OCEANOLOGICA ACTA 1978 - VOL. 1 - N° 1

Zooplancton
Production
Composition élémentaire
Excrétion
Assimilation
Zooplankton
Production
Elemental composition
Excretion
Assimilation

Évaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P

Robert Le Borgne, Orstom
BPV 18, Abidjan, Côte-d'Ivoire.

Reçu le 18/4/77, accepté le 17/6/77.

RÉSUMÉ

On peut estimer la production d'une population animale – c'est-à-dire l'accroissement de sa biomasse par unité de temps – à partir de sa respiration et de son excrétion par l'intermédiaire du coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée, K_2. La méthode de Ketchum (1962) reprise par Butler *et al.* (1969) permet de calculer la valeur des coefficients K_{2N} et K_{2P} de l'azote et du phosphore à partir des rapports azote-phosphore (N/P) des proies (a_1), des prédateurs (a_3), de leur excrétion (a_2) et de leurs coefficients d'assimilation (a_4). Après une description de la méthode, l'article traite de ses applications possibles et des différents types de mesures qu'elle nécessite. Le calcul est valable dans la mesure où les rapports a_1, a_2 et a_3 sont différents, ce qui est vérifié pour l'échelon secondaire et tertiaire du plancton. La méthode convient aux populations « totales » de l'échelon secondaire, elle minimise la part des mesures en milieu artificiel, ce qui la rend particulièrement applicable au domaine hauturier. De plus, son extension au carbone par l'étude des rapports C/N est possible. Enfin, un certain nombre de remarques sont faites sur les mesures des différents paramètres lorsque l'on envisage les populations planctoniques « totales ».

Oceanol. Acta, 1978, **1**, 1, 107-118.

Assessment of deep-sea planktonic secondary production by the C/N/P ratios method

ABSTRACT

The production of an animal population – i. e. its biomass increment per time-unit – can be assessed on the basis of its respiration and excretion via the net growth efficiency coefficient, K_2. Ketchum (1962)'s method improved by Butler *et al.* (1969), makes it possible to calculate K_{2N} and K_{2P} nitrogen and phosphorus coefficients from the N/P (nitrogen/phosphorus) ratios concerning: prey constitution (a_1), predator constitution (a_3), excretion (a_2) and assimilation efficiency (a_4). Calculations are possible as long as a_1, a_2 and a_3 are different, and this was found to be the case for zooplankton and the particles on which it feeds. Moreover, this method may be applied to the planktonic tertiary level, the N/P constitution ratio of which is higher than the secondary level ratio. The K_{2C} carbon coefficient may also be calculated, as C/N ratios are different for the three trophic levels; in this case, both excretion and respiration must be measured as they constitute the two means of elimination of carbon metabolism end-products. This method of assessing production offers the following advantages : 1) measurements under artificial conditions are limited to the excretion and respiration of animals in

25 AVR. 1978
Collection de Référence
-9129 Océa.

incubation; 2) measurements may be made rapidly, which renders the method suitable for deep-sea production studies which are generally time-limited; 3) the method may be applied to "total" *in situ* prey and predator populations, the specific composition and age structure of which may be taken into account. Distinction between two trophic levels of predators is made according to a size criterion. Thus, the term "secondary" may be applied to animals feeding on particles smaller than 50 or 100 µm, irrespective of the composition of the latter; this is an advantage in oligotrophic waters where autotrophic particles are far from constituting the entire zooplankton diet.
The measurement of the different C/N/P ratios and of secondary level excretion and respiration rates is the subject of a number of comments. a_1 concerns the constitution of particles of prey at bathymetric levels where zooplankton feeds. a_3 (predator constitution) is measured on both secondary and tertiary levels, samples of which are caught together, since predators account for only a small fraction of the total biomass. a_2 is concerned with the end-products of zooplankton metabolism, which are released through inorganic and organic excretion in the case of nitrogen and phosphorus, by excretion and respiration in the case of carbon. A review of studies concerning the influence of incubation conditions on metabolic rates and a_2 ratios leads to the suggestion that experiments should be conducted over 24-hours periods, during which these rates and ratios remain relatively constant and which permit account to be taken of diurnal variations in excretion and respiration rates. The article ends with a discussion of the measurement of a_4: identical assimilation coefficients facilitate the calculation of K_2. This is possible when the C/N/P prey and faeces ratios are equal.

Oceanol. Acta, 1978, **1**, 107-118.

INTRODUCTION

Peu de données existent actuellement sur la production secondaire en milieu océanique hauturier, en raison principalement de méthodes difficiles à mettre en œuvre sur un bateau et du peu de temps généralement consacré à chaque station. On ne relie donc que très rarement une production primaire facilement mesurable grâce à l'utilisation des radio-isotopes à celle du niveau trophique supérieur. Or, la connaissance simultanée de la production – considérée au sens strict – et des pertes résultant de l'activité métabolique des animaux (respiration et excrétion) permet d'estimer leur rôle dans la prédation de l'échelon trophique inférieur, la régénération des sels nutritifs nécessaires à la production primaire et la quantité de matière qui peut être prélevée par l'échelon supérieur sans entamer les stocks.

RAPPEL DES DIFFÉRENTES MÉTHODES D'ESTIMATION DE LA PRODUCTION SECONDAIRE

Au sens premier, la production secondaire est celle des herbivores, animaux qui se nourrissent de végétaux. Rares sont en fait les organismes planctoniques marins qui ne se nourrissent que de phytoplancton. De plus en plus, on met en évidence un régime mixte des « herbivores » qui dépend de la nature, de l'abondance et de la taille des particules qu'ils ont à leur disposition. Corner *et al.* (1976) montrent par exemple qu'une espèce réputée phytophage, telle que *Calanus helgolandicus* peut parfaitement vivre avec une nutrition de type carnivore (nauplii du Cirripède *Elminius*) et présenter des rendements d'assimilation et de croissance même supérieurs à ceux que l'on obtient avec un régime herbivore. Gaudy (1974) le démontre également pour différentes espèces de Copépodes mis en présence de nauplii d'*Artemia*. Outre le microzooplancton, les particules organiques « mortes » ont un rôle dans l'alimentation d'animaux planctoniques tels que *Pseudocalanus* (Poulet, 1976), *Eurytemora* (Heinle, Flemer, 1975) pour ne citer que des travaux récents. Il est d'ailleurs probable que dans ces derniers cas, l'alimentation se fasse aux dépends de bactéries fixées sur les particules. Il semble donc préférable d'appliquer le terme « secondaire » à des animaux qui se nourrissent de particules de petite taille (par exemple inférieures à 50 ou 100 µm) et qui comprennent des espèces à type d'alimentation filtreur, prédateur ou mixte.

Le terme de « production secondaire » qui nous intéresse est pris au sens strict : c'est l'accroissement de la biomasse par unité de temps, avant toute prédation. L'étude de la production secondaire au sens large, envisage « tous les processus engagés dans la consommation, la transformation et l'utilisation de nourriture par les animaux » selon la définition d'Edmondson et Winberg (1971). On peut classer en trois catégories les méthodes d'évaluation de la production.

