

ÉTUDE DE LA PRODUCTION PÉLAGIQUE DE LA ZONE ÉQUATORIALE DE L'ATLANTIQUE A 4° W

IV. PRODUCTION ET RÔLE DU ZOOPLANKTON DANS LE RÉSEAU TROPHIQUE

ROBERT LE BORGNE

Océanographe O.R.S.T.O.M., C.R.O., B.P. V 18, Abidjan, Côte d'Ivoire.

RÉSUMÉ

La production nette du mésozooplankton (200-7000 μ) est estimée à partir des valeurs de son excrétion totale d'azote et de phosphore par l'intermédiaire du coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée, K_2 . Deux situations sont analysées au cours de deux points fixes de quatre jours : l'une en saison « chaude » (mars) et l'autre en période d'upwelling (août). Les coefficients K_{2N} de l'azote et K_{2P} du phosphore sont calculés à partir des rapports N/P (azote : phosphore) des particules de taille inférieure à 200 μ , de la constitution du zooplankton et de son excrétion. En période d'upwelling, les coefficients K_2 sont plus élevés ($K_{2N} = 0,611$; $K_{2P} = 0,433$) qu'en saison « chaude » ($K_{2N} = 0,387$; $K_{2P} = 0,325$). La production du mésozooplankton est plus élevée en août qu'en mars, le rapport des productions aux deux périodes (1,5) étant voisin de celui des biomasses. Sa production annuelle de carbone — déduite de celle de l'azote par l'intermédiaire du rapport C/N du zooplankton — est de 62,6 g C/m²/an pour la couche 0-200 m. Les valeurs de productivité journalière (rapport P/B) sont fortes (22 et 26 % en mars et août respectivement) et peuvent être attribuées à la présence d'individus jeunes et de petite taille, résultat d'une fécondité élevée du fait de l'abondance des particules et de l'influence de la température. Lorsque l'on considère le rapport entre la ration quotidienne du zooplankton et la production autotrophe ou bien l'efficacité écologique entre phytoplancton et mésozooplankton, on constate que la production autotrophe est insuffisante pour assurer les besoins en nourriture du zooplankton. Les petits organismes hétérotrophes et les particules organiques inertes doivent fournir le complément, celui-ci étant plus important en saison « chaude ». Un schéma décrivant les biomasses et les taux de transfert (prédation, excrétion et production) des premiers échelons du réseau trophique conclut cette étude de la production à l'équateur.

ABSTRACT

Study of the pelagic production in the Atlantic equatorial area on the 4th W meridian. IV. Zooplankton production and its role in the pelagic food-web.

Net zooplankton production is assessed from its total nitrogen and phosphorus excretion via the net growth efficiency coefficient, K_2 . Two situations are studied during two several-day long stations in March ("warm" season) and August (upwelling season). Nitrogen K_{2N} and phosphorus K_{2P} coefficients are computed from particle (<200 μ) constitution, zooplankton constitution and excretion N/P ratios. During the upwelling, K_2 coefficients are higher ($K_{2N}=0.611$; $K_{2P}=0.433$) than during the "warm" season ($K_{2N}=0.387$; $K_{2P}=0.325$). Mesozooplankton (>200 μ) production is greater in August than in March, the ratio between the two seasons (1.5) being very close to the biomasses ratio. Annual zooplankton carbon production—which is assessed from nitrogen via C/N constitution ratio—is 62.6 gC/m²/year. Daily productivity indexes (P/B ratios) are high (22 and 26 % in March and August respectively) and may be ascribed to the preponderance of young and small animals, which is the result of high fecundity (due to the water richness) and of temperature influence. According to the daily ration/autotrophic production ratio and the ecological efficiency between phyto- and mesozooplankton, autotrophic production is not great enough to supply all zooplankton nutritional needs. Small heterotrophic organisms and "dead" organic particles must supply the remainder, which is more important during the "warm" season. A diagram describes biomasses and transfer rates (predation, excretion and production) of the first levels of the pelagic food web and summarizes this study on the equatorial production.

I. INTRODUCTION

La zone équatoriale se distingue des régions situées plus au sud ou plus au nord par des biomasses phyto- et zooplanctoniques plus importantes, du fait d'une structure hydrologique favorable. Pendant l'été boréal, la présence d'un upwelling crée un contraste avec la situation de saison « chaude » qui prévaut le reste de l'année. Les mécanismes de la production pélagique ont pu être étudiés aux deux saisons grâce à deux points fixes de quatre jours situés à 0°30 S, en mars 1975 (point A de la campagne CAP 7502 du N/O Capricorne) et en août 1975 (point B de CAP 7506). La description de l'hydrologie et de la production primaire a fait l'objet d'un article de VOITURIEZ et HERBLAND (1977), celle des biomasses et des peuplements du zooplancton d'un second article par LE BORGNE (1977 a).

Le rôle du zooplancton dans un écosystème marin est triple : (1) par son excrétion d'azote et de phosphore minéral, il contribue à l'élaboration d'une partie de la production autotrophe et par son excrétion organique à une activité bactérienne. Ce problème a été traité précédemment par LE BORGNE (1977 b). (2) Par sa production nette — accroissement de sa biomasse — il subvient aux besoins des échelons supérieurs du réseau trophique. Ce rôle sera tout particulièrement étudié dans le présent article. (3) Par sa prédation enfin, il est responsable de la mortalité des organismes des échelons inférieurs (phytoplancton, microzooplancton). La prédation du zooplancton sera estimée à partir des mesures d'excrétion et de production par l'intermédiaire d'un coefficient qui n'a pu être déterminé et qui sera tiré de la littérature. Ces trois rôles étant connus, il sera intéressant de conclure cette série d'articles par un schéma décrivant les biomasses et les flux (excrétion, prédation, production) des premiers échelons du réseau trophique aux deux périodes de l'année.

En raison de la complexité des écosystèmes tropicaux, on a opté pour une étude globale des différents éléments du réseau trophique, classés selon leurs tailles. Ce faisant, on admet que les organismes des échelons supérieurs, plus grands, se nourrissent des organismes des échelons inférieurs, plus petits. Les relations proies-prédateurs sont donc basées sur un critère de taille et non sur leurs natures respectives (déterminées après identification des différentes espèces), les prédateurs prélevant les proies en fonction de leur abondance dans le milieu à condition qu'elles soient de taille convenable. On a ainsi distingué les particules (0,8-50 μ), le microzooplancton (50-200 μ), le mésozooplancton (200-7 000 μ) pour lequel on a séparé les « particle-feeders » (animaux se nourrissant de particules de taille inférieure à 200 μ) de leurs prédateurs. De telles études globales sont possibles à condition de prendre un certain nombre

de précautions : taille suffisante des échantillons, contrôle à la loupe, séparation des prédateurs et de leurs proies...

II. MÉTHODES

1. Principe de l'évaluation de la production nette du zooplancton

La production du mésozooplancton sera déduite des valeurs d'excrétion de LE BORGNE (1977 b) par l'intermédiaire du coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée, K_2 . Ce coefficient sera calculé à partir des rapports N/P (azote : phosphore) des proies, des prédateurs et de leur excrétion par la méthode décrite par LE BORGNE (1978). Il n'y a pas eu de mesure du rapport N/P de constitution du microzooplancton dont on déduira la production par l'utilisation d'un coefficient K_2 moyen (§ V-1-2). L'avantage de la méthode est de pouvoir opérer sur les populations « totales » (ou mélangées) de proies et de prédateurs du milieu naturel, de minimiser les mesures en milieu artificiel, puisque seule l'excrétion est mesurée, et d'être rapide, offrant donc la possibilité d'études de courtes durées.

