

Etude de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore des populations zooplanctoniques de l'upwelling mauritanien (mars-avril, 1972)

R. P. Le Borgne

Centre de Recherches Océanographiques; Abidjan, Côte d'Ivoire, Africa

Abstract

Study of the Respiration and the Nitrogen and Phosphorus Excretion of Zooplanktonic Populations of the Mauritanian upwelling (March–April, 1972)

Fiftysix experiments were run for 22 h on 200 μ -net zooplankton in non-filtered sea water. The equations of orthogonal regression lines between respiration, and mineral, total nitrogen, and phosphorus excretion rates have been computed for 14 stations in the upwelling Mauritanian area. Correlation coefficients are high: excretion values may be estimated from respiration values in order to follow the N and P flux through the Mauritanian zooplanktonic populations. O:N, O:P, N:P, mineral:total excretion ratios are calculated for each station and are not significantly different in the 3 areas of the upwelling area studied. On the average, 48 % of excreted phosphorus is thoroughly oxidized into phosphate and needs 142.4 atoms in respiration per P atom. The remainder, excreted as organic phosphorus, requires the same amount of oxygen for its later mineralization. The O:P ratio thus obtained is close to the theoretical – 276. Fiftyfour percent of the nitrogen excreted is mineral and the O:N-NH₄⁺ ratio shows a dominant carbohydrate and fat catabolism. The N:P ratio is constant, and close to 10 for both mineral and total excretion.

Introduction

Le N. O. «Capricorne» a entrepris du 18 mars au 13 avril 1972 l'étude du cycle de la matière organique et celle des productions primaire et secondaire de l'upwelling mauritanien. Ceci nous a amené à mesurer deux manifestations du métabolisme du zooplancton: (1) le taux respiratoire, paramètre entrant dans le calcul de la production secondaire; (2) le taux d'excrétion d'azote et de phosphore, de façon à déterminer l'importance du zooplancton dans le recyclage de la matière organique.

Les mesures de respiration et d'excrétion ont été faites sur du zooplancton «total» mis en incubation et nous ne considérerons que l'étude des relations liant: la respiration et l'excrétion; l'excrétion d'azote et l'excrétion de phosphore; l'excrétion minérale et l'excrétion totale.

La connaissance de ces rapports dans une zone délimitée répond à deux objectifs. Dans le cas de paramètres systématiquement corrélés, la connaissance de l'un permet de déduire les autres et le temps économisé permet de multiplier les mesures de ce

paramètre dans la région étudiée. L'excrétion et la respiration sont deux manifestations d'un même métabolisme: on peut donc s'attendre à ce que les différentes variables soient bien corrélées. Les rapports renseignent sur la nature du substrat oxydé et permettent la connaissance du rendement de l'assimilation de l'azote ou du phosphore par le zooplancton.

Si de nombreux travaux ont été consacrés à différentes espèces du plancton, peu l'ont considéré dans son ensemble, tout au moins à l'échelon des petits herbivores et omnivores. L'intérêt de l'étude sur le plancton «total» est d'intégrer les variations individuelles et spécifiques et d'obtenir à l'échelon des populations, les valeurs de paramètres entrant immédiatement dans des modèles simulés. Chaque zone possède en effet une population bien particulière en ce qui concerne les besoins alimentaires et la composition: nature des particules, proportion des stades jeunes et des adultes, importance relative des filtreurs et des omnivores. On peut estimer que l'incubation de zooplancton «total» herbivore rend compte de ce qui se passe dans le milieu naturel, à condition de respecter un certain nombre de conditions pour l'incubation et d'éliminer les carnivores évidents, prélevés avec le reste du plancton, tels les chaetognathes, siphonophores, méduses ou cténaïres.

Harris (1959) semble être le premier à avoir estimé le rôle du zooplancton «total» dans la régénération de l'azote et du phosphore. Il n'envisage cependant que l'excrétion minérale sous forme de sels d'ammonium et de phosphates et les rapports atomiques O:N, O:P et N:P; O, N et P représentant respectivement le nombre d'atomes d'oxygène respirés, d'azote et de phosphore excrétés par milligramme de poids sec de zooplancton et par jour. Martin (1968) envisage une étude similaire dans la baie de Narragansett. Pomeroy *et al.* (1963) étudient l'excrétion de phosphore total et minéral, Satomi et Pomeroy (1965) la même excrétion et ses relations avec la respiration dans différentes régions de l'Amérique du Nord (Doboy Sound, plateau continental et Gulf Stream). Enfin, toujours sur le plancton «total», Whitledge et Packard (1971) mesurent la respiration par dosage de l'activité du sys-

tème des transporteurs d'électrons (ETS) dans l'upwelling péruvien et déduisent l'excrétion de NH_4^+ et PO_4^{3-} des relations de Harris (1959), Beers (1964) et Satomi et Pomeroy (1965).

La présente étude s'attache à l'ensemble des rapports concernant la respiration, l'excrétion minérale et totale d'azote et de phosphore dans une région qui n'a pas encore été considérée.

Méthodes

Principes

Les conditions du milieu sont simulées à bord du bateau, ce qui permet de suivre l'évolution des caractéristiques d'une eau dans laquelle incubent des organismes planctoniques. De façon à distinguer l'action du zooplancton retenu par une soie de $200\ \mu$ de celle des particules qui passent à travers, chaque série d'expériences comprend une moitié de flacons sans zooplancton (flacons «témoins») et une autre moitié avec des organismes prélevés en trait vertical au filet WP 2 (Anonyme, 1968). La respiration du zooplancton correspond alors à la diminution des teneurs en oxygène des flacons avec zooplancton par rapport aux «témoins», à la fin de l'incubation. Inversement, une excrétion correspond à une augmentation des teneurs en azote et phosphore.

