

***Les facteurs de variation
de la respiration et de l'excrétion
d'azote et de phosphore du zooplancton
de l'Atlantique intertropical oriental***

***I. Les conditions expérimentales
et la température***

Robert LE BORGNE (1)

RÉSUMÉ

L'étude porte sur plus de 400 séries de mesures de respiration (O), d'excrétion minérale et totale d'azote (NH_4 et N_T) et de phosphore (PO_4 et P_T) réalisées sur le plancton « total » de la zone hauturière du Golfe de Guinée et des upwellings mauritaniens.

Ces mesures, effectuées sur des animaux mis en incubation, sont sujettes aux conditions expérimentales dont l'influence est étudiée dans la première partie. La durée de l'expérience affecte à la fois les taux métaboliques (quantités respirées ou excrétées par unité de biomasse et de temps) et les différents rapports O/P , O/N , N/P et les pourcentages d'excrétion minérale. Les variations dans les concentrations d'animaux, lorsqu'elles sont importantes, n'affectent que les seuls taux. Pour les gammes de concentrations utilisées, ni celle de l'oxygène ni celle des particules dans les flacons n'ont d'action sur les résultats.

L'influence de la température, étudiée dans la deuxième partie, se fait sentir sur les taux et les rapports. La température est le facteur principal de variation de l'ensemble des taux de respiration considérés puisqu'elle permet d'expliquer 51 % de leur variance. Le Q_{10} qui caractérise l'importance de l'augmentation du taux avec la température, ne dépend pas des gammes de températures utilisées. Il varie avec la taille des animaux et la nature des populations traduisant probablement des adaptations différentes. Le Q_{10} n'est pas le même pour les cinq taux considérés, ce qui a pour conséquence de provoquer des variations des rapports O/PO_4 , O/P_T , O/N_T et NH_4/N_T avec la température. La discussion porte sur l'origine de ces variations que l'on observe également sur les résultats de la littérature.

MOTS CLÉS : Tropical — Zooplancton — Respiration — Excrétion.

ABSTRACT

FACTORS OF VARIATION OF ZOOPLANKTON NITROGEN AND PHOSPHORUS EXCRETIONS AND RESPIRATION IN THE EASTERN TROPICAL ATLANTIC OCEAN. I — EXPERIMENTAL PROCEDURES AND TEMPERATURE

This study is based on more than 400 series of respiration (O), inorganic and total nitrogen (NH_4 and N_T) and phosphorus (PO_4 and P_T) excretion measurements made on total zooplankton of the Gulf of Guinea and the Mauritanian upwellings.

(1) Antenne O.R.S.T.O.M., Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29273 Brest Cedex, France.

The incubation technique was used and therefore results are subject to several experimental influences, which are studied in the first part of the paper. Both metabolic rates (i.e. amounts respired or excreted per weight and time units) and ratios (O/P , O/N , N/P and inorganic excretion percentage) are incubation-length dependent. The concentration of animals in the experimental vessels will influence metabolic rates only, if variations in concentrations are higher than 5 mg dry weight per 2 liters. Neither oxygen nor particles bias the results for the ranges of concentrations used.

Both rates and ratios are temperature-dependent. For the whole lot of respiration rates measured between 14 and 28°C, temperature accounts for 51 % of their variance. Thus, temperature is the main factor of variation. Q_{10} , the value of which is a direct function of the rates increase with temperature, is independent of the ranges of temperatures used in this study. However variations in Q_{10} are linked with those of the animal size and of the kind of zooplankton populations. This probably indicates various adaptive strategies. Q_{10} of the five metabolic rates are dissimilar, thus leading to variations in O/PO_4 , O/P_T , O/N_T , NH_4/PO_4 and NH_4/N_T ratios with temperature. The origin of such variations, which are found in other authors results, are discussed.

KEY WORDS : Tropical — Zooplankton — Respiration — Excretion.

1. INTRODUCTION

De nombreux travaux ont traité ces vingt dernières années du métabolisme du zooplancton en considérant souvent les espèces et leurs stades de développement séparément et une seule caractéristique du métabolisme, la respiration généralement. Une telle approche se révèle cependant insuffisante lorsqu'on étudie les variations géographiques ou saisonnières du métabolisme, dont il convient alors de mesurer plusieurs manifestations à la fois. HARRIS (1959) a été le premier à considérer simultanément la respiration (O) et les excréctions minérales de phosphore (PO_4) et d'azote (NH_4). Les rapports qui les unissent, O/PO_4 , O/NH_4 , NH_4/PO_4 dépendent de la nature du substrat qui est oxydé par l'animal ou la population animale : si le substrat est riche en azote (cas des protides) ou en phosphore (cas des lipides), les excréctions de NH_4 et PO_4 seront importantes relativement à la respiration et les rapports O/NH_4 et O/PO_4 , faibles ; au contraire, dans le cas d'un substrat riche en carbone (cas des glucides), la respiration sera importante et les rapports O/NH_4 et O/PO_4 , élevés. CONOVER et CORNER (1968) étudient ainsi pour la première fois les variations saisonnières du rapport O/NH_4 , élevé lorsque l'animal se nourrit de phytoplancton pauvre en azote, plus faible lorsqu'il vit sur ses propres réserves. D'autres excréctions peuvent aussi être mesurées et les rapports qui en dérivent, utilisés. Ce sont, en particulier, ceux qui concernent l'excrétion totale d'azote (N_T) ou de phosphore (P_T) et les rapports suivants : O/P_T , O/N_T , N_T/P_T , NH_4/N_T (fraction minérale de l'excrétion d'azote) et PO_4/P_T (fraction minérale de l'excrétion de phosphore). L'ensemble de ces rapports permet de mieux définir les caractéristiques du métabolisme du zooplancton et, dans le cas du rapport N_T/P_T , de calculer le coefficient d'utilisation de la nourriture assimilé K_2 (LE BORGNE 1978a).

L'étude qui suit s'attachera donc à expliquer les

variations des taux (quantités respirées ou excrétées rapportées à l'unité de poids et de temps) et des rapports, qui ont été mesurés dans le Golfe de Guinée et les upwellings de Mauritanie de 1972 à 1979, dans des conditions expérimentales voisines. Elle présente une triple originalité. Tout d'abord, elle concerne le domaine intertropical pour lequel nos connaissances sur la production secondaire et le métabolisme du zooplancton en particulier, sont encore limitées. Si l'on excepte l'upwelling côtier de Mauritanie, qui a fait l'objet d'un certain nombre de mesures (HERBLAND *et al.*, 1973 ; LE BORGNE, 1973 ; Groupe MEDIPROD, 1976 ; PACKARD *et al.*, 1977 ; SMITH et WHITLEDGE, 1977 ; LE BORGNE, 1978b ; PACKARD, 1979), le Golfe de Guinée qui constitue l'autre zone de cette étude n'a, à notre connaissance, été l'objet d'étude de la respiration et de l'excrétion que par LE BORGNE (1977a) et le Groupe MEDIPROD (1977) et plus récemment par ROGER (*sous presse*) et VORTURIEZ (1980). La seconde originalité est de considérer simultanément la respiration, l'excrétion totale d'azote et de phosphore et l'excrétion minérale d'azote et de phosphore. Autant de paramètres sont rarement mesurés ensemble, même dans la zone tempérée où ont eu lieu le plus grand nombre de mesures. Enfin, l'étude sur les populations « totales » du plancton, où les différentes espèces et stades de développement sont mélangés, est une approche qui a été assez peu utilisée jusqu'à présent. Cette méthode s'est révélée intéressante pour replacer le zooplancton au sein du réseau trophique de la divergence équatoriale (LE BORGNE, 1977b). Le but de cet article est de montrer qu'elle est aussi valable pour caractériser le métabolisme des populations zooplanctoniques ; nous montrerons la cohérence des résultats obtenus.

Dans un premier temps, nous envisagerons l'influence des conditions expérimentales sur les valeurs des taux et des rapports, pour des gammes limitées de durée d'incubation, de concentrations d'animaux, etc. L'influence de la température sera

étudiée ensuite. Facteur du milieu par excellence, elle se distingue des autres cependant, par le biais qu'elle peut entraîner en favorisant l'activité bactérienne dans les milieux expérimentaux. Dans l'article suivant (LE BORGNE, sous presse), on considérera l'influence des facteurs propres au milieu et aux populations planctoniques.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Position des stations

Les 429 séries de mesures de respiration et d'excrétion du zooplancton « total » proviennent des upwellings côtiers de Mauritanie (Cap Timiris et Cap Blanc) d'une part et de la zone hauturière de l'Atlantique intertropical, d'autre part.

Le tableau I fournit une description sommaire et les références des campagnes dont on utilisera les données. Notons que les stations des campagnes de

1972 à 1974 ont fait l'objet d'une seule série de mesures chacune, alors que par suite elles ont fait l'objet de séries répétées pendant 2 à 5 jours. Ces stations ont alors été dénommées « points fixes » et repérées par les lettres A à T.

2.2. Prélèvement des échantillons

On distinguera deux catégories d'animaux : ceux qui sont prélevés avec un filet WP-2 (ANONYME, 1968) de 200 μ m de vide de maille, le mésozooplancton, et ceux qui sont capturés avec un filet de caractéristiques voisines (même longueur mais diamètre d'ouverture, plus petit, de 49 cm), de 50 μ m de vide de maille et tamisés sur 200 μ m, le microzooplancton. Les mesures sur cette deuxième catégorie sont moins nombreuses et n'ont débuté qu'en juillet 1975 (Campagne CAP 7506). Les prélèvements ont toujours été verticaux, de 200 m (ou du fond) à

TABLEAU I

Description des stations du N/O Capricorne où ont été effectuées les mesures d'excrétion et de respiration du zooplancton.