2. Mesures de l'excrétion

Les quantités d'azote et de phosphore excrétées par le micro- et le mésozooplancton dans la colonne d'eau 0-200 m sont le résultat du produit d'une valeur de biomasse par celle d'un taux d'excrétion. Le calcul, détaillé par LE BORGNE (1977 b), fait intervenir l'action de la température — variable dans les différents niveaux de la colonne d'eau — et celle des variations nyctémérales de la biomasse.

3. Rapports C/N/P

La constitution des particules est déterminée sur deux échantillons préalablement tamisés sur une soie de 200 μ : le premier, constitué des particules de 4 l d'eau recueillies sur un filtre en fibre de verre, sert à la mesure du phosphore par la méthode de MENZEL et CORWIN (1965) ; le second, comprend les particules de 0,28 l d'eau recueillies sur un filtre d'argent de 0,8 μ et sert à la mesure du carbone et de l'azote par un analyseur « CHN » Hewlett-Packard 185B. On rapporte les quantités de phosphore à celles d'azote ou de carbone par l'intermédiaire du volume filtré. Les mesures ont eu lieu à 8 niveaux de la colonne d'eau. Le rapport C/N/P du mésozooplancton (il n'y a pas eu de mesure sur le microzooplancton) est mesuré sur un broyat de l'échantillon total prélevé

par le filet vertical 200-0 m (voir détails dans LE BORGNE, 1975 et 1977 a). Le rapport N/P de l'excrétion du microzooplancton ou du mésozooplancton est mesuré sur un même échantillon. A chaque station, ces rapports sont les moyennes établies sur 3 à 4 échantillons (LE BORGNE, 1977 b).

III. CALCUL DES COEFFICIENTS D'UTILISATION K_{2N} ET K_{2P} DU MÉSOZOOPLANKTON

1. Principe du calcul

On ne fera que résumer ce qui a été décrit en détail par LE BORGNE (1978). A l'échelon d'un individu ou d'une population animale et pour une période suffisamment courte pour négliger la production des œufs, on peut écrire les équations suivantes :

$R = A + F$ (1) et $A = P + T$ (2) Avec :
 R : ration ou quantité de nourriture ingérée
 A : quantité de nourriture assimilée
 F : quantité non assimilée et rejetée sous forme de fèces
 P : production nette ou accroissement de biomasse, mues comprises
 T : quantité nécessaire à la fourniture d'énergie, dont les produits finaux se retrouvent dans la respiration et l'excrétion liquide.

Les termes de ces équations sont rapportés à l'unité de temps et exprimés en énergie. Ils peuvent aussi être exprimés en quantités de carbone, d'azote ou de phosphore en raison de l'étroite relation qui les lie à l'énergie. On définit également les rendements suivants :

— le coefficient d'assimilation $D = A/R$ (3)
 — le coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée, K_2

$$K_2 = P / (P + T) \quad (4)$$

KETCHUM (1962) observant des rapports N/P différents pour les particules et le zooplancton propose un mode de calcul de K_2 , repris et amélioré par BUTLER, CORNER et MARSHALL (1969 et 1970). Ce calcul considère les rapports atomiques N/P des proies ($R_N/R_P = a_1$), des prédateurs ($P_N/P_P = a_3$) et de leur excrétion, seule forme sous laquelle le phosphore et l'azote sont libérés ($T_N/T_P = a_2$) et des coefficients d'assimilation ($D_N/D_P = a_4$). Le calcul donne :

$$K_{2P} = (a_1 a_4 - a_2) / (a_2 - a_3) \quad (5)$$

$$\text{et } K_{2N} = (a_3 / a_1 a_4) \cdot K_{2P} \quad (6)$$

Lorsque les coefficients d'assimilation de l'azote et du phosphore sont égaux, $a_4 = 1$ et les équations (5) et (6) deviennent :

$$K_{2P} = (a_1 - a_2) / (a_2 - a_3) \quad (5b)$$

$$\text{et } K_{2N} = (a_3 / a_1) \cdot K_{2P} \quad (6b)$$

La présente étude constitue la première application de cette méthode au plancton « total » hauturier. Les coefficients K_{2N} de l'azote et K_{2P} du phosphore seront calculés pour le seul mésozooplancton dont on a mesuré l'ensemble des rapports. Le coefficient K_{2C} du carbone pourrait être connu d'après les rapports C/N, mais dans ce cas, le terme a_2 concerne à la fois la respiration et l'excrétion de carbone. Aucune mesure n'a eu lieu sur cette excrétion et l'on déduira donc la production de carbone de celle de l'azote par l'intermédiaire du rapport C/N de constitution.

2. Valeurs des rapports a_1 , a_2 et a_3 (en atomes)

2.1. Rapport N/P des proies (a_1)

On considérera que les proies du mésozooplancton sont des particules tamisées sur une soie de 200 microns de vide de maille et recueillies sur des filtres de pores inférieurs au micron (§ II-3). Les mesures de phosphore particulaire montrent que la plupart de ces particules sont de taille inférieure à 50 μ ; le pourcentage des particules 50-200 μ par rapport aux particules 0-200 μ n'est en effet que de 13,1 %. Lorsque l'on exprime les biomasses des deux fractions en A.T.P., ce pourcentage atteint 35,2 %, ce qui permet de penser qu'une proportion importante des particules de la gamme 0-50 μ est constituée de particules organiques inertes.

Les valeurs moyennes du rapport a_1 sont calculées sur ceux de la couche 0-100 m en mars et 0-80 m en août (tabl. I), couches dans lesquelles se trouve l'essentiel de la biomasse du phytoplancton et du mésozooplancton (LE BORGNE, 1977 a) et où les rapports présentent une relative homogénéité. Plus profond, ils augmentent fortement par suite de la dégradation des particules et de la libération plus rapide du phosphore. Bien que les rapports soient trop variables pour le démontrer, il semble que les valeurs soient plus faibles entre 40 et 50 m au point A, à la profondeur du maximum de chlorophylle. Enfin, les moyennes de ces rapports sont plus élevées en mars (18,8) qu'en août (17,0), la différence n'étant pas significative du fait de la trop grande variabilité des mesures.

Celle-ci est due à la nature des particules échantillonnées (dominance ou non des hétérotrophes, particules vivantes ou non) et aux erreurs méthodologiques. Les mesures d'azote et de phosphore, en effet, n'ont pas été effectuées sur une même fraction de l'échantillon de particules ; l'une est recueillie sur un filtre en fibres de verre et l'autre sur filtre d'argent (§ II-3) de coefficients de filtration différents. Or, on ramène les valeurs de phosphore à celles d'azote par l'intermédiaire du volume filtré. Cette erreur

TABLEAU I

Valeurs moyennes et écart-types (s) des rapports atomiques N/P des particules (a_1) aux différentes profondeurs, de l'excrétion totale du zooplancton (a_2) et de sa constitution (a_3). Coefficients d'utilisation de la nourriture assimilée pour l'azote (K_{2N}) et le phosphore (K_{2P}) aux différentes stations des points A (mars) et B (août).