Caractéristiques des incubations

14 séries de 8 incubations comprenant 4 «témoins» et 4 flacons avec plancton, ont été réalisées au cours de la campagne dans les différentes parties de l'upwelling considéré: 4 séries dans la zone de remontée des sels nutritifs, 6 dans celle de la poussée phytoplanktonique, 4 enfin, dans une zone riche en zooplancton (Fig. 1, et Tableau 1). Soient au total, 56 flacons avec zooplancton et 56, sans zooplancton.

Les animaux sont prélevés au hasard, par aspiration, dès qu'ils ont été pêchés et introduits sans délai dans les flacons de 2 l qui contiennent l'eau et les particules du milieu. Le zooplancton provenait de traits fond-surface pour les profondeurs inférieures à 50 m et suprathermoclineaux pour les fonds plus importants. L'eau et les particules sont prélevées à la bouteille «Niskin» de 30 l à 5 m de profondeur et tamisées sur une soie de $200\ \mu$. Les carnivores évidents (chaetognathes, siphonophores, méduses, cténaïres) sont éliminés de façon à réduire leur importance au maximum. Il est naturellement difficile de faire la distinction entre petits copépodes carnivores et filtres au moment du prélèvement et un contrôle est fait à la fin. Les incubations servant également à l'étude du «grazing», les flacons en verre inactinique sont mis à l'obscurité totale. La température est celle de la surface du lieu de prélèvement, maintenue stable à $\pm 0,25\ ^\circ\text{C}$.

Nous n'avons pas utilisé d'antibiotiques, car Butler *et al.* (1969) indiquent qu'ils interfèrent dans l'estimation de l'azote total par la méthode d'irradiation aux ultra-violets. Les quantités de zooplancton mises à incuber dans les flacons de 2 l figurent au Tableau 1 et se trouvent, pour la majorité, compris entre 3 et 12 mg de poids sec, ce qui correspond à une moyenne de 300 individus et à des concentrations 4 à 450 fois supérieures à celles du milieu. Pour une durée d'incubation de 22 h à une température échelonnée entre 14° et 18°C , ces concentrations donnent des résultats suffisamment différents des témoins tout en

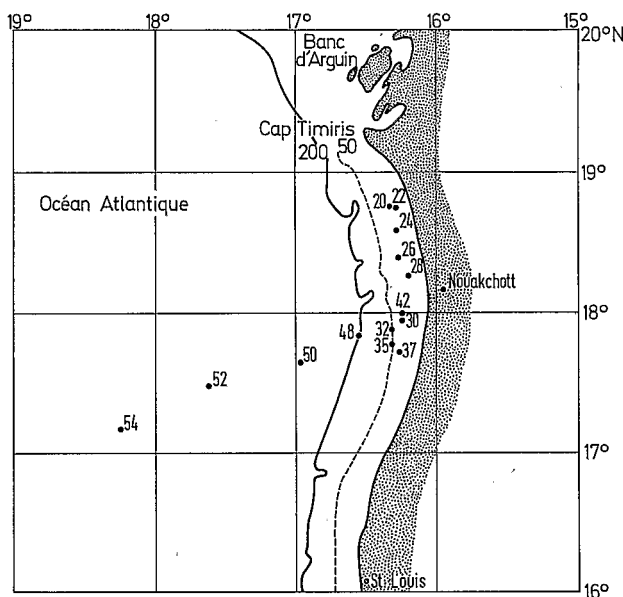


Fig. 1. Position des différents prélèvements au large de la Mauritanie

ne modifiant pas trop les caractéristiques de l'eau des flacons (en particulier, le fait de ne pas descendre au dessous de la valeur critique de 50% de saturation pour l'oxygène, cité par Ikeda, 1970).

La durée de 22 h permet de boucler un cycle journalier, tenant ainsi compte du rythme interne des animaux, ce que ne font pas les expériences de courte durée. On atténue également le «stress» dû au prélèvement et qui surestimerait les valeurs du métabolisme au début de l'incubation (Conover, 1956; Berner, 1962). A noter que ce point de vue n'est pas celui de Satomi et Pomeroy (1965) qui pensent au contraire que le véritable taux serait celui mesuré au début. Le principal, dans une étude comparative comme celle-ci, est d'opérer de la même façon tout au long d'une campagne.

Ajoutons enfin, que pour deux séries d'incubation, le plancton provenait de bouteilles de 30 l, le zooplancton de chaque bouteille remplissant un flacon

Tableau 1. Principales caractéristiques des incubations et rapports N total/P total du milieu

Zone de l'upwelling	Numéro Station	Position du prélèvement	Poids secs de zooplancton mis en incubation dans chacun des 4-5 flacons de 2 l (mg)	Rapport des concentrations: dans les flacons dans le milieu	Température (°C)	Durée de l'incubation (h)	Rapports N total/P total du milieu
Remontée des sels nutritifs	20	18°46 N; 16°21 W	10,4-10,4-12,6-9,6	140	15	20	12,84
	22	18°46 N; 16°20 W	6,2-7,9-10,1-17,8	200 à 450	14	22	—
	24	18°33 N; 16°19 W	2,6-3,5-3,8-5,3-8,1	130 à 260	14	22	14,41
	26	18°22 N; 16°16 W	12,0-10,4-8,4-12,5	130 à 200	14	22	14,09
Poussée phytoplanc-tonique	28	18°13 N; 16°13 W	5,0-7,3-7,8-9,1	140 à 170	14	22	13,18
	30	17°59 N; 16°13 W	15,2-16,2-15,9-38,9	30	16	22	15,17
	32	17°55 N; 16°16 W	4,0-4,0-6,2-7,1	8 à 16	16	22	13,70
	35	17°49 N; 16°16 W	2,4-2,8-2,8-3,1	4 à 5	16	22	14,69
	37	17°46 N; 16°13 W	4,1-5,9-6,9-10,8	40 à 100	17	22	17,60
	42	18°00 N; 16°13 W	4,3-5,3-6,3-7,2	25 à 50	17	22	19,77
Zone riche en zooplancton	48	17°49 N; 16°32 W	21,7 ^a -24,0 ^b -28,1 ^a -39,2 ^a	130 à 260	17	22	15,31
	50	17°38 N; 16°57 W ^b	4,3-8,3-9,6-12,2	14	17	21	14,26
	52	17°31 N; 17°33 W ^b	2,7-3,3-5,0-9,2	14	17	22	14,67
	54	17°07 N; 18°20 W	28,4-34,1-35,0-37,3	700	18	6,5	11,71
							Moyenne = 14,72

^a Plankton mort à la fin de l'incubation. ^b Plankton prélevé à la bouteille de 30 l.

d'incubation (Tableau 1). Cette méthode permet d'obtenir dans les zones riches, du plancton en excellent état et provenant de niveaux bien déterminés. En contre partie, elle donne une moins bonne image de la population totale que le filet WP2 (observations personnelles non publiées).

