

ÉQUIVALENCES ENTRE LES MESURES DE BIOVOLUMES, POIDS SECS, POIDS SEC SANS CENDRE, CARBONE, AZOTE ET PHOSPHORE DU MÉSOZOOPLANCTON DE L'ATLANTIQUE TROPICAL

Robert LE BORGNE

Océanographe biologiste de l'O.R.S.T.O.M., C.R.O., B.P. V-18 Abidjan (Côte d'Ivoire)

RÉSUMÉ

Les valeurs des rapports liant les différentes mesures de biovolumes et de biomasses ont été calculées pour chaque station effectuée dans les upwellings du courant des Canaries, le système des courants équatoriaux et à la station côtière d'Abidjan. Au sein d'une même région, les variations les plus faibles d'une station à l'autre s'observent pour le rapport C|N et les relations avec le poids sec sans cendre, la variabilité augmentant pour les relations avec le volume déplacé et le poids sec, les variations étant maximales pour celles où les volumes sédimentés et le phosphore interviennent. Pour le mésozooplancton capturé en trait vertical par le filet WP2 et pour les périodes considérées, les régions d'upwelling présentent des pourcentages en poids sec sans cendre, carbone, azote et des rapports atomiques C|N significativement supérieurs à ceux des régions plus pauvres : 84,2 % contre 78,3 %, 38,5 % contre 35,5 %, 9,2 % contre 8,8 % et 5,1 contre 4,6 respectivement. Les rapports entre le poids sec et le volume déplacé sont plus faibles : 106 mg/ml contre 126 mg/ml. Pour l'ensemble des stations le pourcentage de phosphore du poids sec est de 0,63 %, le rapport phosphore/volume déplacé de 0,86 mg/ml et les rapports atomiques C|P et N|P de 104 et 21. Les rapports faisant intervenir le volume sédimenté sont de 20,3 mg/ml pour le poids sec, 7,6 mg/ml pour le carbone et 1,8 mg/ml pour l'azote. La présence de phytoplancton dans un prélèvement altère l'ensemble des relations étudiées, sauf celle liant le volume déplacé au poids sec lorsque les algues représentent moins de 30 % du poids total.

ABSTRACT

Equivalence between biovolume, dry weight, ash free dry weight, carbon, nitrogen and phosphorus values for mesozooplankton of the tropical atlantic area.

Ratios between biovolumes and biomasses have been computed for each station made in the Canary current upwellings and the equatorial currents system, and at the coastal station of Abidjan (Ivory Coast). For each area, relationships with ash free dry weight, and C|N ratios have the lowest variations, the variability increasing for relationships with displacement volume and dry weight, and having its maximum with settled volumes and phosphorus. For mesozooplankton caught in vertical hauls by WP2 net and for the considered periods, upwelling areas have significantly higher ash free dry weight, carbon and nitrogen percentages and C|N atomic ratios than poorer areas : 84.2 versus 78.3 %, 38.5 v. 35.5 %, 9.2 v. 8.8 % and 5.1 v. 4.6. Ratios between dry weights and displacement volumes are lower : 106 mg/ml versus 126 mg/ml. For the whole stations, phosphorus percentage is 0.63 %, phosphorus/displacement volume ratio=0.86 mg/ml and atomic C|P and N|P ratios are 104 and 21. Ratios with settled volumes are 20.3 mg/ml for dry weight, 7.6 mg/ml for carbon and 1.8 mg/ml for nitrogen. Phytoplankton in a net catch changes the different relationships, except the one between dry weight and displacement volume when it is less than 30 % of the total weight.

INTRODUCTION

Les études sur le rôle du mésozooplancton dans le réseau alimentaire nécessitent la connaissance de sa composition en matière organique et élémentaire de façon à suivre le carbone, l'azote et le phosphore depuis leur stade minéral dissous jusqu'aux niveaux trophiques les plus élevés. Or ces différentes mesures sont difficiles, voire bien souvent impossibles à obtenir à bord d'un bateau : les pesées sont la plupart du temps irréalisables et les sous-échantillonnages trop aléatoires en raison des faibles quantités sur lesquelles s'effectuent les analyses. Les mesures de biovolumes sont, dans l'état actuel des techniques d'estimation de la biomasse, les seules qui puissent fournir immédiatement après un prélèvement une évaluation de la richesse en plancton d'une zone.

