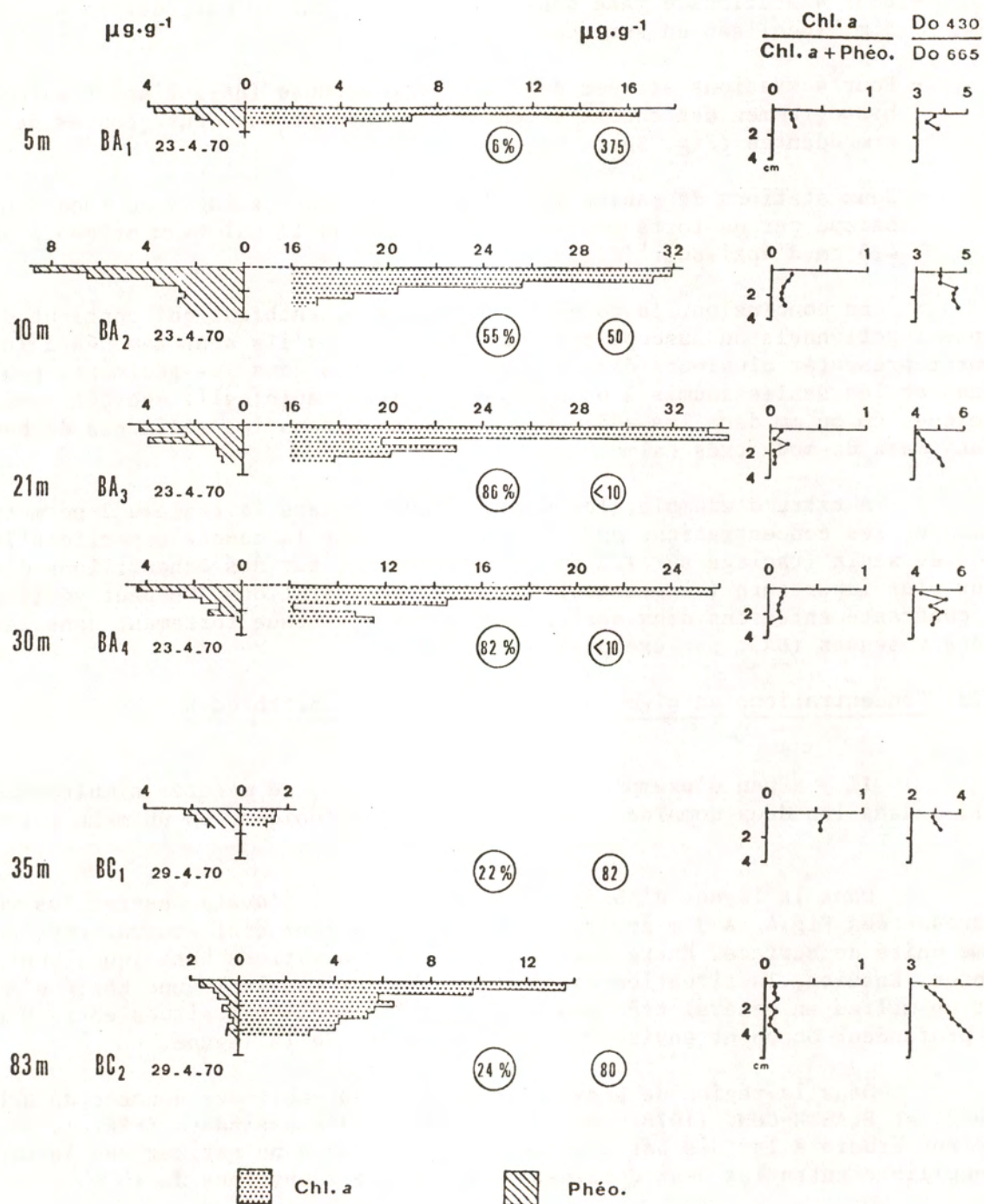


Figure 2. Distribution moyenne selon la profondeur :

- en haut : des concentrations en chlorophylle *a* fonctionnelle, en phéopigments, et des rapports pigmentaires (143 stations entre 3 et 83 m);
- en bas : des valeurs de la production primaire, de la fixation de carbone à l'obscurité et du rapport production/biomasse (138 stations de 3 à 60 m).



3 a



3 b

Figure 3. Répartition des concentrations pigmentaires au sein de divers sédiments (carottes de 2,7 cm de diamètre, tranches de 0,5 ou 1 cm d'épaisseur; encadrés : 1°- pourcentage de fraction fine, 2°- médiane en μm).

sant. A partir de 25 m par exemple (TK3), les pigments sont concentrés à la surface du sédiment et les pigments dégradés deviennent plus abondants.

- Pour 4 stations de vase sableuse (AM), la chl. α est, dès la profondeur de 5 m, localisée en surface (Fig. 3a).
- Pour 4 stations situées dans une baie vaseuse (BA), l'aplatissement des histogrammes est encore accentué par rapport aux deux groupes de stations précédentes (Fig. 3b).
- Deux stations de sables (BC, 35 et 83 m) sont situées au fond d'un canyon balayé par de forts courants, de sorte que la chl. α est présente jusqu'à 4,5 cm d'épaisseur (Fig. 3b).

En conclusion, la couche végétale microbenthique qui contient des pigments fonctionnels ou susceptibles de fonctionner s'ils sont ramenés à la lumière, peut représenter plusieurs dizaines de centimètres dans les sédiments peu profonds et les sables soumis à un hydrodynamisme notable; elle décroît jusqu'à quelques cm ou mm dans les sédiments profonds ou dans les sédiments de hauts niveaux mais de mode très calme.

A titre d'exemple, les valeurs réunies dans le tableau 2 permettent de comparer les concentrations en chl. α obtenues sur la couche superficielle considérée seule (raclage sur 1/2 cm d'épaisseur) et sur des échantillons d'épaisseur plus importante (carottages) dans les mêmes stations. On peut vérifier que le contraste entre ces deux séries de mesures s'atténue fortement dans les stations vaseuses (BA3, par exemple).

3.3. Concentrations en pigments planctoniques et benthiques

Il y a peu d'exemples, à ma connaissance, de mesures simultanées de la chl. α dans les deux domaines, benthique et planctonique, en un même point.

Dans la lagune d'Abidjan (Côte d'Ivoire), j'avais observé les valeurs représentées Fig. 4. A 3 m environ, les concentrations sont équivalentes pour une même unité de surface. Entre 0 et 3 m, les concentrations benthiques sont dominantes. Ensuite, la situation est inverse. Notons que la lagune Ebrié d'Abidjan est un milieu en général très peu profond : les sédiments situés entre 0 et 5 m de profondeur occupent environ 70% de la surface de la lagune.

Dans la région de Nosy-Bé, d'après l'ensemble des données de SOURNIA (1972) et PLANTE-CUNY (1978) concernant la baie d'Ampasindava (Fig. 1, seul secteur étudié à la fois par les deux auteurs), on a pu estimer que la profondeur d'équilibre entre les deux domaines se situait aux environs de 15 m.

Cependant, des résultats relatifs aux mois d'août 1970, et août 1971 montrent que des concentrations équivalentes dans les deux domaines se trouvent à cette époque au voisinage de 40 m de profondeur (Tableau 3)

STATIONS	Profondeur des stations (m)	raclages sur 1/2cm d'épaisseur		Carottages		
		Chl.a	Phéo.	épaisseur	Chl.a	Phéo.
TK1 28 10 69	5	90,82	3,18	8 cm	601,94	103,07
TK1 28 3 70		43,60	3,92	12 cm	341,43	82,75
TK1 6 6 70		35,83	18,96	12 cm	218,63	162,21
TK1 12 8 70		27,26	15,10	18 cm	420,19	90,52
TK2 28 3 70	15	14,32	26,90	12 cm	141,85	269,10
TK2 6 6 70		26,44	29,08	9 cm	237,85	270,70
TK2 12 8 70		20,69	22,76	12 cm	234,94	273,19
TK3 28 3 70	25	13,87	47,01	12 cm	67,40	366,66
TK3 6 6 70		7,66	21,65	6 cm	48,08	306,77
TK3 12 8 70		13,19	35,32	8 cm	117,89	412,28
TK4 6 6 70	38	2,22	61,10	4,5cm	3,40	478,33
TK4 12 8 70	35	15,16	105,76	3 cm	19,15	291,56
AM1 5 5 70	9	38,87	33,16	3 cm	114,47	95,70
AM1 11 8 70	5	12,70	7,17	6 cm	150,36	76,96
AM2 5 5 70	25	16,12	73,25	6 cm	38,96	469,87
AM2 11 8 70	23	31,98	122,09	4 cm	36,73	351,63
AM3 5 5 70	41	7,04	96,05	3 cm	11,26	338,47
AM3 11 8 70	40	12,87	120,89	3 cm	9,89	281,07
AM4 5 5 70	60	3,07	92,92	3 cm	16,38	367,24
AM4 11 8 70	55	2,41	127,52	3 cm	10,38	435,07
BA1 23 4 70	6	18,80	53,39	1,5cm	32,40	117,22
BA2 23 4 70	10	33,54	102,46	3 cm	45,21	255,24
BA3 23 4 70	21	25,23	88,06	3 cm	25,94	305,01
BA4 23 4 70	29	15,28	103,66	3 cm	30,24	262,89
BC1 29 4 70	35	24,58	14,26	3 cm	51,86	38,65
BC2 29 4 70	83	3,69	44,74	4,5cm	30,45	315,89

Tableau 2. Quelques exemples d'expression des concentrations en chlorophylle α et en phéopigments par référence à l'unité de surface à partir d'un raclage de faible épaisseur d'une part, ou d'un carottage de plusieurs cm d'épaisseur d'autre part. (Toutes les concentrations pigmentaires sont exprimées en $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$).

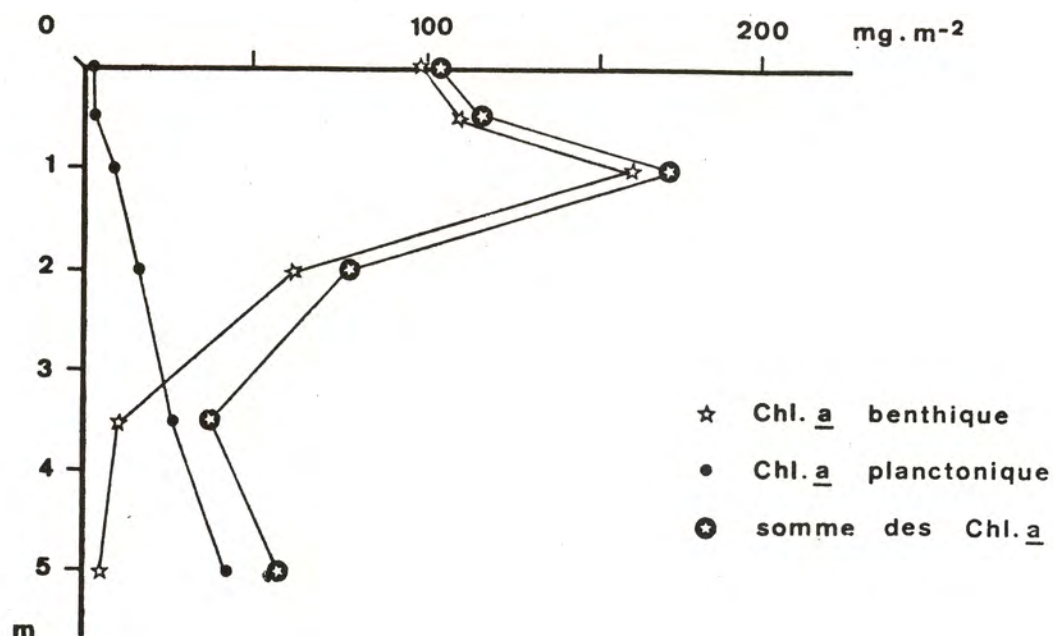


Figure 4. Pigments benthiques et planctoniques : variations comparées des concentrations en chlorophylle α du centimètre superficiel de sédiment dans 6 stations situées entre 0 et 5 m et des concentrations en chlorophylle α du phytoplancton de la colonne d'eau, ramenées à l'unité de surface (lagune d'Abidjan, Côte d'Ivoire).

Concentrations en chlorophylle α mg.m^{-2}	Benthos août 1970 (PLANTE-CUNY 1978)	Plancton août 1971 (SOURNIA 1972)
0 à 40 m	>	<
40 m	12,8 mg.m^{-2}	10 à 15 mg.m^{-2}
plus de 40 m	<	>

Tableau 3. Concentrations moyennes en chlorophylle α aux environs de 40 m. Valeurs rapportées à l'unité de surface (benthos - sédiment; plancton - colonne d'eau). Baie d'Ampasindava, côte NW de Madagascar.

L'étude cette baie prouve bien que de nombreuses mesures sont encore nécessaires pour permettre certaines généralisations.

4. PRODUCTION PRIMAIRE DU MICROPHYTOBENTHOS

Plus encore que pour la chlorophylle, les méthodes d'estimation de la production primaire sont extrêmement variées, ce qui rend les comparaisons difficiles.

La méthode du ^{14}C est la plus utilisée, mais les techniques d'application sont très diverses. De plus, on ne dispose pas toujours de moyennes annuelles (tableau 1, 6^e colonne).

4.1. Comparaisons suivant les latitudes

A 71°N en Alaska, MATHEKE et HORNER observent des productions journalières non négligeables. Le bilan annuel n'est pas donné.