Mean values and standard deviations (s) of particle N/P atomic ratios (a_1) along the watercolumn, mesozooplankton excretion (a_2) and constitution (a_3) N/P ratios. Nitrogen (K_{2N}) and phosphorus (K_{2P}) net growth efficiencies at point A (march) and B (august) stations.

Rapport	st Prof. (m)	Point A (mars)				Point B (août)				Moyennes générales	
		44	47	51	55	54	55	56	57	A	B
a_1	100	23,5	—	20,2	—	—	—	—	—		
	80	—	26,0	10,9	13,9	13,2	8,9	11,0	17,8		
	70	19,2	21,1	14,0	17,8	—	—	—	—		
	60	14,1	—	—	—	18,8	—	20,5	—		
	50	13,3	26,8	16,7	14,1	12,1	9,4	16,9	18,2		
	40	14,7	15,6	13,1	20,5	20,6	23,9	19,0	27,2		
	30	18,8	16,5	15,8	21,3	12,5	24,1	15,3	21,5		
	20	—	18,1	20,7	20,7	10,8	19,0	20,2	16,7		
	0	39,4	—	18,5	—	8,6	16,9	16,0	20,6		
	Moyenne	20,4	20,6	16,2	18,1	13,8	17,0	17,0	20,3	18,8	17,0
	s	9,1	4,8	3,5	3,4	4,0	6,9	3,3	3,8	2,1	2,3
a_2	Moyenne	18,0	19,0	14,2	17,1	9,7	11,7	11,8	12,5	17,1	11,4
	s	2,3	2,2	2,0	1,5	1,4	0,8	0,7	0,8	2,1	1,2
a_3	Moyenne	23,0	24,5	21,4	21,0	23,6	25,8	26,8	23,4	22,5	24,9
	s	—	—	—	—	—	—	—	—	1,6	1,7
K_{2P}		0,480	0,290	0,277	0,256	0,295	0,376	0,347	0,716	0,325	0,433
K_{2N}		0,541	0,345	0,366	0,297	0,504	0,570	0,547	0,825	0,387	0,611

apparaît sur les coefficients de variation (écart-type/moyenne) qui sont moins élevés pour le rapport C/N mesuré sur la même fraction (14,1 % en août et variant de 11,1 à 20,7 %) que pour le rapport N/P (26,6 % pour la même période et variant de 18,8 à 40,5 %) qui provient de deux fractions différentes.

2.2. Rapport N/P de l'excrétion des prédateurs (a_2)

En raison de l'importance variable de l'excrétion minérale dans l'excrétion totale, c'est cette dernière qu'il faut considérer. Les rapports du tableau I sont obtenus sur l'ensemble des flacons correspondant aux deux températures (20 et 28° C au point A) ou à une seule (17° C au point B). LE BORGNE (1977 b) a montré précédemment que la température n'affectait pas la valeur de a_2 significativement plus faible en août qu'en mars (11,4 et 17,1, respectivement).

2.3. Rapport N/P de la constitution des prédateurs (a_3)

Les mesures ont été faites sur un broyat de l'échantillon total du mésozooplankton de la couche

0-200 m. On admet donc que la constitution est la même aux différents niveaux et que le mésozooplankton ne représente qu'un seul échelon trophique. Les prédateurs des « particle-feeders » pêchés en même temps, ne représentent en fait que 10 % de la biomasse (LE BORGNE, 1977 a) et s'ils ont effectivement des rapports différents (LE BORGNE, 1978), leur présence ne doit altérer que légèrement le rapport N/P de l'échantillon total. Les rapports a_3 sont significativement plus élevés en août (24,9) qu'en mars (22,5) (LE BORGNE, 1977 a).

3. Valeurs du coefficient K_2

On utilisera les relations simplifiées (5b) et (6b) qui ne sont valables que si le terme a_4 (rapport des coefficients d'assimilation) est égal à l'unité. Pour le vérifier, il suffit de démontrer que les rapports N/P des fèces et des particules sont égaux. Nos tentatives pour le démontrer se sont soldées par un échec du fait de la trop grande variabilité des rapports N/P des fèces : il y a vraisemblablement perte variable

de l'azote et du phosphore dès la défécation. Il a donc paru préférable de les supposer égaux en se basant sur la revue de CORNER et COWEY (1968). Notons cependant que BUTLER, CORNER et MARSHALL (1970) trouvent des valeurs sensiblement différentes chez *Calanus* : 62 % pour D_N et 77 % pour D_P .

Les valeurs du coefficient K_2 figurant sur le tableau I sont comparables à celles de BUTLER *et al.* (1970) étudiant la production de *Calanus* par la même méthode : $K_{2N} = 0,427$ et $K_{2P} = 0,223$. CONOVER et LALLI (1974) observent des valeurs comprises entre 0,34 et 0,73 chez le Ptéropode *Clione* pour l'azote, valeurs que l'on retrouve pour le carbone, le poids sec ou l'énergie dans la revue de BOUGIS (1974), les résultats de TAGUCHI et ISHII (1972) sur *Calanus* (0,26 à 0,53 pour le carbone), SHUSHKINA (1972) sur *Neomysis* (0,43 à 0,76), FILATOV (1972) sur la carpe (0,47) ou les valeurs de VINOGRADOV, SHUSHKINA et KUKINA (1976) dans le Pacifique équatorial (0,34 à 0,48 dans les zones pauvres et 0,56 à 0,64 dans les zones riches).

En raison de la variabilité de nos résultats et du faible nombre de stations, il n'est pas possible de mettre en évidence de différence significative aux deux saisons. Il semblerait toutefois que les valeurs de K_{2N} et K_{2P} de saison chaude (point A) soient inférieures à celles de l'upwelling (point B ; tabl. I), résultat qui pourrait s'expliquer par la présence de proies et de stades jeunes plus nombreux en période d'upwelling. Ces deux facteurs entraînent en effet une augmentation du coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée, démontrée par SUSCHENYA (1970), PAFFENHOFER (1976) et HARRIS et PAFFENHOFER (1976) pour l'âge des individus et par CONOVER et LALLI (1974), PETIPA, MONAKOV, SOROKIN, VOLOSHINA et KUKINA (1975), CORNER, HEAD, KILVINGTON et PENNYCUICK (1976) pour l'abondance de la nourriture. Ce dernier point est controversé (voir travaux de SUSCHENYA, 1970 et PAFFENHOFER, 1976) et dépend certainement de la nature respective des proies et des prédateurs.

Si l'on ordonne les trois rapports a_1 , a_2 et a_3 , on observe que leur ordre est maintenu malgré les variations observées d'une station à l'autre (à l'exception du rapport a_3 des stations 55 du point A et 57 du point B ; tabl. I). Le fait que leurs évolutions soient parallèles indique une adaptation des prédateurs à leurs proies par le maintien d'une certaine stabilité du coefficient K_2 . Une seconde remarque découle de cette constatation : si les différents rapports qui ont été mesurés indépendamment les uns des autres subissent des variations parallèles, il est probable que ces variations soient dues à des populations différentes (par leurs rapports N/P) plutôt qu'à une incertitude sur les mesures. En conséquence, il nous a paru plus exact de considérer les valeurs de K_2 particulières à chaque station pour

l'estimation de la production plutôt qu'une valeur unique à chaque point fixe.