A partir de 1975, les stations durent plusieurs jours et font l'objet de plusieurs séries de mesures

Main features of R/V Capricorne stations where zooplankton excretion and respiration measurements were made. Since 1975, stations were 2-5 day long and several sets of measurements were achieved at each station

N° de campagne	Nombre de stations	Période	Description	Références
CAP 7209.....	13	mars-avril 1972	stations sur parcours d'une bouée dérivante, upwelling du Cap Timiris (Mauritanie)	LE BORGNE (1973)
CAP 7307.....	9	mars 1973	<i>idem</i>	LE BORGNE (1978b)
CAP 7316.....	3	novembre 1973	stations d'une journée à 3° N et 2°30 S par 4° W	
CAP 7402.....	12	février 1974	stations d'une demi-journée dans l'upwelling du Cap Blanc (Mauritanie)	VOITURIEZ <i>et al.</i> (1974)
CAP 7502.....	3	février-mars 1975	points fixes dans le Dome d'Angola (A) et à 11° S (B) et 0°30 S (C) sur radiale Abidjan - Sainte-Hélène	HERBLAND et VOITURIEZ (1977)
CAP 7506.....	3	juillet-août 1975	points fixes sur radiale Abidjan - Sainte-Hélène à 15° S (D), 12° S (E) et 0°30 S (F)	<i>idem</i>
CAP 7706.....	3	juillet 1977	points fixes à 0° et 2°30 S par 4° W, non numérotés.	LE BORGNE (1979)
CAP 7802 (CIPREA 1).....	10	août-septembre 1978	sur radiale Abidjan - Sainte-Hélène, points fixes à 6° S (G), 5° S (J), 3°30 S (K), 2°30 S (H), 1°20 S (L), 0°30 S (I), 0° (M), 2° N (N), 3°50 N (O), 5° N (P).	VOITURIEZ (1980)
CAP 7906 (CIPREA 2).....	4	avril 1979	sur radiale Abidjan - Sainte-Hélène, points fixes à 10° S (Q), 3° S (R), 0° (S), 2° N (T)	

la surface, sauf à partir de 1978 où ils n'ont concerné que les 100 premiers mètres.

2.3. Déroulement des expériences

Dans la demi-heure qui suivait leur capture, les animaux étaient prélevés au hasard par aspiration et introduits dans des flacons de verre inactinique de 2 L pour le mésozooplancton et de 1 L pour le microzooplancton. La composition des populations de ces deux catégories est décrite par ailleurs (LE BORGNE, à paraître) mais pouvait différer quelque peu de celle du milieu : les carnivores évidents du mésozooplancton (*Chaetognathes*, *Siphonophores*, *Méduses*, *Cténaires*, etc.) n'étaient pas prélevés et seuls les animaux actifs étaient mis en flacon. Les seuls comptages et déterminations du plancton introduit ont été effectués en Mauritanie. On peut admettre que les Copépodes représentent plus de 85 % du poids de l'échantillon et plus de 95 % des effectifs dans le Golfe de Guinée (LE BORGNE, à paraître).

Les flacons contenaient de l'eau prélevée dans la couche superficielle (0 m en Mauritanie, 0 à 15 m ailleurs) sauf dans quelques cas signalés en 3.1.3., pour lesquels l'eau a été prélevée à la base de la couche euphotique. Jusqu'en 1977, l'eau d'incubation a été filtrée sur une soie de 200 μm . Par la suite, elle a été filtrée par pression sur un filtre en fibres de verre (Gelman, type HA). L'ensemble des flacons était ensuite mis à l'obscurité dans un ou deux bacs thermostatés pendant 19 à 23 h, constituant ainsi une ou deux séries selon le nombre de températures d'incubation utilisées. Chaque série comprenait de 5 à 10 flacons, dont trois servaient de « témoins » : ils subissaient les mêmes manipulations, mais ne contenaient pas d'animaux de plus de 200 μm . On n'a jamais utilisé d'antibiotiques pour réduire l'activité bactérienne.

À la fin de l'incubation, l'eau des flacons était soutirée en vue des mesures de la concentration de l'oxygène dissous (méthode de Winkler) de l'ammonium (SLAWYK et McISAAC, 1972), du phosphate (STRICKLAND et PARSONS, 1968) de l'azote et du phosphore total après irradiation aux U.V. (ARMSTRONG et TIBBITS, 1968) et de l'urée pour certaines campagnes seulement (NEWELL *et al.*, 1967). Une série de mesures a été faite afin de vérifier que la totalité de l'urée était bien minéralisée en nitrate après irradiation aux U.V. pour des concentrations variant de 0 à 6 $\mu\text{atgN.l}^{-1}$.

L'état des animaux était contrôlé. Lorsqu'il y a eu des morts dans les flacons, on n'a pas tenu compte des résultats. Recueillis sur une soie de 50 ou 200 μm , les animaux étaient ensuite transférés sur un filtre en fibres de verre pesé au préalable, rincés à l'eau douce, mis à l'étuve à 60 °C pendant 24 h, puis

conservés au congélateur jusqu'au retour à terre. Les pesées ont été faites, après passage en dessiccateur, avec une précision de lecture de $\pm 0,1$ mg pour le mésozooplancton et de ± 1 μg pour le microzooplancton dont les quantités introduites étaient moindres.

2.4. Expression des résultats

Les taux de respiration correspondent à la diminution de la concentration en oxygène dans les flacons contenant du zooplancton par rapport aux témoins, rapportée à 24 h et à 1 mg de poids sec. Les taux d'excrétion correspondent au contraire à l'augmentation des concentrations d'azote ou de phosphore par rapport aux témoins, également pour une durée de 24 h et 1 mg de poids sec. Les rapports entre la respiration (O), les excrétions totales d'azote (N_T) et de phosphore (P_T) ou les excrétions minérales d'azote (NH_4) et de phosphore (PO_4) sont des rapports atomiques : O/N_T , O/P_T , O/NH_4 , O/PO_4 , NH_4/P_T , N_T/P_T . Les rapports NH_4/N_T et PO_4/P_T , qui indiquent la part de l'excrétion minérale dans l'excrétion totale, sont exprimés en pourcents.

2.5. Calculs statistiques

Tous les tests et calculs utilisés dans cet article figurent dans DAGNELIE (1969 et 1970) et SNEDECOR et COCHRAN (1967).

3. RÉSULTATS ET DISCUSSION

3.1. Influence des conditions expérimentales

Cette étude est indispensable si l'on désire expliquer les variations des taux ou des rapports par celles des facteurs du milieu (température, abondance des particules, nature du zooplancton, etc.). Cependant, le but n'est pas de réaliser une étude exhaustive de l'influence des conditions expérimentales, comme cela a pu être fait dans la revue de MARSHALL (1973) pour la respiration, ou par IKEDA (1976, 1977a, b, c) par exemple, mais d'examiner leur influence sur nos propres résultats, obtenus dans des conditions aussi voisines que possible.

Dans l'état actuel des techniques, la seule méthode permettant de mesurer l'excrétion et la respiration est celle qui consiste à laisser en milieu fermé une certaine quantité d'animaux pendant un temps donné. C'est la technique des incubations. Les techniques enzymatiques, comme celle de la mesure de l'activité du système des transporteurs d'électrons, ETS, pour la respiration (PACKARD, 1969), sont plus rapides et permettent de dresser des profils verticaux ou de séparer le plancton en un plus grand nombre de classes de tailles, mais doivent être de toute

façon étalonnées par rapport aux mesures traditionnelles d'incubation. A notre connaissance, il n'existe aucune technique comparable pour l'excrétion.

Une mesure sur des animaux mis en incubation est toujours un compromis. Compromis entre des différences de concentrations d'oxygène, azote, phosphore qui doivent être bien supérieures aux incertitudes sur les dosages chimiques, mais point trop grandes cependant pour éviter l'altération du milieu dans lequel évoluent les animaux. Compromis aussi, entre des durées courtes où l'effet du stress des animaux provoqué par les différentes manipulations se fait sentir et des durées longues où l'effet du jeûne intervient. Pour réaliser ces compromis, on jouera donc sur la concentration des animaux mis en incubation, plus élevée pour les courtes durées que pour les plus longues, pour les températures basses que pour les plus hautes. L'un des buts de ce chapitre sera donc de considérer l'influence de la concentration des animaux sur les valeurs des taux, à durée et température d'incubation constantes. D'autres sources de variation seront également étudiées : la présence de particules dans les flacons d'incubation, la teneur en oxygène.

3.1.1. INFLUENCE DE LA PRÉSENCE DU PHYTOPLANKTON DANS LES FLACONS D'INCUBATION

On distinguera le cas du phytoplancton contenu dans l'eau d'incubation de celui où phyto- et zooplancton ont été prélevés et introduits simultanément dans les flacons. Le premier cas concerne l'ensemble des expériences pour lesquelles l'eau de mer n'a pas été filtrée, le second cas, certaines expériences sur le microzooplancton.

(a) Comparaison des résultats obtenus en eau filtrée et non filtrée

Jusqu'en 1977, le zooplancton a été mis en incubation à l'obscurité, dans de l'eau du milieu naturel, simplement tamisée sur une soie de 200 μm pour éviter l'introduction accidentelle de gros organismes. Par la suite l'eau d'incubation a été filtrée par pression, pour ne pas désoxygéner le milieu, sur filtre en fibres de verre. Avant toute autre considération, il fallait donc mettre en évidence une éventuelle différence dans les résultats obtenus en eau filtrée et non filtrée, attribuable à la présence ou à l'absence de particules.

Leur présence dans les flacons a trois effets : (1) il peut y avoir production de nitrite, nitrate, phosphate ou silicate par simple libération des cellules mortes ou un début de minéralisation bactérienne. Ce problème a été considéré par LE BORGNE (1973) : aucune production significative de

NO_2^- et NO_3^- n'a été observée au cours d'expériences de 24 h dans les flacons contenant du zooplancton ; (2) les composés azotés et phosphorés excrétés par le zooplancton peuvent être utilisés par les autotrophes, même à l'obscurité (DUGDALE et GOERING, 1967 ; BATES, 1976) ; (3) le zooplancton peut s'alimenter et l'effet du jeûne est réduit ou ralenti. Si il y a utilisation de NH_4^+ et PO_4^{3-} par le phytoplancton, les taux d'excrétion seront sous estimés tandis que le taux de respiration restera inchangé parce qu'il n'y a pas de production d'oxygène à l'obscurité ; en conséquence, les rapports O/NH_4 ou O/PO_4 observés pourront être supérieurs en eau non filtrée. L'effet du jeûne, quant à lui, se traduira par une diminution des différents taux ; ils pourront donc être plus faibles en eau filtrée.

