

Macroplancton et micronecton de l'Atlantique tropical

II. Cycles de l'azote et du phosphore Remarques sur la mesure de la production

Claude ROGER (1)

RÉSUMÉ

L'excrétion d'azote et de phosphore et la constitution en N et P de 187 organismes macroplanctoniques et micronectoniques (crustacés surtout) ont été mesurées individuellement au cours de 2 campagnes dans la région équatoriale du golfe de Guinée (3°40 N à 10°18 S sur 4° W). Les variations individuelles des taux d'excrétion entre animaux d'une même espèce sont assez fortes, mais on peut obtenir des moyennes stables représentatives des divers groupes taxonomiques. Les taux d'excrétion moyens par unité de poids, mesurés à 17 °C, sont du même ordre de grandeur pour la plupart des groupes : 0,25 à 0,42 $\mu\text{alg.mg}^{-1}.\text{jour}^{-1}$ pour N, et 0,019 à 0,040 $\mu\text{alg.mg}^{-1}.\text{jour}^{-1}$ pour P, avec des variations géographiques et saisonnières faibles dans les limites de la zone prospectée. L'excrétion minérale représente en moyenne 63 % de l'excrétion totale pour N (NH_4) et 80 % pour P (PO_4). Les valeurs de constitution (teneur en Carbone, Azote, Phosphore, en % du poids du corps) sont également assez voisines pour les différents groupes, sauf chez les organismes gélatineux. Le « turnover » est de 16 à 31 jours pour N et de 11 à 22 jours pour P. Les quantités totales de N et de P excrétées par l'ensemble du macroplancton-micronecton (animaux de 0,5 à 10 cm) s'élèvent respectivement à 400 et 30 $\mu\text{alg.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ dans la zone enrichie par la divergence équatoriale (0°30 S à 4° S environ) et à 70 et 5 $\mu\text{alg.m}^{-2}.\text{jour}^{-1}$ dans les zones oligotrophes (10° S), la différence entre les régions provenant essentiellement de la quantité de biomasse présente. 23 % de l'excrétion est libérée dans les 100 premiers mètres, c'est-à-dire là où elle est directement réutilisable par le phytoplancton. Quantitativement, on estime que cette excrétion représente environ 10 % de celle libérée par le petit zooplancton (50-5000 μ), dont les individus, de taille beaucoup plus faible, ont un taux d'excrétion par unité de poids très élevé. Malgré sa biomasse importante (environ la moitié de celle du petit zooplancton), le macroplancton-micronecton ne joue donc qu'un rôle secondaire dans le recyclage des sels nutritifs.

On discute les raisons qui rendent peu probable l'application au macroplancton-micronecton tropical de la méthode des rapports C/N/P pour l'estimation de la production secondaire.

MOTS-CLÉS : Plancton — Necton — Azote — Phosphore — Atlantique — Tropical.

ABSTRACT

MACROPLANKTON AND MICRONEKTON OF THE TROPICAL ATLANTIC. II. NITROGEN AND PHOSPHORUS TURNOVER ; REMARKS ON PRODUCTION MEASUREMENTS

Nitrogen and phosphorus excretion and body content in N and P have been measured on 187 macroplanktonic and micronektonic animals (mainly crustaceans) taken individually, during 2 cruises in the tropical Atlantic (3°40 N to 10°18 S on 4° W). Individual differences in excretion rates among animals of the same species are strong, but it is nevertheless possible to get mean reliable values for each taxonomic group. These values, expressed per mg

(1) O.R.S.T.O.M., B.P. A 5, Nouméa, Nouvelle-Calédonie.

dry body weight, range from 0,25 to 0,42 μatg per day for N and from 0,019 to 0,040 μatg per day for P for most groups, depending on species. Seasonal and latitudinal differences are weak within the investigated area. The mineral fraction amounts as a mean to 63 % of the total excretion for N (NH_4) and 80 % for P (PO_4). Body content in carbon, nitrogen and phosphorus is roughly the same in the different taxonomic groups, except gelatinous organisms. Turnover values range from 16 to 31 days for N and from 11 to 22 for P. Total quantities of N and P excreted by the macroplankton-micronekton (i.e. animals 0.5 to 10 cm long approx.) amount respectively to 400 and 30 $\mu\text{atg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ in the equatorial divergence and to 70 and 5 $\mu\text{atg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ in oligotrophic waters (10°S), the difference between regions originating from the existing biomass rather than from different excretion rates. 23 % of the excreted products are released in the upper 100 metres, where they are directly available for phytoplankton. Quantitatively, it is estimated that excretion of N and P by the macroplankton-micronekton amounts to 10 % of that of the smaller zooplankton (50-5000 μ), which comprises animals with very high excretion rates due to their small size. Thus, despite a noticeable biomass (approx. half of that of the smaller zooplankton), macroplankton-micronekton only plays a minor role in recycling nutrient salts.

The feasibility of using the C|N|P ratios method for measuring secondary production in tropical macroplankton-micronekton is discussed.

KEY WORDS : Plankton — Nekton — Nitrogen — Phosphorus — Atlantic — Tropical.

1. INTRODUCTION

Dans le cadre du programme CIPREA (Circulation et Production dans la région Equatoriale Atlantique), l'étude du macroplankton-micronekton a pour objectifs :

- l'analyse qualitative et quantitative de cette faune (biomasse, composition taxonomique);
- son rôle dans le cycle des sels nutritifs (excrétion des composés azotés et phosphorés qui sont remis à la disposition de la production primaire);
- une estimation de sa production.