Le problème est donc de savoir si une mesure de volume peut-être convertie en quantité de carbone, azote, phosphore ou matière organique avec une approximation convenable et connue. Ceci revient à étudier les variations des rapports liant les mesures de volumes à celles des poids et les mesures pondérales entre elles, au sein de régions considérées comme homogènes et pour des régions différentes. Si les relations sont bonnes, on peut alors simuler à bord du bateau des modèles de production et ajouter aux valeurs de sels nutritifs ou de production primaire, celles de l'échelon secondaire. Un deuxième intérêt des mesures de biovolumes est leur relative simplicité : elles peuvent fournir des données de biomasses aux océanographes chimistes ou phytoplanctologistes en l'absence, à bord, d'un zooplanctologiste. Enfin, il est peut-être possible de définir un certain nombre de types de plancton d'après les rapports liant leurs mesures de biovolumes et de biomasse et leurs rapports atomiques C/N/P.

A notre connaissance, aucune étude n'a considéré l'ensemble des valeurs de volumes et de masses mesurés sur le même prélèvement de zooplancton, ce qui est la seule façon de connaître les variations des différents rapports : en effet, il peut y avoir atténuation ou augmentation de la variabilité lorsque l'on corrèle deux à deux les différents paramètres. D'autre part, l'utilisation de méthodes identiques dans des régions aussi différentes que les upwellings côtiers du Cap Timiris (Mauritanie) et du Cap Blanc, la station côtière d'Abidjan (Côte d'Ivoire) ou les eaux plus pauvres de la région équatoriale, permet de les comparer, ce qui est rarement le cas tant les méthodes de mesures varient d'une étude à l'autre.

MÉTHODES

1. Modes de prélèvements

A chaque station, un filet triple WP2 de 200 microns de vide de maille (Anonyme, 1968) prélève en trait vertical trois échantillons, tamisés ensuite sur 10 m/m. Les mesures de biovolume, poids sec et poids sec sans cendre sont faites sur un même échantillon, celles du carbone et de l'azote sur un second et les mesures de phosphore sur un troisième. Exceptées celles des volumes sédimentés, aucune mesure n'a été faite sur du matériel fixé au formol. Un certain nombre de prélèvements ont en outre été faits avec un filet Bongo gréé en soie de 360 et 505 microns et tamisés de la même façon que ceux du WP2.

2. Mesures du biovolume par déplacement

Après essorage sur une soie de nylon de 50 microns, placée sur une fiole à vide, le plancton est introduit dans une fiole jaugée. Le volume est complété avec une burette graduée (précision : $\pm 0,1$ ml). A la station côtière d'Abidjan, les volumes sédimentés ont en outre été mesurés sur du plancton destiné aux comptages et déterminations, fixé et laissé décanter pendant 24 heures.

3. Mesures du poids sec

L'échantillon dont on a mesuré le volume par déplacement est recueilli sur la même soie, rincé à l'eau douce (1), mis à l'étuve à 60 °C pendant vingt-quatre heures et conservé à -20 °C jusqu'au retour à terre. Stabilisé à la température de la pièce de pesée en dessiccateur, il est pesé avec une précision de lecture de $\pm 0,1$ mg.

4. Mesures du poids sec sans cendre

Le même échantillon est transféré sur un support en aluminium et passé au four à 550 °C pendant une heure. Le poids sec sans cendre représente essentiellement la matière organique (LOVEGROVE, 1966).

5. Mesures du carbone et de l'azote

L'échantillon total est broyé dans un « Potter », dilué dans de l'eau déminéralisée et trois échantillons de 100 microlitres déposés dans des nacelles. Le traitement précédant le passage dans l'analyseur « CHN »

(1) Pour une soie de 50 microns de vide de maille, de diamètre 60 mm, le volume de ringage a été estimé à 20 ml d'eau douce pour un volume déplacé de 0,5 à 1 ml, 100 ml pour 1 à 5 ml et 200 ml pour 5 à 25 ml.

est analogue à celui des poids secs, la lecture de la pesée se faisant au microgramme. Le broyat assure une bonne homogénéisation : les coefficients de variations calculés sur les valeurs de 20 nacelles d'un même prélèvement sont de 0,9 % pour le rapport C/N, 4,0 % et 4,2 % pour les pourcentages de carbone et d'azote respectivement.

6. Mesures du phosphore

A chaque station, 2 à 4 sous-échantillons, prélevés au hasard par aspiration, sont déposés sur des filtres en fibre de verre, traités selon le protocole opératoire de la mesure du poids sec, et analysés à terre par la méthode de MENZEL & CORWIN (1965).

7. Positions des prélèvements

Les données proviennent des campagnes suivantes :

— CAP 7307 : étude de l'upwelling côtier situé au sud du Cap Timiris (Mauritanie) et dont les caractéristiques sont décrites par HERBLAND & VOITURIEZ (1975).