Pour mettre en évidence l'influence des particules, on a donc comparé par des tests de Wilcoxon les rapports O/NH_4 , O/PO_4 et les taux de respiration et d'excrétion des expériences en eau filtrée et en eau non filtrée. Lorsque l'on compare ainsi les rapports O/NH_4 et O/PO_4 de deux campagnes réalisées dans la même zone et à la même période de l'année, on observe que les rapports obtenus sur du plancton ayant incubé en eau filtrée (campagne CAP 7802) sont significativement supérieurs à ceux de l'eau non filtrée (CAP 7506). D'autre part, le tableau II regroupe les résultats des tests de Wilcoxon pour les différentes valeurs de taux classés par gammes de températures et de concentrations de mésozooplancton mis en incubation pendant 19 à 23 h. Ces tests mettent en évidence des taux respiratoires significativement plus élevés pour les expériences en eau filtrée (1978-1979) dans 6 cas sur 8 et des taux d'excrétion d'ammonium significativement plus élevés dans 3 cas sur 8. Ainsi, tant pour les rapports que pour les taux, observe-t-on un résultat inverse de celui auquel on pouvait s'attendre si l'influence de la présence des particules avait été sensible. Celle-ci, si elle existe dans nos expériences, a été masquée par l'influence des facteurs du milieu ou la nature des populations de zooplancton.

Cette constatation n'est pas surprenante. Tout d'abord, aucune différence de concentration en carbone ou azote particulaire et chlorophylle n'a été mise en évidence dans les expériences en eau non filtrée entre les flacons contenant du zooplancton et les « témoins ». On peut donc penser que l'alimentation des animaux au cours des incubations a été faible et que l'effet du jeûne a pu se faire sentir en eau non filtrée comme en eau filtrée. Ensuite, les concentrations en particules autotrophes, prélevées dans la couche superficielle, étaient faibles (0,04 à 0,74 μg de chlorophylle par litre), comme c'est généralement le cas dans la zone intertropicale et la réutilisation de NH_4^+ et PO_4^{3-} a été réduite. Une

TABLEAU 11

Seuils de risque du rejet de l'hypothèse nulle du test de Wilcoxon : pour un seuil $< 5\%$, on admet une différence significative entre les taux d'excrétion d'ammonium ou de respiration mesurés avant 1978 (eau non filtrée, e.n.f.) et après (eau filtrée, e.f.). Entre parenthèses : nombre de valeurs en e.n.f./nombre en e.f. Concent. : Concentration des animaux dans les flacons de 2 l. T °C: température d'incubation

Levels of rejection of the null-hypothesis of Wilcoxon tests: mesozooplankton ammonium excretion and respiration rates are compared before 1978 (non filtered seawater: n.f.s.) and after (filtered seawater: f.s.). In parenthesis: number of n.f.s. measurements/number of f.s. Concent.: animals concentrations in 2 l flasks. T °C: incubation temperature

		Taux de respiration			
T °C Concent.		16-17°	20-21°	22-23°	28-29°
5-10 mg 2 l ⁻¹	1 % (14/16)	5 % (11/3)	— (2/3)	5 % (8/10)	
10-15.....	1 % (17/14)	> 5 % (14/3)	5 % (2/10)	— (1/2)	
15-20.....	1 % (14/6)	— (4/0)	— (3/3)	— (0/0)	
20-25.....	> 5 % (10/4)	— (5/0)	— (10/2)	— (0/0)	
		Taux d'excrétion d'ammonium			
5-10.....	1 % (9/16)	> 5 % (10/3)	— (0/4)	1 % (8/11)	
10-15.....	> 5 % (14/15)	5 % (8/3)	> 5 % (2/8)	— (4/1)	
15-20.....	> 5 % (16/7)	— (4/0)	— (1/4)	— (0/0)	
20-25.....	> 5 % (10/4)	— (5/0)	— (0/2)	— (0/0)	

observation analogue a déjà été faite par CONOVER et CORNER (1968) sur l'absence d'influence des particules pour les taux de respiration et d'excrétion d'ammonium dans leurs expériences, et par VARGO (1979) pour la seule excrétion ammoniacale. En revanche, pour des concentrations importantes de phytoplancton (cas des cultures d'algues ou des milieux eutrophes), la réutilisation à l'obscurité des composés azotés et phosphorés excrétés entraîne une sous estimation des taux d'excrétion, comme l'ont montré GANF et BLAZKA (1974) ou TAKAHASHI et IKEDA (1975).

(b) *Problème de la présence de phytoplancton dans les échantillons de microzooplankton*

Au fur et à mesure que la maille des filets diminue, le risque de capturer du phytoplancton augmente. Ce dernier n'a pas la même physiologie que le zooplancton et les mesures de respiration ou d'excrétion peuvent être fortement modifiées du fait de sa présence. Ce risque existe surtout pour le microzooplankton pour lequel il est difficile et long d'effectuer un tri avant les incubations sur le bateau. Un examen à la loupe binoculaire a donc été fait de retour à terre sur des échantillons fixés au formol, pour contrôler la présence éventuelle de phyto-

plancton au sein des échantillons de la fraction 50-200 μm . Dans le but de tester l'influence possible de la présence de ces algues, on a comparé les valeurs à 16-17 °C des cinq taux et des 8 rapports des 16 stations où les examens avaient révélé leur présence, aux 11 stations où il n'y en avait pratiquement pas. On remarque alors que le taux de respiration et les rapports O/P et O/N sont plus élevés pour les échantillons qui contiennent du phytoplancton, les taux d'excrétion d'azote et de phosphore et les rapports N/P étant plus faibles, au contraire. Ces résultats ont une certaine logique : le phytoplancton respire mais n'excrète ou libère (par suite de la mort des cellules par exemple) que peu d'azote et de phosphore, ce dernier composé étant libéré plus rapidement que l'azote. Il en résulte donc des rapports O/P et N/P plus élevés lorsqu'il y a présence de phytoplancton.

Cependant, les tests de Wilcoxon montrent que les différences entre stations avec et sans phytoplancton, ne sont pas significatives au seuil de risque 5 %. Ceci peut s'expliquer par les variations importantes des taux et des rapports, dues au mélange de situations écologiques différentes ou par l'influence mineure du phytoplancton. Et même, l'observation de différences, si elle avait été prouvée, aurait pu provenir de populations de microzooplankton différentes, les

stations sans phytoplancton présentant un rapport biomasse du zooplancton/biomasse du phytoplancton élevé (eaux oligotrophes des points fixes D, E, Q, et stations F, G, R à la périphérie des upwellings) par rapport aux situations d'upwelling proprement dites.

3.1.2. INFLUENCE DE LA DURÉE D'INCUBATION

Ce problème a fait l'objet d'une série d'expériences dont le résultat est relaté par LE BORGNE (1979) : pour des durées de 3 à 24 h, les taux de respiration et d'excrétion d'ammonium ne varient pas de façon significative. Au contraire, les excrétions d'azote et de phosphore total, de phosphore minéral, décroissent pour des durées de 3 à 21 h, la diminution la plus forte s'observant entre 3 et 6 h. Ces variations des taux en fonction de la durée d'incubation se retrouvent évidemment pour les rapports : O/NH_4 et N_T/P_T ne varient pas de façon significative alors que les autres augmentent (O/N_T , O/PO_4 , O/P_T , NH_4/PO_4 , NH_4/N_T) ou diminuent (PO_4/P_T) au cours du temps.

Les résultats de ces expériences faites à 20-23 °C dans la zone équatoriale sont confirmés par des mesures faites dans les upwellings de Mauritanie entre 14° et 18 °C. Lorsque l'on compare les résultats obtenus au bout de 12-15 h à ceux de 20-23 h, les conditions d'incubation étant identiques par ailleurs (plancton provenant du même coup de filet, même température, concentrations d'animaux voisines, etc.), on constate de nouveau que les taux métaboliques les plus élevés sont ceux de la durée la plus courte. Ceci se passe dans 15 cas sur 15 pour le taux de respiration, 7/7 cas pour le taux d'excrétion totale d'azote, 8/9 cas pour celui d'excrétion de phosphore minéral, 4/5 pour celui de phosphore total et 5/7 pour celui d'ammonium. Il est intéressant de noter la diminution avec le temps des taux de respiration et d'excrétion d'ammonium qui n'apparaissait pas dans les expériences de LE BORGNE (1979). Cette diminution n'est pas négligeable puisque le taux de respiration des expériences de 20-23 h est en moyenne de 60 % de celui des expériences de 12-15 h.

Les causes de ces variations — l'effet du stress provoqué par les manipulations des animaux au début, l'effet du jeûne par la suite, l'immobilité des animaux ou l'action bactérienne — sont discutées par IKEDA (1977b et 1977c) et LE BORGNE (1979). Cette influence très nette de la durée d'incubation conduit les expérimentateurs à choisir entre des durées courtes (3 à 6 h) et des durées plus longues (environ 24 h). C'est cette dernière solution que nous avons retenue pour les raisons suivantes :

— on atténue l'effet du stress du début et les variations sont moindres d'une expérience à l'autre qu'au cours des premières heures d'incubation comme le montrent NIVAL *et al.* (1974),

— on supprime les variations nycthémerales mises en évidence par EPPLEY *et al.* (1973), GANF et BLAZKA (1974), pour l'excrétion et DUVAL et GEEN (1976) et GERBER et GERBER (1979) pour la respiration et le taux d'ingestion,

— les concentrations d'animaux mis en incubation sont plus faibles que pour des expériences de courte durée, ce qui permet de réduire l'effet du confinement.

Dans la suite de cet article, nous ne considérerons donc que les expériences ayant duré de 19 à 23 h.

3.1.3. INFLUENCE DE LA CONCENTRATION DES ANIMAUX DANS LES FLACONS D'INCUBATION

Lorsque l'on utilise pour chaque série d'expériences, plusieurs flacons de 2 l, il est impossible d'introduire la même quantité de zooplancton dans chacun d'entre eux, en raison du grand nombre d'animaux manipulés. Ceci est vrai à plus forte raison, d'une série sur l'autre. La question que l'on peut alors se poser est celle de savoir si les variations de poids sec (p.s.) de plancton mis en incubation peuvent en entraîner pour les taux métaboliques et les rapports.

(a) *Influence sur les rapports.* On compare les différents rapports mesurés sur les flacons d'une même série, pour lesquels la température, la durée et l'eau d'incubation sont identiques et les animaux proviennent du même prélèvement. Le test des signes montre qu'il n'y a pas de différence systématique entre les rapports qui correspondent aux deux concentrations extrêmes de la série, que l'écart soit inférieur ou supérieur à 5 mg p.s. 2 l^{-1} pour les 108 séries considérées (la durée d'incubation variant de 19 à 23 h, comme nous l'avons vu). Les rapports ne subissant pas l'influence de la concentration des animaux, on peut donc penser que la respiration, l'excrétion d'azote et celle de phosphore subissent des variations de même sens. Il suffira donc, pour l'étude de l'influence sur les taux métaboliques, de ne considérer que l'un d'entre eux, la respiration, par exemple.