1) La méthode des cohortes consiste à suivre l'évolution des populations d'une ou de plusieurs espèces planctoniques au cours d'un cycle saisonnier ou annuel. On mesure la durée et les effectifs des différents stades de développement des différentes générations et l'accroissement pondéral individuel sur des prélèvements très serrés dans le temps. Cette méthode a été utilisée avec succès en zone tempérée et néritique, là où les générations sont bien individualisées et essentiellement sur les Copépodes (Conover, 1956; Greze, Baldina, 1964; Mullin, Brooks, 1970 *a*; Gaudy, 1970; Fossati, 1971; Porumb, 1972; Razouls, 1974). Elle présente cependant plusieurs inconvénients pour qui veut étudier le plancton hauturier. Tout d'abord, elle ne considère qu'une seule espèce à la fois ce qui se justifie lorsque l'espèce est largement dominante mais ce qui est un inconvénient dans les eaux à forte diversité spécifique telle que celles de la zone intertropicale (si l'on excepte quelques upwellings côtiers à caractère saisonnier). En second lieu, elle nécessite des prélèvements très fréquents, ce qui est généralement impossible dans le cas des régions hauturières situées loin des côtes par définition.

2) Une seconde méthode, souvent associée à la première, consiste à établir le bilan de la nourriture ingérée, puis assimilée et qui sert à couvrir les besoins en production et les dépenses métaboliques d'animaux mis en élevage. Le maintien en vie des animaux et leur alimentation doivent durer suffisamment longtemps si l'on veut observer une variation de biomasse significative et avoir une activité spécifique constante lorsque l'on utilise les radio-isotopes (Conover, Francis, 1973). Cette méthode utilisant les élevages d'animaux est employée par de très nombreux auteurs, tant pour l'échelon secondaire (Corner *et al.*, 1967; Mullin, Brooks, 1970 *b*; Shushkina, 1972; Taguchi, Ishii, 1972; Shushkina *et al.*, 1974; Alvarez, Matthews, 1974; Gaudy, 1974; Paffenhofer, 1976; Corner *et al.*, 1976, etc.) que tertiaire (Reeve, Baker, 1974, sur Chaetognathe et Cténophore, Conover, Lalli, 1974, sur le Ptéropode *Clione limacina*). C'est grâce à ce type de mesures que nos connaissances de la production secondaire ont le plus avancé. Cependant, se pose l'éternel problème de la correspondance qui existe entre les résultats obtenus en élevage et la réalité du milieu naturel. De plus, on ne considère qu'une seule espèce planctonique à la fois, bien souvent mise en présence d'un seul type de nourriture. Enfin, cette méthode n'est réalisable en mer que sur des bateaux océanographiques bien équipés en salles de culture et disposant d'un personnel relativement nombreux.

3) La troisième méthode consiste à déduire la production des quantités perdues au cours des processus métaboliques (respiration et excrétion) par l'intermédiaire d'un coefficient qui les lie, le coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée K_2 (appelé encore rendement net en croissance). L'excrétion et la respiration sont en effet mesurées bien plus facilement que la production sur des animaux mis en incubation pendant des durées plus courtes. On peut utiliser les coefficients K_2 fournis par la littérature comme le fait Shuskina (1968), coefficients mesurés sur des animaux mis en élevage ainsi que nous l'avons vu précédemment. Ketchum (1962) cependant, propose pour la première fois un autre mode d'évaluation de ce coefficient pour l'azote et le phosphore, fondé sur la constatation suivante : le rapport de constitution N/P du zooplancton est supérieur à celui des particules dont il se nourrit traduisant donc le fait qu'il retient plus d'azote que de phosphore. En conséquence, son rapport d'excrétion (seule forme sous laquelle les résidus des processus métaboliques sont libérés pour l'azote et le phosphore) doit être inférieur au rapport de constitution des particules. Ketchum l'applique aux données de Harris et Riley (1956) et Harris (1959) pour le plancton de Long Island Sound et trouve un coefficient K_2 voisin de 0,50.

Cette différence dans les trois rapports N/P de constitution et d'excrétion du mésozooplancton et de constitution des particules dont il se nourrit a été confirmée par la suite, la plupart des études ne considérant généralement que l'un des trois rapports à la fois: celui de la constitution du zooplancton « total » (ou « mélangé ») est supérieur à 20 lorsqu'il est exprimé en atomes (Beers, Herman, 1969; Le Borgne, 1975) alors que celui des particules est de l'ordre de 15 dans la couche euphotique (Redfield *et al.*, 1963); le rapport atomique d'excrétion du plancton « total » leur est encore inférieur et voisin de 10 pour l'excrétion totale, pour laquelle les fractions minérale et organique sont considérées (Butler *et al.*, 1969 et 1970; Le Borgne, 1973). Le rapport varie de 5 à 10 selon les auteurs lorsque l'on considère l'excrétion minérale (Martin, 1968; Le Borgne, 1973; Ganf, Blazka, 1974; Mullin *et al.*, 1975).

Cette différence dans les trois rapports N/P provient d'une teneur des animaux plus élevée en protéines et on peut donc s'attendre à ce que les rapports C/N soient eux aussi différents, celui des particules étant alors supérieur à celui du zooplancton.

Les avantages de cette méthode sont les suivants. Tout d'abord, les mesures des taux d'excrétion et de constitution du zooplancton et des particules sont plus faciles à réaliser que les élevages, surtout sur un bateau. En second lieu, elle minimise la part des mesures en milieu artificiel. Enfin, elle peut être appliquée aux populations de particules et du mésozooplancton du milieu naturel : il suffit de considérer l'ensemble des proies susceptibles d'être ingérées par des animaux, le critère n'étant pas celui de leur nature mais de leur taille. Ceci est un avantage dans les eaux oligotrophes où détritus et microzooplancton jouent un rôle aussi important (sinon plus) que le phytoplancton dans la nutrition du zooplancton. En considérant d'autre part, les populations « totales » du zooplancton présent dans le milieu, on tient compte des proportions des différentes espèces et stades de développement et de leurs habitudes alimentaires, ce qui est difficilement réalisable avec les méthodes décrites précédemment.

Si l'on excepte l'étude très sommaire de Ketchum (1962) à l'origine de la méthode et celle de Butler *et al.* (1969 et 1970) qui l'ont reprise en la modifiant, aucun travail sur la production n'a utilisé cette méthode, vraisemblablement parce que les mesures d'azote et de phosphore sont rarement faites simultanément sur autant de paramètres différents. Il nous a donc semblé utile de la détailler en envisageant son application aux populations « totales » du mésozooplancton, à l'échelon tertiaire et au carbone par l'utilisation des rapports C/N.

DÉTERMINATION DU COEFFICIENT D'UTILISATION DE LA NOURRITURE ASSIMILÉE PAR LA MÉTHODE DE KETCHUM

A l'échelon d'un individu, comme à celui d'une population animale, une fraction A de la nourriture ingérée R (ou ration) sera assimilée et servira à la production P (accroissement de biomasse, mues comprises) et à la fourniture d'énergie par les processus métaboliques T, dont les produits finaux seront libérés lors de la respiration et de l'excrétion liquide. La fraction de la ration qui n'est pas assimilée représente une quantité F qui sera rejetée sous forme de fèces. Les termes des équations suivantes peuvent être exprimés en énergie, carbone, azote, phosphore et sont rapportés à une unité de temps

$$A = P + T = R - F \qquad (1)$$

Ces relations sont valables pour une courte durée où l'on néglige la production des œufs. On peut en outre, définir trois rendements :

1) Le coefficient d'assimilation

$$D = A/R \qquad (2)$$

2) Le coefficient d'utilisation de la nourriture ingérée (ou rendement brut en croissance) :

$$K_1 = P/R \qquad (3)$$

3) Le coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée (ou rendement net en croissance) :

$$K_2 = P/A \qquad (4)$$

De (1) et (4), on tire

$$K_2 = P/(P+T) \qquad (4\,b)$$

De (1), (2), (3) et (4), on tire

$$K_1 = D\,K_2 . \qquad (3\,b)$$

Ainsi que nous l'avons vu précédemment, Ketchum (*id.*) exprime le coefficient K à partir des rapports N/P, des proies a_1 (particules dans son cas), de l'excrétion a_2 et de la constitution a_3 du zooplancton. Il suppose implicitement que les coefficients d'assimilation de l'azote et du phosphore sont les mêmes et égaux à 1, donc que $K_1 = K_2$. Butler *et al.* (1969) les introduisent dans le calcul. Soit donc a_4, le rapport des coefficients d'assimilation.