IV. ESTIMATION DE LA PRODUCTION NETTE DU MÉSOZOOPLANKTON

1. Mode de calcul

La production est déduite des valeurs d'excrétion totale d'azote et de phosphore de LE BORGNE (1977 b) par l'intermédiaire du facteur $K_2/(1-K_2)$ (équation (4) de § III-1), pour trois périodes de 24 heures au point A et de deux au point B (tabl. II). L'utilisation d'un coefficient K_2 unique pour la colonne d'eau est possible, puisque le terme a_3 est mesuré sur des animaux recueillis de 200 à 0 m et dont le rapport d'excrétion a_2 ne subit pas l'effet de la température. On suppose que le zooplancton ne se nourrit que de particules superficielles des couches 0-80 et 0-100 m, dans lesquelles le rapport a_1 est constant, hypothèse sans doute vérifiée étant donnée la distribution superficielle du zooplancton (LE BORGNE, 1977 a). Les coefficients K_2 pris en considération sont les moyennes des deux valeurs observées au début et à la fin de chaque période. A titre d'exemple, la valeur de K_{2N} pour le premier jour du point B est la moyenne des K_{2N} des stations 54 et 55 du tableau I, soit : $(0,504 + 0,570)/2 = 0,537$. La production de carbone est déduite de celle d'azote par le rapport C/N de constitution (en masses) de 4,04 en mars et 4,10 en août (valeurs de LE BORGNE, 1977 a) puisque l'accroissement de la biomasse de carbone et d'azote se fait dans le même rapport que celui de sa constitution.

Aux valeurs de production, on peut adjoindre deux indices qui illustrent son intensité : la productivité journalière (ou rapport production journalière/biomasse) et le temps de renouvellement (ou « turn-over time ») qui est la durée nécessaire au renouvellement de la biomasse de départ. Ce temps de renouvellement est l'inverse de la productivité. Les valeurs de biomasses considérées dans le calcul de la productivité sont les moyennes quotidiennes des poids secs converties en azote par les facteurs 0,083 en mars et 0,093 en août et en phosphore par 0,0087 et 0,0084 (valeurs de LE BORGNE, 1977 a). Les valeurs de productivité et de temps de renouvellement du carbone ne figurent pas sur le tableau II : ils sont, par définition, identiques à ceux de l'azote. Il devrait en être de même pour le phosphore et l'azote, mais l'on observe cependant des différences provenant du mode de calcul.

2. Comparaison de la production aux deux saisons

La production est plus élevée au mois d'août qu'au mois de mars, le rapport des productions aux deux

TABLEAU II

Excrétion et production du mésozooplancton de la colonne d'eau 0-200 m. Valeurs du coefficient K_2 , de la productivité journalière et du temps de renouvellement de la biomasse.

Mesozooplankton excretion and production in the 0-200 m watercolumn. K_2 coefficient, daily productivity index and biomass turn-over time values.

Stations	Excrétion (mg/m ³ /j.)		K_2		Production (mg/m ³ /j.)			Productivité journalière (%)		turn-over time (j)	
	N _T	P _T	N	P	N	P	C	N	P	N	P
<i>Point A :</i>											
1 ^{er} jour.....	54,28	6,17	0,443	0,385	43,2	3,86	174	30,8	26,3	3,2	3,8
2 ^e jour.....	69,06	8,15	0,356	0,284	38,2	3,24	154	21,4	17,3	4,7	5,8
3 ^e jour.....	63,45	8,34	0,332	0,267	31,5	3,03	127	20,9	19,2	4,8	5,2
Moyenne.....	62,26	7,56	—	—	37,6	3,38	152	24,0	20,6	4,2	4,9
<i>Point B :</i>											
1 ^{er} jour.....	42,74	8,96	0,537	0,336	49,6	4,53	203	22,6	22,9	4,4	4,4
2 ^e jour.....	53,16	10,04	0,559	0,362	67,4	5,69	276	30,2	28,3	3,3	3,5
Moyenne.....	47,95	9,49	—	—	58,5	5,11	240	26,5	25,6	3,8	3,9

points fixes étant de 1,56 pour l'azote et 1,51 pour le phosphore, valeurs très proches du rapport de biomasses du filet WP-2 de 1,49 (LE BORGNE, 1977 a). Cette constatation n'était pas évidente *a priori* car, ainsi qu'on l'a constaté précédemment (LE BORGNE, 1977 b), l'excrétion d'azote est plus forte en mars. La valeur plus élevée du coefficient K_2 est donc suffisante pour corriger cette valeur d'excrétion et maintenir un rapport égal à celui des biomasses. Les valeurs de productivité sont élevées, légèrement supérieures au point B : 26,5 % en août pour l'azote contre 24,0 % en mars ; 25,6 % et 20,6 % pour le phosphore (tabl. II). Ceci correspond à des temps de renouvellement très courts, de 3,5 à 5 jours.

On peut tenter d'estimer la production annuelle du zooplancton en admettant que le point A représente une situation moyenne de saison chaude qui dure 9 mois (octobre à juin) et le point B, une situation moyenne de saison d'upwelling de 3 mois (juillet à septembre). On obtient alors les résultats suivants :

Azote : $(37,6 \times 9 \times 30) + (58,5 \times 3 \times 30) = 15,417 \text{ gN/m}^2/\text{an}$

Phosphore : $(3,38 \times 9 \times 30) + (5,11 \times 3 \times 30) = 1,373 \text{ gP/m}^2/\text{an}$

Carbone : $(152 \times 9 \times 30) + (240 \times 3 \times 30) = 62,640 \text{ gC/m}^2/\text{an}$.

Soient 215 tonnes de carbone par mille-carré (ou 62,6 tonnes par kilomètre-carré) par an pour les animaux de la classe de taille 200-7 000 μ de la couche 0-200 m.

3. Discussion

Comparées aux valeurs de production trouvées par d'autres auteurs dans d'autres régions (tabl. III), les valeurs du mois de mars sont voisines de la moyenne annuelle à Long Island Sound, la valeur moyenne à l'équateur pouvant se rapprocher de celle de STEELE (citée par BOUGIS, 1974) en Mer du Nord. La production du mois d'août est — si l'on excepte celle de l'upwelling de Mauritanie — la plus élevée du tableau III.

La biomasse globale peut être importante du fait de biomasses élevées, mais à « turn-over » lent ou bien de biomasses à forte productivité. Il est donc important de comparer les rapports P/B observés à l'équateur à ceux d'autres régions. Le tableau III montre que la zone équatoriale présente les rapports les plus élevés (24,0 à 26,5 %), mais ce sont les seules données concernant le plancton total de la zone inter-tropicale que l'on connaisse, à l'exception de celles d'HERBLAND, LE BORGNE et VOITURIEZ (1973) dans l'upwelling mauritanien. Ces dernières cependant sont des valeurs déduites de la respiration par l'intermédiaire de coefficients K_2 puisés dans la littérature. On peut invoquer plusieurs raisons pour expliquer ces valeurs élevées à l'équateur.