Dans les régions tempérées, on observe, entre 57°N et 41°N, des valeurs assez variables (GRØNTVED, STEELE et BAIRD, LEACH, CADEE et HEGEMAN d'une part, MARSHALL *et al.*, COLOCOLOFF, BOUCHER, VAN RAALTE et VALIELA d'autre part). Les différences assez importantes entre les moyennes annuelles obtenues à des latitudes voisines sont essentiellement dues aux différences de profondeur des stations. De même, dans le domaine lacustre, et pour des latitudes comparables, la production primaire benthique peut varier dans des proportions importantes selon les caractéristiques du lac étudié : WETZEL, grand lac Borax U.S.A., 0 à 1,45 m : 267 gC.m⁻².an⁻¹; ROMAGOUX, lac Pavin France, moyenne à 10 m : 17 gC.m⁻².an⁻¹.

Dans le milieu tropical enfin, les moyennes horaires obtenues par PLANTECUNY, BUNT *et al.*, SOROKIN, SOURNIA, sont en général élevées. On manque de données sur les moyennes annuelles.

4.2. Variations des moyennes de production primaire selon la profondeur

Dans la région de Nosy-Bé (Fig. 2, bas), on observe un maximum dans les plus hauts niveaux, une décroissance rapide et uniforme jusqu'à 35 m, puis un amortissement progressif. Ces variations sont étroitement liées aux variations de l'éclairement parvenant sur le fond.

4.3. Relations entre l'éclairement, la granulométrie, les concentrations en chlorophylle α et la production primaire

La figure 3 schématise, pour la région de Nosy-Bé, les relations existant entre les deux facteurs écologiques dominants et les deux paramètres qui nous intéressent. On situera les trois radiales considérées (TK, AM et BA) sur la Fig. 1.

A 5 m, les 3 sédiments étudiés diffèrent peu par la granulométrie (même pourcentage de fraction fine très faible : sables). Les concentrations en chl. α sont équivalentes (surface de base des cylindres), mais la diminution de l'éclairement dans les deux baies (AM et BA), où parviennent de grands fleuves chargés de particules en suspension, provoque une diminution de moitié de la production primaire (volume des cylindres).

A 15 m, les 3 sédiments diffèrent nettement par la granulométrie (augmentation du pourcentage de fraction fine : envasement dans les deux baies). Les concentrations en chl. α et la production primaire diminuent du plus grossier vers le plus fin des sédiments.

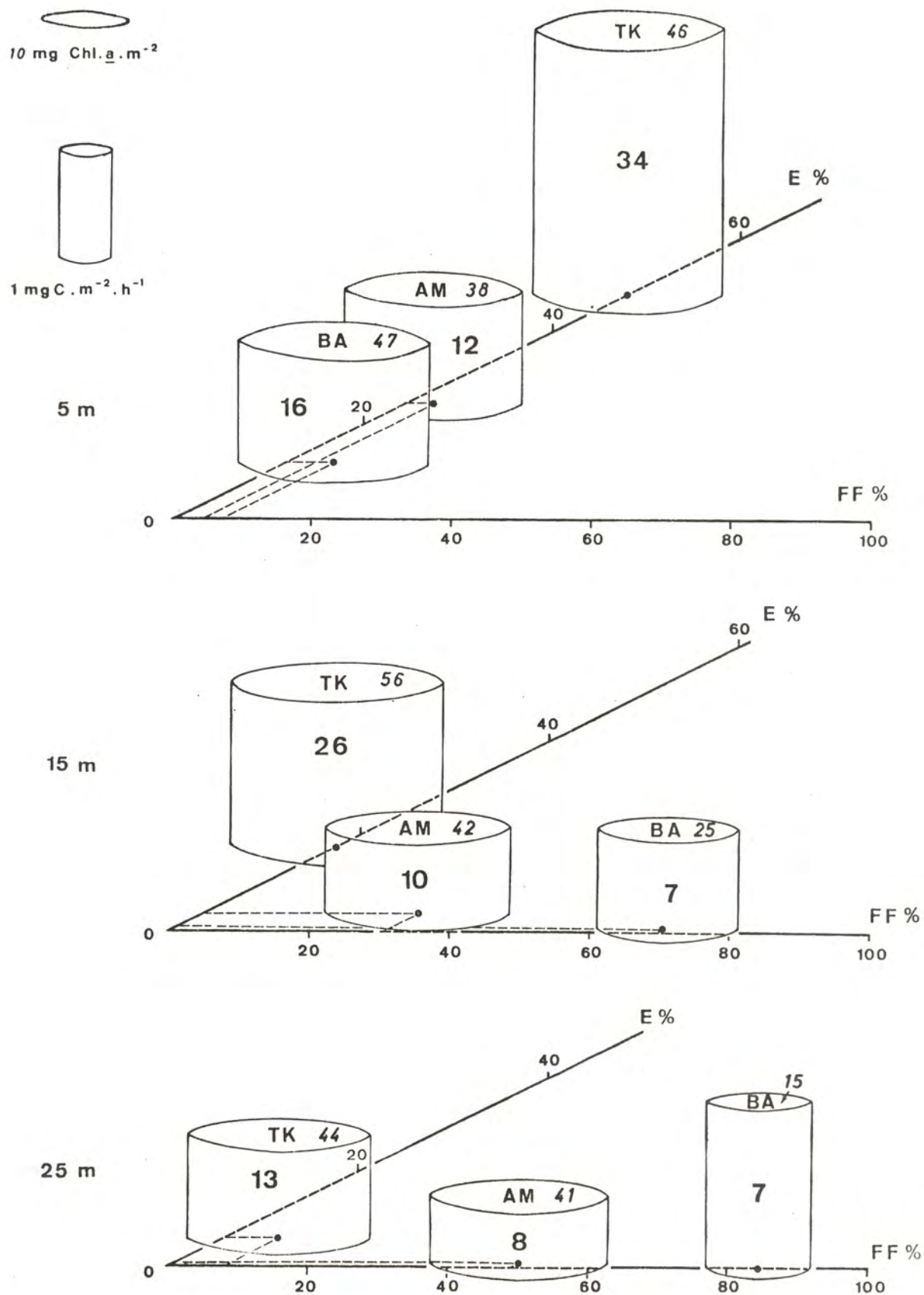


Figure 5. Influences conjuguées du pourcentage d'éclairement parvenant sur le fond (E%) et du pourcentage de fraction fine (FF%) sur les concentrations en chlorophylle α et sur la production primaire dans les 3 stations de 3 radiales différentes (région de Nosy-Bé. Côte NW de Madagascar, voir Fig. 1).

A 25 m, on tend vers une certaine homogénéité des 3 types de stations quant à l'éclairement et la production primaire. La chl. α reste prédominante dans les sédiments les moins vaseux (TK et AM). Ce schéma montre le rôle primordial de l'éclairement parvenant sur le fond quant à la production primaire des microphytes benthiques considérés ici.

Il resterait à évoquer l'importance relative, en milieu néritique, de la production primaire benthique et planctonique. Ce problème est loin d'être résolu. SOROKIN (1973) estime que dans les lagons des îles Marshall, la production du microphytobenthos est 20 fois supérieure à celle du phytoplancton. Dans les lagons polynésiens, SOURNIA (1976 b) évalue ce même facteur à 50.

CONCLUSION

Bien que les études sur la production primaire du microphytobenthos manquent encore de standardisation méthodologique, nous progressons dans la connaissance de ce microcosme végétal des régions côtières si riche et si important au point de vue des équilibres écologiques. Il reste encore beaucoup à faire pour en avoir une connaissance aussi complète que celle que nous avons du phytoplancton.

Au moment où il devient urgent de protéger les écosystèmes côtiers, il me paraît intéressant de développer les recherches sur le microphytobenthos dans trois directions :

- 1°- étude de la composition qualitative et quantitative des peuplements
- 2°- étude des équipements pigmentaires de ces populations
- 3°- étude de l'utilisation de ces microphytes par les consommateurs et en particulier par le méiobenthos.

BIBLIOGRAPHIE

- BOUCHER D. -1972- Evaluation de la production primaire benthique en Baie de Concarneau. C.R. Acad. Sc. Paris, 275 (D), p. 1911-1914
- BOUCHER D. -1975- Production primaire saisonnière du microphytobenthos des sables envasés en Baie de Concarneau. Thèse spécialité, Brest, 113p.
- BUNT J.S. -1975- Primary Productivity of Marine Ecosystems, p. 169-189, in : Primary Productivity of the Biosphere. LIETH H., WITTACKER R.H., ed. Springer Verlag Publ.
- BUNT J.S., LEE C.C. and LEE E. -1972- Primary productivity and related data from tropical and subtropical marine sediments. Mar. Biol., 16(1), p. 28-36
- CADEE G.C. and HEGEMAN J. -1974- Primary production of the benthic microflora living on tidal flats in the Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res., 8(2-3), p. 260-291

- CADEE G.C. and HEGEMAN J. -1977- Distribution of the primary production of the benthic microflora and accumulation of organic matter on a tidal flat area, Balgzand, Dutch Wadden Sea. Neth. J. Sea Res., 11(1), p. 24-41
- COLOCOLOFF M. -1972- Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. 2. Biomasse et production. Thèse de spécialité. Aix-Marseille. 98 pp.
- DANIEL J., DUPONT J. et JOUANNIC C. -1973- Marge continentale du nord-ouest de Madagascar : bathymétrie et sédimentologie. Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Géol., 5(2), p. 115-154
- EATON J.W. and MOSS B. -1966- The estimation of numbers and pigment content in epipellic algal populations. Limnol. Oceanogr., 11(4), p. 584-595
- ESTRADA M., VALIELA I. and TEAL J.M. -1974- Concentration and distribution of chlorophyll in fertilized plots in a Massachusetts salt marsh. J. exp. mar. Biol. Ecol., 14(1), p. 47-56
- GRØNTVED J. -1960- On the productivity of microbenthos and phytoplankton in some danish fjords. Medd. Danm. Fiskeri. Havunders N.S., 3(3), p. 55-92
- GRØNTVED J. -1962- Preliminary report on the productivity of microbenthos and phytoplankton in the danish Wadden Sea. Medd. Danm. Fiskeri. Havunders N.S., 3(12), p. 347-378
- GRØNTVED J. -1966- Productivity of the microbenthic vegetation of the danish Wadden Sea (Abstract). Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven, 2, p. 275-276
- HICKMAN M. and ROUND F.E. -1970- Primary production and standing crops of epipsammic and epipellic algae. Br. phycol. J., 5(2), p. 247-255
- LEACH J.H. -1970- Epibenthic algal production in an intertidal mudflat. Limnol. Oceanogr., 15(4), p. 514-521
- LUBIMENKO V.N. et RAUSER-CERNOUSSOVA M. -1930- Sur les restes fossiles de la chlorophylle dans les sédiments limoneux marins. C.R. Acad. Sci. Paris, 190, p. 813-815
- MARSHALL N., OVIATT A. and SKAUEN D.M. -1971- Productivity of the benthic microflora of shoal estuarine environments in southern New England. Int. Rev. ges. Hydrobiol., 56(6), p. 947-956
- MATHEKE G.E.M. and HORNER R. -1974- Primary productivity of the benthic microalgae in the Chukchi Sea near Barrow, Alaska. J. Fish. Res. Bd. Canada, 31(11), p. 1779-1786
- MOSS B. -1969- Algae of two Somersetshire pools : standing crops of phytoplankton and epipellic algae as measured by cell numbers and chlorophyll *a*. J. Phycol., 5(2), p. 158-168
- MOSS B. and ROUND F.E. -1967- Observations on standing crops of epipellic and epipsammic algal communities in Shear Water, Wilts. Br. phycol. Bull., 3(2), p. 241-248
- PLANTE-CUNY M.R. -1971- Utilisation du ^{14}C pour l'évaluation de la production primaire dans les sédiments marins. in : "L'énergie nucléaire et ses applications biologiques à Madagascar". Colloque Tananarive, Terre Malgache, 12 p. 269-283

- PLANTE-CUNY M.R. -1973- Recherches sur la production primaire benthique en milieu marin tropical. I. Variation de la production primaire et des teneurs en pigments photosynthétiques sur quelques fonds sableux. Valeur des résultats obtenus par la méthode du ^{14}C . Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 11(3), p. 317-348
- PLANTE-CUNY M.R. -1977- Pigments photosynthétiques et production primaire du microphytobenthos d'une lagune tropicale, la lagune Ebrié (Abidjan, Côte d'Ivoire). Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr., 15(1), p. 3-25
- PLANTE-CUNY M.R. -1978- Pigments photosynthétiques et production primaire des fonds meubles néritiques d'une région tropicale (Nosy-Bé, Madagascar). Trav. Doc. O.R.S.T.O.M., 96, p. 1-359
- POGREBNIAK I.I. -1960- Кизучению микрофитобентоса григориевского лимана. Научный ежегодник. биол. факультет. Odessa, p. 104-106
- ROMAGOUX J.C. -1976- Contribution à l'étude des populations microphytobenthiques du lac Pavin (Puy de Dôme). Thèse de spécialité. Clermont-Ferrand 90 p.
- RYTHER J.H. -1959- Potential productivity of the sea. Science, 130, p. 602-608
- SOROKIN Y.I. -1973- Production characteristics of the microflora, periphyton and phytoplankton of coral biocoenoses on Majuro Atoll (Marshall Islands). Oceanology, 13(3), p. 404-408
- SOURNIA A. -1972- Une période de poussée phytoplantonique près de Nosy-Bé (Madagascar) en 1971. II. Production primaire. Cah. O.R.S.T.O.M., 10(3), p. 289-300
- SOURNIA A. -1976a- Ecologie et productivité d'une cyanophycée en milieu corallien : *Oscillatoria limosa* Agardh. Phycologia, 15(3/4), p. 363-366
- SOURNIA A. -1976b- Primary production of sands in the lagoon of an atoll and the role of foraminiferan symbionts. Mar. Biol., 37(1), p. 29-32
- STEELE J.H. and BAIRD I.E. -1968- Production ecology of a sandy beach. Limnol. Oceanogr., 13(1), p. 14-25
- TAYLOR W.R. and GEBELEIN C.D. -1964- Chromatography analyses of plant pigments in intertidal sediments. Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, 127, p. 393
- TAYLOR W.R. and GEBELEIN C.D. -1966- Plant pigments and light penetration in intertidal sediments. Helgol. Wiss. Meeresunters., 13(3), p. 229-237
- VAN RAALTE C.D., VALIELA I. and TEAL J.M. -1976- Production of epibenthic salt marsh algae : light and nutrient limitation. Limnol. Oceanogr. 21(6), p. 862-872
- WETZEL R.G. -1963- Primary productivity of periphyton. Nature, 197, p. 1026-1027
- WETZEL R.G. -1964- A comparative study of the primary productivity of higher aquatic plants, periphyton and phytoplankton in a large, shallow lake. Int. Rev. ges. Hydrobiol., 49(1), p. 1-61

SPECIFIC PRODUCTION OF MARINE MEIOBENTHOS

par

V.E. ZAIKA, N.P. MAKAROVA

Institute of Biology of South Seas, Ukranian
Academy of Sciences, Sevastopol, USSR.