(b) *Influence sur le taux de respiration.* Le test des signes appliqué aux mêmes séries que précédemment, mais pour le taux de respiration, montre de nouveau qu'il n'y a pas de différence systématique lorsque l'écart des concentrations de plancton dans les flacons est inférieur ou égal à 5 mg p.s. 2 l^{-1} (seuil de probabilité : 1 % ; nombre de séries considérées : 71). En revanche, lorsque l'écart est supérieur à 5 mg p.s. 2 l^{-1} , les taux de respiration sont supérieurs dans le flacon dont la concentration est la plus faible dans 67,6 % des cas. Le test des signes montre que cette différence est significative au seuil de probabilité de 5 % pour 37 séries considérées.

Si à partir d'un écart suffisant, on observe donc des variations dans les taux de respiration en relation

avec la concentration du plancton mis en incubation, on peut imaginer que ce qui se passe au sein d'une même série se retrouvera d'une série à l'autre. Pour le vérifier, on considère la relation taux de respiration - concentration de plancton aux seuls points fixes, où l'on admet une relative constance des facteurs du milieu : abondance des particules, nature des populations phyto- et zooplanctoniques. Étant donnée la non-linéarité possible de la relation, lorsqu'elle existe, on a utilisé le coefficient de corré-

lation de rang de Spearman pour chacun des points fixes et températures (tableau III). Le coefficient est négatif dans 16 cas sur 21, ce qui va dans le sens du test des signes précédents, mais il n'est significativement différent de zéro (risque 5 %) que dans 5 cas. Au vu des valeurs du tableau III, il ne semble pas que le signe ou la signification du coefficient de corrélation ne dépendent ni de la gamme des concentrations de plancton utilisées, ni du point fixe considéré : le point R, par exemple, présente un

TABLEAU III

Coefficients de corrélation de rang de Spearman, r_s , pour la relation taux respiratoire-concentration du mésozooplancton mis en incubation (mg p.s. 2 l^{-1}) aux différents points fixes (n = nombre de couples ; seuils de signification de r : * = 5 % ; ** = 1 %) Spearman's rank correlation coefficient (r_s) between mesozooplankton respiration rate and its concentration in 21 incubation flasks (mg d.w. 2 l^{-1}) for the various long-duration stations (n : number of pairs; 1 % (***) and 5 % (*) levels of significance)

T °C	Point fixe	n	r_s	Gamme de concentrations	Point fixe	n	r_s	Gamme de concentrations
16-17°	A	11	-0,132	6,1—12,3	I	6	-0,329	8,9—18,1
	E	6	0,371	13,5—23,0	Q	4	0,600	13,9—21,2
	F	12	-0,255	13,9—28,4	R	6	-0,086	5,8—21,2
	G	6	0,086	15,1—36,5	S	6	0,529	7,5—13,6
	H	6	-0,089	12,1—22,3				
20-21°	B	7	-0,821*	4,3—13,5	D	18	-0,866**	6,3—31,3
	G	9	-0,126	6,1—16,1				
22-23°	E	5	-0,500	13,5—18,5	H	7	-0,607	10,5—16,8
	G	6	-0,486	16,9—28,7	I	6	-0,771	8,7—16,2
24-25°	B	8	-0,857**	4,4—13,3				
26-27°	A	14	0,095	3,8—10,2				
28-29°	C	12	-0,002	4,6—13,1	S	6	-0,886*	4,4—11,0
	R	4	-1,000**	4,3—8,9				

coefficient très faible pour une gamme importante à 16-17° et un coefficient élevé pour une gamme faible à 28-29°.

(c) *Discussion.* On peut donner trois explications à cette influence de la concentration des animaux sur les valeurs des taux respiratoires :

(1) la première est l'utilisation du poids sec par flacon comme expression de la concentration. Or, si le poids sec par individu varie d'un flacon ou d'une série à l'autre, on pourra observer pour un nombre voisin d'individus par flacon, une corrélation négative entre la concentration et le taux de respiration. En effet, il existe une corrélation négative entre le taux et le poids sec individuel et s'il en existe une positive entre la concentration et le poids sec individuel, on observera que le taux diminue lorsque la concentration augmente. Nous avons malheureusement peu de données pour le vérifier : les seuls comptages du plancton mis en incubation sont ceux de CAP 7209

et CAP 7307 (upwelling de Mauritanie) qui permettent de calculer le poids sec moyen par individu. On observe pour la première, l'existence d'une corrélation entre la concentration et le poids individuel (Spearman = 0,693**, $n = 42$), mais pas pour la seconde ($r_s = 0,054$, $n = 24$). Ceci peut expliquer en partie l'absence de corrélation significative entre le taux et la concentration pour CAP 7307 ($r_s = -, 227$, $n = 18$) et le contraire pour CAP 7209 ($r_s = -, 359^*$, $n = 39$). Une même explication pourrait convenir pour les points fixes : les valeurs les plus élevées des coefficients de corrélation du tableau III seraient dues, non pas à l'influence de la concentration dans certains cas, mais à des variations plus importantes du poids sec individuel du zooplancton mis en incubation. Ces dernières proviendraient d'un pipetage sélectif ou de variations spatio-temporelles des populations plus marquées à certains points fixes. L'influence de la concentration, artefact d'origine méthodologique, pourrait alors traduire un phéno-

mène naturel : l'influence du poids individuel sur la valeur du taux. A côté de cette explication propre aux expériences sur la plancton « total », on peut en fournir deux autres plus classiques ;

(2) l'effet du confinement (« crowding »), a fait l'objet de nombreuses études qui aboutissent à des résultats contradictoires, sans doute en raison des conditions expérimentales variées. Pour certains auteurs, il n'y a pas d'influence sur le taux respiratoire (MARSHALL et ORR, 1958 ; CONOVER et CORNER, 1968 ; SMITH et WHITLEDGE, 1977 ; IKEDA, 1977b) alors que pour MENZEL et RYTHER (1961), PAFFENHOFER (1971) pour l'ingestion et SMITH et WHITLEDGE (1977) pour la seule excrétion d'urée, le taux diminue lorsque la concentration augmente. SATOMI et POMEROY (1965) montrent au contraire que la respiration est directement proportionnelle à la concentration. Enfin, MARSHALL (1973), se référant aux travaux de ZEISS (1963), montre que l'action de la concentration varie selon la densité des animaux dans le milieu naturel, argument qui pourrait

expliquer que les coefficients de corrélation du tableau III ne soient significatifs que pour certains points fixes seulement ;

(3) il peut y avoir modification du milieu par suite de l'activité des animaux eux-mêmes et donc altération du taux. Ainsi la respiration peut-elle entraîner une diminution de la pression partielle d'oxygène incompatible avec une activité normale et l'excrétion libérer des composés toxiques. Il est difficile cependant de faire la part du confinement de celle de la sous-saturation en oxygène puisque pour une même durée d'incubation, température et concentration initiale en oxygène, la sous-saturation sera d'autant plus marquée que la concentration en animaux sera importante. Un certain nombre d'observations permettent de penser que cette influence n'a pas dû se faire sentir. En effet, les pourcentages de saturation observés en fin d'incubation sont souvent supérieurs à 70 %, exceptionnellement inférieurs à 60 % (tableau IV). Or, les expériences d'IKEDA (1977a) ne font pas apparaître

TABLEAU IV

Gammes des pourcentages de saturation en oxygène au début et à la fin des incubations de mésozooplancton aux différents points fixes. et températures

Ranges of oxygen saturation percentages at the beginning and the end of the incubation experiments at various longduration stations and temperatures

T °C	Point fixe	% saturation O ₂		Point fixe	% saturation O ₂	
		initial	final		initial	final
16-17°	A	95	84-88	I	86	65-72
	E	88	75-83	Q	83	63-74
	F	84	59-74	R	81	56-74
	G	92	70-83	S	79	68-74
	H	92	63-77			
20-21°	B	97	87-95	D	97	76-89
	C	74-83	54-78			
22-23°	E	98	63-81	H	100	65-83
	G	99	59-75	I	95	67-77
24-25°	B	98	82-92			
26-27°	A	100	76-91			
28-29°	C	104	68-88	S	99	63-81
	R	99	77-81			

de variations sensibles du taux de respiration pour des saturations supérieures à 70-80 %. Et il n'est pas exclu que l'influence de la durée d'incubation (20 minutes à 4 h) et du confinement (volume de 6,8 ml) aient pu intervenir dans les expériences d'IKEDA, entraînant donc une baisse du taux qui ne serait pas due à la sous-saturation uniquement. La

seconde observation tend à montrer que le zooplancton est assez peu sensible à la sous-saturation en oxygène. Lorsque l'on compare, en effet, le taux de respiration d'animaux placés dans de l'eau de la couche superficielle (pourcentage de saturation : 80-86 %) à celui des animaux issus du même prélèvement, mais placés dans de l'eau de la base de la

TABLEAU V

Influence de la teneur initiale en oxygène ($\text{ml O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$) sur le taux de respiration, R ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg p.s.}^{-1} \text{ j}^{-1}$) du mésozooplancton. % satur. : pourcentage de saturation en oxygène; T °C = 16-17 °C; durée d'incubation : 19-23 h; concentration du zooplancton : 15-20 $\text{mg } 2 \text{ l}^{-1}$

Influence on mesozooplankton respiration rates, R ($\mu\text{l O}_2 \cdot \text{mg d.W.}^{-1} \text{ d}^{-1}$) of the initial oxygen concentration ($\text{ml O}_2 \cdot \text{l}^{-1}$). % satur.: oxygen saturation percentage; T °C: 16-17 °C; incubation length: 19-23 h; zooplankton concentration: 15-20 $\text{mg } 2 \text{ l}^{-1}$

Série n° 1			Série n° 2			Série n° 3		
O ₂ initial	% satur.	R	O ₂ initial	% satur.	R	O ₂ initial	% satur.	R
4,5	80	70						
4,5	80	60	4,8	86	84	4,7	84	136
4,5	80	120	3,8	68	79	4,6	82	141
3,8	68	79	3,8	68	104	3,7	66	147
3,7	66	97				3,7	66	123
3,0	54	79						

couche euphotique, sous-saturée en oxygène (54 à 68 %), on ne met pas de différence en évidence (Tableau V). Enfin, la constance des rapports O/N, O/P, N/P et du pourcentage de l'excrétion minérale, lorsque la concentration des animaux varie, peut faire penser que l'altération du milieu n'a pas été sensible puisque le métabolisme n'a pas été modifié. L'influence de la concentration serait donc soit un artefact méthodologique (confinement), soit d'origine naturelle (poids individuel). Faute de pouvoir trancher entre ces deux possibilités, on considérera à l'avenir les taux par gamme de concentrations de 5 $\text{mg } 2 \text{ l}^{-1}$.