Dosages

L'eau des flacons, homogénéisée avant le prélèvement, est soutirée à l'aide d'un siphon muni d'un filtre de 200 μ , de façon à retenir les animaux et leurs pelotes fécales. La diminution des teneurs en oxygène du fait de la respiration est mesurée par la méthode de Winkler sur deux échantillons de 125 c³ par flacon d'incubation. Les méthodes de dosage de l'azote et du phosphore sont celles de Strickland et Parsons (1968) pour N-NO₂⁻, N-NO₃⁻ et P-PO₄³⁻, Koroleff (1970) pour N-NH₄⁺. L'azote et le phosphore total ont été dosés après irradiation aux ultra-violetts pendant 3 h avec une lampe de 1200 watts (méthode d'Armstrong et Tibbitts, 1968), sur de l'eau non filtrée. Nous nous sommes en effet aperçu que dans plus de la moitié des cas, les quantités d'azote total dissous, après filtration sur filtres en fibres de verre, étaient supérieures à celles de l'eau non filtrée. La raison nous est encore inconnue.

Le zooplancton est ensuite recueilli sur une soie pour un examen sous la loupe binoculaire: l'état des animaux est vérifié, les exuvies et les particules inorganiques (grains de sable, débris, etc.) sont enlevées puisqu'elles ne sont pas intervenues dans les phénomènes étudiés; les animaux sont déterminés et comptés. On les recueille sur un filtre Whatman GF/C pesé au préalable; on les rince rapidement à l'eau distillée, puis les conserve à l'étuve (60 °C) en vue de leur pesée à terre (précision de \pm 0,1 mg). A l'exception d'une station où les animaux sont morts — les concentrations étaient trop élevées (Tableau 1) — le plancton était toujours en bon état à la fin de l'incubation.

Les calculs qui suivent ont trait aux taux de respiration et d'excrétion, c'est à dire aux quantités respirées et excrétées par milligramme de poids sec de zooplancton pendant 24 h. Les teneurs en oxygène, azote et phosphore de chaque flacon avec zooplancton sont comparées aux moyennes des valeurs des 4 flacons «témoins», pour chaque station.

Résultats

L'étude des relations entre les différents paramètres peut se faire de deux façons. La plupart des auteurs ont calculé le rapport des différentes variables par région, saison ou série d'incubations. Nous envisagerons en outre l'étude des régressions, utilisées par Satomi et Pomeroy (1965) et Butler *et al.* (1969, 1970).

*Etude des corrélations: respiration-excrétion,
excrétion d'azote-excrétion de phosphore,
excrétion minérale-excrétion totale*

En considérant l'ensemble des valeurs obtenues pour chaque flacon de l'incubation, nous avons calculé le coefficient de corrélation de Bravais-Pearson et l'équation de la courbe d'ajustement entre les différents paramètres (Tableau 2 et Figs. 2 à 9). La distribu-

tion des différentes variables peut être considérée comme continue et assez voisine de la distribution normale: les coefficients de corrélations sont tous hautement significatifs. L'équation de la courbe d'ajustement est celle de la droite des moindres rectangles¹ (Dagnelie, 1969—1970), encore appelée droite d'allométrie. Cette droite permet le calcul d'une

¹ Orthogonal regression line.

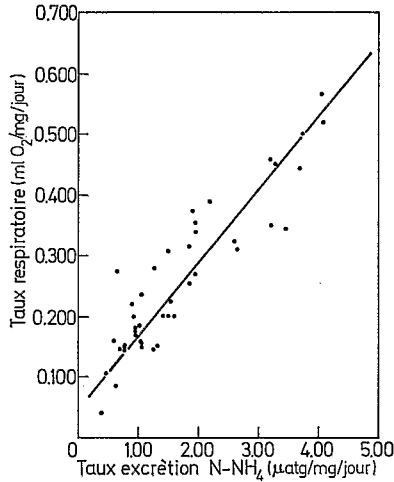


Fig. 2. Relation entre le taux respiratoire et le taux d'excrétion de $N-NH_4^+$. $y = 0,12x + 0,05$ ($r = 0,911$; $n = 44$)

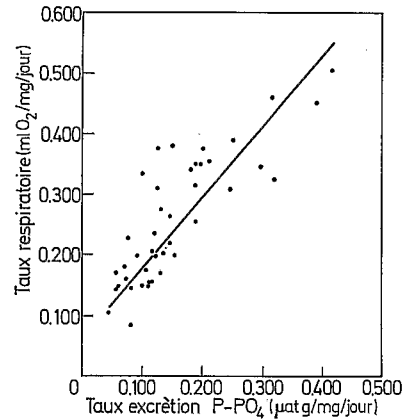


Fig. 3. Relation entre le taux respiratoire et le taux d'excrétion de $P-PO_4^{3-}$. $y = 1,18x + 0,06$ ($r = 0,890$; $n = 41$)

Tableau 2. Equation des droites d'ajustement, coefficients de corrélation et rapports moyens N:P, O:N, O:P et excrétion minérale: excrétion totale. Les taux d'excrétion N ou P sont exprimés en µatg/mg poids sec/jour, les taux de respiration en µatg O pour les rapports moyens et en ml O₂/mg poids sec/jour pour les équations des droites