R E S U M E

L'analyse d'une relation entre la production spécifique (C) et la température (T, °C) pour des nématodes marins a été faite à partir des données bibliographiques. Nous avons obtenu une équation $C = 0.008 T^{0.96}$ permettant d'évaluer approximativement C pour des populations naturelles. Des valeurs de C varient brutalement avec la température ; il est prématuré d'exprimer cette relation par une équation. Il faut accepter pour des évaluations préliminaires que la production spécifique des Harpacticoida marins pour les températures 15-20°C est en moyenne de 0,21.

A B S T R A C T

Using experimental data from literature analysis of dependence between specific production (C) and temperature (T, °C) for marine nematodes was made. Equation $C = 0.008 T^{0.96}$ was obtained, allowing to estimate C approximately for natural mixed populations of nematodes. In sea Harpacticoida C quantity is roughly changed with the temperature, therefore it is prematurely to express this dependence using equation. Average production of sea Harpacticoida is about 0.21 at 15-20 °C.

At this meeting we discuss production of different groups of marine organisms in order to exchange information, to find out some general methodology of productivity investigations and general laws governing production levels. In this respect method may be of use to consider our concrete object not only as isolated system, but as a part of some bigger system too.

When we consider our object under different magnifications it gives us opportunity to answer some methodologic questions which are as follows : why we choose that concrete object, what we want to know about productivity of the object and what precision is needed for achievements of our general aim.

For instance, we discuss here productivity of phytoplankton and role of different species. To compare some species their production must be studied separately with high precision. When evaluating primary production of plankton as a whole, level of magnification is different and role of separate species can be ignored.

At the meeting we discuss interactions between phyto - and zooplankton too, having next level of magnification. At last we can consider a whole near-shore ecosystem so that plankton, benthos and fishes are considered as subsystems.

When investigating such big systems, it is often impossible to measure or to calculate contribution of each species involved with high precision.

Our knowledge is especially scarce now about such chains of near-shore ecosystems as micro - and meiobenthos and microplankton. Profound study of productivity for each ecologically significant species is impossible and, therefore rough estimation of production patterns may be of use.

It was indicated earlier (Zaika, 1972), that specific production ($C = P/B$) is the key characteristic for the study of productivity as it makes possible to evaluate production (P), using relatively numerous biomass (B) data. Specific production is not as variable, as the biomass is ; C is rather strongly dependent on such instantaneous species patterns as size, specific growth rate and offspring number.

In this report some generalized estimations of specific production for the main groups of meiobenthos are given.

SPECIFIC PRODUCTION OF MARINE NEMATODES

Using the data from literature of marine nematodes, we estimate average specific production of these animals for different water temperature (Zaika and Makarova, in press). Analysis was based on the data concerning generation time (t_o), average lifespan (t_m) and general number of eggs (N_{OV}) deposited by female.

Equation was used :

$$C = \frac{\log N_2 - \log N_1}{t_2 - t_1} \quad (1)$$

where N_1 and N_2 - number of individuals at time t_1 and t_2 , when population has unlimited growth, i.e. N_2 is calculated from geometrical progression of potential population growth.

Experimental data available gives the average values as follows : male to female ratio is equal 1, $N_{OV} = 20$, t_m slightly exceeds t_o . Hence model population number increased as 2-20-200-2000, with a step equal to t_o . For this situation equation (1) gives :

$$C = \frac{2.3}{t_o} \quad (2)$$

let us take the dependence of t_0 on water temperature (T , °C) as :

$$t_0 = aT^b \quad (3)$$

basing on the analysis of experimental data (here a , b - constants).

Substituting in (2) t_0 in correspondance with (3) we get :

$$C = \frac{2.3}{a} T^{-b} \quad (4)$$

The least square method applied to empirical data gives :

$$C = 0.008 T^{0,96}, \quad (5)$$

where C - daily specific production.

Curve resulting is shown at the Fig. 1, points represent average empirical values of C for corresponding temperature. Data by Heip et al., (1978) on Oncholaimus are given separately. Values of C for Oncholaimus are much lower than average ones, but it may be seen from the Fig. 1, that dependence of C from T is the same. (As equation (5) gives almost straight line, empirical points for Oncholaimus at the Fig. 1 were approximated by the eyefitted straight line). It is seen that both curves belong to the same family. Additional confirmation to this conclusion gives comparison of both curves to our estimations of specific production for some marine crustacea (Fig. 2).

Equation (5) and corresponding graph gives opportunity to evaluate approximately specific production of marine nematodes (in mixed populations) for different marine biotopes and different temperatures.

Then, if biomass is known, it is easy to calculate production from :

$$P_t = C.B.t. \quad (6)$$

SPECIFIC PRODUCTION OF MARINE HARPACTICIDS

Estimations of specific production of the Black Sea harpacticoids was given earlier (Zaika, 1972), basing on experimental growth curves on Tisbe furcata and Dactylopodia sp. at water temperature 19-20°C.

Later the linear growth of the Black Sea *T. furcata* was investigated by Pasternak (1976). It follows from these data on the first copepodite stage animals are growing with the highest rate.

Average for species rates of weight growth for nauplii, copepodites and adults were calculated, then using relation $g_w = 3g_l$, specific rates of weight growth were estimated (Zaika, 1972). Now these values are comparing with values, estimated from Pasternak data (1976) at 22-24° and 25-26°C (Table).

Specific rates of harpacticoids weight growth (day^{-1})

Stage	<u>Tisbe + Dactylopodia</u> (<u>Zaika</u> , 1972)	<u>Tisbe</u> (<u>Pasternak</u> , 1976)	
	19-20°	22-24°	25-26°
nauplii	0.85-1.00	0.70	1.20
copepodites	0.40-0.90	0.50	0.80
imago	0.10-0.15	-	-

Using the data about age-structure of harpacticoids mixed population on the Black Sea *Cystoseira*, we get $C = 0.15-0.30$ (average 0.25) at 19-26°C. Earlier (Zaika, 1972) $C = 0.2-0.4$ was calculated.

Basing on the data by Griga (1960), Fava and Luparelli (1975), Pasternak (1976) we take for model population of harpacticoids at 22-26°C, that male to female ratio is equal to 1, that female became mature at the age of 10 days and then deposits 10 eggs each 1.5 days, totally 40 eggs. For simplicity let us take that oviposition takes place once in the life, at the age of 13 days, that is $t_0 = 13$, $N_{ov} = 40$.

Hence we have $C = 0.23$ for harpacticoids at 22-26°C, using the same method of C calculation as for nematodes.

It may be seen from that rough model, that average specific production of harpacticoids (0.23-0.25) is high in comparison with that of nematodes at 22-26°C. At the same time model shows that C for species studied decreases with higher rate when the temperature is lowering than for nematodes. For instance, *T. furcata* has $t_0 = 19$ at 17-18°C (Pasternak, 1976). Adding 4 days on 2 clutch depositions, we have $t_0 = 23$ and $C = 0.13$. From longtime experiments with *T. clo-diensis* it is known (Fava, 1972) that $t_0 = 25$ at 18°C and $t_0 = 33$ at 15°C. Our model gives $C = 0.10$ and $C = 0.08$ correspondingly.

All calculated values of C are given on the Fig. 3. At this meeting we have had opportunity to read some papers by our French colleagues (Gillet and Guérin, 1975 ; Gaudy and Guérin, 1977, 1978), not seen before. Corresponding "new" data on C for harpacticoids are presented at the Fig. 3 too.

Value of C from data by Gillet and Guérin (1975) was calculated from cumulative curves of production (Fig. 1 of paper cited) as average for experimental interval 50-80 days. We consider that this value is low depending on an optimal conditions of experiment. For avaluation of C in other cases (Gaudy and Guérin, 1977, 1978) data on t_m were used. As was shown earlier (Zaika, 1972), t_m is usually somewhat lower than C, but may be used for estimation of specific production value.

After all, it may be seen, that our previous conclusion is confirmed : specific production of harpacticoids is growing with increasing of temperature very rapidly. We think, that more information is needed for evaluation of quantitative dependence between C and T for this group of meiobenthos. The best decision today is to conclude that for temperatures from 15 to 20°C average specific production of harpacticoids is about 0.21.

In conclusion we want to repeat that average, generalized values of specific production for main groups of marine meiobenthos have no universal significance, but they are useful in some sort of investigations, when rough estimations of productivity of different subsystems are enough for decision of question under study.

BIBLIOGRAPHY

- FAVA G. - 1972 - Effetti selettivi della temperatura in Tisbe clodiensis (Copepoda, Harpacticoida). Atti Accad. Naz. dei Lincei, 8, 1-2, p. 22-27.
- FAVA G., LUPARELLI R. - 1972 - Effetto dell'inincrocio sul rapporto sessi in Tisbe clodiensis (Copepoda Harpacticoida). Atti Inst. Veneto Sci., 130, p. 147-160.
- GAUDY R., GUERIN J.P. - 1978 - Etude expérimentale de la respiration, de la croissance et de la fécondité de Tisbe holothuriae (Copepode : Harpacticoida) élevé à des températures différentes. Physiol. Behaviour of marine organisms, ed. by D.S. Mclasky and A.J. Berry, Pergamon press, Oxford and New York, p. 31-38.
- GILLET D., GUERIN J.P. - 1975 - Etude de la production de Tisbe holothuriae Humes dans diverses conditions d'élevage. Proc. 10th Europ. Symp. Mar. Biol. Ostend, Belgium, Vol. 1, p. 161-170.
- GRIGA R.E. - 1960 - Development of some Black Sea Harpacticoida. Trans. Sevastopol. biol. sta. 13, p. 68-77 (Russ.).
- HEIP C., SMOL N., ABSILLIS V. - 1978 - Influence of temperature on the reproductive potential of Oncholaimus exyuris (Nematoda : Oncholaimidae). Mar. Biol. 45, 3, p. 255-260.
- PASTERNAK A.F. - 1976 - Some data about growth and reproduction of Tisbe furcata (Copepoda, Harpacticoida) in the Black Sea. Zool. Journ. 55, 10, p. 1455-1462 (Russ.).
- ZAIKA V.E. - 1972 - Specific production of water invertebrates. Naukova Dumka, Kiev, 1973 (Russ.), halsted press, J. Wiley and Sons, Jerusalem, New York, Toronto (Engl.).

ZAIKA V.E. - 1974 - Community productivity and optimum exploitation of biological resources. Proc. First Internat. Congr. Ecology. Pudoc, Wageningen, p. 60-61.

ZAIKA V.E., MAKAROVA N.P. - 1978 - On specific production of free-living nematodes. (in press).

FIGURES

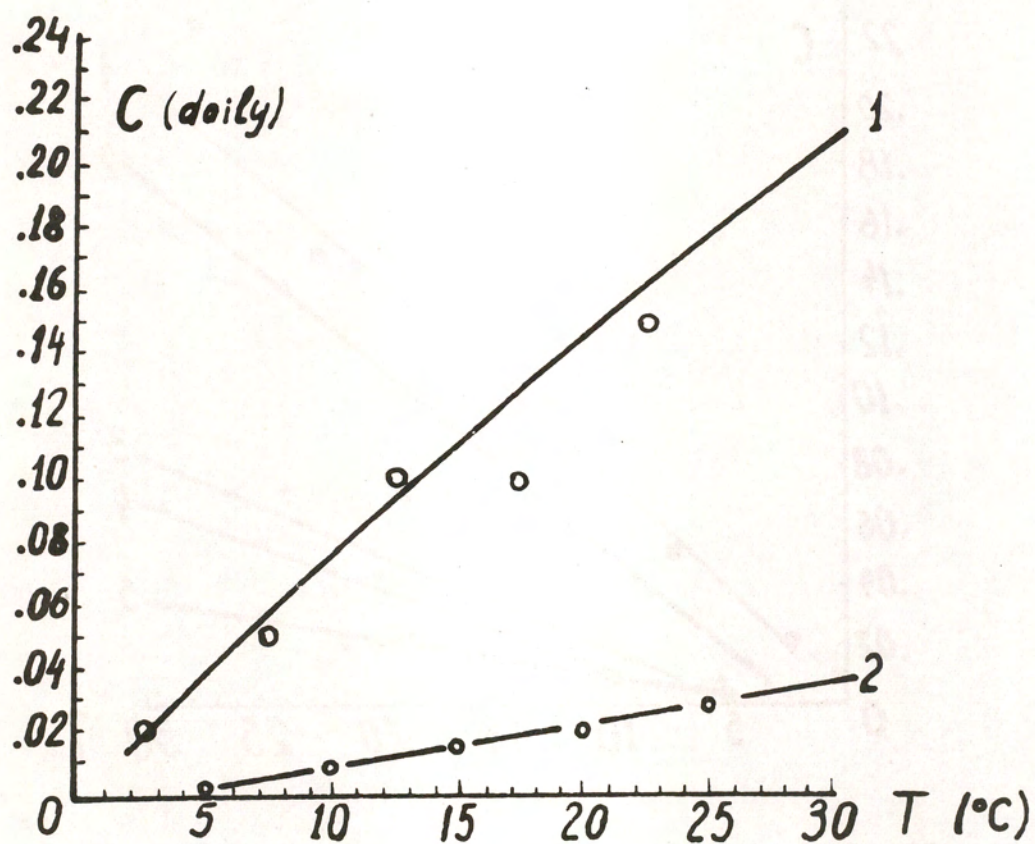


Fig. 1. Relation between daily specific production (C) and temperature (T) for marine nematodes.