— CAP 7402 et CINECA-CHARCOT V : étude de l'upwelling situé au large des côtes du Sahara espagnol et du Cap Blanc, dont les caractéristiques sont décrites par VOITURIEZ & *al.* (1974) et GOSTAN & *al.* (en préparation).

Pour ces trois campagnes, nous avons distingué les stations riches en phytoplancton des stations pauvres au large, peu soumises à l'influence de l'upwelling.

— CAP 7314 et 7316 : étude de la convergence nord-équatoriale, de la divergence équatoriale et des eaux du courant de dérive des alizés (LEMASSON & REBERT, 1973). 7314 a eu lieu sur le méridien 10° W entre 1° N et 12° S, 7316 sur le méridien d'Abidjan entre 1° N et 2° S.

— La station côtière d'Abidjan située sur des fonds de 35 mètres et dont les données nous ont aimablement été communiquées par BINET, concerne des prélèvements effectués deux fois par semaine au moins, d'avril 1973 à septembre 1974. On distinguera les valeurs de saison froide (juillet à fin octobre) élevées en raison de l'influence d'un upwelling côtier, de celles, plus faibles, du reste de l'année (BINET, 1972).

8. Analyse statistique

Elle consiste à étudier les relations existant entre les différentes mesures de biomasses ou de biovolumes obtenues à chaque station. C'est ainsi que l'on envisagera successivement les relations avec les volumes sédimentés, les volumes par déplacement, les poids

secs et les poids secs sans cendre et les rapports atomiques C/N/P. En outre, on considérera l'influence sur ces différentes relations, de la présence du phytoplancton dans un prélèvement au filet.

Les équations des droites des moindres rectangles (DAGNELIE, 1969 et 1970) ont été calculées pour chacune des relations et pour chaque regroupement de stations. Ces dernières ont d'abord été réunies par campagnes, en distinguant les stations d'upwelling de celles des eaux oligotrophes. Cette classification tient donc compte de l'influence de deux facteurs sur la nature des populations planctoniques et, par conséquent, sur la valeur des relations considérées : la situation géographique et les conditions trophiques du milieu (abondance ou pauvreté en phytoplancton). Les séries ainsi constituées ont été regroupées lorsque le test de WILCOXON (*in* SNEDECOR & COCHRAN, 1967) appliqué aux rapports liant les différentes mesures de biovolumes et de biomasses ne rejetait pas l'hypothèse nulle avec un risque inférieur à 5 %. L'ensemble des regroupements est indiqué sur les légendes des figures 1 à 14, le coefficient de corrélation étant celui de Spearman (1). De façon à ne pas surcharger les figures, les valeurs de la station d'Abidjan ont été représentées à part avec leurs droites d'ajustement, même lorsque les relations n'étaient pas différentes d'autres régions (cas de la fig. 3a, par exemple).

Théoriquement, le modèle linéaire est le seul acceptable et les droites devraient toutes passer par l'origine. On observe cependant des écarts variables par rapport à l'origine et qui peuvent être attribués à deux causes :

— la non-linéarité de la relation par suite d'un artefact dans la mesure de l'un ou l'autre paramètre ;

— le fait que les valeurs élevées influencent beaucoup plus fortement l'équation de la droite que celles qui sont placées près de l'origine, sans pour autant que les coefficients de variations des valeurs fortes et faibles soient différents (DAGNELIE, 1969). Il est, par conséquent plus juste de considérer les médianes des rapports figurant sur les tableaux I et II et les figures 1 à 14.

RÉSULTATS ET DISCUSSIONS

1. Les relations avec le volume sédimenté

Elles sont représentées sur les figures 1a et 1b et le tableau I. Les tests de Wilcoxon ne mettent pas en évidence de différence significative entre les deux saisons à la station d'Abidjan, à l'exception de la relation entre les biovolumes sédimenté et déplacé.

(1) Les coefficients de Bravais-Pearson calculés sur les mêmes données, sont très voisins de ceux de Spearman.