$a_1 = R_N/R_P$: rapport N/P des proies ingérées.

$a_2 = T_N/T_P$: rapport N/P des dépenses métaboliques du zooplancton (excrétion uniquement dans le cas de N et P).

$a_3 = P_N/P_P$: rapport N/P de production, donc de constitution du zooplancton.

$a_4 = D_N/D_P$ = rapport des coefficients d'assimilation.

$$(1) \text{ et } (2) \Rightarrow \quad D_N R_N = P_N + T_N \quad \text{et} \quad D_P R_P = P_P + T_P$$

$$\Leftrightarrow \quad D_N \frac{D_P}{D_P} R_N \frac{R_P}{R_P} = P_N \frac{P_P}{P_P} + T_N \frac{T_P}{T_P}$$

$$\Leftrightarrow \quad a_1 a_4 D_P R_P = a_3 P_P + a_2 T_P = a_1 a_4 P_P + a_1 a_4 T_P .$$

D'où :

$$P_P = T_P \frac{a_2 - a_1 a_4}{a_1 a_4 - a_3},$$

$$(4\,b) \quad \Leftrightarrow \quad K_{2P} = \frac{P_P}{P_P + T_P}$$

$$\Leftrightarrow \quad \boxed{K_{2P} = \frac{a_1 a_4 - a_2}{a_3 - a_2}} \qquad (5)$$

De la même façon, on démontre que

$$\boxed{K_{2N} = \frac{a_3}{a_1 a_4} K_{2P}} \qquad (6)$$

Connaissant donc a_1, a_2, a_3, a_4, T_N et T_P, on en déduit la production d'azote et de phosphore.

Remarque n° 1

K_2 est positif lorsque le terme a_2 est supérieur ou inférieur à $a_1 a_4$ et a_3 simultanément. Il peut se présenter des cas où il est négatif (cas des animaux en état de vie ralentie lors des phases d'hibernation).

Remarque n° 2

Ces calculs peuvent être simplifiés si les coefficients d'assimilation de l'azote et du phosphore sont égaux ou très peu différents (dans ce cas, $a_4 = 1$). Ceci peut être vérifié simplement en comparant les rapports N/P des proies (a_1) et des pelotes fécales ($a_5 = F_N/F_P$). En effet :

$$(1) \text{ et } (2) \Rightarrow \quad D_N = \frac{R_N - F_N}{R_N} \quad \text{et} \quad D_P = \frac{R_P - F_P}{R_P}$$

Si $D_N = D_P$, on a :

$$F_N/F_P = R_N/R_P$$

Soit :

$$a_5 = a_1 .$$

Il n'est alors pas nécessaire de mesurer D_N et D_P. Les équations (5) et (6) deviennent alors :

$$K_{2P} = \frac{a_1 - a_2}{a_3 - a_2}, \qquad (5\,b)$$

$$K_{2N} = K_{2P}\, a_3/a_1 \qquad (6\,b)$$

Remarque n° 3

Des équations qui précèdent, on peut déduire la ration R du taux d'excrétion et de respiration T, du coefficient K_2 et du coefficient d'assimilation D par la relation suivante :

$$(1) \text{ et } (2) \Leftrightarrow R = (P+T)/D$$

$$(4\,b) \Leftrightarrow K_2 = P/(P+T)$$

$$\Rightarrow R = \frac{T}{D(1-K_2)}. \qquad (7)$$

Il est donc possible de connaître le « broutage » (ou « grazing ») des particules par l'échelon secondaire.

DISCUSSION

Après avoir envisagé les applications possibles de la méthode d'estimation du coefficient K_2, nous ferons un certain nombre de remarques sur les mesures des différents rapports a_1, a_2, a_3 et a_4.

Application aux rapports C/N

Les équations (5 *b*) et (6 *b*) ne sont valables que si K_2 est inférieur à 1, donc si $a_2 < a_1 < a_3$ ou si $a_2 > a_1 > a_3$. Ceci a été vérifié pour les rapports N/P des particules (proies) et de l'échelon secondaire (prédateurs) comme nous l'avons vu précédemment (voir aussi le tableau 1 pour les rapports a_1 et a_3). Nos données personnelles recueillies dans l'Atlantique tropical dans des zones riches (dômes et divergence équatoriale) et pauvres, montrent que c'est également le cas des rapports atomiques C/N de 6,1 à 8,1 pour les particules et de 4,4 à 5,0 pour le zooplancton (tableau 2). Les relations que nous avons établies pour l'azote et le phosphore pourraient donc s'appliquer au carbone par la considération des C/N, la différence résidant dans la mesure du terme a_2 pour lequel il faut considérer à la fois la respiration (carbone minéral) et l'excrétion (carbone organique sous forme d'urée par exemple).

La teneur plus élevée en azote que l'on observe dans la constitution du zooplancton peut provenir de deux mécanismes. Il peut y avoir discrimination au niveau du tractus digestif et par conséquent une assimilation plus élevée pour l'azote que pour le phosphore ou le carbone. Dans ce cas, on devrait observer un rapport N/P des fèces inférieur à celui des proies et l'inverse pour le rapport C/N. Cette discrimination entre l'azote et le phosphore-carbone peut aussi avoir lieu au niveau de l'excrétion et de la respiration par un turn-over plus rapide pour le phosphore et le carbone ce qui se traduit également par des rapports N/P inférieur à celui des proies et C/N supérieur. Au vu des résultats de la littérature citée par Corner et Cowey (1968) et ceux de Butler *et al.* (1970), il semble que ce soit ce dernier mécanisme qui intervienne. Le rapport N/P des pelotes fécales serait même légèrement supérieur à celui des particules dans le cas du Copépode *Calanus*, ce qui traduit par conséquent une assimilation légèrement supérieure pour le phosphore (Butler *et al.*, 1970). Aucune mesure n'a eu lieu pour le carbone et l'azote considérés simultanément, mais on peut supposer que la discrimination a également lieu au niveau de l'excrétion et de la respiration et non de l'assimilation. Ceci demanderait naturellement à être vérifié par la comparaison des rapports C/N des particules et des pelotes fécales, par exemple. Dans la négative, la production de carbone peut être déduite de celle de l'azote par le rapport C/N de constitution.

Application aux populations « totales »

Les équations (1) à (7) sont aussi valables pour une espèce seule que pour une population zooplanctonique définie par un critère de taille. On admet alors que les prédateurs ne se nourrissent que de proies plus petites qu'eux, qu'ils ne les choisissent pas en fonction de leur nature mais de leur taille et que les exceptions à cette règle au sein d'une population sont négligeables par rapport à l'ensemble. Ceci est applicable au mésozooplancton capturé par le filet WP-2 (Anonyme, 1968) où les Copépodes représentent de 90 à 98 % des effectifs selon nos observations personnelles dans la zone intertropicale, mais nécessite certainement une distinction des différents types de régimes alimentaires lorsque l'on s'adresse au micronecton. Il faut alors séparer les groupes se nourrissant de particules de petite taille (inférieures à 50 µm) de ceux qui se nourrissent de microzooplancton (50-200 µm) ou de mésozooplancton (200-2 000 µm). On passe ainsi de l'échelon secondaire à l'échelon tertiaire.