1 - average values for all species studied. Curve from equation
 $C = 0.008 T^{0.96}$

2 - Oncholaimus sp.

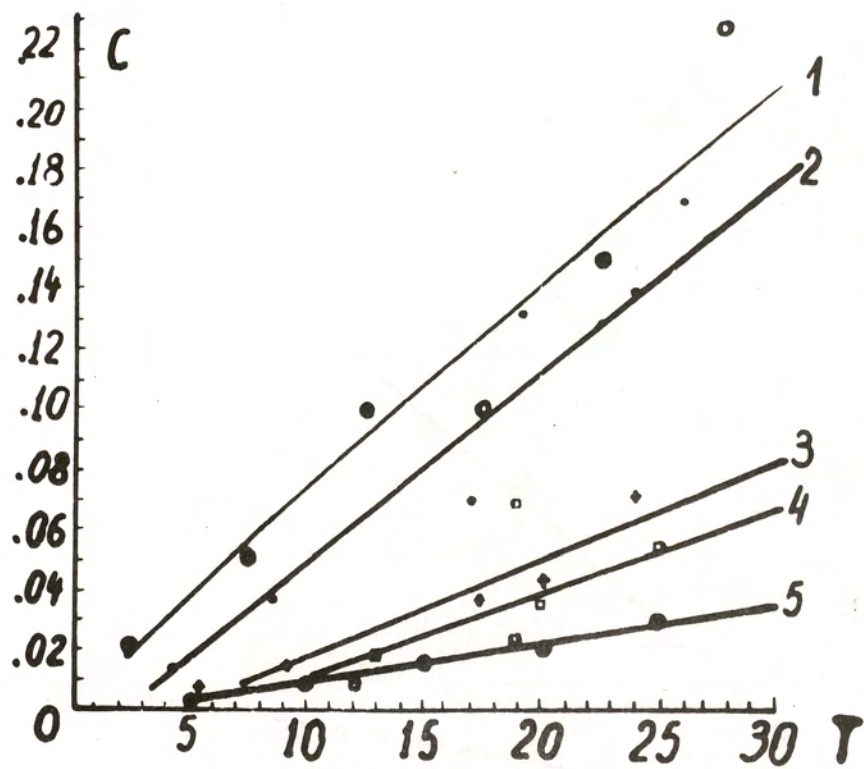


Fig. 2. Family of curves $C = mT^n$ for some marine invertebrates.

- 1 - nematodes
- 2 - Acartia clausi
- 3 - Calanipeda aquae-dulcis
- 4 - Orchestia bottae (2-4 from Zaika, 1972)
- 5 - Oncholaimus.

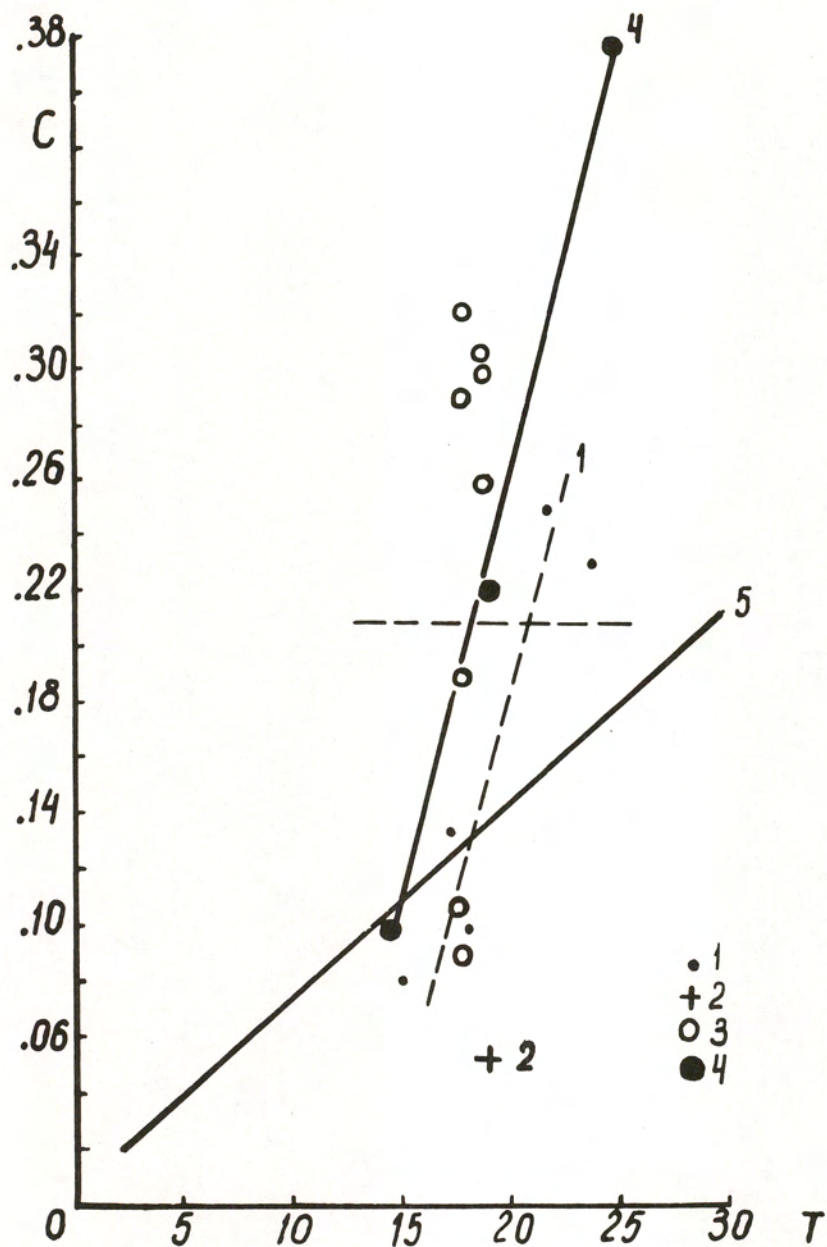


Fig. 3. Relation between C and T for harpacticoids, in comparison with that for nematodes.

- 1 - our previous estimations (see text)
- 2 - data from Gillet, Guérin, 1975
- 3 - data from Gaudy, Guérin, 1977
- 4 - data from Gaudy, Guérin, 1978
- 5 - nematodes.

MORE REMARKS ABOUT PRIMARY PRODUCTION
OF BENTHIC NEMATODES

par

V.E. ZAIKA

Institute of Biology of South Seas, Ukrainian
Academy of Sciences, Sevastopol, USSR

R E S U M E

La production spécifique des diatomées benthiques a été évaluée à partir de la vitesse de division des cellules ; celle du macrophytobenthos - à partir du poids des parties atrophiantes des thallus. Les données pour des associations de Zostera Cystoseira de la Mer Noire montrent que la production annuelle du microphytobenthos dépasse de 3 à 12 fois celle du macrophytobenthos.

A B S T R A C T

Specific production of benthic diatoms was estimated according to the rate of cell division ; macrophytobenthos production - according to weight of dying parts of thallus. Data for Black Sea Zostera communities show that annual production of microphytobenthos is 3-12 times higher than that of macrophytobenthos.

Methods of primary production measurement for benthic communities are not so well elaborated as for plankton. So it is of interest to evaluate benthic micro - and macroalgae production on the base of different approaches. Comparison of corresponding results may be useful for future investigations.

In addition to very interesting data on microphytobenthos production meeting by M. R. Plante-Cuny, I want to give a short information about some ideas, approaches and results in the field of benthic primary production, originated at the Institute of Biology of South Seas, Ukrainian Academy of Sciences (Sevastopol).

1. SPECIFIC PRODUCTION OF BENTHIC DIATOMS

There are different methods of estimation of microalgae production. At our Institute method, based on using cell division rate and biomass data was proposed and performed by Kondratjeva. For application to planktonic microalgae see Kondratjeva (1975) and Finenko (1978), generalized basis may be found in Zaika (1972).

Main scheme of calculation is as follows :

$$P_t = \bar{B} \cdot \bar{C} \cdot t, \quad (1)$$

$$C = \frac{\ln 2}{g} \approx \frac{0,7}{g \text{ (days)}} \approx \frac{17}{g \text{ (hours)}}, \quad (2)$$

where P_t - production for time t (days), \bar{B} - average biomass of species or community (one trophic level), C - daily specific production, g - generation time (time between divisions of cell).

Concrete scheme of method by Kondratjeva (1975) for phytoplankton is very time-consuming and gone no followers, since there is useful radiocarbon method. But for benthic microalgae usage of radiocarbon is not so custom. That is why different methods of rough estimation of microalgae production may be useful at this stage of investigations.

Lanskaya from Kinenko's laboratory studied division rate of main species of Black Sea benthic diatoms and kindly permitted me to use the data. Experiments were made in different seasons, but for room temperature only.

Using data on generation time I calculated C values. Results are given in the Table. First 4 species are the most numerous in the Black Sea. Comparing generation time in different experimental conditions (Allen-Nelson and sea water) we can see that in the sea water cell division rate is usually 1.5-2 times lower. That why after calculations of maximum specific production values, I evaluate rather approximately average C values for each species.

It is obvious from these data, that specific production of benthic diatoms is not very high. For comparison C_{\max} values for 11 species of Black Sea plankton diatoms may be given, calculated from culture experiments data number of cell divisions per day (Finenko, Lanskaya, 1971, Table 10, natural illumination) :

<u>Skeletonema costatum</u> 2.3	<u>Chaetoceros curvisetus</u> 1.7
<u>Ditylum brightwellii</u> 1.9	<u>Ch. pseudocurvisetus</u> 1.6
<u>Asterionella japonica</u> 1.7	<u>Ch. affinis</u> 2.1
<u>Coscinodiscus granii</u> 1.0	<u>Biddulphia mobiliensis</u> 0.8
<u>Thalssiosira sp.</u> 1.4	<u>Cerataulina bergonii</u> 2.0
<u>Phaeodactylum tricorutum</u> 6.3	

More extensive data by Lanskaya (1971, Table 3) confirm to the conclusion that the majority of planktonic diatoms in the Black Sea have in the spring-summer time minimum generation time equal to 12 hours or less. Assuming that average generation time in natural conditions is 2 times longer than minimum value in culture, estimation for average specific production is about 0.7-0.8.

It is interesting to compare now data on C for benthic diatoms with data on primary production of microphytobenthos. Let us consider some high values of primary production, and corresponding chlorophyll "a" values, cited by M.R. Plante-Cuny at this meeting. Then, assuming 1 mg chlorophyll "a" equal to 50 mg C, we estimate roughly biomass values and calculate average specific production as daily specific production to biomass ratio. Results are as follows :

Primary production ($\text{gC.m}^{-2} \text{ year}^{-1}$)	267	106	66-150
Chlorophyll "a" (mg.m^{-2})	58-100	200-980	44
Biomass estimation (gC.m^{-2})	2.9-5	10-49	2.2
Average daily C = P/B (day^{-1})	0.15-0.25	0.006-0.03	0.1-0.2

From all data under discussion it follows, that planktonic Black Sea diatoms have average values $\bar{C} = 0,7-0,8$; benthic Black Sea diatoms $\bar{C} = 0,4-0,5$; natural communities of marine microphytobenthos $\bar{C} = 0,05-0,1$ or less.

More data about productivity of microphytobenthos is extremely needed. But comparison of such type gives basis for some useful speculations concerning origine of differences, possible limits of production, role of different groups, accuracy of methods involved and so on.

Our conclusion is that combination of radiocarbon method of total primary production determination with the method of specific production analysis, involving rate of cell division data for separate species or groups, gives us opportunity to pass from registration of events to their prediction.

2. BLACK-SEA MICROPHYTOBENTHOS DENSITY AND DEPTH

Kucherova (1960, 1961) found out that diatoms are most abundant near the shore in the Black Sea, but at the depth of 45 m she found 42 species of diatoms, at 60 m - 37 species, mostly on mussel shells.

Kucherova (1960, 1961) made also experiments with a glass plates, exposed on a rope at different depths, from 0 to 14 m in Sevastopol bay. After 1 day of exposition density of diatoms on the plates was approximately the same as at different depths, but after 3 days exposition maximum density was found mainly at the depth of 0-2 m (in 55 % of experiments), 3-4 m (33 %), 5-6 m (11 %).

We suppose that these maxima are results of differential cell division at different depths, i.e. the most favourable conditions for diatom reproduction were at the depth of 0-2 m.

It is interesting to compare the data mentioned with data by Makkaveeva (1976), showing that biomass of diatoms on Zostera near Sevastopol at the depth of 5 m is 5 times bigger, than at the depth of 1 m (Fig. 1).

Reasons of such relations are not known. If this picture is typical for Black Sea near shore zone, it ends in leveling of production at the depths of 0.5 m in spite of difference in biomass values.