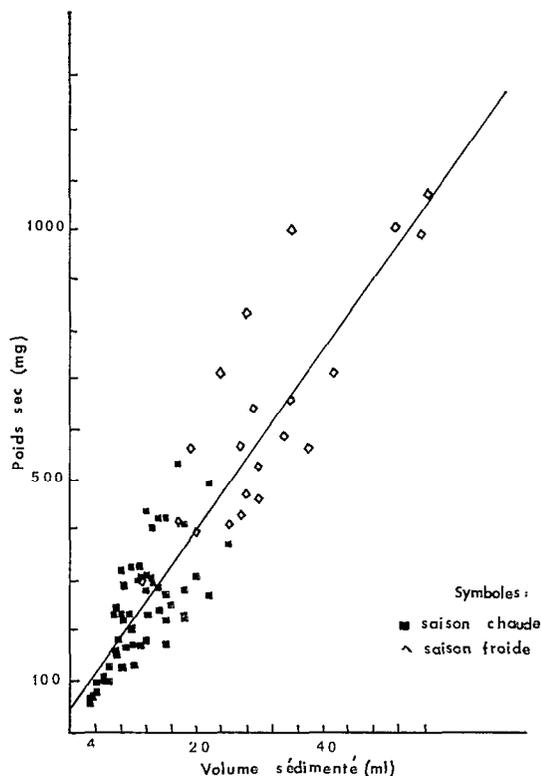


Fig. 1 a. — Relations entre le poids sec et le volume sédimenté à la station côtière d'Abidjan : $n = 80$; $r = 0,71$; $y = 17,3x + 52$; médiane = 20,3 mg/ml.

Les coefficients de corrélation sont les plus faibles de cette étude, reflétant ainsi les fortes variations de ces relations. On peut les classer en deux catégories.

LES VARIATIONS DUES AUX MÉTHODES UTILISÉES. Elles expliquent les écarts que l'on observe d'un auteur à l'autre sur le tableau I. Citons par exemple, l'influence de la durée de fixation au formol sur les valeurs de biovolumes et de biomasses (AHLSTROM & THRAILKILL, 1963) et qui peut expliquer la valeur du rapport poids sec/volume sédimenté différente pour l'upwelling du Cap Timiris (HERBLAND & *al.*, 1973) et pour la station d'Abidjan : dans le premier cas, le poids sec a été mesuré sur du plancton fixé pendant deux mois au formol neutralisé, alors qu'à la côte d'Abidjan il l'est sur du matériel fraîchement prélevé (cf. « Méthodes »). Une deuxième source de variations peut être le sous-échantillonnage effectué sur les prélèvements de la station d'Abidjan : les volumes sédimentés sont mesurés sur une fraction différente de celle des volumes déplacés et des biomasses. Ajoutées à celles dues à l'imprécision de la mesure, quand on la compare à celle du volume par déplacement ou des biomasses, ces variations masquent probablement des différences que l'on observe pour d'autres relations entre la saison chaude et la saison froide. Dans le cas de petits échantillons — inférieurs à 50 ml de volume sédimenté — la mesure du volume déplacé, plus précise, est mieux indiquée, alors que le volume sédimenté devrait donner des résultats corrects pour

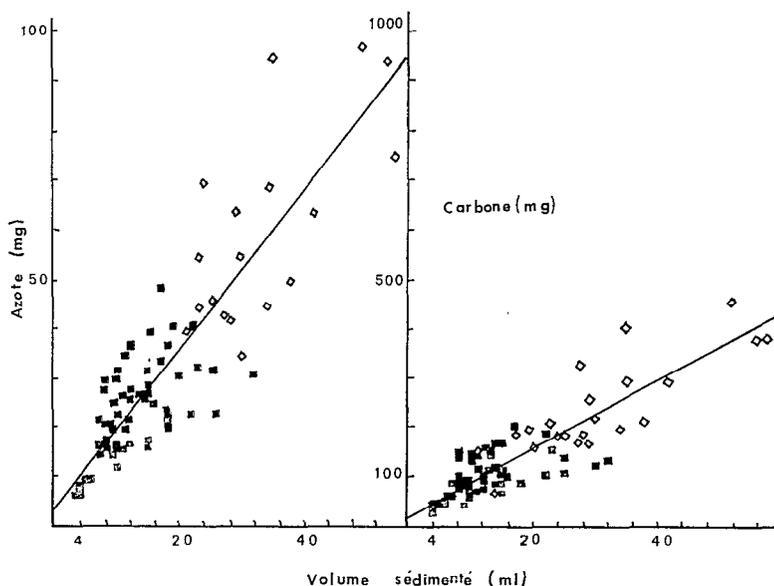


Fig. 1 b. — Relations avec le volume sédimenté à la station côtière d'Abidjan pour :
 — le carbone : $n = 91$; $r = 0,74$; $y = 6,8x + 16$; médiane = 7,6 mg/ml.
 — l'azote : $n = 91$; $r = 0,70$; $y = 1,6x + 4$; médiane = 1,8 mg/ml.
 (mêmes symboles que fig. 1 a)