(1) Tout d'abord, les animaux de petite taille, petits Copépodes et stades larvaires, ont une productivité supérieure à celle des grandes espèces ou des adultes. Si l'on compare en effet les résultats de SHUSHKINA et KISLIAKOV (1975) pour la productivité

TABLEAU III

Revue de la littérature concernant la production du zooplancton « total » et la productivité journalière (P/B) de différentes catégories d'animaux du plancton.

A review of anterior works on total zooplankton production and daily productivity index (P/B ratio) for several types of zooplankton organisms.

Auteur, région, période	Organismes	Production (mgC/m ³ /j)	P/B (%)
RILEY (1947) (1) : George Bank (année).....	Zooplankton total	200	3
HARVEY (1950) (1) : Manche (année).....	Zooplankton total	75	10
CONOVER (1956) (1) : Long Island Sound (année).....	Zooplankton total	166	17
STEELE (1958) (1) : Mer du Nord (été).....	Zooplankton total	180	5
HERBLAND <i>et al.</i> (1973) : Mauritanie (mars).....	Zooplankton total	40 à 2000	26 à 48
<i>Présent article</i> : Atlantique équatorial (mars).....	Zooplankton total	152	24,0
Atlantique équatorial (août).....	Zooplankton total	240	26,5
Atlantique équatorial (année) (2).....	Zooplankton total	171	24,6
MALOVITSKAIA (1971) : Atlantique équatorial :	<i>Neocalanus, Euchaeta</i>		2 à 8
REEVE & BAKER (1975) : Floride	<i>Sagitta</i>		20 à 41
	<i>Mnemiopsis</i>		6 à 20
SHUSHKINA et KISLIAKOV (1975) : Pacifique équatorial et upwelling du Pérou	nauplii, copépodites.....		40 à 86
	Chaetognathes.....		5 à 17
	Larves d'Euphausiacés.....		30
SHUSHKINA et KISLIAKOV (1975) : eaux oligotrophes du Pacifique ouest	nauplii, copépodites.....		50 à 100
	Chaetognathes.....		40 à 60
	Larves d'Euphausiacés.....		30
VINOGRADOV <i>et al.</i> (1976) : upwelling équatorial Pacifique	Est (riche)	Protozoaires.....	150
		Phytophages.....	99
		Carnivores.....	33
	Centre	Protozoaires.....	84
		Phytophages.....	48
		Carnivores.....	28
	Ouest (pauvre)	Protozoaires.....	—
		Phytophages.....	15
		Carnivores.....	23

(1) In BOUGIS (1974).

(2) Pour le calcul de la moyenne annuelle, on a considéré une saison « chaude » de 9 mois, et une saison d'upwelling de 3 mois.

des espèces de petite taille dans la zone intertropicale du Pacifique à ceux de MALOVITSKAIA (1971) sur de grandes espèces du Golfe de Guinée, on observe des différences importantes (tabl. III) : rapports P/B de 40 à 100 % pour les premiers et de 2 à 8 % pour le second. Or, nous avons vu (LE BORGNE, 1977 a) que plus de 60 % du mésozooplankton était constitué d'individus de petite taille comprise entre 200 et 500 microns. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que l'on trouve des valeurs élevées de productivité sur le plancton « total » où dominent les stades jeunes des différentes espèces, les adultes étant moins nom-

breux du fait de la mortalité (se reporter par exemple, aux courbes effectifs-âge des individus pour *Calanus pacificus* de MULLIN et BROOKS, 1976).

(2) Cette importance du nombre des individus jeunes est la conséquence d'une fécondité accrue, liée à la présence de concentrations importantes de particules aux deux saisons (VOITURIEZ et HERBLAND, 1977), phénomène démontré depuis longtemps (MARSHALL et ORR, 1952 ; EDMONDSON, 1962 ; GORKETT et Mc LAREN, 1969 ; GAUDY, 1974 ; BAKER et REEVE, 1974, etc.).

(3) L'action de la température, enfin, est double. Son augmentation provoque un raccourcissement des temps de renouvellement. RAZOULS (1974) montre ainsi l'existence d'une corrélation négative entre la durée de développement et la température chez les Copépodes *Temora* et *Centropages*. La seconde action de la température, liée à la première, se traduit par une diminution de la taille des individus, phénomène que l'on observe généralement dans les mers chaudes. Pour CONOVER et LALLI (1974), ceci ne serait pas une conséquence de la température, mais de la nature de la nourriture : les particules plus petites des régions chaudes entraîneraient des dépenses énergétiques plus importantes de la part des animaux qui s'en nourrissent et donc une production relativement plus faible (le K_2 diminue). Nos valeurs des coefficients K_2 dans la zone équatoriale sont élevées et ne confirment pas cette opinion, peut-être vérifiée dans les zones oligotrophes.

Pour résumer, on peut penser que l'abondance des particules à l'équateur provoque une augmentation de la fécondité des espèces et par voie de conséquence, la présence de stades jeunes plus nombreux et à productivité plus élevée. Ceci apparaît sur les résultats de VINOGRADOV, SHUSHKINA et KUKINA (1976) dans le Pacifique équatorial (tabl. III) où les régions orientales riches ont des rapports P/B supérieurs à ceux des zones plus pauvres à l'ouest. Secondairement, la température doit intervenir en raccourcissant la durée des cycles vitaux et en diminuant la taille des individus, ce qui a également pour conséquence d'augmenter la productivité. A abondance de nourriture égale, les espèces des régions chaudes ont des rapports P/B supérieurs à celles des régions froides, ce qui apparaît sur les résultats du tableau III pour le plancton total des mers tempérées et tropicales et sur ceux de REEVE et BAKER (1974) étudiant la productivité du Cténaire *Mnemiopsis* à 26° C. Leurs valeurs sont supérieures à celles d'HIROTA (1974) sur *Pleurobrachia* à 12-20° C.

(4) Enfin, les valeurs élevées de productivité peuvent être dues à une surestimation des taux d'excrétion du zooplancton parce que l'on a pu mesurer la libération d'azote et de phosphore par les pelotes fécales ou par des animaux morts. L'état du plancton à la fin des expériences d'incubation a été contrôlé et les rapports N/P d'excrétion élevés démontrent indirectement le bon état des animaux. S'il y avait en effet eu mortalité au cours de l'expérience, le phosphore étant libéré plus rapidement que l'azote, on aurait dû observer des rapports N/P plus faibles, ainsi que le constatent MULLIN, PERRY, RINGER et EVANS (1975). Enfin, les valeurs de taux d'excrétion sont conformes à celles d'autres auteurs (voir la revue de LE BORGNE, 1977 b) et on peut sans doute écarter leur influence sur les valeurs de productivité.

V. RÔLE DU ZOOPLANKTON DANS LE RÉSEAU TROPHIQUE

A la suite de cette étude et de celles de VOITURIEZ et HERBLAND (1977), LE BORGNE (1977 a et b) et HERBLAND et VOITURIEZ (1977), il est possible de dresser un schéma du fonctionnement des premiers échelons du réseau trophique (fig. 1).