Le premier point a fait l'objet d'un précédent article (ROGER, 1982), dans lequel se trouve également la présentation du milieu physique; les deux autres sont traités ci-après. Une étude similaire a été réalisée par LE BORGNE (1977 a et b) sur le zooplankton de cette région.

2. MÉTHODES ET MATÉRIEL

Les animaux, récoltés en début de nuit dans les 50 à 100 premiers mètres par un filet à plancton traîné lentement (environ 2 nœuds) pendant une dizaine de minutes, sont immédiatement placés dans des flacons en verre brun de 1 litre (août 1978) ou de 800 ml (avril 1979), à raison de 1 animal par récipient. Ces flacons, préalablement rincés au HCl 10 % puis à l'eau de mer courante, contiennent de l'eau prélevée à environ 10 mètres de profondeur et filtrée sur millipore 0,45 μ . Ils sont fermés par une feuille d'aluminium et placés à l'obscurité dans un bain thermostaté à 17°C , température intermédiaire entre celle de l'habitat diurne profond des animaux (6- 10°) et celle des couches de sub-

surface qu'ils occupent pendant la nuit (15 - 25°). Chaque série d'expériences comporte 10 flacons, 7 contenant chacun un animal et 3 témoins sans animaux. Aucune nourriture n'est fournie.

Après environ 18 heures d'incubation, les produits d'excrétion sont dosés à l'autoanalyseur Technicon dans l'eau ayant contenu les animaux préalablement filtrée sur 10 μ : PO_4 et NH_4 (excrétion minérale), puis phosphore total et azote total (excrétion minérale + excrétion organique) après irradiation UV pendant 2 h 30. Les quantités excrétées sont obtenues par différence entre les mesures faites sur les flacons ayant contenu les animaux et les flacons témoins.

Les animaux sont ensuite rincés rapidement à l'eau distillée, placés en étuve à 60°C pendant 48 heures puis stockés à -20°C . A terre, ils sont à nouveau passés à l'étuve, puis pesés et broyés à sec. Les broyats, dilués à l'eau distillée, sont ensuite placés dans des nacelles CHN en aluminium (préalablement gravées, lavées à l'acétone, séchées et pesées à $\pm 0,01$ mg), à raison de 1 mg poids sec environ par nacelle. Pour chaque animal, une nacelle est destinée au dosage du carbone et de l'azote (auto-analyseur CHN), une autre au dosage du phosphore (oxydation au persulfate de potassium selon une technique adaptée de MENZEL et CORWIN (1965), puis dosage du PO_4 à l'autoanalyseur Technicon). Avant analyse, les nacelles contenant les broyats sont séchées à l'étuve à 60°C pendant 48 heures, puis pesées à $\pm 0,01$ mg avec une électrobalance Cahn.

Au total, l'excrétion et la constitution de 187 animaux ont été mesurées individuellement. Il s'agit essentiellement de crustacés (173 individus, dont 73 euphausiacés, 66 sergestidés, 18 péneïdés), pour lesquels la mortalité en cours d'expérience est

faible (de l'ordre de 10 %). Au contraire, il est très rare de capturer des poissons en excellent état (4 individus seulement) et la mortalité est forte chez les céphalopodes (3 animaux ont survécu). 7 mesures ont été faites sur des salpes, récoltées en surface à l'aide d'un seau, sans aucune mortalité.

Lorsqu'un animal mue en cours d'expérience (cas assez fréquent chez les euphausiacés) les résultats ne sont pas retenus, la mue s'accompagnant d'une forte libération de composés phosphorés. Par contre, la libération d'œufs au cours de l'incubation (fréquente chez les sergestidés) ne modifie pas les concentrations en N et P.

3. RÉSULTATS

Les résultats des mesures d'excrétion et de constitution sont rassemblés dans le tableau I. Il s'agit de valeurs moyennes par groupe. En fait, les variations individuelles du taux d'excrétion, tenant à l'état physiologique de chaque animal, à son activité digestive au moment de la capture, etc., sont assez importantes. Par exemple, pour les 41 sergestidés d'août 1978, le taux d'excrétion journalier varie de 0,08 à 0,23 $\mu\text{atg} \cdot \text{mg}^{-1}$ pour NH_4 (plus 5 valeurs aberrantes éliminées), et de 0,010 à 0,030 $\mu\text{atg} \cdot \text{mg}^{-1}$ pour PO_4 (plus 6 valeurs aberrantes éliminées).

TABLEAU I

Excrétion d'Azote et de Phosphore par les principaux groupes micronectoniques. Constitution en N et P. E_{NH_4} , E_{PO_4} , E_{NT} , E_{PT} : taux d'excrétion journaliers par mg de poids sec en NH_4 , PO_4 , Azote total, Phosphore total (toutes expériences à 17 °C). A : Août 1978 ; B : Avril 1979

Nitrogen and Phosphorus excretion by micronectonic animals, elementary composition expressed as % dry body weight and turnover for N and P, in days. E_{NH_4} , E_{PO_4} , E_{NT} , E_{PT} : daily excretion rate for NH_4 , PO_4 , total Nitrogen and total Phosphorus, in μatg per mg dry weight. All excretion experiments at 17 °C. A : August 1978 ; B : April 1979