Application à l'échelon tertiaire

Sur les tableaux 1 et 2 figurent les résultats des travaux concernant les rapports N/P et C/N de l'échelon secondaire (animaux se nourrissant de particules) et de ses prédateurs planctoniques (échelon tertiaire). Les données sont comparables lorsqu'elles proviennent d'un même auteur et d'une même région. Des méthodes d'analyses ou des populations différentes peuvent en effet provoquer les variations que l'on observe sur ces tableaux pour un même taxon. A quelques exceptions près (cas du rapport N/P des Chaetognathes parfois voisin de celui de ses proies, en raison peut-être de leur présence dans le tube digestif des individus analysés), les prédateurs présentent des rapports N/P supérieurs à celui de l'échelon secondaire et C/N inférieurs. Si le rapport a_2 d'excrétion est inférieur à celui des proies (échelon secondaire), le calcul du coefficient K_2 est alors

Tableau 1
Valeurs des rapports atomiques N/P des particules et des principaux groupes taxonomiques des échelons secondaire et tertiaire [(*) rapports calculés sur données de l'auteur].
N/P *atomic constitution ratios are lower for particles than for the secondary level, which in turn are lower than those of the tertiary level* [(*) *ratios computed from author's data*].

Auteurs	N/P particulaire	Échelon secondaire	N/P	Échelon tertiaire	N/P
Harris et Riley (1956) : Long Island Sound	16	Plancton total : 90 % de Copépodes	23	–	–
Beers (1966) : Mer des Sargasses	–	Copépodes Euphaus.-Mysidacés Autres Crustacés Ptéropodes	27 15 14 24	Chaetognathes Polychètes Siphonophores Hydroméduses	28 20 47 37
Curl (1962) : Plateau continental au sud de New York (*)	–	Copépodes Tuniciers	19-26 23-47	Chaetognathes Cténaires	38 37
Butler *et al.* (1969) : Clyde et Plymouth	17-18	Copépode : *Calanus*	20-27	–	–
Mayzaud et Martin (1975) : Saint-Margaret's bay (*)	–	Copépode : *Calanus finmarchicus*	30	Chaetognathe : *Sagitta hispida*	40
Résultats personnels : Atlantique intertropical	16-19	Copépodes Euphausiacés Mysidacés Salpes	21-28 19-25 26 19-25	Chaetognathes Siphonophores	19-26 48

possible. Le seul résultat concernant le rapport N/P d'excrétion (a_2) de l'échelon tertiaire est celui de Beers (1964) sur le Chaetognathe *Sagitta hispida*. Le rapport est de 11,3 et le calcul est donc possible. Il serait intéressant de le confirmer pour d'autres taxons de l'échelon tertiaire, car on disposerait alors d'une méthode qui permette le calcul d'une production encore mal connue. On peut également se demander si les rapports N/P de constitution continuent à augmenter lorsque l'on s'élève dans la chaîne alimentaire (et l'inverse pour le rapport C/N). Dans la négative, notons que le calcul du K_2 serait encore possible à condition d'avoir $a_2 > a_1 > a_3$ (et l'inverse pour le rapport C/N).

Remarques sur la mesure des rapports C/N/P des proies ingérées (a_1)

Les mesures doivent être faites sur des proies appartenant au spectre des tailles susceptibles d'être ingérées par la population des prédateurs et provenir des niveaux où a lieu l'alimentation.

La détermination du spectre des tailles peut se faire dans le cas des filtreurs par la mesure des distances entre les sétules des maxilles de Copépodes (méthode de Nival et Nival, 1976) encore que les « filtreurs » soient capables bien souvent de saisir de grosses particules par un procédé différent de la filtration (voir l'étude de Corner *et al.*, (1972) sur *Calanus* se nourrissant de l'algue de grande taille *Biddulphia*). De toute façon, il semble, au vu de nos résultats personnels, que l'erreur que l'on puisse commettre en utilisant différentes classes de tailles de particules soit moins importante que les variations observées d'un niveau bathymétrique à l'autre.

Ce niveau de prélèvement est celui où l'échelon secondaire se nourrit. Lorsque l'animal entreprend des migrations verticales importantes (cas des Euphausiacés par exemple), il faudra considérer les deux niveaux si l'alimentation se fait de jour comme de nuit ou l'un des deux si elle est uniquement nocturne ou diurne (voir Roger, 1975, pour les comportements nutritionnels des Euphausiacés). Dans le cas du mésozooplancton, les migrations sont souvent peu importantes (Herbland, Stretta, 1973; Longhurst, 1976) et l'on pourra ne considérer que les particules de la couche euphotique. Le choix du niveau de prélèvement est important dans le cas des particules inférieures à 50 µm, car leur rapport C/N/P varie avec la profondeur. Dans la zone intertropicale, le rapport N/P est plus faible dans la zone euphotique que dans les niveaux plus profonds. Cette augmentation du rapport sous la couche euphotique est en relation avec la minéralisation plus rapide du phosphore et la nature des particules, à dominance hétérotrophe.

Remarques sur la mesure des taux d'excrétion et de respiration et du rapport a_2

Le terme T concerne la quantité de produits terminaux résultant du métabolisme du carbone, de l'azote et du phosphore libérés lors de la respiration (carbone uniquement) et de l'excrétion liquide par unité de temps. La dégradation peut être complète et l'on obtient des composés minéraux libérés par la respiration (CO_2-C) et l'excrétion (NH_4-N et PO_4-P). Elle peut être incomplète et une fraction de C, N, P peut par conséquent se retrouver sous forme de molécules organiques simples dans l'excrétion.

Tableau 2

Valeurs des rapports atomiques C/N des particules et des principaux groupes taxonomiques des échelons secondaire et tertiaire [(*) rapports calculés sur données de l'auteur].

C/N *atomic constitution ratios are greater for particles than for the secondary level, which in turn are greater than those of the tertiary level* [(*) *ratios computed from author's data*].

Auteurs	C/N des particules	Échelon secondaire	C/N	Échelon tertiaire	C/N
Beers (1966) : Mer des Sargasses	–	Copépodes Euphaus.-Mysidacés Autres Crustacés Ptéropodes	5,0 4,8 5,5 8,2	Chaetognathes Polychètes Siphonophores Hydroméduses Poissons et larves	4,2 3,9 4,3 2,9 4,6
Omori (1969) : Pacifique Nord	–	Copépodes Euphausiacés Mysidacés Décapodes (*Leucifer sp.*) Ptéropodes	7,6 4,8 4,5 5,1 8,5	Chaetognathes Amphipodes Poissons	4,9 7,6 4,4
Mayzaud et Martin (1975) : Saint-Margaret's bay (*)	–	Copépode : *Calanus finmarchicus*	8,4	Chaetognathe : *Sagitta hispida*	3,0
Reeve et Baker (1975) : Floride (*)	–	–	–	Chaetognathe : *Sagitta hispida* Cténaire : *Mnemiopsis*	4,4 4,4
Le Borgne (1975) : Upwelling du Cap Timiris	6,5-7,5	Plancton WP-2	4,7-5,7	–	–
Boucher *et al.* (1976) : Méditerrannée et Atlantique	–	Copépodes : *C. typicus* *T. stylifera*	3,8-5,0	–	–
Résultats personnels : Atlantique intertropical	–	Copépodes Euphausiacés Mysidacés Salpes	4,4-5,0 4,2-4,4 4,4 4,7-5,0	Chaetognathes Siphonophores	4,0-4,3 4,8-5,8

Seules sont nécessaires pour le calcul de la production, les valeurs totales de carbone, d'azote et de phosphore libérés. Cependant la connaissance de la nature de ces composés peut être intéressante à deux égards. Tout d'abord, des composés minéraux n'auront pas la même valeur pour le phytoplancton que des molécules organiques plus complexes et il faut en tenir compte dans les études de régénération. En second lieu, l'importance relative de la fraction organique peut caractériser la valeur de l'utilisation de la ration par des animaux : une bonne utilisation se caractérise par une faible excrétion organique. Selon la nature des populations zooplanctoniques et peut-être selon la richesse des eaux en particules, l'importance de la fraction organique excrétée variera. On comprend donc que la considération de la seule fraction minérale (ou organique), comme on le fait la plupart du temps, peut entraîner une erreur sur la valeur du terme a_2.