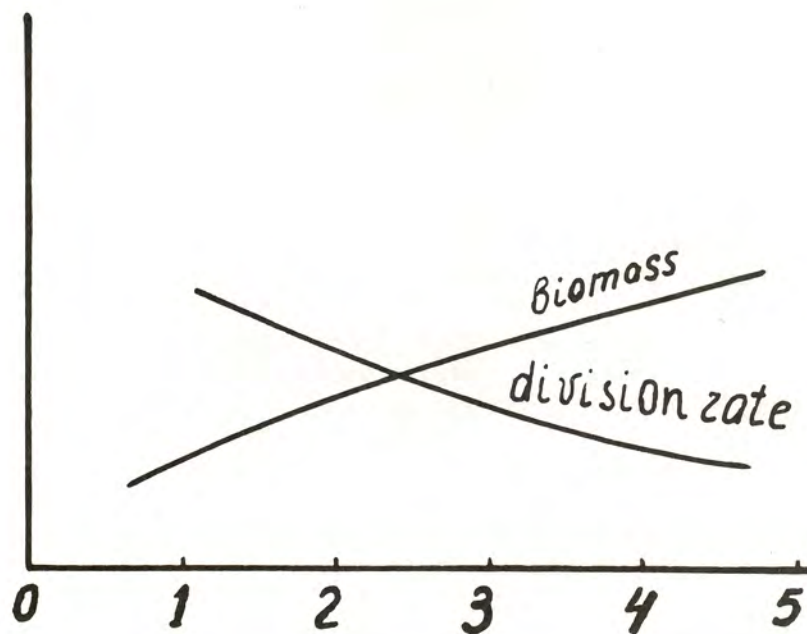


Fig. 1. Character of changes of diatom biomass and division rate with depth in the Black Sea near Sevastopol.

3. PRODUCTION OF MICROALGAE IN COMPARISON WITH THAT OF MACROPHYTOBENTHOS

Kulikova (1974) found out, that production of Zostera marina is about $0.5-2.5 \text{ kg.m}^{-2}.\text{year}^{-1}$; maximum daily production is 47 g.m^{-2} , biomass $300-700 \text{ g.m}^{-2}$, P/B (annual) = 1.2-3.7. Biomass of benthic diatoms on Zostera near Sevastopol is 61 g per kg of Zostera at the depth of 1 m , $106.\text{kg}^{-1}$ - at 3 m , and $332.\text{kg}^{-1}$ - at the depth of 5 m (Makkaveeva, 1976). Average diatom biomass at the depth of $0-5 \text{ m}$ is 170 g per kg of Zostera.

Makkaveeva (1976) determined microalgae production $200-370 \text{ g.day}^{-1}$ per kg of Zostera, basing on arbitrary choosed daily C value $1.2-2.2$. We consider that C value as non-really high, and assuming $C = 0,1-0,2$ (as average per year) production of diatoms on Zostera is about $6-12 \text{ kg.year}^{-1}$ per kg ($17-34 \text{ g.day}^{-1}$), or $3-6 \text{ kg.m}^{-2}.\text{year}^{-1}$.

From these data for Zostera community, average ratio of diatoms biomass to Zostera biomass is about 0.3 ; average ratio of annual diatom production to Zostera production is about 3 . According to data, cited by M.R. Plante-Cuny at this meeting, ratio of microphytobenthos production to that of macrophytobenthos in salt lakes was about 10 .

Basing on registration of losses of dying parts of thalluses, Kalugina-Gutnik (1974, 1975) found out that different species and ecological forms of Cystoseira in the Black Sea gives production $3-17 \text{ kg.m}^{-2}.\text{year}^{-1}$, or $27 \text{ g.m}^{-2}.\text{day}^{-1}$ (wet weight); annual production to biomass ratio is $1.6-6.1$ (average 2.2).

Makkaveeva (1960) registered near Sevastopol in Cystoseira community

biomass of diatoms equal 280-742 g per kg of Cystoseira. Assuming as earlier daily specific production of diatoms as 0.1-0.2, production of diatoms is about 20-35 kg.year⁻¹ per kg of Cystoseira. Hence, diatoms production to Cystoseira production ratio is about 12.

All data mentioned shows exclusively high role of diatoms in energetics of near-shore communities, as production of microalgae gives the main contribution into primary production.

BIBLIOGRAPHY

- FINENKO Z.Z., LANSKAYA L.A. - 1971 - Growth and division rates of algae in limited volumes of water. Ecological physiology of marine planktonic algae. Ed. by K.M. Khailov, Naukova Dumka, Kiev, p. 22-50 (Russ.).
- FINENKO Z.Z. - 1978 - Production in plant populations. Marine Ecology. Ed. by O. Kinne, John Wiley and Sons. London, New York, Vol. 4, p. 13-87.
- KALUGINA-GUTNIK A.A. - 1974 - Biology and productivity of mass species of Black Sea phytobenthos. Biological productivity of southern seas. Naukova Dumka, Kiev, p. 29-42 (Russ.).
- KALUGINA-GUTNIK A.A. - 1975 - Phytobenthos of the Black Sea. Naukova Dumka, Kiev, p. 246 (Russ.).
- KONDRATJEVA T.M. - 1975 - Measurement and qualitative characterisation of phytoplankton production in the Mediterranean Sea. Biological structure and productivity of Mediterranean communities. Naukova Dumka, Kiev, p. 164-175 (Russ.).
- KUCHEROVA Z.S. - 1960 - Diatom fouling of some molluscs and crabs in the Black Sea. Trans. Sevastop. Biol. sta., 13, p. 39-48 (Russ.).
- KUCHEROVA Z.S. - 1961 - Vertical distribution of diatoms fouling in Sevastopol bay. Trans. Sevastop. Biol. sta., 14, p. 64-78 (Russ.).
- KULIKOVA N.M. - 1974 - Production of the aboveground phytomass of marine flowering plants in the Black Sea. Biological productivity of Southern Seas. Naukova Dumka, Kiev, p. 51-57.
- LANSKAYA L.A. - 1971 - Algae cultivation. Ecol. physiology of marine planktonic algae. Ed. by K.M. Khailov, Naukova Dumka, Kiev, p. 5-21 (Russ.).
- MAKKAVEEVA E.B. - 1960 - About ecology and seasonal changes of diatom fouling on Cystoseira. Trans. Sevastop. Biol. sta., 13, p. 27-38 (Russ.).
- MAKKAVEEVA E.B. - 1976 - Population dynamics of mass species from biocoenosis of Zostera. Biologija morja, Naukova Dumka, Kiev, 36, p. 25-39 (Russ.).
- ZAICA V.E. - 1972 - Specific production of water invertebrates. Naukova Dumka, Kiev, 1973 (Russ.), halsted press, J. Wiley and Sons, Jerusalem, New York, Toronto (Engl.).

TABLE

BENTHIC DIATOMS GENERATION TIME
AND SPECIFIC PRODUCTION IN THE BLACK SEA

SPECIES	Generation time (hours)		C _{max}	\bar{C}
	Allen- Nelson	Sea water		
<i>Melosira moniliformis</i>	12-48	28-60	1.4	0.4
<i>Grammatofora marina</i>	20-48	-	0.8	0.4
<i>Licmophora ehrenbergii</i>	28-48	24-36	0.7	0.5
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	14	-	1.2	1
<i>Licmophora flabellata</i>	23-48	-	0.7	0.5
<i>Striatella unipunctata</i>	17-48	23-32	1	0.6
<i>S. interrupta</i>	36-60	60-63	0.5	0.3
<i>Rhabdonema adriaticum</i>	40-96	96-120	0.4	0.2
<i>Achnantes longipes</i>	21-36	-	0.8	0.6
<i>Amphora hyalina</i>	21-48	-	0.8	0.4
<i>A. ostreala</i>	21-23	-	0.8	0.6
<i>Amphiprora paludosa</i>	12	-	1.4	1
<i>Nitschia longissima</i>	22	-	0.7	0.5
<i>N. closterium</i>	12-41	-	1.4	0.7
<i>Pleurosigma elongatum</i>	48-96	-	0.3	0.2
<i>Bacillaria paradoxa</i>	23-60	-	0.7	0.4
<i>Actinocyclus ehrenbergii</i>	28-48	28-40	0.6	0.5

RAPPORTS TROPHIQUES ENTRE LE MICRO- ET LE MEIOBENTHOS
ET LE MACROBENTHOS

par

J.M. PERES

(Station Marine d'Endoume - 13007 MARSEILLE)

R E S U M E

Le réseau trophique propre au système reste encore insuffisamment connu. Sur le plateau continental, notamment aux faibles profondeurs, la production du microphytobenthos des fonds sableux peut être relativement élevée, ce qui permet l'existence de populations abondantes d'espèces méiobenthiques herbivores ; celles-ci peuvent également se nourrir de bactéries pendant les périodes de faible production primaire. Sur les substrats vaseux, les espèces réputées détritivores prédominent dans le méiobenthos. Dans l'un et l'autre types de substrat le rôle joué par les Protozoaires (Infusoires Ciliés, notamment) dans la nourriture du méiobenthos carnivore ou omnivore est très probable, mais difficile à déterminer.

En ce qui concerne les rapports énergétiques entre les sous-systèmes méiobenthique et macrobenthique, il semble que, sur les fonds sableux du plateau continental, le premier fonctionne principalement de manière autarcique, son rôle principal étant d'assurer un recyclage rapide des débris organiques. Par contre, sur les substrats vaseux, il peut y avoir compétition entre certaines espèces appartenant à la méiofaune et à la macrofaune pour l'utilisation des débris organiques lorsque les ressources proprement primaires sont insuffisantes, ou lorsque la biomasse du méiobenthos devient trop importante par rapport à celle du macrobenthos. Dans ce dernier cas, certaines espèces macrobenthiques peuvent subsister, au moins partiellement, en consommant du méiobenthos ; il semble que ce soit le cas dans les grands fonds, pour un certain nombre d'invertébrés benthiques sédentaires réputés détritivores.

A B S T R A C T

The trophic network peculiar to the psammic system is presently insufficiently documented. On the shelf sandy bottoms - especially at shallow depths - the rather high primary production from the microphytobenthos provides with plenty of food abundant populations of herbivorous meiobenthic species, most of them being also able to feed on bacteria especially in season of algal scarcity. On muddy substrates, meiobenthic species credited to be detritivorous predominate. In both the types of substrate, the part the protozoans (mainly ciliates) play in the feeding of meiobenthic carnivorous or omnivorous animals is likely but very difficult to be evaluated.

With regard to the energy input from meio- to macrobenthos it seems that on sandy bottoms the psammic system works in a quasi-autarchic way, its main role being the recycling of organic detritus. In other respects, on muddy substrates, some competition may occur between meio- and macrobenthos detritivorous

species either if the food resources at the basis of the trophic system are insufficient or if the biomass of meiobenthic detritivores markedly increased in comparison with that of macrobenthos. In such a case some macrobenthic species may feed - at least partly - on meiobenthos e.g. in oligotrophic areas of the deep sea benthal.

L'objectif initial du symposium franco-soviétique était l'étude de la production primaire et secondaire dans le domaine pélagique. Il m'a paru logique de profiter de cette rencontre pour traiter également, plus sommairement, du micro- et du méiobenthos, qui forment trois écosystèmes (l'écosystème psammique ou interstitiel, l'écosystème phréatique et le thiobios), puisque les espèces qui constituent ces écosystèmes peuvent être rapprochées de celles du plancton par leur petite taille et leur cycle biologique bref. Cette proposition ayant été acceptée par la partie soviétique, une journée a été consacrée au premier seulement de ces trois écosystèmes.

Parmi les problèmes encore imparfaitement résolus que pose l'écosystème psammique, celui de ses rapports énergétiques avec l'écosystème macrobenthique, notamment en ce qui concerne les rapports trophiques méiobenthos-macrobenthos, a retenu plus particulièrement mon attention et je rappellerai d'abord les traits généraux de la variation de biomasse de ces deux fractions du peuplement benthique en fonction de la profondeur.

Sur le plateau continental, le rapport M/m des biomasses du méio- (m) et du macrobenthos (M) varie généralement entre 10 et 50 suivant les biotopes, bien qu'il puisse parfois atteindre 90 (en baie d'Héligoland, d'après Stripp (1969)). En général, le rapport M/m décroît avec les profondeurs croissantes comme le montre de manière approximative le Tableau 1.

Tableau 1.

Profondeurs	Talus Atlantique			Seuil Wyville-Thomson			Talus Mer de Norvège		
	Biomasse (g. m ²)		M/m	Biomasse (g. m ²)		M/m	Biomasse (g. m ²)		M/m
	M *	m **		M *	m **		M *	m **	
250- 750				3	1,7	2	18,0	5,9	3
750-1250	1,4	0,1	14				17,3	3,6	5
1250-1750	1,8	0,6	3				12,4	1,9	6
1750-2250	2,3	0,5	4				3,7	1,8	2
2250-2750	0,8	1,1	1,5				-	-	-

(D'après THIEL, 1972 .)

* La biomasse du macrobenthos est évaluée d'après celle des polychètes et des amphipodes, qui représente 90% de la biomasse totale.

** La biomasse du méiobenthos est évaluée d'après celle des nématodes.

Cette diminution du rapport M/m avec la profondeur croissante s'explique en partie par la diminution des ressources trophiques globales, qui élimine graduellement les espèces macrobenthiques au fur et à mesure qu'elles n'ont plus à leur disposition une nourriture convenable en quantité et/ou qualité, mais, en partie aussi, par la diminution graduelle de la taille moyenne de ces espèces qui sont sédentaires ou fixes. En Méditerranée, où le niveau des ressources trophiques est particulièrement bas, le rapport M/m n'est plus que de 1,2, même dans des horizons relativement élevés de l'étage bathyal (Guille et Soyer, 1971). Accessoirement, on peut faire remarquer que la réduction de la taille implique évidemment une réduction et une simplification des organes, ce à quoi sont parvenus certains genres de divers groupes (isopodes, opisthobranches, ascidies, par exemple), ce qui a conduit à l'adaptation d'espèces plus ou moins nombreuses de ces groupes à une vie interstitielle leur permettant de s'étendre vers les profondeurs, la plupart des autres, au contraire, voyant leur extension restreinte à la gamme de profondeurs où elles peuvent satisfaire leurs besoins énergétiques.