ORGANISMES Date	EUPHAUSIACÉS (1)		SERGESTIDÉS (2)		ELENIDÉS (2)		CARIDÉS		AMPHIPODES et PHRONIMÉS		POISSONS (2)		CEPHALOPODES	SALPES	
	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	B	A	A	
Nombre d'animaux	21	52	41	27	11	7	3	4	7	2	3	1	3	7	
Poids sec individuel moyen (mg)	36	26	63	75	30	31	190	46	25	13	67	61	30	30	
EXCRETION	NH_4 ($\mu\text{atg} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$)	0,22	0,20	0,17	0,18	0,27	0,31	0,11	0,24	0,24	-	0,24	0,27	0,32	0,14*
	PO_4 " "	0,028	0,026	0,017	0,017	0,032	0,028	0,011	0,015	0,015	-	0,016	0,019	0,012	0,024
	Est " "	0,39	0,36	0,25	0,27	0,31	0,32	0,14	0,34	0,32	-	0,41	0,41	0,67	0,35
	Est " "	0,437	0,025	0,020	0,020	0,040	0,031	0,012	0,029	0,029	-	0,023	0,019	0,022	0,032
	NH_4/N en %	36,7	59,7	68,7	71,7	66,7	74,7	79,7	35,7	75,7	-	38,7	66,7	48,2	40,7
	PO_4/P en %	76,7	81,7	85,7	88,7	85,7	88,7	92,7	86,7	72,7	-	83,7	100,7	55,7	75,7
CONSTITUTION	NH_4/PO_4 en atomes	7,9	10,3	10,0	11,2	7,9	11,3	10,0	8,9	16,0	-	12,6	14,2	26,6*	5,8*
	N/P en atomes (3)	10,5	14,3	12,5	14,6	10,3	14,1	11,7	12,3	11,0	-	17,8	21,7	30,5*	10,9
	C en % du poids sec	37,47	35,37	38,47	35,67	38,37	35,37	42,97	37,72	28,97	25,17	40,52	39,27	41,27	6,37
	N en % du poids sec	10,87	10,05	10,77	9,97	10,67	9,87	9,47	8,37	7,17	7,47	11,37	11,37	10,37	1,47
P en % du poids sec	1,217	1,067	1,357	1,177	1,427	1,177	1,067	1,157	1,027	0,987	1,857	1,467	1,037	0,107	
C/N en atomes	4,05	4,45	4,23	4,19	4,24	5,21	5,85	5,16	4,75	5,40	4,16	4,06	4,69	5,23	
N/P en atomes (4)	19,8	20,9	17,8	20,6	16,5	18,8	18,8	16,7	14,8	12,3	15,8	17,1	22,6	30,9	
Turnover ⁵ N (en jours)	20	20	31	26	18	17	48	18	16	-	26	20	11	2,9	
Turnover ⁶ P (en jours)	11	15	22	19	11	17	29	13	11	-	23	25	15	1,0	

- (1) Essentiellement *Thysanopoda tricuspidata* + quelques *T. orientalis*, *Euphausia sp.*, *Nematocelis sp.*
- (2) *Stomias sp.?*
- (3) Facteur a_2 dans l'équation de calcul du K_2 , cf. paragr. 4.2.
- (4) Facteur a_3 .
- (5) Valeurs suspectes.

Il faut donc que le nombre d'animaux utilisés soit suffisant pour qu'on puisse les considérer comme un échantillon représentatif de la population naturelle. Dans la pratique, on admet que cette condition est remplie lorsque les valeurs moyennes obtenues sont voisines d'un jour à l'autre ou d'une campagne à l'autre pour un groupe donné, ou bien que les valeurs individuelles, même peu nombreuses, sont bien groupées (cas des poissons).

Parmi les groupes dont l'effectif est suffisant (euphausiacés et sergestidés), on a recherché l'exis-

tence éventuelle d'une évolution nord-sud des taux d'excrétion, plausible dans la mesure où les régions hydrologiques traversées sont très contrastées (cf. ROGER, 1982). Une telle évolution a été mise en évidence pour le taux d'excrétion d'azote total chez les euphausiacés de la campagne d'avril 1979 : il passe de 0,25 $\mu\text{atg} \cdot \text{mg}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$ en moyenne dans la zone 0°30 N-0°30 S, à 0,38 à 3° S et 0,33 à 5° S. Les 3 séries de mesures sont significativement différentes au seuil 1 % selon le test U de Mann-Whitney (SIEGEL, 1956). Ce taux est élevé à la fois

au nord (3°40' N) et au sud (10° S) de la zone prospectée (voisin de 0,45). Toutefois, une telle évolution n'a été observée ni pour le phosphore, ni pour les euphausiacés de l'autre campagne, ni pour aucun paramètre concernant les sergestidés. On peut donc suggérer que, s'il existe une évolution géographique des taux d'excrétion dans la région étudiée, elle est dans la plupart des cas de faible amplitude.

On constate également une faible variation saisonnière de l'excrétion pour un groupe donné (colonnes A et B du tableau I). On notera cependant que le rapport N/P de l'excrétion est systématiquement plus élevé en avril 1979 qu'en août 1978; cette observation est corroborée par les mesures réalisées sur le petit zooplancton (LE BORGNE, communication personnelle). Le cas des caridés est particulier, la grande taille des individus utilisés en août 1978 expliquant la faiblesse des taux d'excrétion pour cette période (CORNER *et al.* (1965) estiment que le taux d'excrétion double approximativement quand le poids diminue d'un facteur 5).