Si la respiration peut être évaluée par la méthode de mesure instantanée de l'activité du système des transporteurs d'électrons (ETS) de Packard (1969), il n'en est pas de même actuellement pour l'excrétion qui doit être mesurée sur des animaux mis en incubation. Le principe consiste à doser l'azote et le phosphore au début et à la fin de l'incubation ou en faisant la différence avec un flacon témoin dépourvu de zooplancton. Dans le cas de la respiration, on peut soit mesurer l'augmentation de la concentration en gaz carbonique, soit la diminution de celle de l'oxygène. Dans ce dernier cas, la conversion de l'oxygène consommé en anhydride carbonique rejeté se fait par l'intermédiaire du quotient respiratoire, qui dépend de la nature du substrat oxydé.

Les mesures de T peuvent concerner une espèce particulière ou du plancton « total », à condition d'éliminer les carnivores évidents, tels les Chaetognathes, Siphonophores, Méduses ou Cténaires. Il apparaît aussi évident d'éliminer les individus morts dont la présence perturbe les valeurs des taux (qui sont sous-estimés) et des rapports d'excrétion (sous-estimés également du fait de la libération plus rapide du phosphore).

Il faut cependant s'assurer qu'un certain nombre de facteurs dus aux conditions de l'incubation elle-même et non au milieu, ne viennent perturber les résultats. Cela revient à déterminer une durée d'incubation au cours de laquelle le taux d'excrétion et de respiration (quantité rapportée à une unité de temps et de biomasse) et le rapport a_2 restent constants. Cette durée d'incubation variera en fonction d'un certain nombre de paramètres que nous allons à présent énumérer.

La concentration

La concentration des animaux variera en fonction de la durée d'incubation que l'on désire, l'objectif étant

d'obtenir à la fin de l'incubation une différence de concentrations significative par rapport au début ou aux témoins, sans pour autant altérer de façon trop importante les concentrations du milieu initial. En particulier, la teneur en oxygène ne devrait pas descendre au-dessous de 50 % de saturation (cité par Ikeda, 1970). De nombreux auteurs ont testé l'influence de la concentration et de la taille des flacons sur les valeurs des taux. Pour Marshall (1973), citant Zeiss (1963) l'effet serait variable selon les concentrations existant dans le milieu naturel. Satomi et Pomeroy (1965) montrent que la respiration augmente avec la concentration tandis que Smith et Whitledge (1977) observent au contraire une diminution de l'excrétion d'urée chez le Copépode *Pleuromamma*, la respiration et l'excrétion d'ammoniaque n'étant pas modifiées. Menzel et Ryther (1961) et Paffenhöfer (1971) prouvent qu'à densité égale, les taux respiratoires sont plus faibles dans les petits flacons. Il semble donc que l'on ait intérêt à prendre de grands volumes (1 l et plus) si l'on désire d'une part avoir une image représentative des populations du milieu naturel et ne pas trop concentrer les animaux d'autre part.

La température

Celle-ci augmentant, les taux de respiration et d'excrétion augmentent jusqu'à un maximum caractéristique de l'espèce et de la génération (loi du Q10). De la même façon, les espèces tropicales ont des taux plus élevés que ceux des espèces tempérées et boréales (Ikeda, 1970). C'est dire que pour une même concentration de plancton, les concentrations finales en oxygène et produits d'excrétion dépendront de la température.

Réutilisation des produits de l'excrétion par le phytoplancton

Lorsque les expériences d'incubation se déroulent avec des particules du milieu naturel ou des algues en culture, il peut y avoir réutilisation des produits de l'excrétion. Pour y remédier, on peut opérer à l'obscurité qui ne semble pas avoir d'effet sur les taux métaboliques (Conover, 1956; Ganf, Blazka, 1974) mais qui ne suffit pas à arrêter l' « uptake » par le phytoplancton ainsi que le démontrent Ganf et Blazka (*id.*). Dans le milieu océanique où les particules sont peu concentrées, nos résultats tendent à montrer qu'il n'y a pas de réutilisation sensible, confirmant les remarques de Conover (1956), Conover et Corner (1968) et Martin (1968). De façon à supprimer ce risque de l' « uptake », de nombreux auteurs mesurent l'excrétion en eau filtrée, sur des animaux à jeun donc.

Influence du jeûne sur les valeurs des taux

On observe souvent des valeurs plus élevées au début de l'incubation que par la suite et ceci a été attribué à l'effet du jeûne qui provoque une diminution du taux de respiration ou d'excrétion (Satomi, Pomeroy, 1965) ou au stress dû au prélèvement (voir revue de Marshall, 1973). C'est la raison pour laquelle de nombreux auteurs laissent les animaux s'acclimater quelques heures avant l'expérience, ce qui a pour avantage également d'éliminer les individus morts. Nos observations personnelles et celles de Nival *et al.*, (1974), Ikeda (1970) montrent que l'effet du jeûne n'est pas sensible pendant les premières 24 heures au moins.

Action bactérienne

Le fait de travailler en eau filtrée ne l'élimine pas car les bactéries sont apportées par les animaux eux-mêmes. L'action des bactéries peut se faire sentir sur l'importance respective des fractions organique et minérale – les bactéries minéralisant la fraction organique (Mayzaud, 1973) – et par leur consommation d'oxygène. Ceci a fait l'objet d'une controverse entre Johannes et Webb (1965) qui trouvaient une excrétion d'azote organique importante pour des expériences de courte durée et Corner et Newell (1967) qui trouvaient qu'elle était très faible chez *Calanus*, lors d'expériences de longue durée. On trouvera un résumé de cette controverse dans la revue de Corner et Davies (1971), Il semble actuellement que l'importance de la fraction organique excrétée dépende des animaux sur lesquels on expérimente et peut-être aussi de la température. C'est ainsi que Corner *et al.* (1976) continuent à trouver une excrétion d'urée faible (10 % de l'excrétion d'ammoniaque) chez *Calanus* alors qu'Eppley *et al.* (1973) estiment qu'elle est égale à celle de l'ammoniaque, de même selon Le Borgne (1973) pour l'azote organique total dans le cas de populations mélangées.

Afin d'éliminer l'action bactérienne, de nombreux auteurs ont utilisé les antibiotiques. Pour certains, ils n'auraient pas d'effet sur le métabolisme des animaux (Marshall, Orr, 1958 pour la pénicilline et la streptomycine, Bernard, 1963 pour la sulfaméthopyrazine) alors que le chloramphénicol pourrait en avoir pour Berner (1962), Marshall et Orr (1961), ainsi que la pénicilline et la streptomycine pour Bernard (1963). De plus, il peut y avoir interférence de la pénicilline avec la méthode de Winkler pour le dosage de l'oxygène (*in* Marshall, 1973) et la méthode d'irradiation aux ultraviolets pour le dosage de l'azote et du phosphore total (Butler *et al.*, 1969). En conséquence, beaucoup ne les utilisent pas : Sameoto (1972) trouve que l'activité bactérienne est la même dans ses flacons témoins et ses flacons contenant des animaux; Ikeda (1970) n'observe pas de différence du taux respiratoire lorsqu'il ajoute de la streptomycine. Il semble que la présence d'un témoin permette d'annuler l'influence éventuelle des bactéries lors d'expériences de courte durée.