Je ne ferai que résumer brièvement les rapports trophiques au sein même du peuplement psammique (cf. Mc Intyre, 1969, 1971 ; Fenchel, 1969) mais ceux-ci ne peuvent être totalement passés sous silence pour comprendre les rapports méiobenthos-macrobenthos, puisque l'on a observé que la méiofaune peut être riche dans des aires où le macrobenthos est clairsemé, mais être riche aussi dans des zones où le macrobenthos est dense.

D'après Mc Intyre (1971), les rapports trophiques au sein de la méiofaune présentent des caractères différents dans les fonds sableux et les fonds vaseux.

Dans les fonds sableux, si l'on met à part les herbivores stricts, qui se nourrissent aux dépens des algues photoautotrophes, il semble que la plupart des espèces méiobenthiques consomment des bactéries épiphytes sur les grains de sable ou les détritiques organiques, bactéries qui prospèrent essentiellement à partir des matières organiques dissoutes. Le maintien prolongé en bon état physiologique - y compris la reproduction - de peuplements de méiofaune dans des enceintes expérimentales, alimentées soit en eau de mer naturelle contenant des quantités appréciables de matériel organique dissous (ce qui est généralement le cas des eaux côtières), soit en eau de mer synthétique complétée en aminoacides, en est une preuve. L'abondance de la méiofaune dans les plages de la zone intertidale, où les phénomènes de percolation de l'eau à travers le sable sont particulièrement importants, en sont une autre preuve.

En fait, d'ailleurs, la discrimination entre les espèces bactérivores et les espèces herbivores est souvent difficile. Les particularités morphologiques des groupes ou des espèces n'aident guère à cette discrimination, ainsi que Wieser (1960) l'a montré chez les nématodes : bien que, dans les fonds sableux, beaucoup d'espèces de ce phylum présentent une armature buccale chitineuse, elles doivent être, pour la plupart, rangées dans la catégorie des "épistrate-feeders" se nourrissant de bactéries et d'algues épiphytes, parfois aussi de foeces d'autres espèces. Les plus petites espèces d'amphipodes et de cumacés, dont le rattachement au méiobenthos est parfois discutable - eu égard à leur taille - sont également des "épistrate-feeders", alors que beaucoup d'harpacticoïdes, d'ostracodes, d'opisthobranches et certaines archiannélides sont plutôt herbivores. En outre, il peut y avoir des changements saisonniers du régime alimentaire ; Mc Intyre (1971) après examen du tube digestif de diverses espèces méiobenthiques en lumière ultraviolette - laquelle rend fluorescente en rouge la chlorophylle - est arrivé à la conclusion que ces espèces avaient un régime herbivore quand les algues sont abondantes et se nourrissaient de bactéries en hiver.

Il convient aussi de noter que ce n'est que dans les fonds sableux et dans ceux dont la granulométrie est suffisamment grossière que l'on rencontre les espèces méiobenthiques réputées suspensivores, tels le bryzoaire *Monobryozoon*, le brachiopode *Gwynia* et diverses ascidies. C'est d'ailleurs dans les fonds de sables grossiers que la faune interstitielle est qualitativement la plus riche, ce qui suggère que les niches écologiques y sont plus nombreuses que dans les sables fins et, par conséquent, que le réseau trophique y est plus complexe.

Parmi les prédateurs méiobenthiques des substrats sableux, on peut citer les nématodes du genre *Halichoanolaimus*, qui se nourrit d'autres nématodes, les hydroïdes *Halammohydra* et *Psammohydra*, qui se nourrissent principalement de copépodes, nématodes, gastrotriches et ostracodes, quoique certaines espèces de ces deux genres puissent aussi consommer des diatomées, ainsi que le fait le genre voisin *Protohydra*. D'après Mc Intyre (1969) les espèces de ce dernier genre, dont les populations peuvent passer de 20.000 à 200.000 individus par mètre carré en un mois, contrôlent de façon significative l'abondance des populations de diverses autres espèces de la méiofaune. Le nudibranche *Embletonia pallida*, qui se nourrit principalement de *Psammohydra*, est également à classer parmi les prédateurs.

Enfin, il convient de rappeler que, parmi les groupes interstitiels des substrats sableux, assez nombreux sont ceux qui font preuve d'un certain opportunisme dans la collecte de la nourriture. C'est le cas, par exemple, parmi les halacariens, autrefois considérés comme prédateurs (par succion) aux dépens de copépodes et d'ostracodes, dont beaucoup d'espèces peuvent utiliser des algues unicellulaires et des détritiques (Monniot, 1968). C'est sans doute parmi les turbellariés que l'on trouve les espèces les plus opportunistes ; certaines d'entre elles consomment indifféremment des diatomées, de petits flagellés, des protozoaires, de petits crustacés, etc... ; d'autres se nourrissent de nématodes et d'oligochètes ; d'autres encore sont des "scavengers" (Mc Intyre, 1969).

Sur les fonds de vase, d'après Mc Intyre (1969), où l'essentiel du macrobenthos est constitué d'espèces détriticoles, les espèces méiobenthiques, qui sont limitées aux couches les plus superficielles du sédiment, sont, elles aussi, principalement détriticoles, notamment parmi les nématodes qui prédominent largement sur ces substrats. On peut donc envisager une possibilité de compétition entre macro- et méiofaune pour l'utilisation des détritiques organiques, ainsi qu'une utilisation médiocre de ressources trophiques limitées par le macrobenthos détriticole non sélectif, ingérant de la méiofaune en même temps que le sédiment (Mc Intyre, 1971). En raison de la différence de taille, l'intensité du métabolisme du méiobenthos est supérieure à celle du macrobenthos, et en cas de compétition pour les ressources trophiques, le macrobenthos sera davantage affecté. D'après Thiel (1971), le métabolisme du méiobenthos dans les fonds situés assez loin des côtes serait environ 5 fois plus important que celui du macrobenthos, ce qui explique la diminution du rapport M/m avec la profondeur croissante et suggère que, dans le benthos abyssal, l'importance relative du méiobenthos dans l'ensemble de l'écosystème benthique, d'une part, et, d'autre part, la prédominance de détriticoles dans le macrobenthos, assureraient une utilisation optimale de la faible quantité de matériel organique disponible. La compétition entre méiobenthos et macrobenthos peut même exister dans des milieux eutrophes, comme l'ont montré Lasserre et al. (1975) dans les lagunes mixohalines que sont les "réservoirs à poissons" de la région du Bassin d'Arcachon ; le développement explosif de la méiofaune au printemps et en été, à partir des détritiques organiques qui se sont accumulés depuis l'automne précédent, conduit les jeunes *Mugil labrosus* de longueur standard supérieure à 50 mm à consommer du méiobenthos, au lieu des détritiques et des algues unicellulaires ou filamenteuses qui constituent leur régime habituel au-delà d'une taille de l'ordre de 35 à 40 mm.

Si l'on se tourne vers les exemples de prédation de la méiofaune par la macrofaune sur les fonds sableux on doit reconnaître, avec Mc Intyre (1969), que les données fiables sont assez rares. Certes, l'on sait que les juvéniles de divers Pleuronectiformes consomment de la méiofaune notamment des harpacticoïdes et du mixobenthos (larves de pélécy-podes, juvéniles de polychètes, etc.), parfois aussi des turbellariés, des halacariens et des nématodes (ces derniers digérés dans l'intestin plutôt que dans l'estomac ; néanmoins, les débris frais d'organismes macrobenthiques, tels ceux qui abondent sur un fond qui vient d'être labouré par un chalut, paraissent être préférés, par exemple par le cèteau *Dicologlossa cuneata* (F. Lagardère ; communication personnelle). Divers poissons Gobiidae se nourrissent presque exclusivement d'harpacticoïdes à certaines saisons. *Crangon crangon* consomme habituellement des nématodes, des ostracodes et des harpacticoïdes. L'hydroïde *Hydractinia echinata*, qui couvre les coquilles habitées par *Pagurus bernhardus*, se nourrit d'harpacticoïdes et de nématodes chaque fois que les mouvements du pagure mettent la colonie en contact avec le sédiment. Néanmoins, malgré ces quelques exemples, on admet généralement que, sur les fonds sableux, le prélèvement effectué par le macrobenthos aux dépens du méiobenthos est relativement peu significatif (Mc Intyre et Murison, 1973). Par contre, sur les fonds vaseux, il semble que la prédation du méiobenthos par le macrobenthos puisse parfois revêtir une certaine importance. Un exemple en a été donné plus haut avec le cas du *Mugil labrosus* qui consomme du méiobenthos lorsque font défaut les algues qui constituent son alimentation habituelle. Dans le même ordre d'idées, Creutzberg et Fond (1971) ont montré que, dans certaines aires très peu profondes de la Mer de Wadden, la variation, à l'échelle annuelle ou d'une année à l'autre, de l'abondance du méiobenthos peut conduire à des changements dans le recrutement de certains poissons benthiques ; par exemple, le rigoureux hiver 1962-63 aurait conduit à une mortalité sélective de consommateurs secondaires de la méiofaune (dont *Pomatoschistus microps*) qui aurait eu pour résultat un accroissement du méiobenthos au cours de l'été 1963, et, secondairement, une augmentation significative de la population de *Gobius minutus* en 1963 et 1964. Creutzberg et Fond estiment aussi que, dans la Mer de Wadden, la consommation du méiobenthos par les juvéniles de divers Pleuronectiformes (sole, plie, limande) serait si intense, en été, qu'il y aurait compétition, surtout entre les populations de la classe 0 de ces diverses espèces, davantage qu'avec les populations de la classe I, lesquelles émigrent vers la Mer du Nord, en automne, plus tôt que les populations de la classe 0.

Ainsi, admet-on généralement à l'heure actuelle que, dans les profondeurs relativement faibles, l'écosystème interstitiel des substrats sableux fonctionne de manière quasi-autarcique, son rôle principal étant d'assurer un recyclage rapide des détritiques organiques. Par contre, sur les substrats vaseux, si l'on prend en considération l'ensemble de l'écosystème interstitiel (y compris les bactéries et les algues), il peut y avoir compétition entre la méiofaune et la macrofaune, particulièrement lorsque les ressources trophiques pour les consommateurs de 1^{er} ordre deviennent insuffisantes, soit que l'apport exogène diminue, soit en raison d'une explosion démographique de la méiofaune elle-même ; dans ce cas, des espèces macrobenthiques peuvent subsister, au moins partiellement, aux dépens de cette méiofaune et l'écosystème interstitiel fournit alors de l'énergie à l'écosystème macrobenthique.

En fait, ainsi que l'a souligné Fenchel (1969), une inconnue subsiste dans ce dernier schéma du réseau trophique, à savoir le rôle joué par les protozoaires, Ciliés principalement, mais aussi Foraminifères ; on a montré, par exemple, que les pics d'abondance des Ciliés phytophages peuvent provoquer une diminution marquée des populations algales, tandis que le fait qu'ils consomment également des bactéries aurait pour résultat de maintenir celles-ci en phase de croissance exponentielle. Malheureusement, du fait que les Ciliés ne laissent pratiquement aucune trace dans le contenu digestif des prédateurs qui s'en nour-

rissent, il est très difficile de faire la preuve du rôle de maillon intermédiaire qu'ils peuvent jouer dans le réseau trophique entre l'échelon primaire et paraprimaire, d'une part, et les consommateurs, d'autre part ; néanmoins, diverses observations suggèrent que les Ciliés peuvent être consommés par certains prédateurs interstitiels tels que turbellariés, gastrotriches et rotifères, et par certaines espèces macrobenthiques (*Arenicola*, divers Pélécy-podes).

Enfin, il faut souligner que ces considérations sur les rapports trophiques entre le méiobenthos, d'une part, et le macrobenthos d'autre part, restent relativement incertaines du fait que, si les données relatives à la biomasse de la méiofaune sont nombreuses, celles relatives à sa production sont rares et le plus souvent limitées à une espèce, ou à un petit nombre d'espèces, et que le nombre de générations par an paraît assez variable d'une espèce à l'autre, même pour des formes systématiquement voisines. Chez les Nématodes de la Baie Allemande, par exemple, tandis que certaines espèces ont 2-3 générations par an (Skoolmun et Gerlach, 1971), d'autres n'en ont qu'une seule, ou même ne se reproduisent que dans leur deuxième année de vie (Gerlach et Schrage, 1972). Il semble que des différences analogues, d'une espèce à l'autre, existent chez les Harpacticoïdes. En outre, il paraît probable que, pour certaines espèces méiobenthiques des peuplements peu profonds des mers tempérées, il y ait d'une année à l'autre, une certaine variabilité dans le nombre de générations, variabilité qui dépendrait principalement des différences de température (valeur absolue et/ou fluctuations). Dans l'état actuel des connaissances, on admet généralement que la production secondaire annuelle du méiobenthos serait de l'ordre de 2 à 3 fois la biomasse dans les eaux côtières des mers tempérées ; elle serait probablement plus forte en zone intertropicale et plus faible sur les côtes des hautes latitudes, ainsi que dans les grands fonds.