Compte tenu de la faiblesse des fluctuations saisonnières et des variations géographiques observées, on peut donc considérer les valeurs reportées dans le tableau I comme des moyennes significatives.

Les taux d'excrétion en azote et en phosphore sont très voisins chez les euphausiacés, les sergestidés, les amphipodes et, probablement, les caridés si on tient compte de la taille des individus utilisés. Ces taux sont par contre nettement plus élevés chez les pénéidés (*Gennadas*); on rapprochera cette observation du fait que ces animaux sont les plus profonds des crustacés (cf. ROGER, 1982), ce qui amène à penser qu'ils sont adaptés à une température inférieure à celle utilisée au cours des expériences. Il y aurait donc ici surestimation de leur taux d'excrétion. Les quelques valeurs disponibles pour les poissons, les céphalopodes et les organismes gélatineux permettent seulement de dire que les ordres de grandeur sont les mêmes que chez les crustacés. Plusieurs valeurs doivent cependant être considérées comme douteuses, en raison de la faiblesse des effectifs en cause (cf. tableau I).

Dans tous les cas la fraction minérale de l'excrétion est plus importante en ce qui concerne le phosphore (52 à 100 % de PO_4 , moyenne 80 %) que pour l'azote (40 à 79 % de NH_4 , moyenne 63 %), sauf pour les amphipodes, mais la fiabilité de cette mesure est douteuse (effectifs faibles). Une revue des différentes estimations de l'importance de la fraction minérale dans l'excrétion des animaux planctoniques a été faite par ROGER (1978), mais toutes ces mesures n'ont qu'une valeur relative, LE BORGNE (1979) ayant montré que cette proportion varie au cours de l'incubation : la part de l'excrétion

organique diminue avec le temps, cela pouvant être dû au fait que les animaux se trouvent progressivement à jeun. On n'a pas observé de différence significative entre les proportions respectives des fractions minérale et organique de l'excrétion aux deux saisons étudiées.

Le rapport atomique N/P d'excrétion présente des valeurs voisines chez tous les groupes de crustacés et les salpes. Il est par contre plus élevé chez les céphalopodes et les poissons. On notera que la valeur du rapport est supérieure d'environ 20 % si on considère l'excrétion totale au lieu de l'excrétion minérale seule ($N_t/P_t = NH_4/PO_4 \times 1,2$). En outre, LE BORGNE (1979) montre que, contrairement au rapport NH_4/PO_4 , la valeur de N_t/P_t est constante quelle que soit la durée de l'expérience (entre 3 et 24 heures), ce qui en fait un indice métabolique fiable. Comme signalé précédemment, le rapport N/P d'excrétion a été, pour tous les groupes, systématiquement plus élevé en avril 1979 qu'en août 1978.

En ce qui concerne la constitution des organismes, des valeurs très voisines (C = 35,3 à 38,4 % du poids sec, N = 8,5 à 10,8 %, P = 1,06 à 1,42 %) sont observées chez les euphausiacés, les sergestidés, les pénéidés et les caridés (sauf les gros animaux d'août 1978). On notera cependant une tendance systématique vers des valeurs plus faibles en avril qu'en août. Le rapport atomique N/P de constitution pour tous ces groupes de crustacés est compris entre 16,5 et 20,9. Les teneurs en C/N/P sont plus faibles chez les amphipodes, mais sensiblement plus élevées chez les poissons et les céphalopodes. Les valeurs très basses trouvées pour les salpes corroborent les mesures de KREMER (1977) qui trouve des teneurs encore plus faibles chez les cténophores.

Les « turnover » de l'azote et du phosphore, définis comme le temps nécessaire pour excréter une quantité de N ou de P équivalente à celle contenue dans l'animal, sont compris entre 16 et 31 jours pour l'azote et entre 11 et 22 jours pour le phosphore chez tous les crustacés (sauf les gros caridés), avec les valeurs les plus fortes pour les animaux les plus gros (sergestidés). Chez les poissons, le « turnover » est plus long pour le phosphore que pour l'azote (23 à 25, et 20 jours respectivement), de même que chez les céphalopodes (11 jours pour N, 15 pour P). Chez les organismes gélatineux (salpes), les « turnover » sont extrêmement rapides (2,9 jours pour N et 1,0 jour pour P) en raison de la très faible teneur de ces animaux en N et P.

Bien que sans rapport direct avec la présente étude, on notera le fait qu'en août 1978, 9 *Sergestes* sur 41, soit 22 %, ont pondu en cours d'incubation; en avril 1979, un seul sur 25, soit 4 %, a libéré ses œufs pendant l'expérience.

4. DISCUSSION

4.1. Bilan des quantités d'azote et de phosphore excrétées par le macroplancton-micronecton

L'ensemble des paramètres réunis au cours de cette étude permet de calculer les quantités totales d'azote et de phosphore excrétées par l'ensemble du macroplancton-micronecton et de préciser la part de cette excrétion qui est libérée dans les 100 premiers mètres, c'est-à-dire directement réutilisable par la production primaire.

Ces paramètres sont :

-- la biomasse micronectonique totale dans les différentes régions (ROGER, 1982, tabl. II);

-- l'importance relative de chaque groupe taxonomique par rapport à la biomasse totale (ROGER, 1982, tabl. III);

-- les taux d'excrétion en azote et en phosphore pour chacun des groupes taxonomiques (tabl. I);

-- le pourcentage de l'excrétion qui se trouve, pour chaque groupe, libéré dans les 100 premiers mètres (ROGER, 1982, tabl. V).