Conclusion

Il apparaît préférable de travailler en eau filtrée (par pression pour ne pas désoxygéner le milieu) afin d'éviter une possible réutilisation des produits de l'excrétion par les particules autotrophes. Dans la mesure où les taux et les rapports sont constants pendant une durée de 24 heures, on élimine l'influence des rythmes journaliers (démontrée par Eppley *et al.*, 1973 et Ganf et Blazka, 1974) et les variations plus fortes lors des premières heures d'incubation (Nival *et al.*, 1974). Nos résultats personnels montrent que les rapports d'excrétion d'azote et de phosphore total sont constants sur une période de 24 heures à 23 et 27°. Par contre, le rapport NH_4/PO_4 augmente régulièrement au cours du temps, ceci

provenant d'une diminution de l'excrétion de PO_4 en fonction du temps par rapport à la fraction de phosphore total, confirmant ainsi les résultats de Peters et Lean (1973). Nos taux d'excrétion d'azote et de phosphore total et de respiration sont constants sur une durée de 24 heures.

Remarques sur la mesure des rapports C/N/P de la constitution des prédateurs (a_3)

La valeur que l'on cherche est celle du rapport de production, qui est égal à celui de la constitution. Les mesures se font sur des animaux se nourrissant de la même taille de particules, ce qui signifie qu'il faut les trier auparavant. Si ceci est valable pour le micronecton, l'erreur que l'on commet en ne triant pas le mésozooplancton du filet WP-2 est faible. Comme nous l'avons vu, les Copépodes y représentent plus de 90 % des effectifs, les prédateurs souvent gélatineux (Chaetognathes, Siphonophores et Cténaires) pêchés en même temps représentant alors moins de 10 % de la biomasse.

Il faut également considérer la distribution verticale du rapport a_3 et faire correspondre à chaque niveau, celui des particules.

Remarques sur la mesure des rapports des coefficients d'assimilation (a_4) et des fèces (a_5) des prédateurs

La mesure des coefficients d'assimilation est nécessaire lorsque les rapports a_1 et a_5 sont différents et lorsque l'on désire estimer la ration à partir des données de production et d'excrétion-respiration. Elle nécessite, comme nous allons le voir, des analyses sur les fèces.

Mesure du rapport a_5 des fèces

Le recueil des pelotes fécales peut se faire après avoir laissé des animaux vivants dans un flacon ou un cristallisoir d'eau filtrée. Ainsi que le recommande Conover (1966), il faut prendre garde de ne pas contaminer les échantillons avec des particules de l'atmosphère.

Cette méthode convient pour les Copépodes qui ont en général des pelotes fécales solides. Le principal risque d'erreur provient du possible passage en solution de certains constituants, dès leur défécation ou par suite de la détérioration de la pelote. Il y a alors altération du rapport N/P. Il faut aussi admettre que l'animal ne choisit pas un certain type de particules auquel cas les rapports a_1 et a_5 sont différents bien que les coefficients d'assimilation du carbone, de l'azote et du phosphore puissent être égaux. En considérant l'ensemble des proies et des prédateurs, on peut cependant considérer un coefficient d'assimilation global, vis-à-vis de l'ensemble de la nourriture.

Mesure des coefficients d'assimilation D

Si l'on excepte la méthode qui consiste à faire le bilan de l'ingestion, de la production et de l'excrétion, pour en déduire l'assimilation, et qui nécessite des expériences de longues durées (voir au début), la seule méthode est celle dite du « rapport » de Conover (1966). Ce dernier suppose que seule la fraction organique de la ration est assimilée. La méthode ne nécessite pas le recueil de la totalité des pelotes fécales et consiste à comparer la teneur en matière organique des pelotes fécales et de la nourriture. Soient f et e les quantités totales ingérées et rejetées sous forme de pelotes fécales; a_f et a_e les quantités de matière minérale ingérée et non assimilée (pelotes fécales). La quantité de matière organique ingérée est alors égale à : $R=f-a_f$ et celle de la matière organique rejetée dans les fèces, de $F=e-a_e$. On a donc :

$$(1) \text{ et } (2) \quad D=\frac{R-F}{R}=\frac{(f-a_f)-(e-a_e)}{f-a_f}$$

Si seule la matière organique de la ration est assimilée, $a_f=a_e$

Donc :

$$D=\frac{f-e}{f-a_f}$$

Soient f' et e' les pourcentages en matière organique de la ration et des fèces :

$$f'=\frac{f-a_f}{f} \quad \text{et} \quad e'=\frac{e-a_e}{e}$$

$$\Leftrightarrow \quad f=\frac{a_f}{1-f'} \quad \text{et} \quad e=\frac{a_e}{1-e'}$$

$$D=\frac{f-e}{f-a_f}=\frac{a_f}{1-f'}-\frac{a_e}{1-e'}\left(f-a_f\right)^{-1}$$

D'où :

$$D=(f'-e')/f'\ (1-e') \qquad (8)$$

Le calcul est aussi valable pour le carbone, l'azote et le phosphore. On considère alors les pourcentages de C, N et P organiques par rapport au C, N et P total. Conover (1966) trouve par cette méthode des valeurs voisines de celles de la littérature. Cependant Forster et Gabbott (1971), Lasenby et Langford (1973) sur les Mysidacés, Cosper et Reeve (1975) sur le Chaetognathe *Sagitta hispida* trouvent des résultats beaucoup plus variables et inférieurs à ceux des autres méthodes. Pour certains, une partie de la matière minérale serait assimilée. Conover (cité par Cosper et Reeve, 1975) ne le pense pas : la différence proviendrait de la solubilisation rapide de la matière minérale que l'on ne retrouve donc pas dans les pelotes fécales, ainsi que nous l'avons vu ci-contre.

Reste donc la possibilité d'utiliser les valeurs des coefficients d'assimilation de la littérature (voir revue de Corner et Cowey, 1968) en supposant que le coefficient d'assimilation est constant lorsque les quantités de nourriture disponibles varient.

Stabilité du coefficient d'assimilation

Beklemishev (1962) examinant les résultats antérieurs concernant le « broutage » du phytoplancton par le zooplancton, pense que lorsque l'abondance de la nourriture augmente, il y a « superfluous feeding » : l'ingestion (ou ration) augmente également, mais il y a

gaspillage par suite d'une diminution du coefficient d'assimilation (les fèces s'enrichissent) et des taux métaboliques plus élevés. Ce dernier point n'est pas contesté et a été retrouvé lors d'études des variations saisonnières de la respiration et de l'excrétion (Conover, Corner, 1968; Butler *et al.*, 1969 et 1970), dans la comparaison de régions riches ou pauvres en chlorophylle (Nival *et al.*, 1973) ou lors d'expériences testant l'influence de la concentration de nourriture sur les taux d'excrétion (Takahashi, Ikeda, 1975; Corner *et al.*, 1976) ou de respiration (revue de Marshall, 1973; Conover, Lalli, 1974 sur *Clione*; Gaudy, 1974). Par contre la baisse du coefficient d'assimilation n'a pas été retrouvée (voir revues de Corner et Davies, 1971, et de Marshall, 1973) si l'on excepte l'étude récente de Gaudy (1974). L'auteur envisage alors le cas particulier des femelles de Copépodes chez lesquelles la seule production est celle des œufs. Il est possible, ainsi que le reconnaît l'auteur, qu'il y ait eu sous-estimation de cette production d'œufs et donc de l'assimilation.