Variables corrélées		Nombre de couples	Equation de la droite des moindres rectangles $y = ax + b$	Coefficient de corrélation	Moyennes		Rapports y/\bar{x}
y	x				\bar{y}	\bar{x}	
Respiration	Excrétion $N-NH_4^+$	44	$y = 0,12x + 0,05$	0,911	22,2	1,65	13,48
Respiration	Excrétion N_{total}	36	$y = 0,08x - 0,01$	0,867	24,0	3,62	6,64
Respiration	Excrétion $P-PO_4^{3-}$	41	$y = 1,18x + 0,06$	0,890	21,4	0,15	142,4
Respiration	Excrétion P_{total}	40	$y = 0,57x + 0,06$	0,897	24,0	0,36	66,8
Excrétion $N-NH_4^+$	Excrétion N_{total}	39	$y = 0,75x - 0,77$	0,879	1,97	3,65	0,54
Excrétion $N-NH_4^+$	Excrétion $P-PO_4^{3-}$	44	$y = 9,76x + 0,09$	0,907	1,55	0,15	10,33
Excrétion N_{total}	Excrétion P_{total}	41	$y = 7,28x + 0,83$	0,922	3,90	0,42	9,29
Excrétion $P-PO_4^{3-}$	Excrétion P_{total}	39	$y = 0,48x$	0,928	0,16	0,33	0,48

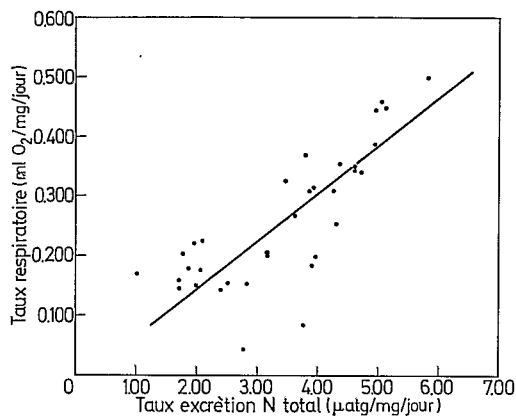


Fig. 4. Relation entre le taux respiratoire et le taux d'excretion de N_{total} . $y = 0,08 x - 0,01$ ($r = 0,867$; $n = 36$)

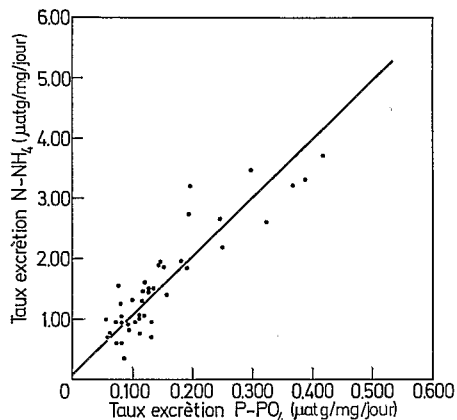


Fig. 7. Relation entre le taux d'excretion de $N-NH_4^+$ et le taux d'excretion de $P-PO_4^{3-}$. $y = 9,76 x + 0,09$ ($r = 0,907$; $n = 44$)

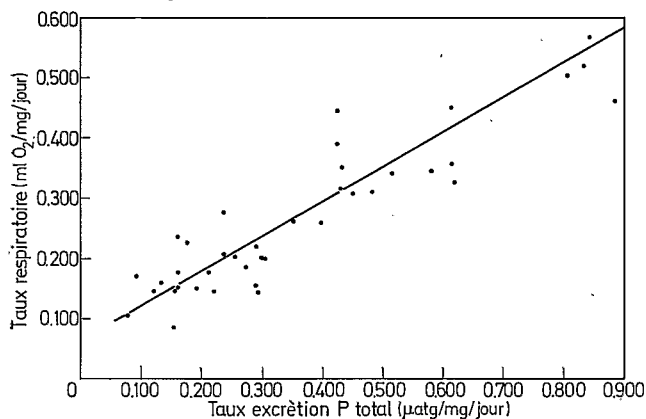


Fig. 5. Relation entre le taux respiratoire et le taux d'excretion de P_{total} . $y = 0,57 x + 0,06$ ($r = 0,897$; $n = 40$)

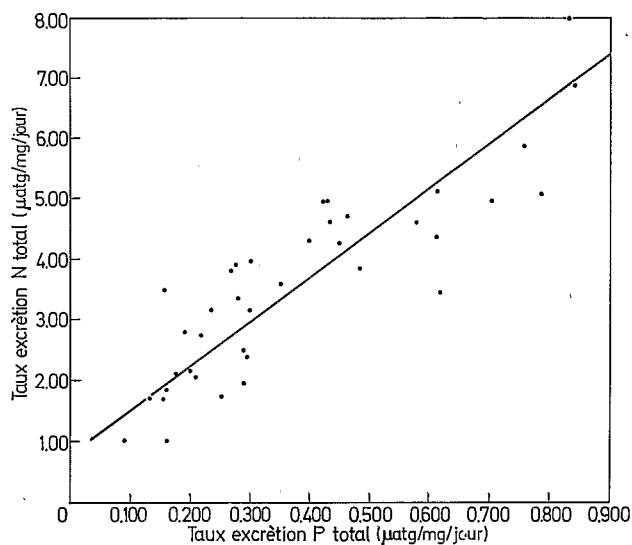


Fig. 8. Relation entre le taux d'excretion de N_{total} et le taux d'excretion de P_{total} . $y = 7,28 x + 0,83$ ($r = 0,922$; $n = 41$)