TABLEAU II

Bilan global schématisé des quantités totales d'Azote et de Phosphore excrétées par l'ensemble du macroplancton-micronecton, exprimées en $\mu\text{atg. m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$ (dont, entre parenthèses, quantités excrétées dans les 100 premiers mètres). Cf. texte pour éléments de calcul et discussion

Estimated total amounts of Nitrogen and Phosphorus excreted by the whole macroplankton-micronekton population, in $\mu\text{atg. m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$ (including, between brackets, quantities excreted in the 0-100 m layer). See text for calculation and discussion

Zones	Latitudes (sur 4 W)	Azote		Phosphore	
		août 78	Avril 79	août 78	Avril 79
Côtière	1°-4°N	258 (58)	-	26 (4,8)	-
Convergence	2°30N-2°00N	238 (51)	22 (55)	18 (4,2)	13 (3,1)
Nord Equatorial	0°33N-0°	242 (55)	233 (46)	19 (4,6)	16 (3,3)
Zone enrichie	9°30S-1°30S	393 (89)	365 (73)	31 (7,3)	23 (4,9)
	2°30S-1°30S	370 (83)	208 (42)	29 (6,7)	14 (2,8)
Transition vers oligotrophie	4°30S-6°00S	283 (61)	190 (39)	22 (5,1)	13 (2,6)
	7°30S-7°30S	175 (36)	153 (31)	14 (3,1)	10 (2,2)
Oligotrophe (1)	9°00S-10°18S	101 (23)	70 (15)	7,9 (1,8)	4,7 (1,0)

(1) Variation saisonnière apparente due au fait que les mesures ont été faites à 9° S en août 78 et à 10°18 S en avril 79. Les différences aux deux saisons sont en fait négligeables à latitude égale.

Les valeurs obtenues, reportées dans le tableau II et schématisées sur la figure 1, appellent les remarques suivantes :

TABLEAU III

Estimation approximative des biomasses et de l'excrétion totale d'Azote et de Phosphore par le microzooplancton, le mésozooplancton et le macroplancton-micronecton. Les valeurs concernent la zone de divergence. Données sur le micro- et le mésoplancton d'après Le BORGNE (1977a)

Estimated respective biomass (mg dry weight. m^{-2}) and total excretion ($\mu\text{atg. m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$) of microzooplankton (50-200 μ), mesozooplankton (200-5000 μ) and macroplankton-micronekton (0,5-10 cm). All values refer to the Equatorial divergence zone. Data for micro- and mesozooplankton from Le BORGNE (1977a)

Organismes	Taille	Biomasse totale en mg. secchiennes sans fond	Excrétion totale en $\mu\text{atg. m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$	
			N	P
Microzooplancton	50-200 μ	90	80	6
Mésozooplancton	200-5000 μ	1.500	1.500	120
Macroplancton-micronecton	0,5-10 cm	1.200	200	6

-- compte tenu des faibles différences observées du nord au sud, au cours d'une même campagne, quant à la composition taxonomique des récoltes, la répartition bathymétrique des taxa et les taux d'excrétion pour un groupe donné, on a utilisé dans les calculs les valeurs moyennes par campagne en ce qui concerne ces 3 paramètres;

-- trois faits tendent à aboutir à une sous-estimation des quantités excrétées :

. les mesures d'excrétion ont en général été réalisées sur des individus de grande taille, dont le taux d'excrétion par unité de poids est plus faible que celui des animaux de petite taille de la même espèce;

. les animaux expérimentaux, capturés en début de nuit, sont en principe en cours de nutrition active et leur estomac est en général plein; toutefois, n'étant pas nourris en cours d'expérience, ils se trouvent à jeun au bout de quelques heures et leur excrétion diminue (ROGER, 1978), ce qui ne correspond peut-être pas à la situation réelle;

. la catégorie « divers », qui représente 6 à 7 % de la biomasse totale, n'a pas été prise en compte, du fait de sa composition disparate interdisant l'utilisation de valeurs moyennes;

par contre, les mesures d'excrétion ayant été réalisées à 17°C, on peut suspecter de ce fait une certaine surestimation de l'excrétion moyenne sur 24 heures, qui peut compenser les facteurs de sous-estimation précédemment évoqués : en effet, compte tenu de ce que l'on sait des distributions verticales, on peut penser que la plupart des crustacés et des poissons considérés ici se trouvent pendant