3.1.4. CONCLUSION

Les mesures de respiration et d'excrétion sont tributaires des conditions expérimentales. Certaines semblent mineures ou sans effet dans les limites où nous les avons étudiées; c'est le cas de la teneur en oxygène ou de la présence de particules dans les flacons d'incubation. D'autres altèrent simplement l'intensité du métabolisme; c'est le cas de la concentration des animaux dans les flacons, encore qu'une influence de la taille des animaux ne soit pas à exclure. Enfin, la durée affecte à la fois l'intensité du métabolisme et ses caractéristiques (rapports O/N, O/P, N/P, etc.). Compte tenu de ces sources de variations inhérentes à la technique des incubations, il est utopique de vouloir fournir une valeur absolue des taux et de certains rapports. En considérant cependant, des mesures obtenues dans des conditions expérimentales voisines, on pourra étudier l'influence sur les taux et les rapports des principaux facteurs du milieu, au premier rang desquels se trouve la température.

3.2. Influence de la température

La température peut être à la fois un facteur du milieu et une cause possible d'erreur d'origine méthodologique liée à la technique des incubations. En favorisant en effet l'activité bactérienne dans les flacons expérimentaux, elle peut entraîner une augmentation de la respiration et de l'excrétion minérale, indépendante de celle du zooplancton et constituer ainsi un artefact dans les mesures. C'est la raison pour laquelle nous avons étudié son influence à part.

La température a une action bien connue sur l'intensité du métabolisme des animaux poikilothermes et l'on considérera successivement la forme de la relation liant le taux métabolique (M) à la température (T), les sources de variations de cette relation et l'influence de la température sur les différents rapports d'excrétion-respiration.

3.2.1. LA RELATION TAUX MÉTABOLIQUE-TEMPÉRATURE : CALCUL DU Q_{10}

De nombreux travaux ont traité de la forme de la relation $M = f(T)$ et aboutissent à des résultats variables en raison probablement de la dispersion plus ou moins grande des données. D'une façon générale, le meilleur ajustement est un polynôme du 2^e ou 3^e degré selon MAYZAUD (1973) mais son interprétation physiologique est difficile et les coefficients qu'il fournit variables d'une expérience à l'autre. On utilise plutôt le modèle $M = A \cdot B^T$, qui dérive de la loi d'Arrhenius relative à l'influence de la température sur la vitesse des réactions chimiques. A ce modèle est associé le Q_{10} , égal à B^{10} (B étant

l'exponentielle de la pente de la droite $\text{Log}_e M = a + bT$ qui sert à définir le degré d'adaptation des animaux aux variations de température. A cette équation $M = A.B^T$, McLAREN (1963) préfère cependant celle de BELEHRADEK, $M = A.T^B$.

Il nous a donc paru intéressant de déterminer la relation qui donnait le meilleur ajustement avec nos données concernant des assemblages d'espèces planctoniques et non pas une seule espèce ou un seul stade de développement comme cela se fait généralement. Huit séries de mesures de taux d'excrétion d'ammonium et de phosphate réalisées à 15, 18, 22 et 27 °C lors de la campagne GUIDOME (GROUPE MEDIPROD, 1977) ont donc été utilisées. L'ajustement le meilleur est celui dont la moyenne des carrés des écarts entre les valeurs observées et celles du modèle est la plus faible. Le tableau VI montre que le modèle linéaire $M = A + BT$ présente l'écart quadratique moyen le plus faible dans 8 cas sur 16. Vient ensuite, dans 7 cas sur 16, le modèle $M = A.B^T$, celui de BELEHRADEK ne concernant qu'un cas sur 16. Le modèle linéaire est moins souvent observé (cas

de GANF et BLAZKA (1974) pour la respiration) que le modèle $M = A.B^T$ (GANF et BLAZKA pour les taux d'excrétion d'ammonium et de phosphate, NIVAL *et al.* (1974) et KREMER (1975), quoique dans ce dernier cas l'amélioration par rapport au modèle linéaire soit faible).

En raison du bon ajustement des données à cette relation et de l'utilisation très répandue du Q_{10} , c'est $M = A.B^T$ que nous utiliserons dans la suite de ce travail. Aux stations des points fixes où les mesures avaient été faites à deux températures différentes, nous avons ainsi calculé le Q_{10} pour le mésozooplancton (tableau VII) et le microzooplancton (tableau VIII). Les valeurs des températures de ces tableaux sont celles de la couche homogène et celles du bas de la thermocline et les valeurs du Q_{10} caractérisent ainsi la réponse du métabolisme des animaux aux deux températures extrêmes de leur habitat. Une valeur de Q_{10} de 2, par exemple, indique que le taux métabolique double lorsque la température augmente de 10 °C, ce qui n'est pas rare dans la zone intertropicale.

TABLEAU VI

Moyennes des carrés des écarts (à multiplier par 10^{-4}) entre les valeurs théoriques et les données de la campagne GUIDOME (Groupe MEDIPROD, 1977) pour différentes équations de la relation taux d'excrétion (en $\mu\text{at N}$ ou P , $\text{mg.p.s.}^{-1} \text{ j}^{-1}$) — température (mesures à 15, 18, 22 et 27 °C)

Mean square of the deviations (to be multiplied by 10^{-4}) of GUIDOME cruise data (Groupe MEDIPROD, 1977) from theoretical values computed for several equations of the excretion rate — temperature relationship. Excretion rates are expressed as $\mu\text{g. atN}$ or $\text{P.mg.d.w}^{-1} \text{ d}^{-1}$. Experimental temperatures were 15, 18, 22 and 27 °C

Equation / série	Taux d'excrétion d'ammonium								Taux d'excrétion de phosphate							
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8
$M = A + BT$	82	375	1096	39	73	156	128	228	2,31	2,37	13,70	3,77	8,43	5,14	2,71	1,45
$M = A.T^B$	63	751	1131	18	76	131	129	172	2,13	2,35	13,67	4,08	9,19	5,77	3,07	1,33
$M = A.B^T$	48	820	1148	12	75	108	161	136	2,04	2,22	14,30	4,20	9,30	6,40	3,60	1,10

TABLEAU VII

Valeurs des Q_{10} des taux de respiration (R) et d'excrétion d'azote total (E_{NT}) et minéral (E_{NH_4}) et de phosphore total (E_{PT}) et minéral (E_{PO_4}) aux différents points fixes (P.F.) pour le mésozooplancton. T °C = températures auxquelles ont eu lieu les mesures
 Q_{10} of mesozooplankton respiration (R), total (E_{NT}) and inorganic (E_{NH_4}) nitrogen and phosphorus (E_{PT} and E_{PO_4}) excretion rates at several-day long stations (P.F.). T °C = incubation temperatures

P.F.	3	7316 4	6	A	B	C	E	G	H	I	J	K	L	M	N	Q	R	S	T
T °C	27-17	28-15	27-17	25-20	29-20	23-16	22-16	22-17	21-17	21-17	21-17	21-17	21-17	23-17	23-17	25-17	28-17	28-17	28-17
R	1,96 2,15	2,44	1,42 1,78	1,96 1,75	2,97 1,87 2,40 2,87	3,61 4,42 3,09	2,48 4,04	1,67 2,05	1,81 2,90	3,55	3,18	3,18	2,79	3,29	4,61	2,47 2,32	2,94 2,80	2,41	
E_{NT}	1,83 1,78	2,54	1,96 2,01	1,33 *	2,25 1,59 2,58 2,33	2,30 2,81 2,71	1,92 3,18	1,60 1,13	2,76 1,48	3,51	2,95	1,91	2,39	2,37	1,39	2,06 1,75	2,79 2,38	2,58	
E_{NH_4}	2,11 2,61	2,34	1,30 *	2,37 1,04	2,63 2,18 2,26 2,12	3,12 3,05 3,58	2,59 2,77	2,28 1,78	3,87 2,59	4,60	4,49	2,14	3,00	3,60	4,45	2,53 2,19	2,87 2,01	2,83	
E_{PT}	2,12 1,35	1,08	1,85 2,16	1,45 1,19	2,45 1,35 3,49 2,40	2,89 2,57 2,15	1,95 2,24	1,55 1,48	2,09 2,17	2,32	5,58	3,35	2,97	3,69	2,04	2,00 1,52	2,26 2,38	2,37	
E_{PO_4}	1,26 2,51	*	1,82 1,83	*	1,48 *	1,28 1,02	3,54 2,84 4,06	1,81 2,66	1,16 1,70	1,83 2,65	1,95	2,90	1,47	2,91	2,63	2,05	2,62 1,78	1,88 1,64	1,92

* absence of measure

TABLEAU VIII

Valeurs du Q_{10} du microzooplancton (cf. tableau V). Entre parenthèses : valeur non prise en considération dans le test de comparaison micro-mésozooplancton du fait de l'absence de donnée pour le mésozooplancton

Q_{10} of microzooplankton (same legend as table V). In parenthesis : value not considered for the comparison between micro-and mesozooplankton Q_{10} for a lack of data for mesozooplankton

P.F.	G	H	I	J	K	L	M	N	Q	R	S	T
T°C	22-16	22-17	22-17	21-17	21-17	21-17	23-17	23-17	23-17	28-17	28-17	28-17
R	(4,00) 3,13 4,62	1,47 (3,88) 3,07	2,22 2,78	6,72	3,17	6,03	3,33	3,26	3,77	3,10 3,74	(4,68) 3,49 3,98	4,11
E_{IT}	(1,48) 3,20 2,74	1,50 (1,81) 1,96	3,30 2,61	6,80	3,86	4,34	2,46	2,78	2,46	2,14 3,22	(3,43) 3,80 3,50	3,61
E_{NH_4}	(1,40) 4,13 3,45	1,50 (1,82) 2,59	4,30 3,13	4,34	3,57	4,80	4,04	2,78	3,49	3,01 4,51	(4,43) 3,52 5,31	4,70
E_{PT}	(3,23) 6,24 5,32	1,51 (2,22) 1,17	3,44 3,81	5,01	6,69	4,95	3,59	2,74	3,28	2,20 2,88	(3,81) 3,05 3,81	4,11
E_{PO_4}	* 6,04 3,79	3,71 (2,19) 2,45	3,52 3,60	6,32	4,50	4,26	4,01	3,38	3,53	2,93 4,32	3,74 5,55 3,87	4,13

* absence de donnée

Les tableaux VII et VIII présentent des variations importantes du Q_{10} dont nous allons à présent expliquer l'origine.