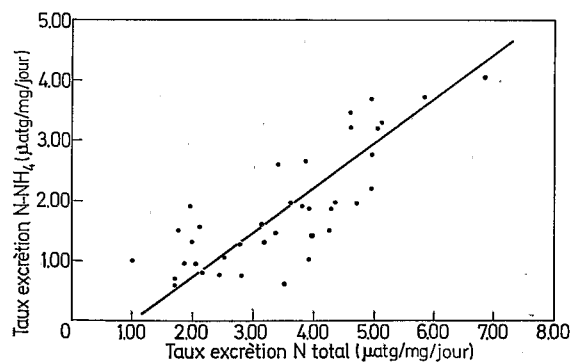


Fig. 6. Relation entre le taux d'excretion de $N-NH_4^+$ et le taux d'excretion de N_{total} . $y = 0,75 x - 0,77$ ($r = 0,879$; $n = 39$)

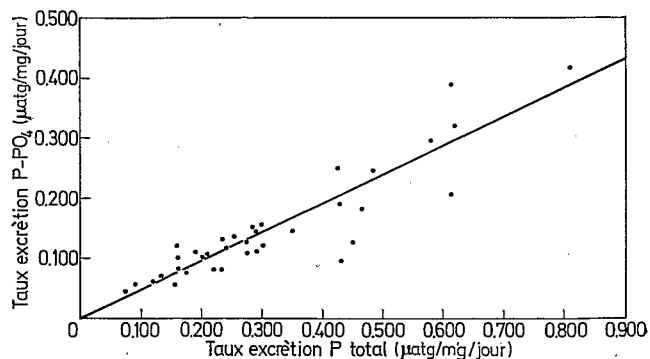


Fig. 9. Relation entre le taux d'excretion de $P-PO_4^{3-}$ et le taux d'excretion de P_{total} . $y = 0,48 x$ ($r = 0,928$; $n = 39$)

relation entre deux variables interdépendantes, ce qui est le cas de la respiration et de l'excrétion.

Le nombre de valeurs pour chaque zone de l'upwelling est trop faible pour prétendre vérifier statistiquement la validité de chaque relation à l'ensemble des stations. Nous le vérifierons indirectement par l'étude des différents rapports dans les 3 zones.

Etude des rapports atomiques O:N, O:P, N:P, de l'excrétion minérale et totale

Les valeurs sont calculées sur les moyennes utilisées dans le calcul des droites d'ajustement et figurent sur le Tableau 2. On remarque qu'en moyenne 50% de l'excrétion d'azote et de phosphore se fait sous

dans ces trois régions, ne peut être contredite avec un risque de 1%, lorsque l'on utilise le test *U* de Mann et Whitney (1947). Des différences existent cependant et portent sur les valeurs des taux métaboliques, en relation avec la nature des populations et les conditions thermiques du milieu². L'utilisation des différentes relations peut donc être envisagée lors de prochaines campagnes et appliquée aux différentes zones de l'upwelling avec une assez bonne approximation.

Il semble que les erreurs dues à la méthode elle-même aient diminué notablement les coefficients de corrélation (Tableau 2) et qu'il soit difficile de les réduire davantage par la méthode d'incubation du plancton. Ainsi l'étude de la variabilité des 4 «témoins»

Tableau 3. Valeurs des rapports atomiques moyens aux différentes stations. Chaque rapport est calculé sur la moyenne des taux de respiration et d'excrétion de 4 flacons d'incubation

Stations	O:N-NH ₄ ⁺	O:N _{total}	O:P-PO ₄ ³⁻	O:P _{total}	N-NH ₄ ⁺ :N _{total}	N-NH ₄ ⁺ :P-PO ₄ ³⁻	N _{total} :P _{total}	P-PO ₄ ³⁻ :P _{total}
20	15,35	8,01	154	81,7	0,52	10,6	10,19	0,52
24	15,73	5,57	132	73,6	0,35	8,4	13,17	0,55
26	15,50	7,44	130	68,9	0,60	10,8	9,56	0,63
28	11,50	5,61	148	61,7	0,48	12,9	10,93	0,41
30	12,38	7,85	113	55,0	0,63	9,1	7,06	0,49
32	17,07	7,30	196	62,0	0,42	11,6	8,52	0,31
35	13,71	5,58	—	47,6	0,40	—	8,53	—
37	16,34	7,75	152	88,5	0,47	9,4	11,32	0,57
42	—	—	—	—	0,48	11,9	11,58	0,46
48	10,02	7,85	116	57,7	0,78	11,6	7,35	0,50
50	13,31	9,64	294	113	0,72	22,1	11,80	0,39
52	13,20	—	160	96	—	12,1	—	0,60
54	15,51	5,02	134	64,9	0,32	8,7	12,92	0,48

forme organique. Si l'on admet en effet que l'excrétion d'azote et de phosphore minéral se fait uniquement sous forme d'ions NH₄⁺ et PO₄³⁻, la différence entre N et P total excrétés et N et P minéral, nous fournit l'excrétion organique. Du même tableau, il ressort que l'excrétion azotée représente environ dix fois l'excrétion de phosphore, aussi bien pour l'excrétion minérale que totale. Dans le milieu naturel, le rapport moyen N_{total}/P_{total} était de 14,72 (Tableau 1).

Les rapports ont également été calculés, pour chaque station, sur la moyenne des 4 valeurs de taux d'excrétion et de respiration. Les résultats figurent au Tableau 3 et montrent des écarts assez importants entre certaines stations. C'est le cas, en particulier, de la station 50 pour laquelle les valeurs de l'excrétion de phosphore sont anormalement faibles. Mais il n'est pas possible, sur nos données, de mettre en évidence de différences entre les trois zones de l'upwelling. En effet, l'hypothèse «nulle» qui consiste à supposer que les rapports ne sont pas significativement différents

montre que le coefficient de variation moyen est de 1,3% pour l'oxygène, 1,5% pour le phosphate, 3,9% pour le phosphore total, 9,5% pour l'azote total et 10,8% pour l'ammoniac. Ces deux dernières valeurs rendent bien compte de l'importance de l'erreur de mesure sur N-NH₄⁺ et l'azote total dans la variabilité. L'erreur résiduelle provient de l'hétérogénéité de la composition en particules des témoins et de l'évolution différente qu'ils subissent. De toute manière, dans tous les cas, l'écart entre les valeurs des flacons «témoins» et ceux avec zooplancton est très supérieur à l'écart existant entre les valeurs extrêmes des témoins.