TABLEAU I

Comparaison des résultats du présent article avec ceux d'autres auteurs pour les relations avec les biovolumes
 (* : Rapports calculés sur données de l'auteur)

| AUTEURS ET RÉGIONS | Rapport : poids sec/ volume sédimenté (mg/ml) | Rapport : poids sec/ volume déplacé (mg/ml) | Rapport : volume déplacé/volume sédi- menté (ml/ml) |
|---|---|---|---|
| MENZEL & RYHER (1961) : Mer des Sargasses | | 77,7 (33-183) | |
| BINET (1969) : plateau congolais | 21,2 (16,8-27,0) | 98 (85-113) | 0,22 (0,18-0,28) |
| DEEVEY (1971) : Mer des Sargasses* | | 93,7 (69-131) | |
| BINET (1972) : plateau ivoirien | | | 0,16 (0,08-0,27) |
| RAZOULS & THIRIOT (1972) : Méditerranée | 5,9-7,5-27,9 | | 0,34 |
| LENZ (1973) : Mer d'Arabie | | 81,5 (33-200) | |
| HERBLAND & al. (1973) : Mauritanie | 34,0 | | |
| THIRIOT (1974) : Upwelling marocain* | | 78 (40-110) | |
| idem : stations du large* | | 68 (37-187) | |
| <i>Présent article :</i> | | | |
| Upwelling du Cap Timiris | | 166 (100-200) | |
| Upwelling du Cap Blanc | | | |
| Abidjan : saison froide | 20,3 (12,3-34,0) | 106 (66-166) | 0,20 (0,14-0,30) |
| Abidjan : saison chaude | | | |
| Eaux oligotrophes du large | | 126 (85-170) | 0,17 (0,10-0,29) |

les grands, en respectant les conditions préconisées par LILLELUND & KINZER (1966).

LES VARIATIONS DUES A LA NATURE DU PLANCTON. RAZOULS & THIRIOT (1972) attribuent les fortes variations de leurs rapports à des populations différentes rencontrées au cours de leurs trois campagnes en Méditerranée (tableau I). Cette même explication peut convenir à la différence que l'on observe à la station d'Abidjan pour le rapport liant le volume déplacé au volume sédimenté en saison chaude et froide. Cette distinction se retrouve pour les pourcentages en poids sec sans cendre, carbone et azote du poids sec et tous les rapports où le volume déplacé intervient.

2. Les relations avec le volume par déplacement

De nombreuses études de biomasses font figurer le rapport liant le poids sec au volume par déplacement et leurs valeurs sont indiquées dans le tableau I avec les nôtres. Les rapports entre le carbone, l'azote ou le phosphore et le volume déplacé ont des valeurs voisines de leurs pourcentages pondéraux ce qui s'explique par un rapport poids sec/volume par déplacement proche de 100 mg/ml.

Les tests de Wilcoxon mettent en évidence l'opposition entre stations oligotrophes et stations d'upwelling, les rapports étant différents pour l'upwelling du Cap Timiris et ceux du Cap Blanc et d'Abidjan (saison froide). Cette constatation se retrouve sur les données de THIRIOT (1974) pour la campagne CINECA-CHARCOT III dans la région marocaine (tableau I).

Comme le montrent les figures 2a à 6, les relations où le volume par déplacement intervient sont assez