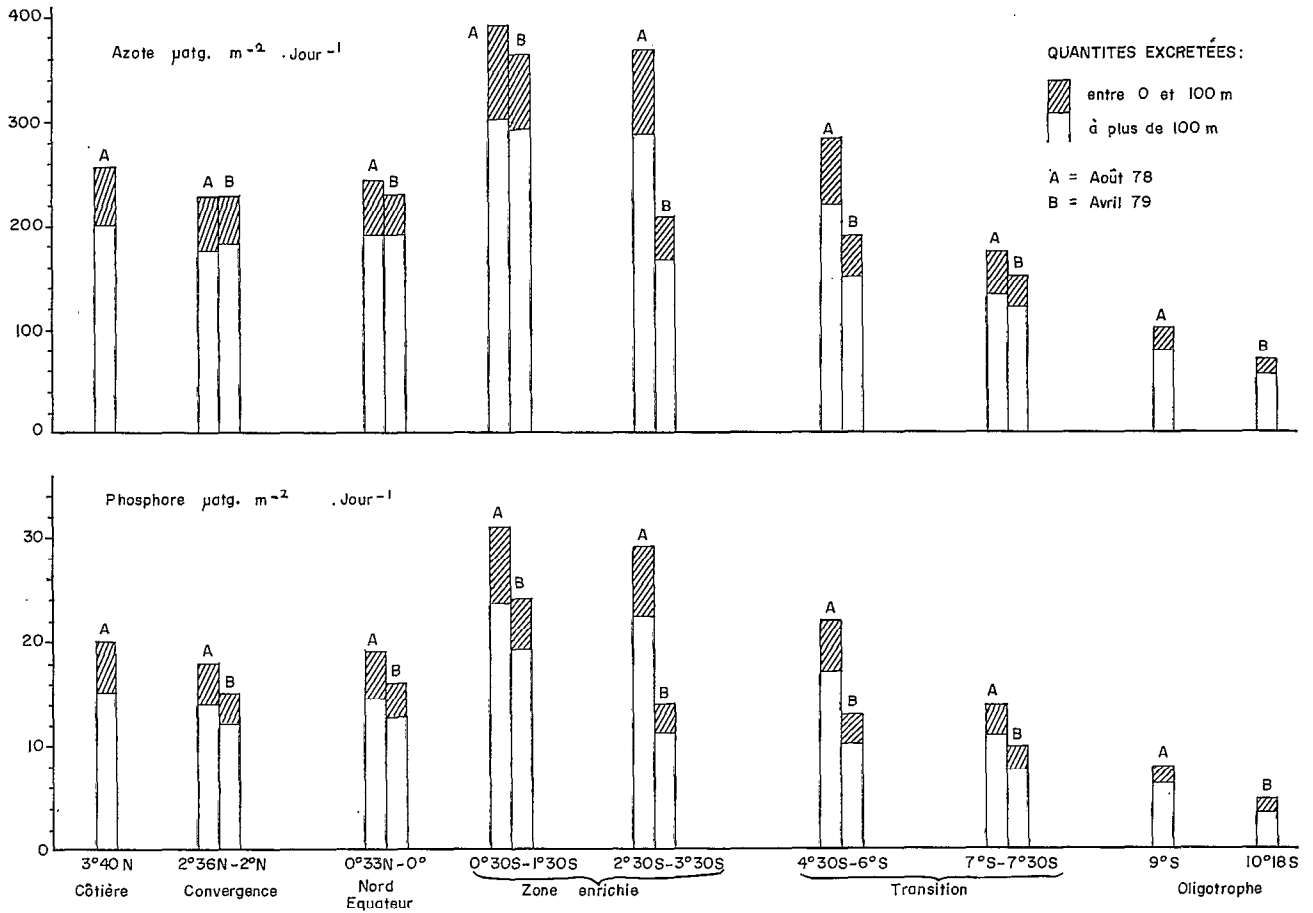


FIG. 1. — Quantités totales d'azote et de phosphore excrétées par le macroplankton-micronekton
Total Nitrogen and Phosphorus excreted by macroplankton-micronekton

le jour à des températures de 6 à 10 °C et de 16 à 23 °C pendant la nuit; la moyenne thermique de leur habitat serait donc seulement de 13 °C environ pour l'ensemble du nyctémère; en supposant un Q_{10} voisin de 2 (ROGER, 1978), on surestimerait l'excrétion de près de 40 %.

Ces réserves et remarques étant faites, on peut estimer (tabl. II) que l'ensemble du macroplankton-micronekton libère de 70 à 400 $\mu\text{atg. m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$ d'azote, suivant la région et la saison. Pour le phosphore, les valeurs sont comprises entre 5 et 30 $\mu\text{atg. m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$. Approximativement 23 % de ces quantités sont libérées dans les 100 premiers mètres. Les crustacés assurent 53 % de l'excrétion totale du macroplankton-micronekton (dont plus de la moitié par les seuls euphausiacés) et les poissons 38 %.

Les quantités de sels nutritifs recyclées par le macroplankton-micronekton sont donc peu impor-

tantes, en raison de la faiblesse des taux d'excrétion de ces animaux de grande taille. En effet, d'après les résultats de LE BORGNE (1977 a), les taux d'excrétion relatifs par unité de poids seraient de :

1 pour le macroplankton-micronekton (0,5-10 cm);
 4,5 pour le mésozooplankton (200-5000 μ);
 12 pour le microzooplankton (50-200 μ).

On retrouve donc à peu près la relation poids individuel/taux d'excrétion proposée par CORNER *et al.* (1965) pour *Calanus*.

Ainsi, en dépit d'une biomasse importante, le macroplankton-micronekton ne joue qu'un rôle relativement secondaire dans le recyclage des sels nutritifs. Une estimation des situations respectives des trois groupes d'organismes est proposée dans le tableau III, en prenant l'exemple de la divergence équatoriale. On peut ajouter, de plus, que le macroplankton-micronekton étant constitué d'organismes

vivant plus profondément que ceux du petit zooplancton, une proportion plus faible de leurs produits d'excrétion est libérée dans les couches subsuperficielles où le phytoplancton peut les réutiliser.

4.2. Remarques sur la mesure de la production

A l'origine, l'objectif ultime de cette étude était de mesurer la production instantanée du micronecton par la méthode des rapports C/N/P mise au point par LE BORGNE (1978). Rappelons qu'elle consiste à mesurer l'évolution du rapport azote/phosphore dans la séquence trophique : *proie* → *prédateur* → *excrétion*. Si on appelle a_1 , a_3 et a_2 , respectivement les rapports atomiques N/P de ces 3 maillons successifs, l'efficacité nette de croissance K_2 est égale à :

- pour le phosphore : $K_2P = a_1 - a_2 / a_3 - a_2$;
- pour l'azote : $K_2N = K_2P \times a_3 / a_1$.