Rappelons cependant que le « superfluous feeding » peut se traduire aussi par une rupture des cellules algales lors de la mastication, précédant l'ingestion (Cushing, 1964), ce qui n'a pas été retrouvé par Corner *et al.* (1972) sur *Calanus* mis en présence de grandes cellules phytoplanctoniques. Enfin, lorsque la ration augmente, les dépenses métaboliques augmentent également, mais la part revenant à la production pourrait diminuer, le coefficient d'assimilation restant constant (Suschenya, 1970). Ceci n'a pas été retrouvé par Butler *et al.* (1970) et Conover et Lalli (1974).

Comme on le constate, on touche à l'un des problèmes les plus controversés de la production secondaire, celui de l'utilisation de la nourriture. Il semble que le gaspillage, s'il a lieu, ne se passe pas au niveau du tractus digestif, donc que le taux d'assimilation reste relativement constant.

CONCLUSIONS

Nous avons décrit une méthode d'évaluation du coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée K_2, dont la connaissance permet d'estimer la production à partir des dépenses métaboliques. Cette méthode proposée par Ketchum (1962) puis modifiée par Butler *et al.* (1969) pour l'azote et le phosphore n'a plus été utilisée depuis, sans doute parce que rares sont les travaux qui traitent à la fois de l'azote et du phosphore et à plus forte raison du métabolisme, de la constitution du zooplancton et de celle des particules. Il nous a semblé qu'on disposait d'un moyen relativement simple pour résoudre le problème de la production des échelons supérieurs du réseau trophique et applicable au domaine pélagique hauturier. Il serait naturellement très profitable de comparer les résultats qu'elle donne pour une espèce particulière et pour les populations « totales ». Dans les deux cas, les mesures sont les mêmes, la différence provenant du tri de l'espèce étudiée lors des études de constitution ou d'excrétion-respiration.

La simplicité de la méthode permet d'autre part la multiplication des mesures dans un milieu particulièrement hétérogène dans l'espace et le temps. Ceci la rend applicable au milieu océanique hauturier, mais également néritique et dans les écosystèmes lagunaires et lacustres.

Enfin, nous avons montré qu'il était possible de l'appliquer au carbone par la mesure des rapports C/N et à l'échelon tertiaire. Ceci reste encore du domaine de la théorie car très peu de mesures ont eu lieu jusqu'à présent, en particulier dans le domaine des rapports C/N et N/P de l'excrétion et de la respiration de l'échelon tertiaire.

REFERENCES

Alvarez V., Matthews J. B. L., 1974. Experimental studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, western Norway. Feeding and assimilation by *Chiridius armatus* (Crustacea, Copepoda), *Sarsia*, **58,** 67-78.

Anonyme, 1968. Zooplankton sampling, *Monographs on oceanographic methodology*, **II,** Unesco, Paris, 153-159.

Beers J. R., 1964. Ammonia and inorganic phosphorus excretion by the planktonic Chaetognath, *Sagitta hispida*, *J. Cons. Explor. Mer.*, **29,** 123-129.

Beers J. R., 1966. Studies on the chemical composition of the major zooplankton groups in the Sargasso sea off Bermuda, *Limnol. Oceanogr.*, **11,** 520-528.

Beers J. R., Herman S. S., 1969. The ecology of inshore plankton populations in Bermuda. Part II. Seasonal abundance and composition of the zooplankton, *Bull. mar. Sc.*, **19,** 483-503.

Beklemishev C. W., 1962. Superfluous feeding of marine herbivorous zooplankton, *Rapp. P.-V. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **153,** 108-113.

Bernard M., 1963. Adaptation de quelques copépodes pélagiques méditerranéens à différents milieux de survie en aquarium, *Com. Int. Explor. Scient. Mer Méditer. Monaco*, **XVI,** (2), 165-176.

Berner A., 1962. Feeding and respiration in the Copepod *Temora longicornis* (Müller). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **42,** 625-640.

Boucher J., Razouls C., Razouls S., 1976. Composition chimique élémentaire en carbone et azote de *Centropages typicus* et *Temora stylifera*. Analyse des variations en fonction de la physiologie et des conditions écologiques, *Cah. Biol. Mar.*, **XVII,** 37-43.

Butler E. I., Corner E. D. S., Marshall S. M., 1969. 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.

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. Assimilation of organic matter by zooplankton, *Limnol. Oceanogr.*, **11,** (3), 338-345.

Conover R. J., Corner E. D. S., 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **48,** 49-75.

Conover R. J., Francis V., 1973. The use of radioactive isotopes to measure the transfer of materials in aquatic food chains, *Mar. Biol.*, **18,** 272-283.

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.

Corner E. D. S., Cowey C. B., Marshall S. M., 1967. On the nutrition and metabolism of zooplankton. V. Feeding efficiency of *Calanus finmarchicus*, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **47,** 259-270.

Corner E. D. S., Cowey C. B., 1968. Biochemical studies on the production of marine zooplankton, *Biol. rev.*, **43,** 393-426.

Corner E. D. S., Newell B. S., 1967. On the nutrition and metabolism of zooplankton. IV. The forms of nitrogen excreted by *Calanus*, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **47,** 113-120.

Corner E. D. S., Davies A. G., 1971. Plankton as a factor in the nitrogen and phosphorus cycles in the sea, *Adv. Mar. Biol.*, **9,** 101-204.

Corner E. D. S., Head R. N., Kilvington C. C., 1972. On the nutrition and metabolism of zooplankton: the grazing of *Biddulphia* cells by *alanus helgolandicus*, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **52,** (4), 847-861.

Corner E. D. S., Head R. N., Kilvington C. C., Pennycuick L., 1976. On the nutrition and metabolism of zooplankton. X. Quantitative aspects of *Calanus helgolandicus* feeding as a carnivore, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **56,** (2), 345-358.

Cosper T. C., Reeve M. R., 1975. Digestive efficiency of the Chaetognath *Sagitta hispida* Conant, *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **17,** 33-38.

Curl H., 1962. Standing crops of Carbon, Nitrogen and Phosphorus and transfer between trophic levels in continental shelf-waters south of New York, *Rapp. P.-V. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **153,** 99-107.

Cushing D. H., 1964. The work of grazing in the sea, *in Grazing in terrestrial and Marine Environments*, edited by D. J. Crisp, Blackwell, Oxford, p. 207-238.

Edmondson W. T., Winberg G. G., 1971. *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*, IBP, handbook n° 17, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, 358 p.

Eppley R. W., Renger E. H., Venrick E. L., Mullin M. M., 1973. A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the Central gyre of the north pacific ocean, *Limnol. Oceanogr.*, **18,** (4), 534-551.

Forster J. R. M., Gabbott P. A., 1971. The assimilation of nutrients from compounded diets by the prawns *Palaemon serratus* and *Pandalus platyceros*, *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **51,** 943-961.

Fossati Dutra Pereira C. A., 1971. Sur le cycle biologique d'*Acartia clausi* dans la baie de Villefranche-sur-mer, thèse Doct., Univ. Paris, 111 p.

Ganf G. G., Blazka P., 1974. Oxygen uptake, ammonia and phosphate excretion by zooplankton of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda), *Limnol. Oceanogr.*, **19,** (2), 313-325.

Gaudy R., 1970. Contribution à la connaissance du cycle biologique et de la physiologie des Copépodes du Golfe de Marseille, thèse Doct., Fac. Sc. Aix - Marseille-II, 294 p.

Gaudy R., 1974. Feeding of four species of pelagic copepods under experimental conditions, *Mar. Biol.*, **25,** (2), 127-141.