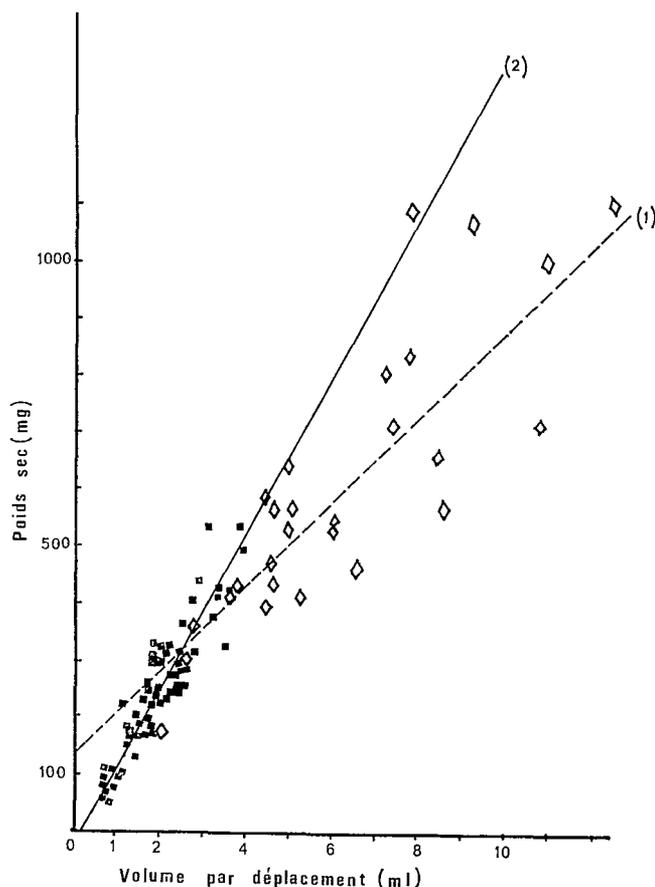


Fig. 2 a. — Relations entre le poids sec et le volume par déplacement à la station côtière d'Abidjan pour : (1) la saison froide : n = 29 ; r = 0,82 ; y = 74 x + 132 ; médiane = 95 mg/ml ; (2) la saison chaude : n = 65 ; r = 0,90 ; y = 136 x + 20 ; médiane = 123 mg/ml (mêmes symboles que fig. 1 a).

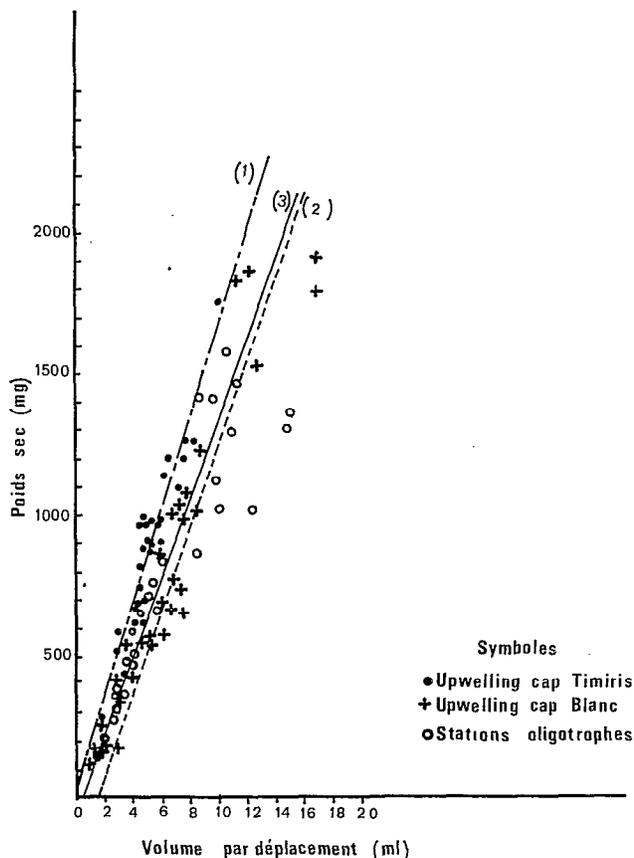


Fig. 2 b. — Relations entre le poids sec et le volume par déplacement pour : (1, l'upwelling du Cap Timiris : $n = 28$; $r = 0,92$; $y = 163x + 24$; médiane = 166 mg/ml ; (2) l'upwelling du Cap Blanc et la saison froide à la station côtière d'Abidjan : $n = 69$; $r = 0,93$; $y = 147x - 245$; médiane = 106 mg/ml ; (3) les eaux oligotrophes du large et la saison chaude à la station d'Abidjan : $n = 94$; $r = 0,98$; $y = 141x - 77$; médiane = 126 mg/ml (les valeurs de la station d'Abidjan ne sont pas représentées).

lâches : les coefficients de corrélation varient de 0,63 à 0,95. La valeur maximale des différents rapports liant le biovolume aux mesures de biomasses est de 1,5 à 3 fois plus forte que la valeur minimale (tableau I pour rapport poids sec/volume déplacé).

Comme pour les relations avec le volume sédimenté, on peut attribuer les variations observées pour les différents auteurs et régions à deux causes.

LES VARIATIONS DUES AUX MÉTHODES UTILISÉES.