Discussion

Importance relative de l'excrétion organique

Elle représente dans nos résultats, en moyenne 52% de l'excrétion de phosphore total et 46% de celle

² Ce problème fera l'objet d'une publication ultérieure.

de l'azote total. La fraction organique excrétée est donc élevée.

Pour le phosphore, nos résultats concordent avec ceux de Pomeroy *et al.* (1963) qui trouvent pour du plancton «total», une excrétion de phosphore organique de $\frac{1}{3}$ à $\frac{1}{2}$ de l'excrétion totale de phosphore. Satomi et Pomeroy (1965) trouvent 40% (Tableau 4); Butler *et al.* (1970) étudiant les variations saisonnières de l'excrétion chez *Calanus*, trouvent une fraction organique représentant jusqu'à 70% de la fraction totale au printemps dans l'estuaire de la Clyde.

Pour l'azote, une excrétion organique moyenne de 46% de l'azote total concorde avec les résultats de Johannes et Webb (1965) et Webb et Johannes (1967). Rappelons que l'importance de cette excrétion d'azote

(2) L'azote et le phosphore total sont dosés sur de l'eau tamisée à 200 μ , et les résultats concernent donc à la fois la fraction dissoute et la fraction particulaire excrétées. La plupart des pelotes fécales étant retenues par le tamis, on peut admettre que c'est essentiellement la fraction dissoute qui est mesurée.

(3) On doit s'interroger sur l'influence des bactéries dans une incubation de 22 h. Comme nous l'avons vu précédemment, l'adjonction d'antibiotiques interfère avec la méthode d'irradiation aux ultraviolets; nous ne les avons donc pas utilisés. La présence de bactéries aurait pour conséquence de surestimer les valeurs de la respiration (Marshall et Orr, 1958; Berner, 1962; Ikeda, 1970) et de sous-estimer celles de l'excrétion organique. L'azote organique excrété sous forme

Tableau 4. Comparaison des équations des droites de régressions trouvées par d'autres auteurs et celles obtenues sur les valeurs de l'upwelling mauritanien

Auteurs	Paramètres corrélés	Equation de la droite	Conversion en $\mu\text{atg}/\text{mg}/\text{jour}$ et $\text{ml O}_2/\text{mg}/\text{jour}$	Equation trouvée pour l'upwelling mauritanien
Satomi et Pomeroy (1965) sur le plancton «total» de Doboy Sound, du Gulf Stream et du plateau continental américain	Excrétion P- PO_4^{3-}	$y = 0,015 x - 3,1$	$x = 0,75 y + 2,31$	$y = 1,18 x + 0,06$
	Respiration	$(\mu\text{atg}/\text{g}/\text{h})$		
	Excrétion P- PO_4^{3-}	$y = 0,60 x$	$y = 0,60 x$	$y = 0,48 x$
	Excrétion P _{total}	$(\mu\text{atg}/\text{g}/\text{h})$		
Butler <i>et al.</i> (1969) sur copépodites V, mâles et femelles de <i>Calanus</i> , à Plymouth et dans l'estuaire de la Clyde	Excrétion N _{total}	$y = 4,42 x + 1,02$	$y = 8,72 x + 0,07$	$y = 7,28 x + 0,83$
	Excrétion P _{total}	$(\mu\text{g}/\text{mg}/\text{jour})$		
Butler <i>et al.</i> (1970): valeurs calculées du printemps 1968 au printemps 1969 pour <i>Calanus</i>	Excrétion N _{total}	$y = 4,16 x + 0,87$	$y = 8,20 x + 0,06$	$y = 7,28 x + 0,83$
	Excrétion P _{total}	$(\mu\text{g}/\text{mg}/\text{jour})$		

organique est contestée par Corner et Newell (1967) et Butler *et al.* (1969) et l'on trouvera un résumé de cette controverse dans Corner et Davies (1971). Nos résultats appellent cependant trois remarques.

(1) Les expériences sur l'excrétion ont été faites avec une eau de mer non filtrée (voir «Méthodes»). Lors des essais méthodologiques précédant la campagne, nous n'avions pas obtenu de différence entre l'excrétion en eau filtrée sur Whatman GF/C et en eau non filtrée, mais pauvre en particules. Dans les zones très riches en phytoplancton — et c'est le cas des zones d'upwelling — il est probable, que, même à l'obscurité, il y ait réutilisation par le phytoplancton de l'ammonium excrété par le zooplancton. Dugdale et Goering (1967) montrent en effet que le taux d'incorporation de l'ammoniac à l'obscurité est d'environ 60% de ce qu'il est à la lumière. Ceci aboutirait donc à une sous-estimation de la fraction d'azote minéral excrété.

d'urée et d'acides aminés est utilisé rapidement par les bactéries et transformé en ammoniac. Mayzaud (1971) a retrouvé cette sous-estimation de la fraction organique due à la présence des bactéries. Toujours en ce qui concerne l'azote, les dosages de nitrites et nitrates montrent qu'il n'y a pas de différences significatives entre les flacons avec zooplancton et les «témoins», confirmant ainsi ce qu'avait trouvé Beers (1964) pour des durées d'incubation de 24 h. Trois flacons seulement sur 56, présentaient une augmentation, ou une diminution, sans qu'il soit encore possible de l'expliquer. L'oxydation des composés azotés par les bactéries n'atteint donc pas le stade des nitrites et nitrates.

Pour le phosphore, Johannes (1964) démontre avec du ^{32}P , que 80% du phosphore organique dissous excrété par un amphipode peut être réutilisé par les bactéries. Mais très peu serait oxydé en phosphates.