3.2.2. FACTEURS DE VARIATIONS DU Q_{10}

(a) *Importance de la gamme des températures (ΔT) considérée dans le calcul du Q_{10} .* L'une des critiques que l'on fait à la prise en considération du Q_{10} est que cet indice n'est constant que pour une gamme limitée de températures. On conçoit en effet aisément qu'un animal présentera un comportement physiologique différent selon qu'il est mis dans des conditions thermiques normales ou, au contraire, qu'il se trouve en présence de températures anormalement chaudes ou froides. La pente de la droite $\log M = a + bT$, qui permet le calcul du Q_{10} , ne sera donc pas obligatoirement la même pour une gamme étendue de températures. Pour mettre cette influence en évidence, on a calculé le coefficient de corrélation de rang de SPEARMAN, r_s , entre les Q_{10} de la respiration ou de l'excrétion totale d'azote d'une part, et l'écart qui existe entre les deux températures d'incubation, ΔT , d'autre part (valeurs du tableau VII). Ni l'un ni l'autre n'étant significatifs, on peut admettre que cette influence est faible ou nulle :

Taux de respiration $-\Delta T : r_s = -0,125$ ($n = 32$)

Taux d'excrétion $N_T - \Delta T : r_s = 0,017$ ($n = 31$)

(b) *Variations spatio-temporelles.* Les Q_{10} peuvent caractériser des comportements différents du zooplancton vis-à-vis de la température, liés à la nature des populations et aux conditions thermiques qu'elles rencontrent. Des Q_{10} différents peuvent donc être la conséquence de variations géographiques ou saisonnières.

Pour mettre cette influence en évidence, on a comparé les Q_{10} des cinq campagnes où l'on disposait

de mesures à deux températures différentes (campagnes du tableau VII) par un test de Kruskal-Wallis : l'hypothèse nulle d'identité des Q_{10} des cinq campagnes est alors rejetée avec un risque de 5 %. Cette absence d'homogénéité provient d'une différence entre les Q_{10} de saison froide (CAP 7506 et 7802 de juillet à octobre) et ceux de saison chaude (CAP 7316, 7502, 7906), ces derniers étant significativement plus faibles (test de Wilcoxon, risque : 5 %).

Si l'on admet que le Q_{10} est un indice d'adaptation des animaux à une gamme donnée de températures, on peut penser que cette distinction entre les deux saisons provient d'une adaptation différente des populations planctoniques. Pour une espèce donnée, une valeur faible du Q_{10} indique en général un caractère euritherme puisque son taux métabolique est peu modifié lorsque la température varie. A l'opposé, un Q_{10} élevé, ou au contraire inférieur à 1, traduit une mauvaise adaptation de l'espèce aux variations thermiques, le taux augmentant fortement ou diminuant (cas du Q_{10} inférieur à 1) lorsque croît la température. MAYZAUD (1973) observe ainsi des Q_{10} plus élevés pour *Phronima* (Amphipode) ou *Meganycitiphanes* (Euphausiacé), organismes planctoniques habitués à des gammes limitées de températures, que pour *Acartia* (Copépode), espèce euritherme au contraire. De la même façon, GAUDY *et al.* (1980) montrent qu'un Mysidacé cavernicole, peu habitué aux variations de températures, présente des Q_{10} supérieurs à ceux d'un Mysidacé moins sédentaire. Si donc l'on considère le Q_{10} comme indice d'adaptation aux variations thermiques, on peut penser que les populations planctoniques de saison chaude, de Q_{10} inférieur à celles de saison froide, sont mieux adaptées pour subir les variations plus importantes de température que l'on observe le long de la colonne d'eau à cette époque.

Peut-on cependant parler d'adaptation variable ou bien le Q_{10} est-il dépendant d'un autre facteur,

telle la taille des animaux, que nous allons étudier à présent ?

(c) *Influence de la taille des organismes.* RAO et BULLOCK (1954), passant en revue les valeurs de la littérature, observent que le Q_{10} augmente généralement avec la taille des animaux, et ceci a été vérifié récemment par GAUDY *et al.* (1980) chez des Mysidacés. IKEDA (1970) observe l'inverse pour la respiration du zooplancton des zones boréale, tempérée et tropicale de l'océan Pacifique.

Un test simple pour vérifier la relation du Q_{10} avec la taille est le test des signes appliqué aux Q_{10} des deux catégories dimensionnelles du zooplancton, le méso- (tableau V) et le microzooplancton (tableau VI), lorsque les mesures ont eu lieu à la même station. Le Q_{10} du microzooplancton est significativement plus élevé que celui du mésozooplancton (seuil de risque 5 %, $n = 17$), à l'exception de l'excrétion d'ammonium pour laquelle la différence n'est pas significative. Ce résultat confirme donc celui d'IKEDA (1970), mais ne démontre pas nécessairement l'influence de la taille sur la valeur de Q_{10} . Le microzooplancton, constitué d'organismes peu vagiles, effectuée en effet des migrations verticales d'amplitude limitée (10 à 20 m au maximum pour des espèces de Méditerranée, Afrique intertropicale et Atlantique Nord selon ZAIKA et OSTROVSKAYA, 1972) et ne subit par conséquent pas de variations importantes de la température. Un Q_{10} plus élevé dans ce cas pourrait donc traduire une moins bonne adaptation du microzooplancton aux variations de température, phénomène analogue à celui qui permet d'expliquer la distinction entre les Q_{10} de saison chaude et ceux de saison froide.

(d) *Influence du taux métabolique considéré dans le calcul du Q_{10} .* On vient de remarquer que l'excrétion d'ammonium ne présentait pas de Q_{10} significativement différents pour les deux catégories de tailles du zooplancton. Un examen rapide des tableaux VII et VIII révèle également des différences dans les Q_{10} de la respiration ou des excrétions d'azote et de phosphore.

Lorsque l'on ordonne les Q_{10} des cinq taux de respiration et d'excrétion de chaque série d'expériences, pour lesquelles durée et température d'incubation sont égales et le zooplancton issu du même prélèvement, le rang le plus faible est en moyenne celui du Q_{10} de l'excrétion d'ammonium suivi successivement par les Q_{10} de la respiration, des excrétions totales de phosphore et d'azote et du phosphore. Un test des signes appliqué aux Q_{10} des taux du mésozooplancton considérés deux par deux, permet de montrer que ne sont significatives que les différences suivantes (seuil de probabilité de 5 %, $n = 32$ séries) :

$$Q_{10} \text{ Resp} \simeq Q_{10} \text{NH}_4 > Q_{10} \text{N}_T \simeq Q_{10} \text{P}_T \simeq Q_{10} \text{PO}_4$$

Pour le microzooplancton, en raison probablement de la variabilité plus importante des résultats, on n'observe que les différences suivantes :

$$Q_{10} \text{ Resp} \simeq Q_{10} \text{NH}_4 \simeq Q_{10} \text{P}_T \simeq Q_{10} \text{PO}_4 > Q_{10} \text{N}_T$$

Cette observation traduit une évolution variable des taux métaboliques avec la température, le taux de respiration augmentant plus rapidement que celui de l'excrétion totale d'azote, par exemple. Il est donc logique que les différents rapports O/N, O/P, N/P et le pourcentage d'excrétion minérale varient avec la température.

3.2.3. RELATION DES RAPPORTS AVEC LA TEMPÉRATURE

Elle découle de l'observation précédente. Un test des signes appliqué aux séries expérimentales des tableaux VII et VIII, mais cette fois sur les rapports O/N, O/P, N/P et les pourcentages d'excrétion minérale met en évidence des rapports O/PO₄, O/P_T, O/N_T, NH₄/N_T, NH₄/PO₄ significativement plus faibles à la température la plus basse (risque de 1 %). O/NH₄, PO₄/P_T, N_T/P_T et le pourcentage d'urée ne présentent, quant à eux, pas de différence significative pour l'ensemble des 32 séries considérées. La température a donc un effet différent selon le taux que l'on considère.

A notre connaissance, cette différence n'a été signalée que par LE BORGNE (1977a) qui ne l'observe que pour la seule excrétion de phosphate. Pourtant le tableau IX montre que ce phénomène apparaît aussi sur les résultats des auteurs qui ont considéré au moins deux taux métaboliques différents à deux températures ou plus. Bien que les conditions d'incubation, les gammes de températures, les animaux sur lesquels ont eu lieu les expériences diffèrent, il apparaît nettement que les rapports O/PO₄ et NH₄/PO₄ augmentent avec la température : ces rapports sont plus élevés à la température la plus forte dans 13 cas sur 15, ce qui rend la différence significative avec le test des signes. Pour le pourcentage d'excrétion minérale, où l'on dispose de moins de données, la différence est moins nette : le pourcentage est supérieur à la température la plus élevée dans 6 cas sur 8. Enfin, le rapport O/NH₄ semble indifférent à l'action de la température, phénomène qui avait déjà été noté par CORNER et COWEY (1968), mais qui n'apparaît pas sur les résultats de GANF et BLAZKA (1974) et NIVAL *et al.* (1974) : le Q_{10} de la respiration est supérieur à ceux des excrétions d'ammonium ou de phosphore minéral.