Les valeurs significativement plus faibles et plus variables du rapport liant le volume par déplacement au poids sec de la campagne CINECA-CHARCOT III (THIRIOT, 1974) peuvent s'expliquer par l'utilisation d'une méthode de mesure du poids sec différente. En

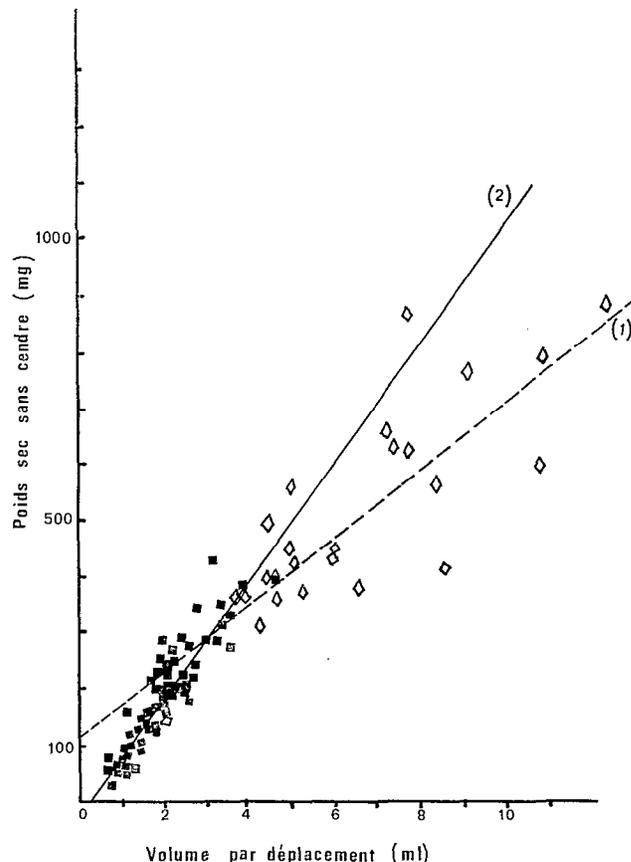


Fig. 3 a. — Relations entre le poids sec sans cendre et le volume par déplacement à la station côtière d'Abidjan pour : (1) la saison froide : $n = 27$; $r = 0,82$; $y = 59x + 116$; médiane = 79 mg/ml ; (2) la saison chaude : $n = 63$; $r = 0,95$; $y = 109x - 20$; médiane = 93 mg/ml (mêmes symboles que fig. 1 a).

effet, les échantillons ont d'abord été congelés, puis desséchés à l'étuve, ce qui entraîne une perte des contenus cellulaires lors de la décongélation, les parois cellulaires ayant été brisées lors de la congélation. Il y a donc sous-estimation de la valeur du poids sec par rapport à un volume déplacé mesuré dans les mêmes conditions que les nôtres (tableau I). OMORI (1970) note aussi que cette méthode donne des résultats plus variables. Une observation analogue peut être faite à propos des valeurs de MENZEL & RYTHER (1961) et LENZ (1973), quoique nous ne connaissions pas le protocole opératoire de leurs mesures.

Une deuxième source de variations peut être l'essorage du plancton qui précède la mesure du volume par déplacement, moins complet pour les grands échantillons que pour les plus petits, ce qui provoque une diminution du rapport poids/volume

Fig. 3 b. — Relations entre le poids sec sans cendre et le volume par déplacement pour : (1) l'upwelling du Cap Timiris : $n = 26$; $r = 0,92$; $y = 135x + 40$; médiane = 141 mg/ml; (2) l'upwelling du Cap Blanc et la station d'Abidjan (saison froide) : $n = 53$; $r = 0,91$; $y = 119x - 210$; médiane = 86 mg/ml; (3) les eaux oligotrophes du large et la station d'Abidjan (saison chaude) : $n = 94$; $r = 0,93$; $y = 141x - 77$; médiane = 93 mg/ml (mêmes symboles que fig. 2 b ; valeurs de la côtière non représentées).