1. Établissement du schéma

On distingue quatre niveaux trophiques : les particules (0,8-50 μ), le microzooplancton (50-200 μ), le mésozooplancton (200-7 000 μ) pour lequel on a séparé les « particle-feeders » de leur prédateurs. Les masses sont exprimées en milligrammes d'azote par mètre-carré et les flux dans la même unité, rapportée à 24 heures. On admet que les organismes d'un même niveau trophique ne se dévorent pas entre eux, ce qui n'est certainement pas le cas des particules où les plus petites doivent servir de nourriture à certains hétérotrophes de taille inférieure à 50 μ . Les valeurs de la figure 1 ont été obtenues de la façon suivante.

1.1. *Les biomasses* sont celles du tableau I de LE BORGNE (1977 a). La séparation entre tripton (particules inertes) et particules vivantes s'est faite en utilisant le rapport $C_{ATP}/N_{particules}$ d'HERBLAND et VOITURIEZ (1977) de 1,60 au point A et 2,03 au point B. Ce rapport permet de connaître, à l'aide du rapport atomique C/N des particules de 6,1, la part de la biomasse vivante dans la biomasse totale : 26,2 % au point A et 35,5 % au point B. La biomasse B_4 représente 10 % de la biomasse du mésozooplancton (B_3+B_4) d'après LE BORGNE (1977 a).

1.2. *La production* de l'échelon 1 comprend une production autotrophe (P_1 auto), mesurée par la méthode au ^{14}C et une production hétérotrophe (P_1 hétéro) inconnue. Les valeurs de la production autotrophe sont celles du tableau VII de LE BORGNE (1977 b). La production de l'échelon 2, P_2 , n'a pas été mesurée ; on l'a déduite de l'excrétion par l'intermédiaire du coefficient $K_2 = 0,4$. La production de l'échelon 4, P_4 , est égale au dixième de la production du mésozooplancton (P_3+P_4) du tableau II en supposant que le rapport des productions est le même que celui des biomasses.

1.3. *Les valeurs d'excrétion* totale d'azote sont celles du tableau IV de LE BORGNE (1977 b), converties en milligrammes.

1.4. *La prédation, ou ration*, des échelons 2, 3 et 4 est déduite de la production, de l'excrétion et du coefficient d'assimilation de la façon suivante :

$$(2) \text{ et } (3) \Rightarrow R = (P + T)/D$$

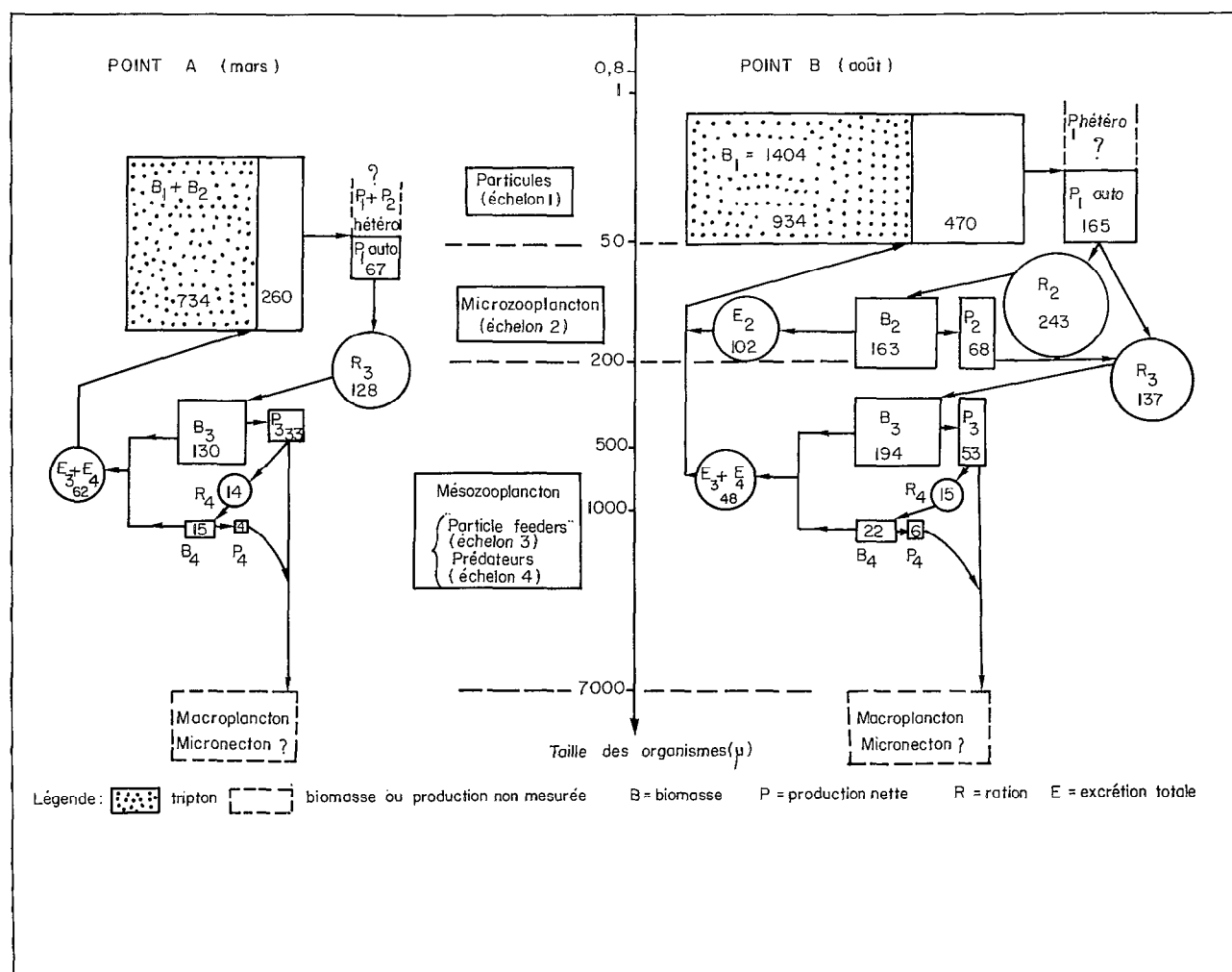


Fig. 1. — Schéma décrivant les biomasses (mg/m²) et les taux de transfert (mg/m²/jour) de l'azote dans les premiers niveaux du réseau trophique de la couche 0-200 m aux points A et B.

La coefficient d'assimilation, D , utilisé est de 0,7, valeur trouvée par CONOVER (1966). La ration R_2 de l'échelon 2 au point B est ainsi égale à : $(68 + 102) / 0,7 = 243 \text{ mgN/m}^2/\text{j}$. Comme pour B_4 et P_4 , on a : $R_4 = (R_3 + R_4) / 10$.

1.5. Les échelons 1 et 2 sont confondus au point A, puisqu'il n'y a pas eu de mesure d'excrétion et de production sur la fraction 50-200 μ .

2. Discussion

2.1. Importance de la ration du zooplancton

La figure 1 montre que la ration du mésozooplancton représente 70 % de sa biomasse par jour en août et 100 % en mars. Ce résultat n'est pas inha-

bituel : PETIPA, MIRONOV et PAVLOVA (1970) le trouvent égal à 130 % (60 à 333 %) en mer Noire, PETIPA, MONAKOV, VOLOSHINA et KUKINA (1975) dans les eaux riches du Pacifique observent des valeurs de 68 à 322 % et PAFFENHOFER et HARRIS (1976) de 63 à 148 % sur *Pseudocalanus*.