Il convient aussi d'attirer l'attention sur le fait que, dans la plupart des discussions présentées par les auteurs sur les rapports trophiques entre la méiofaune et la macrofaune, le rôle joué par le mixobenthos, c'est-à-dire par les larves et les postlarves d'espèces macrobenthiques arrivant sur le fond à la fin de leur vie planctonique, est généralement négligé. Or, les recherches de Soyer (1971) dans les fonds situés au large de Banyuls (côte française de la Méditerranée) entre 35 et 550 m de profondeur, montrent que le mixobenthos représente toujours plus de 50 % de la méiofaune totale en biomasse, mais seulement 20 % en nombre d'individus, ce qui est dû, évidemment, au fait que la taille moyenne du mixobenthos est supérieure à celle des espèces dont la totalité du cycle biologique se déroule dans le milieu interstitiel. En fait, en raison même, justement, de cette taille moyenne relativement élevée, il apparaît que les espèces du mixobenthos ne peuvent guère être consommées par les carnivores de la faune interstitielle. Il est bien connu que certains prédateurs opportunistes appartenant au macrobenthos (certains Ophiuroïdes, par exemple) consomment une fraction non négligeable de ce mixobenthos au moment même où il parvient au voisinage immédiat du fond. Néanmoins, le nombre considérable de coquilles vides de postlarves de Mollusques que l'on observe en triant les sédiments, suggère aussi que la mortalité des larves au moment de leur métamorphose est souvent élevée et qu'une part non négligeable de l'énergie issue du domaine pélagique qui est représentée par les larves d'animaux macrobenthiques profite aux processus de recyclage.

Enfin, en ce qui concerne les relations trophiques entre le méiobenthos et le macrobenthos dans les grands fonds, notamment dans l'étage abyssal, on en est réduit actuellement aux hypothèses. Il est très probable que la méiofaune entre - au moins partiellement - dans le régime alimentaire de petits invertébrés abyssaux à faible mobilité, tels que Polychètes et Pélécy-podes ; par exemple, on a trouvé des restes de Copépodes dans le tube digestif de Pélécy-podes Septibranches. Il est possible aussi que certaines grandes formes pédonculées

du macrobenthos abyssal puissent recourber leur pédoncule pour collecter de la méiofaune - et/ou des détritiques et des microorganismes - à la surface du sédiment ; j'ai pu, lors d'une plongée en bathyscaphe, observer ce comportement chez une *Umbellula* et il n'est pas exclu qu'il en soit de même chez certains Crinoïdes Pédonculés. Mais tout ceci reste du domaine de l'hypothèse, aussi longtemps que l'on ne disposera pas de données fiables sur les contenus digestifs (et la nature des enzymes digestives) de ces espèces, aussi bien que de beaucoup d'autres que l'on considère habituellement comme ingérant - avec un degré de sélectivité plus ou moins poussé - soit le film superficiel du sédiment, soit le sédiment total sur une certaine épaisseur.

BIBLIOGRAPHIE

- CREUTZBERG F. et FOND - 1971 - The seasonal variation in the distribution of some demersal fish species in the Dutch Wadden Dea. Thalassia Jugoslavica (7), p. 13-23.
- FENCHEL T. - 1969 - The ecology of marine microbenthos - IV - Structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa. Ophelia (6), p. 1-182.
- GERLACH S.A. et SCHRAGGE M. - 1971 - Life cycles in marine meiobenthos. Experiments at various temperatures with Monhystera disjuncta and Therisiotus pertenuis (Nematoda). Mar. Biol. (9), p. 274-280.
- GUILLE A. et SOYER J. - 1971 - Contribution à l'étude comparée des biomasses du macrobenthos et du méiobenthos de substrat meuble au large de Banyuls-sur-mer. Vie et Milieu. 22 (1), suppl. p. 15-27.
- LASSERRE P., RENAUD-MORNANT J. et CASTEL J. - 1975 - Metabolic activities of meiofaunal communities in a semi-enclosed lagoon. Possibilities of trophic competition between meiofauna and mugilid fish. 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium, 17-23 (2), p. 393-414.
- Mc INTYRE A.D. - 1969 - Ecology of marine meiobenthos. Biol. Rev. (44), p. 245-290.
- Mc INTYRE A.D. - 1971 - Control factors on meiofauna populations. Thalassia Jugoslavica 7 (1), p. 209-215.
- Mc INTYRE A.D. et MURISON D.J. - 1973 - The meiofauna of a flatfish nursery ground. J. Mar. Biol. Ass. U.K. (53), p. 93-118.
- MONNIOT F. - 1968 - Les halacariens des sables. Rapp. Comm. int. Mer Médit. 19 ; (2), p. 185-186.
- SKOOLMUN P. et GERLACH S.A. - 1971 - Jahreszeitliche Fluktuationen der Nematoden fauna im Gezeitenbereich des Weser Astuars. (Deutsche Bucht). Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. (13), p. 119-138.

- SOYER J. - 1971 - Bionomie benthique du Plateau Continental de la Côte Catalane Française. V. Densités et Biomasses du Méiobenthos. Vie et Milieu. 22 (2B), p. 351-424.
- STRIPP K. - 1969 - Das Verhältnis von Makrofauna and Meiofauna in den Sedimenten der Helgoländer Bucht. Veröff. Inst. Meeresforsch, Bremerh. 12 ; p. 143-148.
- THIEL H. - 1971 - Häufigkeit and Verteilung der Meiofauna in Bereich des Island-Färöer Rückens. Ber. Dtsch. Wiss. Komm. Meeresforschung. Bd. 22 (2), p. 99-128.
- THIEL H. - 1972 - The importance of meiofauna in benthic communities off the coast in different geographic regions. Verh. Dtsch. Zool. Ges. (35), p. 37-42.
- WIESER W. - 1960 - Benthic studies in Buzzards Bay. The meiofauna. Limnol. Oceanogr. 5, (2), p. 121-137.

TROPICAL STRUCTURE OF THE MARINE BENTHIC FAUNA AS A SYSTEM
OF ECOLOGICAL ORGANIZATION

par

A.P. KUZNETSOV

(P.P. SHIRSHOV Institute of Oceanology,
Academy of Sciences USSR, Moscow)

ABSTRACT

Proceedings from the generalization of the data on the zoobenthos from the marginal and the inland seas and a number of the near-shore regions of the ocean, consideration is given to the regularities of the trophic structure of marine bottom fauna as a basis of its ecological organization. This organization is shown to be based on a single ecological principle -morphofunctional parallelism which is a result of the convergent food adaptive evolution- adaptations of marine species of bottom animals to the utilization of the main forms of food resources available in the ocean. The morphofunctional parallelism runs through the whole system of the organization of bottom fauna and is fraced at the species, the biocoenotic, the abovebiocoenotic and the basin levels.

RESUME

La généralisation des résultats de l'étude du zoobenthos des mers marginales et intérieures, ainsi que de quelques régions côtières, permet de tirer des considérations concernant les régularités de la structure trophique de la faune marine benthique. Cette structure à son tour étant la base de son organisation écologique. L'organisation écologique est fondée sur un principe écologique unique -le parallélisme morphofonctionnel- qui est le résultat de l'évolution alimentaire adaptative convergente, c'est-à-dire de l'adaptation des espèces des animaux marins benthiques à l'utilisation des ressources alimentaires principales existant à l'océan. Le parallélisme morphofonctionnel passe par tout le système de l'organisation de la faune benthique et il s'observe aux niveaux spécifique, biocoenotique, suprabioce-
notique et dans les bassins différents.

TROPICAL STRUCTURE OF THE MARINE BENTHIC FAUNA AS A SYSTEM
OF ECOLOGICAL ORGANIZATION

par

A.P. KUZNETSOV

(P.P. SHIRSHOV Institute of Oceanology,
Academy of Sciences USSR, Moscow)

Mayer (1968), a distinguished zoologist rightly stated that modern biology has to arrange a great number of living beings to united systems adequately reflecting the natural organization of life within biosphere and having a great predictable value.

Such a system of the marine benthic fauna organization proceeding from the achievement of the modern marine ecology has been proposed rather recently (Kuznetsov, 1976, 1978) the system being based on the trophic structure of zoobenthos.

Trophic morphofunctional adaptations of the marine benthic organisms and their trophic relationships are known to be a fundamental principle of the sea benthic fauna ecological organization. The latter should be interpreted as a result of the convergent food evolution, the process of adaptation of the marine animals to utilization of main forms of food resources available in the sea.

There are the three principal food resources in the sea for its benthic animals to feed on. These are as follows : 1 - suspended organic matter including phytoplankton, microzooplankton, bacteria and microcorpuseular detritus ; 2 - detritus deposited on and into a very surface layer of the bottom sediments, benthic bacteria and microphytobenthos in the shallow photic zone ; 3 - alive benthic animals preyed by the carnivorous.

Since late precambrian time the bottom of the ocean has been populated with thousands of species of invertebrates and all of them have been relying on the food resources mentioned. Under the circumstances inhabitants of the sea bottom in the past could play not evolve any other mechanisms of feeding besides those of in modern inhabitants. From this standpoint the suspension feeding the deposit feeding and the preying should be realized as the three most principal strategic lines of the convergent food evolution. Dwelling on a variety of the bottom sediments and necessity of getting food from different layers of its distribution as well (from near bottom waters and bottom sediments) resulted in two subcategories in both suspension and deposit feeders namely sessile and mobile suspension feeders and selective and non selective deposit feeders. Representatives of the subcategories are most ecologically constant constituents of the sea benthic communities (see Thorson, 1957) the limits of which outlining by the distribution of dominant species.

In the system of symbolics we use to designate the trophic structure of the sea zoobenthos the trophic subcategories (trophic groups) are marked as a, b, c, d. The carnivorous marked with symbol e are omitted from the consideration

below because they are a migratory unstable component of zoobenthos which belong to the next trophic level.

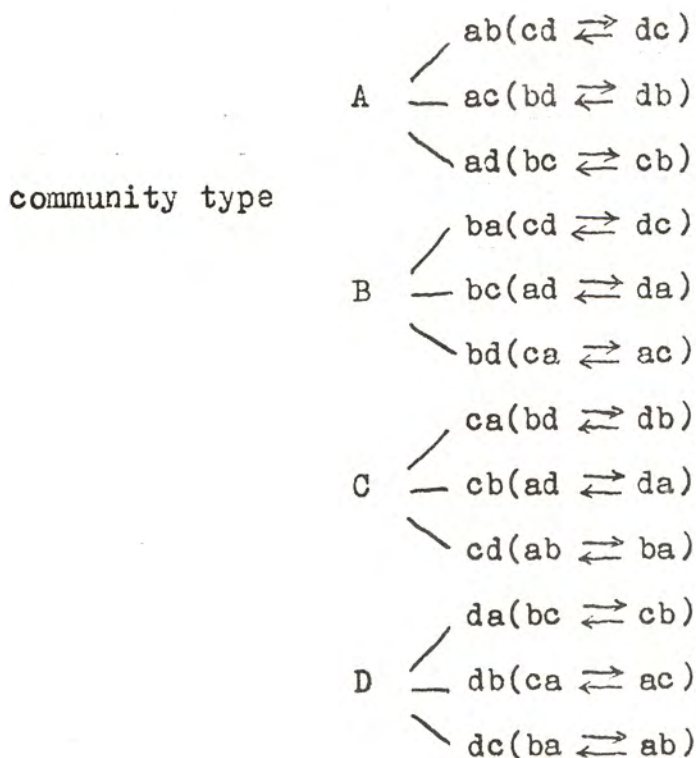
The trophic groups a, b, c, d, following each other in a strict sequence determined by a proportional ratio of patterns of food material and kinds of the bottom sediments in the sea make up the four trophic types of the benthic communities : 1 - sessile suspension feeding communities, 2 - mobile suspension feeding communities, 3 - selective deposit feeding communities, 4 - non selective deposit feeding communities.

These are correspondingly designated as A, B, C, D with the first four capital letters of the alphabet. There are no stable E type communities. Each of A, B, C, D communities are characterized by a predominance of one of a, b, c, d groups : a - in A type communities, b - in B type, c - in C and d - in D type.

Non dominant trophic groups follow the dominant ones in a definite consecutive order resulting in some sort of a structural organization :

	A - abcd
	B - bcda
Community type	C - cbda
	D - dcba

called as an ecological lattice (Kuznetsov, 1976). The current data proceeding from the up to-date observations indicate that there is a variety of the trophic group combinations in each of the A, B, C, D community categories. Even if not all of the combinations are equally stable and as common as the four above mentioned typical ones there is a reason to propose more detailed scheme of the sea benthic communities structure :



We have analysed a majority of the known marine benthic communities which one could easily classify if necessary into four trophic categories A, B, C, D. Any new community would belong to one of A, B, C, D categories when discovered in the future. This predictive aspect of the system in question is rather significant in terms of its informative value.

Trophically similar communities called isocommunities (Kuznetsov, 1976) and qualified as elementary structural units are integrated into some larger associations (above biocenotic complexes) which are called in their turn as trophic zones. The latter are characterized by relatively uniform conditions of life particularly those of feeding for benthic animals. The isocommunities make up four categories of the trophic zones : 1 - sessile suspension feeding zones, 2 - mobile suspension feeding zones, 3 - selective deposit feeding zones and 4 - non selective deposit feeding zones. These may be reasonably mark with signs of the first four latin figures I, II, III, IV. The zones occupy specific grounds of the sea bed succeeding each other in a definite order determined by morphology of the sea, by its hydrodynamics, water chemism and character of sedimentation. In terms of trophic zonation the seas can be classified into following categories : 1 - marginal epicontinental shelf seas (the Northern sea, Barents sea, Kara sea and oth.) with only one set of the zones I + II + III + IV ; 2 - inland epicontinental shelf seas (the Sea of Azov, the Balthic Sea, the White Sea, the Aral Sea) with one incomplete set of the zones I + II + III (as a result of eutrophic paradox ; see Kuznetsov, 1976) ; 3 - marginal deep seas and some other with abyssal depths (the sea of Okhotsk, the Bering Sea, the Japan Sea, probably the Mediterranean, the Caribbean Sea) with two sets of the zones I + II + III + IV + I + II + III + IV ; 4 - inland deep seas (the Caspian Sea, the Black Sea) with two or even one incomplete sets of the zones I + II + III + I + II + III (the first) and I + II + III (the second) (eutrophic paradox) ; 5 - oceans which have more than two sets of the trophic zones.