Ces observations sur les données de la littérature confirment donc les nôtres : en particulier, que l'excrétion de phosphore est la moins modifiée par

TABLEAU IX

Valeurs des rapports atomiques O/NH₄, O/PO₄, NH₄/PO₄ liant la respiration (O), l'excrétion d'ammonium (NH₄) et celle de phosphate (PO₄), obtenus par d'autres auteurs à deux températures d'incubation différentes, simultanément. Valeurs du pourcentage d'azote (NH₄/N_T) et de phosphore minéral (PO₄/P_T) excrétés (* : calculs effectués sur les données de l'auteur)

Atomic O/NH₄, O/PO₄ and NH₄/PO₄ ratios between respiration (O) and ammonium (NH₄) and inorganic phosphorus (PO₄) excretion rates found by several authors at two different incubation temperatures. Inorganic nitrogen (NH₄/N_T) and phosphorus (PO₄/P_T) excretion percentage (* : calculations made on author's data)

Auteur(s)	Animal	T °C	O/NH ₄	O/PO ₄	NH ₄ /PO ₄	NH ₄ /N _T (%)	PO ₄ /P _T (%)
MAYZAUD et DALLOT (1973)....	<i>Phronima</i>	10,5	3,6*	—	—	62*	—
	(Amphipode)	19,5	2,7*	—	—	82*	—
	<i>Thalia</i>	5	0,6*	—	—	68*	—
	(Thaliacés)	10	1,1*	—	—	77*	—
	<i>Sagitta</i>	15	1,2*	—	—	80*	—
	(Chétognathe)	20	—	—	—	94*	—
KREMER (1977).....	<i>Mnemiopsis</i>	10,3	7,4	39*	5,3	35	61
	(Cténophore)	24,5	7,1	57*	8,0	58	76
LE BORGNE (1977 a).....	plancton total	20	10,0	138	15,2	55,2	65,2
	(st. 44)	28	9,1	241	24,0	62,3	47,1
	(st. 47)	20	12,4	140	11,3	50,8	81,6
		28	11,0	287	26,0	65,3	50,0
	(st. 51)	20	11,8	145	12,3	61,9	63,9
		28	12,4	253	19,4	55,6	44,8
	(st. 55)	20	8,0	136	17,0	65,1	66,4
		28	11,5	352	30,7	60,4	33,3
FERNANDEZ (1978) sur Copépodes.....	<i>Calanus helgol.</i>	12	24,1	—	—	—	—
	hiver	20	28,1	—	—	—	—
	<i>idem</i> (printemps)	10	24,8	—	—	—	—
		20	24,4	—	—	—	—
	<i>Calanus robustior</i>	10	21,2	—	—	—	—
	novembre	21	18,4	—	—	—	—
	<i>idem</i> : juin ♀	10	18,7	317	17,5	—	—
		21	10,3	525	52,6	—	—
	♂	10	14,2	76	5,5	—	—
		21	17,1	247	4,9	—	—
	<i>Temora stylifera</i>	10	14,3	71	5,1	—	—
	nov.-déc.	20	18,9	135	7,4	—	—
	<i>idem</i> : juillet	10	46,6	258	5,7	—	—
		20	24,9	209	8,7	—	—
	<i>Clausocalanus</i>	10	18,9	—	—	—	—
	janv.-fév.	21	29,9	—	—	—	—
	<i>idem</i> : août	10	16,7	—	—	—	—
		22	14,7	—	—	—	—
	<i>Pleuromamma</i>	10	37,7	299	8,2	—	—
	(Copépodite)	20	36,0	364	10,4	—	—
	<i>Acartia clausi</i>	10	22,5	—	—	—	—
	déc.-janv.	20	21,9	—	—	—	—
	avril-mai	10	15,0	—	—	—	—
		20	19,5	—	—	—	—
	juin	10	23,8	—	—	—	—
		20	14,9	—	—	—	—
	<i>Centropages typ.</i> ♂	10	20,2	177	9,1	—	—
		20	17,7	232	13,5	—	—
	<i>idem</i> ♀	10	20,9	108	5,3	—	—
		20	19,3	181	9,7	—	—
	copépodite	10	20,9	134	6,6	—	—
		20	18,0	194	11,1	—	—
GAUDY et al. (1980).....	<i>Hemimysis</i>	10	21,9	205	9,4	—	—
	(Mysidacés)	20	28,4	422	14,9	—	—
	<i>Leptomysis</i>	10	21,8	325	14,9	—	—
	(Mysidacés)	20	22,3	265	11,9	—	—

l'action de la température. La question que l'on doit alors se poser est celle de savoir si ces différences s'observent réellement dans le milieu naturel ou bien si elles sont une conséquence de la méthode de mesure. Dans cette seconde hypothèse, il est difficile de ne pas faire un parallèle avec les résultats des expériences de LE BORGNE (1979) sur l'influence de la durée d'incubation : alors que les différents taux d'excrétion décroissent avec la durée de l'incubation, les taux de respiration et d'excrétion d'ammonium restent constants ainsi que les rapports O/NH_4 et N_T/P_T . En se basant sur les résultats de la littérature, LE BORGNE l'explique soit par l'action différentielle du jeûne selon la nature du taux que l'on considère, la respiration étant peu affectée alors que l'excrétion de phosphore l'est de façon sensible, soit par l'action combinée du jeûne et de l'activité bactérienne (mesurée au cours de ses expériences), cette dernière masquant la diminution du taux de respiration et d'excrétion d'ammonium par sa propre consommation d'oxygène et la minéralisation de l'azote organique excrété. On remarque qu'à durée égale, l'action bactérienne comme celle du jeûne se fait sentir plus rapidement lorsque la température croît. Il en résulte que pour une même durée, la diminution des taux d'excrétion sera plus marquée à la température la plus élevée, et le Q_{10} sera donc plus faible que celui du taux de respiration ou d'excrétion d'ammonium dont la valeur est peu affectée par la durée de l'expérience.

L'hypothèse d'un artefact méthodologique se heurte cependant aux deux observations suivantes : les résultats de MAYZAUD et DALLOT (1973) et GAUDY *et al.* (1980) qui ont utilisé des antibiotiques pour réduire l'activité bactérienne dans leurs expériences, ne sont pas différents des autres ; ensuite, les variations les plus importantes observées dans les expériences de LE BORGNE à 20-23 °C se passent lors des 9 premières heures et l'on peut penser qu'au bout de 20-24 h d'incubation les différents taux se sont stabilisés depuis longtemps pour une gamme importante de températures. Dans ces conditions, les différences observées dans les rapports ne proviendraient pas d'un artefact de la méthode, mais correspondraient à une action réelle de la température sur les rapports.

3.2.4. CONCLUSIONS

L'action de la température se révèle donc différente selon le taux que l'on considère et cette constatation n'est pas particulière à nos propres résultats puisqu'on la retrouve sur ceux d'autres auteurs. Il est prématuré d'affirmer qu'il s'agit ou non d'un artefact méthodologique. S'il s'agit d'un processus naturel, il faut y voir une caractéristique propre au métabolisme des animaux poikilothermes. En augmentant plus

rapidement la respiration et l'excrétion d'azote ammoniacal que l'excrétion d'azote organique ou de phosphore, on peut penser que l'animal « économise » l'azote et le phosphore qu'il ingère et assure une augmentation de son activité grâce à une dégradation plus complète de l'azote et à un catabolisme glucidique plus marqué. La température jouerait donc un rôle analogue à celui de la constitution des particules dans la valeur des différents rapports. Ces derniers ne caractériseraient donc pas la relation proie-prédateur comme on pourrait le penser, à l'exception cependant de O/NH_4 , N_T/P_T qui semblent indépendants de la température. L'action de cette dernière sur le métabolisme est en définitive assez mal connue, puisque la part respective des fractions ingérées, produites et excrétées, varie selon certains auteurs et pourrait rester constante pour d'autres, ceci ayant pour conséquence de rendre variables — ou non — les efficacités de croissance K_1 et K_2 .

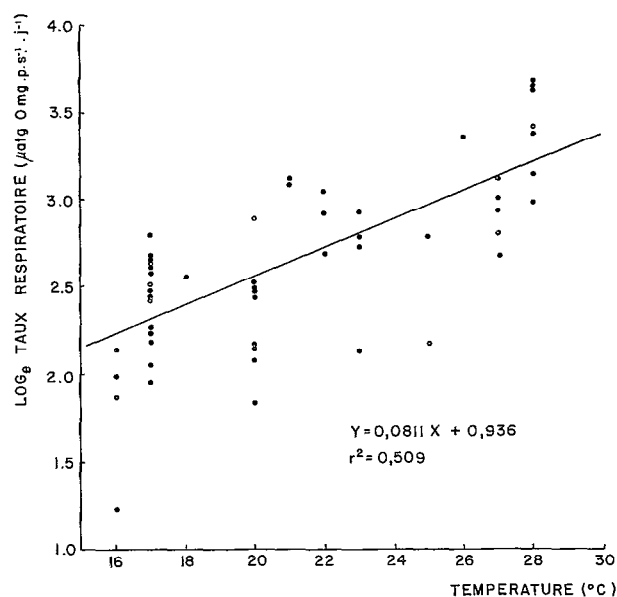


Fig. 1. — Relation du logarithme du taux respiratoire (exprimé en $\mu\text{atgO.mg p.s}^{-1}.\text{j}^{-1}$) avec la température (en °C) aux points fixes A à T : droite de régression de Y en X ; coefficient de détermination r^2 ; nombre de couples = 63.

Relationship between the logarithm of the respiration rate (as $\mu\text{atgO.mg d.w.}^{-1}.\text{d}^{-1}$) and temperature (°C) at stations A to T : regression line of Y on X ; determination coefficient r^2 ; number of couples = 63.

En revanche, la température a un rôle incontesté, celui de provoquer l'augmentation des taux métaboliques lorsqu'elle croît et ce rôle est loin d'être négligeable. Le fait que le Q_{10} de la respiration du mésozooplankton puisse varier de 1,42 à 4,61 (tableau VII) implique en effet que ce taux est

multiplié par 1,42 à 4,61 lorsque la température augmente de 10°. Ceci a pour conséquence de provoquer des variations diurnes du taux au cours de la migration verticale de l'animal (McLAREN, 1963 ; NIVAL *et al.*, 1974), et des variations géographiques ou saisonnières où la température joue le rôle principal selon IKEDA (1970) pour les premières, et CONOVER et MAYZAUD (1975) pour les secondes. Ce rôle essentiel se retrouve sur nos données, puisque

à elle seule la température est responsable de 51,0 % de la variance du taux de respiration (fig. 1).