Connaissant le taux d'excrétion E en azote et/ou en phosphore, la production instantanée du prédateur est égale à : $K_2 \cdot E / 1 - K_2$. Ce calcul n'est réalisable que si on a : $a_2 < a_1 < a_3$. En outre, on suppose que les coefficients d'assimilation de l'azote et du phosphore sont égaux ($DN = DP$). Dans le cas contraire, il faut faire intervenir le facteur $a_4 = DN/DP$. On a :

- pour le phosphore : $K_2P = a_1 a_1 - a_2 / a_3 - a_2$;
- pour l'azote : $K_2N = K_2P \times a_3 / a_1 a_4$.

Le calcul est alors possible si on a : $a_2 < a_1 a_4 < a_3$.

On a vu précédemment que les taux d'excrétion E , les rapports N/P d'excrétion (a_2) et de constitution des organismes micronectoniques (a_3) avaient été obtenus dans des conditions de fiabilité satisfaisantes, et que, dans tous les cas où le nombre de mesures est suffisant, on a effectivement $a_2 < a_3$ (tabl. I). Par contre, le problème réside dans la détermination de a_1 , rapport N/P caractérisant la nourriture du prédateur. En effet, les organismes du micronecton tropical ont une alimentation variée, et même probablement variable d'un individu à l'autre et d'un jour à l'autre suivant les opportunités. Il y a deux approches possibles :

— on peut décider que les catégories microzooplancton et/ou mésozooplancton constituent la nourriture de tel ou tel groupe micronectonique et adopter la valeur de leur rapport N/P de constitution pour a_1 . Or, les rapports atomiques N/P de ces deux catégories s'élèvent respectivement à 20,9 et 23,9 (valeurs moyennes pour les deux campagnes, LE BORGNE, communication personnelle). On voit que ces valeurs concernant les proies (a_1) sont supérieures à la plupart de celles qui caractérisent les prédateurs (a_3), c'est-à-dire les rapports N/P de

constitution des principaux groupes micronectoniques (cf. tabl. I). La condition $a_1 < a_3$ n'étant pas respectée, le calcul du K_2 n'est pas possible si on suppose que les coefficients d'assimilation de l'azote (DN) et du phosphore (DP) sont égaux. Il semble donc bien qu'en réalité ces coefficients ne soient pas égaux, et qu'il faille faire intervenir dans le calcul le facteur $a_4 = DN/DP$. BUTLER *et al.* (1970) ont trouvé $a_4 = 0,8$ chez les *Galanus* de la Clyde. Mais ce paramètre, dont la mesure ne nous est pas accessible pour le moment, est probablement très variable et il serait tout à fait arbitraire d'appliquer à nos données une valeur obtenue sur des animaux et dans un milieu très différents ;

... la seconde possibilité, que nous avons testée, consiste à faire la mesure de a_1 sur les contenus stomacaux d'individus de la même espèce et récoltés en même temps que ceux mis en incubation pour la mesure de l'excrétion, ces derniers fournissant par conséquent les paramètres E (taux d'excrétion), a_2 (rapport N/P des produits excrétés), puis a_3 (constitution des animaux). Mais on ne peut échapper au fait que a_1 est mesuré sur d'autres individus que ceux qui fournissent E , a_2 et a_3 , le prélèvement de l'estomac impliquant évidemment le sacrifice de l'animal. De plus, compte tenu de la quantité très faible de matière contenue dans un estomac (0,1 à 0,3 mg sec) il faudra 2 à 4 contenus stomacaux par nacelle. Autrement dit, une seule valeur de a_1 sera obtenue sur un mélange de 4 à 8 estomacs (2 à 4 pour le dosage de l'azote, et autant pour le phosphore).

Au cours de la campagne d'août 1978, 36 contenus stomacaux ont été prélevés et 76 pendant celle d'avril 1979. Au total, on en a obtenu 7 valeurs de a_1 pour les pénidés (*Gennadas*), 4 valeurs pour les sergestidés (*Sergestes*) et 3 valeurs pour les euphausiacés. Les résultats sont très décevants :

- pour les *Gennadas*, $a_1 = 7,1 ; 27,3 ; 122,0 ; 14,0 ; 11,4 ; 5,2 ; 5,6$;
- pour les *Sergestes*, $a_1 = 10,6 ; 16,5 ; 21,2 ; 62,7$;
- pour les euphausiacés : $a_1 = 13,4 ; 24,7 ; 24,5$.

On voit que les valeurs obtenues sont extrêmement variables et qu'aucune moyenne fiable ne peut en être déduite. Qu'on utilise des moyennes ou au contraire les paramètres E , a_1 , a_2 et a_3 obtenus sur les animaux d'une seule et même station, les résultats ne sont pas plus satisfaisants : selon les cas, le calcul de K_2 est impossible (par exemple si $a_1 > a_3$) ou fournit des valeurs improbables, réparties sur toute la gamme des possibilités, d' ε à 1.

Il apparaît donc que la mesure de a_1 sur les contenus stomacaux n'est pas réalisable, soit que la nature de la nourriture soit extrêmement variable (il faudrait alors mesurer tous les paramètres sur le même animal, ce qui est impossible comme on

l'a vu), soit qu'une certaine dégradation digestive ait déjà lieu à ce niveau.