Summing up above mentioned consideration one can conclude that there is a consistent hierarchial succession of the structural constituents of the system. This is as follows : trophomorphs - trophic groups - trophically similar isocommunities - trophic zones - the basin and the whole ocean types of zonation. This hierarchial composition can be briefly described as follows as : 1 - x species of marine benthic invertebrates are arranged into 5 trophic groups a, b, c, d, e ; 2 - some x species make up N communities ; 3 - N communities with x_1, x_2, \dots, x_n species in each are divided into four trophic categories A, B, C, D ; 4 - each of A, B, C, D community types includes n trophically similar isocommunities $A_1, A_2, \dots, A_n ; B_1, B_2, \dots, B_n$ etc. which in their turn make up four types of the trophic zones I, II, III, IV ; 5 - these are arranged in a strict order and succeed each other along the slope of the sea bottom giving rise the above mentioned basin type organizations of the sea zoobenthos. The general scheme of the system of ecological organization of the sea zoobenthos is given in Fig. 1. Structure of zoobenthos any of the sea water area one can easily describe in a general outline and a numerical pattern as well.

In a simple hypothetic case that is if we imagined some sea basin which would be inhabited only by four A, B, C, D communities with equal areas of the bottom occupied the system of the benthic fauna organization in this case should be described as $I + II + III + IV = A + B + C + D = abcd + bcda + cbda + dcba$ and corresponded exactly to already mentioned ecological lattice. Numerical meanings of the dominant groupings in the combinations have to be more than 0,25 but less than 1,0 the total significance all of the four a, b, c, d components in the combinations making 1,0. This allowing us to do some rather reasonable conclusions : 1 - in the biosphere, in the sea in particular there are neither idially heterogeneous no homogeneous communities. The latter are as much variable as environment is ; 2 - domination is most widely developed or even unique

principle of organization of the sea benthic communities ; 3 - fluctuations of quantity of the dominant component of the community must be qualified as an effectively working mechanism responding to an influence of the indignation factors.

In reality the trophic zones consist of more than one community and occupy unequal bottom groups . Isocommunities forming trophic zones differ from each other in a degree of leading trophic group domination as well as quantitative proportional correlation of the rest trophic groups. In this case the picture of zoobenthos organization again looks like corresponding exactly to the ecological lattice :

$$\begin{aligned}
 I &= A_1 + A_2 + \dots + A_n^1 = (abcd)_1 + (abcd)_2 + \dots + (abcd)_n^1 \\
 II &= B_1 + B_2 + \dots + B_n^2 = (bcda)_1 + (bcda)_2 + \dots + (bcda)_n^2 \\
 III &= C_1 + C_2 + \dots + C_n^3 = (cbda)_1 + (cbda)_2 + \dots + (cbda)_n^3 \\
 IV &= D_1 + D_2 + \dots + D_n^4 = (dcba)_1 + (dcba)_2 + \dots + (dcba)_n^4,
 \end{aligned}$$

n^1, n^2, n^3, n^4 - are the numbers of isocommunities or the trophic group combinations corresponding to each of the trophic zones.

Being expressed in terms of any sort of indices the organization acquires a definite numerical meaning. If for instance any of zones consisted of the three isocommunities with a degree of domination of leading groups 0,8 ; 0,7 ; 0,9 in each the structure of the zone would be described as $I = A_1 + A_2 + A_3 = (abcd)_1 + (abcd)_2 + (abcd)_3 = 0,8 + 0,7 + 0,9$ with a degree of the leading group domination 0,8 in average.

It is often reasonable to know a value of size of the bottom grounds occupied by the trophic zones because this allows us to judge hydrodynamics and sedimentational rate in the sea. In the Barents sea for instance where there are the four paraphic zones I + II + III + IV developed the latter divides the sea bottom into following dimentional proportions - 0,09 + 0,27 + 0,31 + 0,33. This means that the Barents sea is populated mainly with deposit feeding communities which occupy 0,64 of the total basin of the sea. Within this larger part of the sea the processes of deposition prevail over those of transition of a suspended material.

Now that the system of the sea zoobenthos organization has been described it is a reason to touch upon a problem of stability of it. Paleotrophological analyses of zoobenthos provide with a good evidence that all of the known mechanisms of feeding in benthic invertebrates has been evolved to the beginning of the cambrian time. Oceanic food resources had principally been at that time the same as those of at present. If so we are in a position to say that the precambrian oceanic system of ecological organization of zoobenthos had to be principally similar to that of the modern ocean.

We have reconstructed the trophic structure of the paleogene Tetis sea benthic fauna in the Fergana Bay (Kuznetsov, 1976). Three geological periods of time have been analysed : 1 - early suzack time, middle suzack time and early alaisk time. Great stability of the trophic structure in the Fergana Bay benthic fauna has been revealed. No radical change in the structure was found to happen in the Bay during all of the three periods of time although some rather noticeable alternations both geological and hydrodynamical certainly took place. D.S. Rhoads, I.G. Speden and K.M. Waage (1972) found out the trophic structure of upper Cretaceous Bivalve assemblages from South Dakota principally the same as those of at present. R.H. Parker (1956) has analysed macroinvertebrate assem-

PARKER R.H. - 1956 - Macro-invertebrate assemblages as indicators of sedimentary environments in East Mississippi delta region. Bull. of the Amer. Assoc. Petrol. Geologists, Vol. 40, N° 2, p. 295-376.

RHOADS D.C., SPEEDEN I.G., WAAGE K.M. - 1972 - Trophic group analysis of upper Cretaceous (Maestrichtian) Bivalve assemblages from South Dakota. Bull. of Amer. Assoc. Petrol. Geologists, Vol. 56, N° 6, p. 1100-1113.

THORSON G. - 1957 - Bottom communities (sublittoral or shallow shelf). In : Treatise in marine ecology and paleoecology, Vol. 1 Ecology. Mem. Geol. Soc. America, N° 67, p. 461-534.

CONCLUSION

CONCLUSION

Monsieur le Professeur PERES :

Il est certainement présomptueux de ma part de vouloir dégager les résultats les plus marquants du colloque qui vient de se tenir, tant celui-ci a été riche de données et d'idées nouvelles et originales et qui méritent une réflexion plus approfondie.

Au cours de la séance de clôture, des suggestions fort intéressantes ont été faites par les participants et je tenterai de les résumer ci-après.

Mme KOBLENTZ-MISHKE fait remarquer que nombreuses sont les observations qui donnent à penser que la production primaire planctonique ne suffit pas à satisfaire les besoins trophiques de l'échelon secondaire, ce qui pourrait découler de défauts d'ordre méthodologique. Au voisinage des grands édifices coralliens, on peut évidemment supposer que l'apport organique de ceux-ci contribue à combler le déficit de l'échelon de base, mais cette explication ne saurait être généralisée. Mme KOBLENTZ-MISHKE pense que l'on a sous-estimé la production des complexes symbiotiques (Radiolaires et Ciliés, par exemple) ; les méthodes classiques ne seraient pas adaptées car le rapport $^{14}\text{C}/^{12}\text{C}$ ne correspond pas à la valeur moyenne introduite dans les calculs. Il faut également tenir compte que des algues peuvent être rejetées intactes après transit dans le tube digestif d'un consommateur et que l'on a toujours négligé le fait que la photosynthèse peut continuer à s'exercer au sein de consommateurs translucides.

Dans son intervention, Mme PETIPA énumère les problèmes relatifs aux interactions phytoplancton - zooplancton qui lui paraissent prioritaires : - mode de collecte par les zooplanctontes en fonction des changements des paramètres ambiants ; - bilan énergétique complet des espèces majeures des réseaux trophiques en fonction des mêmes paramètres ; - investigations d'ordre éthologique pour affiner les connaissances relatives au flux d'énergie ; - élaboration de modèles mathématiques pour l'étude de phénomènes difficiles à appréhender en raison de la multiplicité des facteurs. Au plan pratique, Mme PETIPA propose d'organiser deux rencontres, l'une en Union Soviétique, l'autre en France, pour confronter et harmoniser les résultats des recherches effectuées en commun au cours de la campagne du "Professor Vodianitzky" dans l'Océan Indien.

Sur ce dernier point, M. MARAZANOF demande qu'il soit précisé si la rencontre prévue en Union Soviétique aurait lieu à Moscou ou à Odessa. La rencontre prévue en France pourrait se tenir à Marseille. M. BOUCHER pense, et M. MARAZANOF partage cet avis, que de telles rencontres ne sont fructueuses que dans la mesure où l'on dispose de résultats déjà suffisamment - sinon complètement élaborés.

M. THOMASSIN souligne l'intérêt qu'il voit à ce qu'une collaboration s'établisse entre les chercheurs français engagés dans l'étude des milieux récifaux et les équipes de géomorphologistes soviétiques, notamment celle dirigée par le Professeur PREOBRAJENSKY de l'Institut de Biologie des Mers d'Extrême-Orient (Vladivostok).

M. MARAZANOF demande à la partie soviétique de faire parvenir la liste des campagnes à la mer organisées sur des navires soviétiques, au fur et à mesure que celles-ci sont programmées. Le Dr. ZAIKA dit qu'il s'efforcera de satisfaire cette demande et d'indiquer si des places sont disponibles pour l'embarquement de scientifiques français. Sur ce dernier point, le Dr. KUZNETSOV souligne qu'il faudrait aussi consulter le Dr. M.E. VINOGRADOV.

Le Dr. KUZNETSOV se déclare d'accord avec la proposition du Professeur PERES, d'intensifier les recherches sur le micro - et le méiobenthos, notamment dans les grands fonds. Il souligne l'intérêt des évaluations de la biomasse animale herbivore et carnivore par les méthodes enzymologiques exposées par M. BOUCHER à propos du zooplancton et souhaite qu'elles soient étendues à des consommateurs benthiques. Il demande aussi que l'on développe les recherches sur la distribution des pigments dans l'épaisseur des sédiments.

M. MARAZANOF demande que soit établie une liste des chercheurs soviétiques qui désirent faire un séjour en France en 1979. Le Dr. ZAIKA et le Dr. KUZNETSOV répondent qu'ils s'efforceront de préparer cette liste.

Le Dr. ZAIKA, président, propose que les participants du colloque acceptent le texte suivant :

"Les discussions des questions mises à l'ordre du jour du Colloque franco-soviétique tenu à Marseille du 8 au 13 janvier 1979 ont été d'une grande utilité pour les deux parties. Les exposés et les discussions ont permis, outre de nombreux contacts informels, de faire un point de l'état des connaissances sur ces questions et de confronter les méthodes. Il importe que les exposés et les conclusions soient publiés dans les meilleurs délais".

En complément de cette déclaration formelle, qui est de tradition, le Dr. ZAIKA exprime le souhait que la coopération qui vient de s'instaurer dans le domaine de l'étude des écosystèmes marins se poursuive et se développe grâce à l'intensification des échanges de chercheurs et de publications. Il souhaite que le C.N.E.X.O. et le G.K.N.T., chacun en ce qui les concerne, prennent les mesures convenables pour qu'il soit tenu compte des propositions émises, au cours de la présente séance par les divers intervenants, lorsque sera établie par la commission ad hoc la liste des thèmes de coopération. Il évoque également deux points particuliers. D'une part, il souhaite vivement qu'une réunion relative à l'étude des recherches effectuées en commun à bord du "Professor Vodianitzky" puisse se tenir avant la fin de l'année 1979. D'autre part, il indique qu'un groupe de 3 à 6 chercheurs français pourrait être accueilli - en une ou deux équipes - à bord de ce même navire pour la campagne qui sera exécutée en Mer Ligure et dans l'Atlantique subtropical du nord-est en 1980, campagne dont l'objectif principal est l'étude des échelons inférieurs des écosystèmes pélagiques avec prise en considération des phénomènes de microrépartition.

Au plan des mécanismes administratifs, M. MARAZANOF rappelle que tous les programmes d'échanges de chercheurs doivent s'inscrire dans le cadre financier ("mois - chercheurs", notamment) arrêté par le Ministère Français des Affaires Etrangères. Le contingent attribué à l'Océanologie est de 5 "mois - chercheurs".

La séance est levée à 17 h 15.

J.M. PERES

Imprimé par
INSTAPRINT - Tours

ISSN 0335-8259

V. SERIE "ACTES DE COLLOQUES"

Volume 21 x 29,7

N° 1 - 1974

"Colloque sur l'Aquaculture. Brest, 22-24 octobre 1973"
472 pages.

F. 180

N° 2 - 1974

"Colloque sur l'Océanographie Physique de la Mer Rouge.
Paris, 9-10 octobre 1972". 313 pages.

F. 180

N° 3 - 1975

"Colloque International CEFACOR 74. La Baule, 4-7 juin 1974"
393 pages.

Epuisé

N° 4 - 1977

"Troisième réunion du groupe de travail du C.I.E.M. sur la
mariculture. Brest, 10-13 mai 1977". 395 pages.

F. 225

N° 5 - 1978

"Utilisation pour l'Océanologie des satellites d'observation
de la terre. Journées Nationales d'Etudes. Brest, 6-8 février
1978". 422 pages.

F. 260

N° 6 - 1978

"AMOCO CADIZ". Premières observations sur la pollution par les
hydrocarbures. Brest, 7 juin 1978. 239 pages.

Epuisé

N° 7 - 1979

"Colloque National ECOTRON. Brest, 3-6 juillet 1978"
776 pages.

F. 305

N° 8 - 1979

"Le Thon rouge en Méditerranée : biologie, pêche et aquaculture.
Sète, France, 9-12 mai 1978". 222 pages.

F. 90

N° 9 - 1979

"Les côtes atlantiques de l'Europe, évolution, aménagement, protection".
Brest, France, 15-16 mai 1979. 302 pages.

F. 140

N° 10 - 1980

"Production primaire et secondaire. Colloque franco-soviétique.
Marseille, 9-12 janvier 1979". 204 pages.

F. 100