Greze V. N., Baldina E. P., 1964. Dynamique de la population et production annuelle de *Acartia clausi* et *Centropages kröyeri* dans la zone néritique de la mer noire (en russe), *Trudy Sebastopol Biol. St.*, **17,** 249-261.

Harris E., 1959. The Nitrogen cycle of Long Island Sound, *Bull. Bingham Oceanogr. Collect.*, **17,** 31-65.

Harris E., Riley S. A., 1956. Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. VIII. Chemical composition of the plankton, *Bull. Bingham Oceanogr. Collect.*, **15,** 315-323.

Heinle D. R., Flemer D. A., 1975. Carbon requirements of a population of the estuarine Copepod *Eurytemora affinis*, *Mar. Biol.*, **31,** 235-247.

Herbland A., Stretta J. M., 1973. Zooplancton et micronecton dans la région du dôme d'Angola en février-mars 1971 et relation avec les thons, Doc. Scient., *Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, **VI,** (2), 45-70.

Ikeda T., 1970. 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,** (2), 91-112.

Johannes R. E., Webb K. L., 1965. Release of dissolved amino acids by marine zooplankton, *Science*, NY, **150,** 76-77.

Ketchum B. H., 1962. Regeneration of nutrients by zooplankton, *Rapp. P.-V. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer*, **153,** 142-147.

Lasenby D. C., Langford R. R., 1973. Feeding and assimilation of *Mysis relicta*, *Limnol. Oceanogr.*, **18,** (2). 280-285.

Le Borgne R., 1973. Étude de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore des populations zooplanctoniques de l'upwelling mauritanien (mars-avril 1972), *Mar. Biol.*, **19,** (3), 249-257.

Le Borgne R., 1975. Équivalences entre les mesures de biovolumes, poids secs, poids sec sans cendre, carbone, azote et phosphore du mésozooplancton de l'Atlantique tropical. *Cah. Orstom, sér. Océanogr.*, **XIII,** (3), 179-196.

Longhurst A. R., 1976. Interactions between zooplankton and phytoplankton profiles in the eastern tropical Pacific ocean, *Deep-Sea Res.*, **23,** (8), 729-754.

Marshall S. M., 1973. Respiration and feeding in Copepods, *Adv. mar. Biol.*, **11,** 57-120.

Marshall S. M., Orr A. P., 1958. On the biology of *Calanus finmarchicus*. X. Seasonal changes in oxygen consumption. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **37,** 459-472.

Martin J. H., 1968. Phytoplankton-Zooplankton relationships in Narrangansett Bay. III. Seasonal changes in zooplankton excretion rates in relation to phytoplankton abundance, *Limnol. Oceanogr.*, **13,** (1), 63-71.

Mayzaud P., 1973. Respiration and Nitrogen excretion of zooplankton. II. Studies of the metabolic characteristics of starved animals, *Mar. Biol.*, **21,** (1), 19-28.

Mayzaud P., Martin J. L. M., 1975. Some aspects of the biochemical and mineral composition of marine plankton, *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **17,** 197-210.

Menzel D. W., Ryther J. H., 1961. Zooplankton in the Sargasso sea off Bermuda and its relation to organic production, *J. Cons. Explor. Mer.*, **26,** 250-258.

Mullin M. M., Brooks E. R., 1970 *a*. The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September 1967, Production of the planktonic Copepod *Calanus helgolandicus*. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, **17,** 89-103.

Mullin M. M., Brooks E. R., 1970 *b*. Growth and metabolism of two planktonic marine Copepods as influenced by temperature and type of food, *in Marine Food Chains*, edited by J. H. Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh, p. 74-95.

Mullin M. M., Perry M. J., Renger E. H., Evans P. M., 1975. Nutrient regeneration by oceanic zooplankton: a comparison of methods, *Mar. Sc. Communications*, **1,** (1), 1-13.

Nival P., Charra R., Palazzoli I., 1973. Variation spatiale du taux de respiration du zooplancton en Méditerranée occidentale en mars 1970 : mission Médiprod II du « Jean-Charcot », *Ann. Inst. Océanogr.*, **49,** (2), 123-133.

Nival P., Malara G., Charra R., Palazzoli I., Nival S., 1974. Étude de la respiration et de l'excrétion de quelques copépodes planctoniques (Crustacea) dans la zone de remontée d'eau profonde des côtes marocaines, *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, **15,** 231-260.

Nival P., Nival S., 1976. Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): effects on grazing, *Limnol. Oceanogr.*, **21,** (1), 24-38.

Omori M., 1969. Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean, *Mar. Biol.*, **3,** (1), 4-10.

Packard T. T., 1969. The estimation of the oxygen utilization rate in sea water from the activity of the respiratory electron transport system in plankton, Ph. D. Thesis, Univ. Washington, 115 p.

Paffenhöfer G. A., 1971. Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*, *Mar. Biol.*, **11,** (3), 286-298.

Paffenhöfer G. A., 1976. Feeding, growth and food conversion of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*, *Limnol. Oceanogr.*, **21,** (1), 39-50.

Peters R., Lean D., 1973. The characterization of soluble phosphorus released by limnetic zooplankton, *Limnol. Oceanogr.*, **18,** (2), 270-279.

Porumb F. I., 1972. Contributions à la connaissance de la dynamique des populations et à la production de Copépodes dans les eaux roumaines de la mer noire. *Certari marine*, Ircm, **4,** 57-94.

Poulet S. A., 1976. Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and non-living particles, *Mar. Biol.*, **34,** 117-125.

Razouls C., 1974. Variations annuelles de deux espèces dominantes de copépodes plantoniques *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.

Redfield A. C., Ketchum B. H., Richards F. H., 1963. The influence of organisms on the composition of sea water, *in The Sea*, vol. 2, edited by M. N. Hill, Interscience, New York, p. 26-77.

Reeve M. R., Baker L. D., 1974. Production of two planktonic carnivores (Chaetognath and Ctenophore) in South Florida inshore waters, *Fishery Bull.*, **73,** (2), 238-248.

Roger C., 1975. Rythmes nutritionnels et organisation trophique d'une population de crustacés pélagiques (Euphausiacea), *Mar. Biol.*, **32,** 365-378.

Sameoto D. D., 1972. Yearly respiration rate and estimated energy budget for *Sagitta elegans*, *J. Fish. Res. Board Can.*, **29.** (7), 987-996.

Satomi M., Pomeroy L. R., 1965. Respiration and phosphorus excretion in some marine populations, *Ecology*, **46,** 877-881.

Shushkina E. A., 1968. Calculation of Copepod production based on metabolic features and the coefficient of utilization of assimilated food for growth, *Oceanology*, **8,** (1), 98-110.

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 Yu. Ya., Pasternak A. F., 1974. Estimating the productivity of marine zooplankton by combining the radio-carbon method with mathematical modeling, *Oceanology*, **14,** (2), 259-265.

Smith S. L., Whitledge T. E., 1977. The role of zooplankton in the regeneration of nitrogen in a coastal upwelling system off northwest Africa, *Deep-Sea Res.*, **24,** 49-56.

Suschenya L. M., 1970. Food rations, metabolism and growth of crustaceans, *in Marine Food chains*, edited by J. H. Steele, Oliver and Boyd, Edinburgh, p. 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*, edited by A. Y. Takenouti, Idemitsu Shoten, Tokyo, p. 419-431.

Takahashi M., Ikeda T., 1975. Excretion of ammonia and inorganic phosphorus by *Euphausia pacifica* and *Metridia pacifica* at different concentrations of phytoplankton, *J. Fish. Res. Board Can.*, **32,** (11), 2189-2195.

Zeiss F. R., 1963. Effects of population densities on zooplankton respiration rates, *Limnol. Oceanogr.*, **8,** 110-115.