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.,
le 30 septembre 1981.*

REMERCIEMENTS :

L'auteur remercie MM. B. BARRIER, R. CHUCHLA, J.-L. CREMOUX et Y. MONTEL qui ont réalisé les analyses chimiques de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1968. — Zooplankton sampling. *Monogr. Oceanogr.*, 2. Unesco, Paris, 174 p.
- ARMSTRONG (F. A. J.) & TIBBITS (S.), 1968. — Photochemical combustion of organic matter in sea-water for nitrogen, phosphorus and carbon determination. *J. Biol. Ass. U. K.*, 48 : 143-152.
- BATES (S. S.), 1976. — Effects of light and ammonium on nitrate uptake by two species of estuarine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (2) : 212-218.
- CONOVER (R. J.) and CORNER (E. D. S.), 1968. — Respiration and nitrogen excretion of some marine zooplankton organisms in relation to their life cycles. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 48 : 49-75.
- CONOVER (R. J.) and MAYZAUD (P.), 1975. — Respiration and nitrogen excretion of neretic zooplankton in relation to potential food supply. *10th European Symposium on Marine Ecology*, Ostend, Belgium, Sept. 17-23, vol. 2 : 151-163.
- CORNER (E. D. S.) and COWEY (C. B.), 1968. — Biochemical studies on the production of marine zooplankton. *Biol. Rev.*, 43 (4) : 393-426.
- DAGNELIE (P.), 1969-1970. — Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. J. DUCULOT S.A., Gembloux (Belgique), vol. 1, 451 p. ; vol. 2, 378 p.
- DUGDALE (R. C.) and GOERING (J. J.), 1967. — Uptake of new and regenerated forms of nitrogen on primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, 12 : 196-206.
- DUVAL (W. S.) and GEEN (G. H.), 1976. — Diel feeding and respiration rhythms in zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (6) : 823-829.
- EPPLEY (R. W.), RENGIER (E. H.), VENRICK (E. L.) and 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.
- FERNANDEZ (F.), 1978. — Metabolismo y alimentacion en copepodos planctonicos del Mediterraneo : Respuesta a la temperatura. *Inv. Pesq.*, 42 (1) : 97-139.
- GANF (C. G.) and BLAZKA (P.), 1974. — Oxygen uptake, ammonia and phosphate excretion by zooplankton of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *Limnol. Oceanogr.*, 19 : 313-325.
- GAUDY (R.), GUÉRIN (J.-P.) et PAGANO (M.), 1980. — Eco-physiologie comparée des Mysidacés *Hemimysis spe-luncola* Ledoyer (cavernicole) et *Leptomysis linguura* G. O. Sars (non cavernicole) — Respiration et excrétion. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 44 : 29-46.
- GERBER (R. P.) et GERBER (M. B.), 1979. — Ingestion of natural particulate organic matter and subsequent assimilation, respiration and growth by tropical lagoon zooplankton. *Mar. Biol.*, 52 : 33-43.
- GROUPE MEDIPROD, 1976. — Résultats de la campagne CINECA 5 — J. CHARCOT-CAPRICORNE 7403 (1^{er} mars au 20 avril 1974). *Publ. CNEXO, Rés. campagnes à la mer*, 10, 672 p.
- GROUPE MEDIPROD, 1977. — Résultats de la campagne Guidome (18 septembre-13 octobre 1976). *Publ. CNEXO, Rés. campagnes à la mer*, 13 (1), 104 p.
- HARRIS (E.), 1959. — The nitrogen cycle of Long Island Sound. *Bull. Bingham Oceanogr. Collect.*, 17 : 31-65.
- HERBLAND (A.), LE BORGNE (R.) et VOITURIEZ (B.), 1973. — Production primaire et secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. *Doc. Scient. Centre Rech. Oceanogr. Abidjan*, 4 (1) : 1-75.
- HERBLAND (A.) et VOITURIEZ (B.), 1977. — Production primaire, nitrate et nitrite dans l'Atlantique tropical. Distribution du nitrate et production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, XV : 47-55.
- 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.
- IKEDA (T.), 1976. — The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the Ecology of Marine Zooplankton. I. Effect of feeding condition on the respiration rate. *Bull. Plankton. Soc. Japan*, 23 (2) : 51-60.

- IKEDA (T.), 1977a. — The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. II. Effect of oxygen saturation on the respiration rate. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 24 (1) : 19-28.
- IKEDA (T.), 1977b. — The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. III. Short -- term changes in the respiration rates of two subtropical zooplankton species, *Acartia tonsa* and *Sagitta hispida*. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 24 (1) : 29-35.
- IKEDA (T.), 1977c. — The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. IV. Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species maintained under fed and starved conditions. *Mar. Biol.*, 41 : 241-252.
- KREMER (P.), 1975. — Nitrogen regeneration by the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. In : Symposium on mineral cycling in Southeastern ecosystems. HOWELL F. G., GENTRY J. B. & SMITH M. H. Eds. Tech. Int. Ctr., U.S. ERDA, Conf. 740513 : 279-290.
- KREMER (P.), 1977. — Respiration and excretion by the Ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Mar. Biol.*, 44 : 43-50.
- LE BORGNE (R. P.), 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 : 249-257.
- LE BORGNE (R.), 1977a. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. III. Respiration et excrétion d'azote et de phosphore du zooplankton. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, XV (4) : 349-362.
- LE BORGNE (R.), 1977b. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. IV. Production et rôle du zooplankton dans le réseau trophique. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, XV (4) : 363-374.
- LE BORGNE (R.), 1978a. — Évaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. *Oceanol. Acta*, 1 (1) : 107-118.
- LE BORGNE (R. P.), 1978b. — Ammonium formation in Cape Timiris (Mauritania) upwelling. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 31 : 253-265.
- LE BORGNE (R. P.), 1979. — Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 37 : 127-137.
- LE BORGNE (R.), 1982. — Les facteurs de variation de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore du zooplankton de l'Atlantique intertropical oriental. II. Nature des populations et facteurs du milieu. *Océanogr. trop.* 17 (2).
- LE BORGNE (R.), *sous presse*. — Zooplankton production in the eastern tropical Atlantic ocean : net growth efficiency and P : B in terms of carbon, nitrogen and phosphorus. *Limnol. Oceanogr.*
- MARSHALL (S. M.) and 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.
- MARSHALL (S. M.), 1973. — Respiration and feeding in copepods. *Adv. Mar. Biol.*, 11 : 57-120.
- MAYZAUD (P.), 1973. — Respiration et excrétion azotée du zooplankton. III. Étude de l'influence des variations thermiques. *Ann. Inst. Océanogr. Paris.*, 49 (2) : 113-122.
- MAYZAUD (P.) et DALLOT (S.), 1973. — Respiration et excrétion azotée du zooplankton. — I. Évaluation des niveaux métaboliques de quelques espèces de Méditerranée occidentale. *Mar. Biol.*, 19 : 307-314.
- Mc LAREN (I. A.), 1963. — Effect of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 20 : 685-727.
- MENZEL (D. W.) and RYTHER (J. H.), 1961. — Zooplankton in the Sargasso sea off Bermuda and its relation to organic production. *J. Cons. Explor. Mer*, 26 : 250-258.
- NEWELL (B. S.), MORGAN (B.) and CANDY (J.), 1967. — The determination of Urea in sea-water. *J. Mar. Res.*, 25 : 201-202.
- NIVAL (P.), MALARA (G.), CHARRA (R.), PALAZZOLI (I.) et 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. Écol.*, 15 : 231-260.
- PACKARD (T. T.), 1969. — The estimation of the oxygen utilization rate in sea-water from the activity of the respiration electron transport system in plankton. *Ph. D. Thesis*, Univ. Washington, 115 p.
- PACKARD (T. T.), WOLD (E.) and ABRAHAMSON (J.), 1977. — ETS activity in plankton from the Northwest african upwelling system. *CUEA Newsletter*, 6 (4) : 23.
- PACKARD (T. T.), 1979. — Respiration and respiratory electron transport activity in plankton from the Northwest african upwelling area. *CUEA Technical Rept.*, 47, 75 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.
- RAO (K. P.) and BULLOCK (T. H.), 1954. — Q_{10} as a function of size and habitat temperature in poikilotherms. *Amer. nat.*, 88 : 33-44.
- ROGER (C.), 1982. — Macroplankton et micronecton de l'Atlantique tropical. II. Cycles de l'Azote et du Phosphore, remarques sur la mesure de la production. *Océanogr. trop.* 17 (2).

- SATOMI (M.) and POMEROY (L. R.), 1965. — Respiration and phosphorus excretion in some marine populations. *Ecology*, 46 : 877-881.
- SLAWYK (G.) and Mc ISAAC (J. J.), 1972. — Comparison of two automated methods in a region of coastal upwelling. *Deep Sea Res.*, 19 : 521-524.
- SMITH (S. L.) and WHITLEGE (T. E.), 1977. — The role of zooplankton in the regeneration of nitrogen in a coastal upwelling system off north-west Africa. *Deep Sea Res.*, 24 : 49-56.
- SNEDECOR (G. N.) and COCHRAN (W. G.), 1967. — Statistical methods. 6th Ed. The Iowa State University press, USA, 593 p.
- STRICKLAND (J. D. H.) and PARSONS (T. R.), 1968. — A practical handbook of sea-water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 167.
- TAKAHASHI (M.) and IKEDA (T.), 1975. — Excretion of ammonia and inorganic phosphorus by *Euphausia pacifica* and *Metridia pacifica* at different concentrations of phytoplankton. *J. Fish. Res. Bd Can.*, 32 : 2189-2195.
- VARGO (G. A.), 1979. — The contribution of ammonia excreted by zooplankton to phytoplankton production in Narragansett Bay. *J. Plankton Res.*, 1 (1) : 75-84.
- VOITURIEZ (B.), DUFOUR (P.) and LE BORGNE (R.), 1974. — Preliminary results on R/V CAPRICORNE 7402 cruise in Cap Blanc. *CUEA Newsletter*, III (5) : 1-7.
- VOITURIEZ (B.), 1980. — Campagne Ciprea : l'upwelling équatorial du Golfe de Guinée (juin-septembre 1978). *Publ. CNEXO (Résult. Campagnes Mer)*, 19 : 249 p.
- ZAICA (V. Ye) and OSTROVSKAYA (N. A.), 1972. — Pattern of diurnal variations in microzooplankton abundance in the surface layer of the mediterranean sea. *Oceanology*, 12 (5) : 725-729.