Les deux possibilités d'obtenir une valeur caractéristique du paramètre a_1 aboutissent donc pour l'instant à une impasse. On remarquera pour terminer qu'une faible variation de a_1 ou de a_4 provoque une forte variation de la valeur de K_2 , ce qui rend encore plus nécessaire une mesure rigoureuse de ces paramètres, actuellement hors de nos possibilités.

5. CONCLUSIONS

Les taux d'excrétion d'azote et de phosphore par unité de poids sont du même ordre de grandeur chez tous les organismes macroplanctoniques et micronectoniques : les valeurs moyennes par groupe taxonomique, à 17 °C, s'étagent de 0,17 à 0,32 $\mu\text{atg. mg}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$ pour l'azote et de 0,011 à 0,034 $\mu\text{atg. mg}^{-1} \cdot \text{jour}^{-1}$ pour le phosphore. Les variations saisonnières et géographiques de ces taux paraissent faibles à l'intérieur de la zone prospectée (3°40 N à 10°18 S sur 4° W). Par contre, les fluctuations individuelles, d'un animal à l'autre, sont importantes et il est nécessaire de travailler sur des moyennes pour un groupe taxonomique déterminé. En outre, le taux d'excrétion par unité de poids est très dépendant de la taille des individus (taux plus faible chez les gros organismes). La fraction minérale des produits d'excrétion, directement assimilable par le phytoplancton, est dans tous les cas plus importante que la fraction organique : 63 % de NH_4 en moyenne pour l'azote, 80 % de PO_4 pour le phosphore. Les valeurs du « turnover » sont comprises entre 16 et 31 jours pour N, 11 et 22 jours pour P.

Les quantités totales d'azote et de phosphore excrétées par l'ensemble du macroplancton-micronecton (essentiellement par les crustacés : 53 %, et par les poissons : 38 %) s'élèvent respectivement à 400 et 30 $\mu\text{atg. m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$ dans les zones les plus

riches (divergence) et à 70 et 5 $\mu\text{atg. m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$ dans les régions oligotrophes (vers 10° S), dont 23 % environ sont libérés dans les 100 premiers mètres où ils sont immédiatement accessibles au phytoplancton. Ces quantités sont environ 10 fois plus faibles que celles excrétées par l'ensemble du petit zooplancton 50-5000 μ (LE BORGNE, communication personnelle) dont la biomasse est double, mais surtout dont le taux moyen d'excrétion par unité de poids est environ 5 fois supérieure en raison de la très petite taille des individus. En dépit d'une biomasse appréciable (1200 mg poids sec sous 1 m² dans la divergence, 200 mg dans les zones oligotrophes), le macroplancton-micronecton ne joue donc qu'un rôle secondaire dans le recyclage des sels nutritifs en régions tropicales.

L'évaluation de la production instantanée par la mesure des rapports C/N/P mise au point par LE BORGNE (1978) n'a pas été possible, en raison du fait que la nourriture des organismes micronectoniques tropicaux est très variable, probablement même d'un jour à l'autre pour un même individu, et ne permet donc pas d'obtenir une valeur fiable du rapport N/P de la catégorie « proie ». Ni la mesure directe du rapport sur les contenus stomacaux, ni l'utilisation des valeurs caractéristiques des catégories microzooplancton-mésozooplancton, supposées constituer les proies des organismes macroplanctoniques et micronectoniques, n'ont permis d'appliquer cette méthode, qui paraît donc difficilement utilisable en mers tropicales à ce niveau de la chaîne alimentaire.

REMERCIEMENTS

Je remercie MM. J.-L. CRÉMOUX et B. BARRIER, qui ont effectué toutes les analyses chimiques. La stratégie des expériences et les résultats obtenus ont été discutés avec Monsieur R. LE BORGNE.

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.,
le 13 mai 1982*

BIBLIOGRAPHIE (1979)

- BUTLER (E. I.), CORNER (E. D. S.) and MARSHALL (S. M.), 1970. -- On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde area. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 50 : 525-560.
- CORNER (E. D. S.), COWEY (C. B.) and MARSHALL (S. M.), 1965. -- On the nutrition and metabolism of zooplankton. III. Nitrogen excretion by *Calanus*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 45 : 429-442.
- KREMER (P.), 1977. -- Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Mar. Biol.*, 44 : 43-50.
- LE BORGNE (R.), 1977 a. -- Étude 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. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 349-362.
- LE BORGNE (R.), 1977b. - Étude 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. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 363-374.
- LE BORGNE (R.), 1978. -- Évaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. *Oceanol. Acta*, 1 (1) : 107-118.
- LE BORGNE (R.), 1979. -- Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37 : 127-137.
- MENZEL (D. V.) and CORWIN (N.), 1965. -- The measurement of total phosphorus in sea water based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxydation. *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 280-282.
- ROGER (C.), 1978. -- Azote et phosphore chez un crustacé macroplanctonique, *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) (Euphausiacea) : excrétion minérale et constitution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 33 : 57-83.
- ROGER (C.), 1982. -- Macroplancton et micronecton de l'Atlantique tropical. I. Biomasse et composition taxonomique. *Océanogr. trop.*, 17 (1) : 85-96.
- SIEGEL (S.), 1956. -- Nonparametric statistics for the behavioral sciences. McGraw Hill, 312 p.