On se trouve donc en présence de deux effets

antagonistes, l'un dû aux bactéries et qui surestime la fraction minérale, l'autre dû à la réutilisation par le phytoplancton, qui sous-estime au contraire cette fraction minérale.

Valeur du rapport d'excrétion N:P

Harris et Riley (1956) trouvant un rapport moyen N:P de 15,7 pour le phytoplancton et de 24,6 pour le zooplancton herbivore, Harris (1959) conclut que ce dernier retient de l'azote et doit donc avoir un rapport entre l'azote et le phosphore excrétés N:P, inférieur à 15,7. Cet auteur trouve en effet un rapport moyen de l'excrétion $N-NH_4^+$ sur l'excrétion de $P-PO_4^{3-}$ de 7,0³, variant de 2,6 à 21,4. Cette hypothèse de Harris s'est vue confirmée par la suite par Martin (1968) sur le zooplancton «total» (N:P = 9,3) et Beers (1964) sur le chaetognathe *Sagitta hispida* (N:P = 11,3), tous deux ne considérant que l'excrétion minérale. Plus récemment, Butler *et al.* (1970) ont étudié les variations de l'excrétion d'azote et de phosphore total au cours du cycle annuel de *Calanus* et montré la relative stabilité de ce rapport: 9,77 au printemps et 13,00 en hiver (valeurs de Butler *et al.*, converties de μg en μatg ; Tableau 4).

Nos résultats montrent que le rapport moyen N:P est voisin de 10, aussi bien pour l'excrétion minérale (10,33) que totale (9,29) (Tableau 2). Les variations que nous obtenons aux différentes stations (Tableau 3) sont faibles, si l'on met à part les valeurs de la station 50 (voir «Résultats»). L'une des conséquences de la stabilité de ce rapport, pour différentes espèces et zones géographiques, est que la connaissance de l'excrétion de phosphore minéral ou total permet de déduire celle de l'azote avec une erreur minime. Le dosage du phosphate ou du phosphore total est en effet beaucoup plus rapide et plus fiable que celui de l'ammoniac ou de l'azote total.

Rapports O:P et O:N

Leur connaissance renseigne sur la nature du substrat oxydé. Redfield *et al.* (1963) montrent que l'oxydation complète de la matière organique en milieu marin nécessite en moyenne 276 atomes d'oxygène pour un atome de phosphore. Si l'on considère le rapport atomique O:P- PO_4^{3-} , de la quantité d'oxygène respirée sur celle de phosphates excrétés, notre résultat de 142,4 (Tableau 2) est nettement inférieur à la valeur théorique de 276. Or, les phosphates ne représentent que la moitié du phosphore total excrété, ce qui signifie que l'oxydation du phosphore par les processus métaboliques a été incomplète. La reminéralisation ultérieure de la moitié du phosphore excrété — sous forme organique — nécessitera également 142,4 atomes d'oxy-

gène pour un atome de phosphore. On obtient ainsi un rapport O:P de 285, proche de la valeur théorique de Redfield *et al.* L'importance de cette excrétion de phosphore organique permet d'expliquer en partie la raison pour laquelle Harris (1959) trouvait un rapport O:P nettement inférieur à 276, puisqu'il ne considérait que l'excrétion de phosphates. Sa valeur de O:P- PO_4^{3-} de 54 ainsi que celle de Satomi et Pomeroy (1965) de 72 paraissent quand même très faibles comparées à celle de Martin (1968) de 222 et celle de 142,4 en Mauritanie. Pour un taux respiratoire voisin du nôtre, Harris obtient une excrétion double de $P-PO_4^{3-}$; inversement, pour une excrétion voisine de notre valeur moyenne, Satomi et Pomeroy trouvent un taux respiratoire deux fois plus faible. Nous pensons que cette sous-estimation du taux respiratoire dans les deux cas provient de conditions d'incubation du plancton différentes de celles de Martin et des nôtres: durée de 1 h un quart pour Satomi et Pomeroy et de 4 h pour Harris, contre 22 à 24 h; concentration 7 à 10 fois supérieures dans les flacons de Satomi et Pomeroy (34 à 38 mg/l). Lors d'essais méthodologiques sur l'influence des concentrations de plancton mis à incuber, nous avons remarqué que les taux de respiration et d'excrétion azotée diminuaient alors que l'excrétion de phosphates augmentait à partir de concentrations de 37 mg/l pour une durée de 6 h. Cette influence des conditions de l'incubation sur les résultats de Harris et de Satomi et Pomeroy nous semble plus plausible que celles invoquées par ces trois auteurs: taux d'assimilation du phosphore faible, fermentation, composition en phosphore des particules ingérées différentes de celles du plancton total.

En ce qui concerne le rapport O:N, la valeur élevée de 13,5 (Tableau 2) lorsque l'on considère l'excrétion de sels d'ammonium, est caractéristique d'un catabolisme à dominance lipido-glucidique (Snow et Le B. Williams, 1971), ce à quoi on pouvait s'attendre pour des expériences sur des animaux nourris. Conover et Corner (1968) montrent les variations de ce rapport avec les saisons et la nourriture. Ceux que nous obtenons sont relativement stables pour les différentes stations (Tableau 3); le zooplancton n'a pas subi d'hibernation ni de variations importantes de N et P particuliers du milieu.

Choix des mesures pour une étude ultérieure

Les relations établies présentent quelques différences avec celles obtenues par d'autres auteurs (Tableau 4) dans d'autres régions, sur certains paramètres seulement. Le taux respiratoire est actuellement le meilleur critère de l'activité métabolique totale du zooplancton. Sa mesure et celle de l'excrétion de phosphate, dont l'usage est très simple et rapide, devrait définir suffisamment bien l'ensemble des autres paramètres.

³ Butler *et al.* (1969) trouvent sur les données mêmes de Harris (1959) une valeur de 9,84.