2.2. Importance des organismes hétérotrophes dans la ration du zooplancton

La production autotrophe ne représente que 52 % de la ration R_3 en mars et 120 % en août. Ces deux valeurs sont surestimées car une partie de la production primaire est utilisée par le microzooplancton ; ce dernier absorbe au point B, 147 % de la production autotrophe. L'importance des particules « mortes » et des organismes hétérotrophes — microzoo-

plancton de 50 à 200 μ et inférieur à 50 μ — dans l'alimentation du mésozooplancton apparaît donc de façon évidente si l'on admet un système en équilibre où la biomasse des particules reste constante.

La part des hétérotrophes dans la ration R_3 est plus importante en mars. Ceci ressort des valeurs de 50 et 120 % citées précédemment. Ce résultat est en accord avec ceux d'HERBLAND et VOITURIEZ (1977) qui observent que le phytoplancton représente une part plus faible de la biomasse vivante totale au mois de mars. Il serait naturellement intéressant de connaître la valeur de la production hétérotrophe inférieure à 200 μ , étudiée partiellement au point B (microzooplancton).

2.3. *Efficience écologique*

En régime stable, lorsque la biomasse est constante du fait de l'équilibre entre la production et la mortalité, l'efficience écologique E , entre les niveaux 1 et 2 est le rapport : $E = P_2/P_1$. En supposant que le mésozooplancton ne se nourrisse que de phytoplancton, l'efficience écologique serait de 0,49 (33:67) en mars et 0,32 (53:165) en août. On pourrait donc en conclure, ainsi que l'ont fait de nombreux auteurs, que l'efficience écologique est plus élevée dans les zones pauvres (saison « chaude » dans notre cas). Ces valeurs très élevées tendent au contraire à montrer que la prise en considération de la seule production primaire fausse le calcul. La production hétérotrophe couvre vraisemblablement une partie des besoins en nourriture du zooplancton, entraînant donc un allongement de la chaîne alimentaire. Un calcul rapide va permettre de montrer que l'efficience écologique peut être égale — ou supérieure — en période d'upwelling. Si l'on admet que toute la production de particules est ingérée — supposant donc nulle la sédimentation — l'efficience écologique devient le rapport P_3/R_3 (dans le cas du mésozooplancton). Or, ce rapport est le coefficient d'utilisation de la nourriture ingérée K_1 , égal à K_2/D (LE BORGNE, 1978). Si D est le même aux deux saisons, l'efficience écologique est plus élevée en période d'upwelling car K_2 est supérieur (II-3). Ce résultat confirmerait les conclusions de DANDONNEAU (1975) dans les zones équilibrées, obtenues à partir de la comparaison des pentes des droites log (biomasse du zooplancton)-log (Chlorophylle « a »). Une conclusion analogue pourrait être tirée si D diminuait en période d'upwelling. WELCH (1968), PETIPA *et al.* (1975), VINOGRADOV *et al.* (1976) montrent que l'augmentation de K_2 est accompagnée de la diminution du coefficient d'assimilation, ce qui aurait pour effet d'augmenter également l'efficience écologique en période d'upwelling. La connaissance du coefficient D aux deux périodes devrait donc être l'un des objectifs

des études ultérieures et permettrait également le calcul exact des termes R du schéma de la fig. 1.

VI. RÉSUMÉ. CONCLUSIONS

1. On a estimé la production du mésozooplancton à partir des valeurs d'excrétion d'azote et de phosphore de LE BORGNE (1977 b) par l'intermédiaire du coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée K_2 . Celui-ci est calculé à partir des rapports N/P des proies (les particules inférieures à 200 μ), des prédateurs (le mésozooplancton) et de son excrétion. Si l'on suppose égaux les coefficients d'assimilation de l'azote et du phosphore, on observe que les coefficients K_2 sont plus élevés en période d'upwelling qu'en saison « chaude ».

2. La production du zooplancton est plus élevée en août, le rapport entre les deux saisons étant très proche de celui des biomasses : 1,5. La productivité journalière est élevée à l'équateur (22 % en moyenne en mars et 26 % en août). Ceci est dû à la présence de petites espèces et de stades jeunes très nombreux (60 % de la biomasse du mésozooplancton comprend en effet des organismes de taille comprise entre 200 et 500 μ), conséquence de l'action de deux facteurs : l'abondance des particules et la température. La première provoque une augmentation de la fécondité du zooplancton et donc l'abondance des stades jeunes à rendement net en croissance (coefficient K_2) élevé. L'effet de la température est de raccourcir le cycle vital du zooplancton et donc de réduire la taille des individus dont le taux de croissance augmente.

3. Si l'on admet que les valeurs observées reflètent des situations moyennes de saison chaude et d'upwelling et que cette dernière dure trois mois, on obtient une production moyenne annuelle de 62,6 gC/m²/an (soient 215 tonnes de carbone par mille-carré et par an). En admettant un coefficient de transfert arbitraire de 10 %, vraisemblablement plus élevé, cela permet la subsistance de 21,5 tonnes de carbone de macroplancton et de micronecton, soient environ 215 tonnes de matière fraîche par mille-carré (si l'on considère que le carbone représente 40 % du poids sec et l'eau 75 % du poids humide).

4. Le zooplancton prélève en nourriture 70 % de sa biomasse par jour en août et 100 % en mars. La production autotrophe à elle seule est insuffisante pour satisfaire ces besoins et l'on doit admettre que le zooplancton se nourrit également de petits organismes hétérotrophes du microzooplancton et de particules organiques « mortes ». Leur importance dans la ration du zooplancton est plus grande en « saison chaude », si l'on se base sur les valeurs des rapports production autotrophe/ration et production du zooplancton/production autotrophe.

5. Cette étude représente la première tentative d'application de la méthode des rapports C/N/P décrite par LE BORGNE (1978) au plancton hauturier. L'avantage de cette méthode est de considérer les populations totales en respectant, dans la mesure où l'échantillon est représentatif, la proportion des différentes espèces et stades de développement présents dans le milieu naturel. Une telle étude globale nécessitant des dosages de carbone, azote et phosphore est naturellement rapide et permet de multiplier le nombre de mesures. Cependant cette première tentative est incomplète. Il faudrait tout

d'abord, augmenter le nombre de points fixes au cours de l'année afin d'obtenir une estimation plus correcte de la production annuelle. En second lieu, il faudrait mesurer le coefficient d'assimilation de l'azote et du phosphore afin d'estimer la ration exacte du zooplancton et l'efficacité écologique. Enfin, la considération d'un nombre plus grand de classes de tailles de proies et de prédateurs (le micronecton, en particulier) affinerait cette étude.