Résumé

1. L'équation de la droite des moindres rectangles a été calculée sur l'ensemble des taux de respiration et d'excrétion de phosphore et d'azote, mesurés sur les populations d'herbivores et d'omnivores planctoniques de l'upwelling mauritanien.

2. Les différents rapports O:N, O:P, N et P minéral:N et P total ont été calculés pour les 14 stations et ne sont pas significativement différents dans les trois zones considérées: zone de remontée, zone de poussée phytoplanktonique, zone riche en zooplancton. Les relations peuvent donc s'appliquer à l'ensemble du système.

3. La fraction organique représente près de 50% de l'excrétion d'azote et de phosphore total, le rapport N:P est constant et voisin de 10, tant pour l'excrétion minérale que totale. La moitié du phosphore excrété a été totalement oxydée, nécessitant 142,4 atomes d'oxygène respirés par atome de phosphore. L'autre moitié sera minéralisée dans le milieu. On retrouve ainsi un rapport O:P de 285, voisin des 276 théoriques. Le rapport O:N de 13,5 révèle un catabolisme à dominance lipido-glucidique.

Littérature citée

- Anonyme: Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology, Vol. 2. pp 153—159. Paris: U.N.E.S.C.O. 1968.
- Armstrong, F. A. J. and S. Tibbitts: Photochemical combustion of organic matter in sea water for nitrogen, phosphorus and carbon determination. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **48**, 143—152 (1968).
- Beers, J. R.: Ammonia and inorganic phosphorus excretion by the planktonic chaetognath, *Sagitta hispida* Conant. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer* **29**, 123—129 (1964).
- Berner, A.: Feeding and respiration in the copepod *Temora longicornis* (Müller). *J. mar. biol. Ass. U.K.* **42**, 625—640 (1962).
- Butler, E. I., E. D. S. Corner and S. M. Marshall: On the nutrition and metabolism of zooplankton — VI — Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **49**, 977—1001 (1969).
- — — 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 (1970).
- Conover R. J.: Oceanography of Long Island Sound, 1952 to 1954 — VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.* **15**, 156—233 (1956).
- and E. D. S. Corner: Respiration and nitrogen excretion of some marine zooplankton organisms in relation to their lifecycles. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **48**, 49—75 (1968).
- Corner E. D. S. and A. G. Davies: Plankton as a factor in the nitrogen and phosphorus cycles in the sea. *Adv. mar. biol.* **9**, 101—204 (1971).
- and B. S. Newell: On the nutrition and metabolism of zooplankton IV. The forms of nitrogen excreted by *Calanus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **47**, 114—120 (1967).
- Dagnelie, P.: Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques, Vol. 1, 451 pp; Vol. 2, 378 pp. Gembloux (Belgium): J. Duculot S.A. 1969—1970.
- Dugdale, R. C. and J. J. Goering: Uptake of new and regenerated forms of nitrogen on primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* **12**, 196—206 (1967).
- Harris, E.: Oceanography of Long Island Sound. The nitrogen cycle in Long Island Sound. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.* **17**, 31—65 (1959).
- and G. A. Riley: Oceanography of Long Island Sound, 1952—1954. VIII. Chemical composition of the plankton. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.* **15**, 315—323 (1956).
- Ikeda, T.: Relationship between respiration rate and body size in marine plankton animals as a function of the temperature of habitat. *Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* **21**, 91—112 (1970).
- Johannes, R. E.: Uptake and release of dissolved organic phosphorus by representatives of a coastal ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* **9**, 224—234 (1964).
- and K. L. Webb: Release of dissolved amino acids by marine zooplankton. *Science, N.Y.* **150**, 76—77 (1965).
- Koroleff, F.: Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *In: Information on techniques and methods for sea-water analysis*, pp 19—22. Interlaboratory Report n° 3. Cons. Int. Explor. Mer, Danemark, (1970).
- Mann, H. B. and D. K. Whitney: On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Ann. math. Statist.* **18**, 52—54 (1947).
- Marshall, S. M. and A. P. Orr: Some uses of antibiotics in physiological experiments in sea-water. *J. mar. Res.* **17**, 341—346 (1958).
- Martin, J. H.: Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. III — Seasonal changes in zooplankton excretion rates in relation to phytoplankton abundance. *Limnol. Oceanogr.* **13**, 63—71 (1968).
- Mayzaud, P.: Etude du métabolisme de quelques espèces du zooplankton et ses conséquences écologiques: respiration et excrétion azotée, 145 pp. Thèse de Doctorat, Université de Paris 1971.
- Pomeroy, L. R., H. M. Mathews et H. S. Min: Excretion of phosphate and soluble organic phosphorus compounds by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **8**, 50—55 (1963).
- Redfield, A. C., B. H. Ketchum and F. A. Richards: The influence of organisms on the composition of sea-water. *In: The sea*, Vol. 2. pp 26—77. Ed. by M. N. Hill. New York: Interscience 1963.
- Satomi, M. and L. R. Pomeroy: Respiration and phosphorus excretion in some marine populations. *Ecology* **46**, 877—881 (1965).
- Snow, N. B. and P. J. Le B. Williams: A simple method to determine the O/N ratio of small marine animals. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **51**, 105—109 (1971).
- Strickland, J. D. H. and T. R. Parsons: A practical handbook of sea-water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.* **167**, 1—311 (1968).
- Webb, K. L. and R. E. Johannes: Studies of the release of dissolved free amino-acids by marine zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **12**, 376—382 (1971).
- Whitledge, T. E. and T. T. Packard: Nutrient excretion by anchovies and zooplankton in Pacific upwelling regions. *Investigación pesq.* **35**, 243—250 (1971).

Author's address: Dr. R. P. Le Borgne
Centre de Recherches Océanographiques
Abidjan BP V 18
Ivory Coast
Africa

Date of final manuscript acceptance: December 4, 1972. Communicated by J. M. Peres, Marseille