*Manuscrit reçu au Service des Publications de l'O.R.S.T.O.M.,
le 11 janvier 1978.*

BIBLIOGRAPHIE

- BAKER (L. D.) & REEVE (M. R.), 1974. — Laboratory culture of the Lobate Ctenophore *Mnemiopsis mceradyi* with notes on feeding and fecundity. *Mar. Biol.*, 26 : 57-62.
- BOUGIS (P.), 1974. — Écologie du plancton marin. II. Le zooplancton. *Coll. Écologie* 3, Masson et Cie Éd., Paris : 200 pp.
- BUTLER (E. I.), CORNER (E. D. S.) & MARSHALL (S. M.), 1969. — On the nutrition and metabolism of zooplankton. IV. Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 49 : 977-1001.
- 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 : 525-560.
- CONOVER (R. J.), 1956. — Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *Acartia tonsa*. *Bull. Bingham Oceanogr. Collect.*, 15 : 156-232.
- CONOVER (R. J.), 1966. — Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding. *Limnol. Oceanogr.*, 11 (3) : 346-354.
- CONOVER (R. J.) & LALLI (C. M.), 1974. — Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a Pteropod mollusc. II. Assimilation, metabolism and growth efficiency. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 16 : 131-154.
- CORKETT (C. J.) & MC LAREN (I. A.), 1969. — Egg production and oil storage by the copepod *Pseudocalanus* in the laboratory. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 3 (1) : 90-105.
- CORNER (E. D. S.) & COWEY (C. B.), 1968. — Biochemical studies on the production of marine zooplankton. *Biol. Rev.*, 43 : 393-426.
- CORNER (E. D. S.), HEAD (R. N.), KILVINGTON (C. G.) & PENNYCUICK (L.), 1976. — On the nutrition and metabolism of zooplankton. X. Quantitative aspects of *Calanus helgolandicus* feeding as a carnivore. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 56 (2) : 345-358.
- DANDONNEAU (Y.), 1975. — Relations phytoplancton-zooplancton dans l'Atlantique tropical oriental. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIII, n° 3 : 239-250.
- EDMONDSON (W. T.), 1962. — Food supply and reproduction of zooplankton in relation to phytoplankton population. *Rapp. P. v. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 153 : 137-141.
- FILATOV (V. I.), 1972. — Effectiveness of the utilization of natural foods by carp (*Cyprinus carpio*, L.) larvae. *J. ichthyol.*, 12 (5) : 812-818.
- GAUDY (R.), 1974. — Feeding of four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.*, 25 (2) : 127-141.
- HARRIS (R. P.) & PAFFENHOFER (G. A.), 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.
- HARVEY (H. W.), 1950. — On the production of living matter in the sea off Plymouth. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29 : 97-107.
- HERRLAND (A.), LE BORGNE (R.) & VOITURIEZ (B.), 1973. — Production primaire, secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling mauritanien. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, IV (1) : 1-75.
- HERRLAND (A.) & VOITURIEZ (B.), 1977. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. V. Quelques observations sur l'activité hétérotrophe. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 375-387.

- HIROTA (J.), 1974. — Quantitative natural history of *Pleurobrachia bachei* in La Jolla Bight. *Fish. Bull. U.S.*, 72 : 295-335.
- KETCHUM (B. H.), 1962. — Regeneration of nutrients by zooplankton. *Rapp. P. v. Réun. Cons. Perm. int. Explor. Mer*, 153 : 142-147.
- LE BORGNE (R.), 1975. — Méthodes de mesures des biovolumes poids secs, poids sec sans cendre et des éléments C, N, P du mésozooplankton utilisées au C.R.O. d'Abidjan. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, VI (2) : 165-176.
- LE BORGNE (R.), 1977 a. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. II. Biomasses et peuplements du zooplankton. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 333-349.
- LE BORGNE (R.), 1977 b. — 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 zooplankton. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 349-362.
- LE BORGNE (R.), 1978. — Évaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. *Oceanol. Acta*, I (1) : 107-118.
- MALOVITSKAÏA (L. M.), 1971. — La production des espèces les plus grosses de Copépodes du Golfe de Guinée. *Trav. AtlantNIRO*, XXXVII : 401-405. (En russe : traduction Ph. HISARD, C.R.O. Abidjan).
- MARSHALL (S. M.) & ORR (A. P.), 1952. — On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 30 : 527-537.
- MENZEL (D. W.) & 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 : 280-283.
- MULLIN (M. M.), PERRY (M. J.), RENGIER (E. H.) & EVANS (P. M.), 1975. — Nutrient regeneration by oceanic zooplankton : a comparison of methods. *Mar. Sc. Communications*, 1 (1) : 1-13.
- MULLIN (M. M.) & BROOKS (E. R.), 1976. — Some consequences of distributional heterogeneity of phytoplankton and zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (6) : 784-796.
- PAFFENHOFER (G. A.), 1976. — Feeding, growth and food conversion of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (1) : 39-50.
- PAFFENHOFER (G. A.) & HARRIS (R. P.), 1976. — Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Pseudocalanus elongatus* Boeck. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 56 (2) : 327-344.
- 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*, ed. STEELE, Olivier & Boyd, Edinburgh : 142-167.
- PETIPA (T. S.), MONAKOV (A. V.), SOROKIN (Iu.), VOLOSHINA (G. V.) & KUKINA (I. V.), 1975. — Balance of the matter and energy in copepods in tropical upwellings. In *Ecosystems of the pelagic zone of the Pacific Ocean*, ed. M. E. VINOGRADOV, Trudy Inst. Okeanol. 102, Acad. Sciences USSR : 335-350 (Traduction anglaise de CUEA Office, Duke marine lab., Beaufort, U.S.A.).
- RAZOULS (C.), 1974. — Variations annuelles de deux espèces dominantes de copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimation de la production. III. Dynamique des populations et calculs de leur production. *Cah. Biol. mar.*, XV (1) : 51-88.
- REEVE (M. R.) & BAKER (L. D.), 1974. — Production of two planktonic carnivores (Chaetognath and Ctenophore) in South Florida inshore waters. *Fish. Bull. U.S.*, 73 (2) : 238-248.
- RILEY (G. A.), 1947. — A theoretical analysis of the zooplankton population of George Bank. *J. mar. Res.*, 6 : 104-113.
- SHUSHKINA (E. A.), 1972. — Intensity of production and utilization of assimilated food for growth of Mysids from the sea of Japan. *Oceanology*, 12 (2) : 275-285.
- 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*, ed. M. E. VINOGRADOV, Trudy Inst. Okeanol., 102, Acad. Sciences USSR : 384-395 (traduction anglaise de CUEA Office, Duke marine lab., Beaufort, U.S.A.).
- SUSCHENYA (L. M.), 1970. — Food rations, metabolism and growth of crustaceans. In *Marine food chains*, ed. J. H. STEELE, Olivier & Boyd, Edinburgh : 127-141.
- TAGUCHI (S.) & ISHII (I.), 1972. — Shipboard experiments on respiration, excretion and grazing of *Calanus cristatus* and *C. plumchrus* (Copepoda) in the Northern North Pacific. In *Biological oceanography of the Northern North Pacific ocean*, ed. A. Y. TAKENOUTI, Idemitsu Shoten, Tokyo : 419-431.
- VINOGRADOV (M. E.), SHUSHKINA (E. A.) & KUKINA (I. N.), 1976. — Functional characteristics of a planktonic community in an equatorial upwelling region. *Oceanology*, 16 (1) : 67-76.
- VOITURIEZ (B.) & HERBLAND (A.), 1977. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. I. Relations entre la structure hydrologique et la production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 313-331.
- WELCH (H. E.), 1968. — Relationships between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic consumers. *Ecology*, 49 : 755-759.