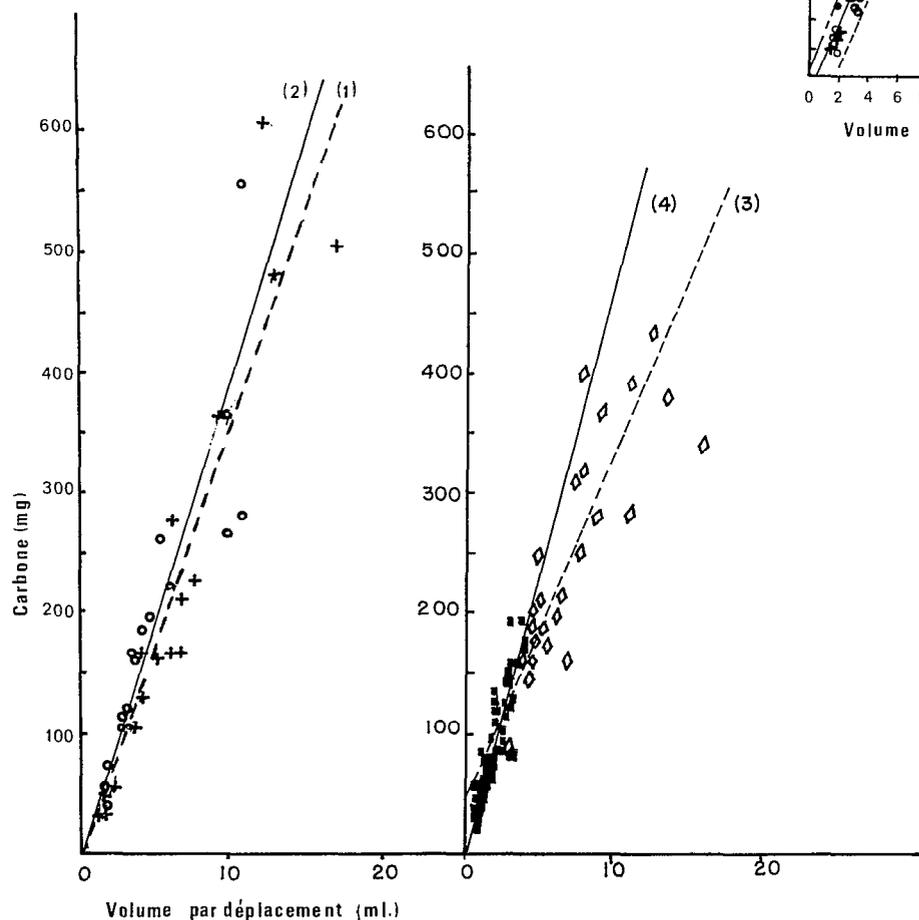
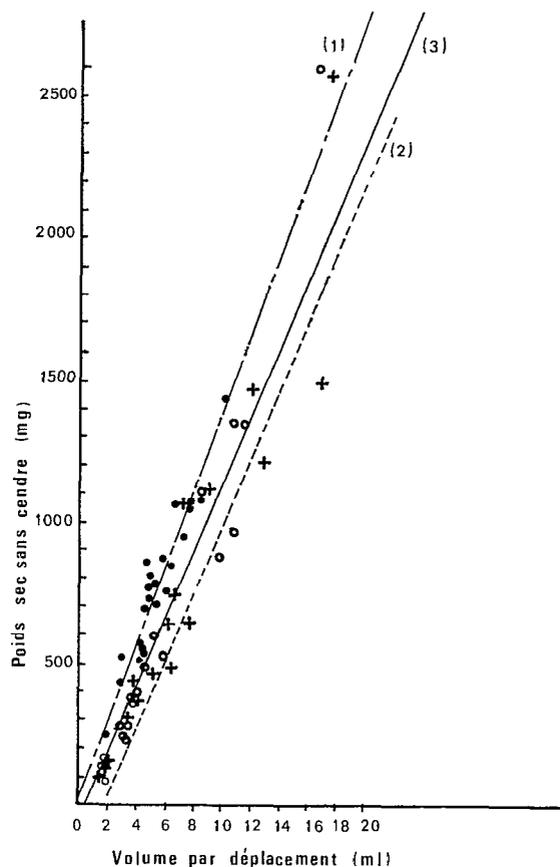


Fig. 4. — Relations entre le carbone et le volume par déplacement pour : (1) l'upwelling du Cap Blanc et la station d'Abidjan (saison froide) : $n = 47$; $r = 0,93$; $y = 35x$; médiane = 35 mg/ml; (2) les eaux oligotrophes du large : $n = 17$; $r = 0,99$; $y = 40x - 9$; médiane = 39 mg/ml; (3) la saison froide à la station d'Abidjan : $n = 29$; $r = 0,87$; $y = 29x + 40$; médiane = 36 mg/ml; (4) la saison chaude à la station d'Abidjan : $n = 68$; $r = 0,89$; $y = 50x - 7$; médiane = 46 mg/ml (mêmes symboles que fig. 1 a et 2 b).

Fig. 5. — Relations entre l'azote et le volume par déplacement pour : (1) l'upwelling du Cap Blanc : $n = 18$; $r = 0,95$; $y = 9,1x - 6$; médiane = 7,5 mg/ml; (2) les eaux oligotrophes du large et la station d'Abidjan (saison chaude) : $n = 85$; $r = 0,92$; $y = 9,6x + 2$; médiane = 9,7 mg/ml; (3) la saison froide à la station d'Abidjan : $n = 29$; $r = 0,85$; $y = 6,8x + 11$; médiane = 8,7 mg/ml; (4) la saison chaude à la station d'Abidjan : $n = 68$; $r = 0,89$; $y = 12,2x - 3$; médiane = 10,5 mg/ml (mêmes symboles que fig. 1 a et 2 b).

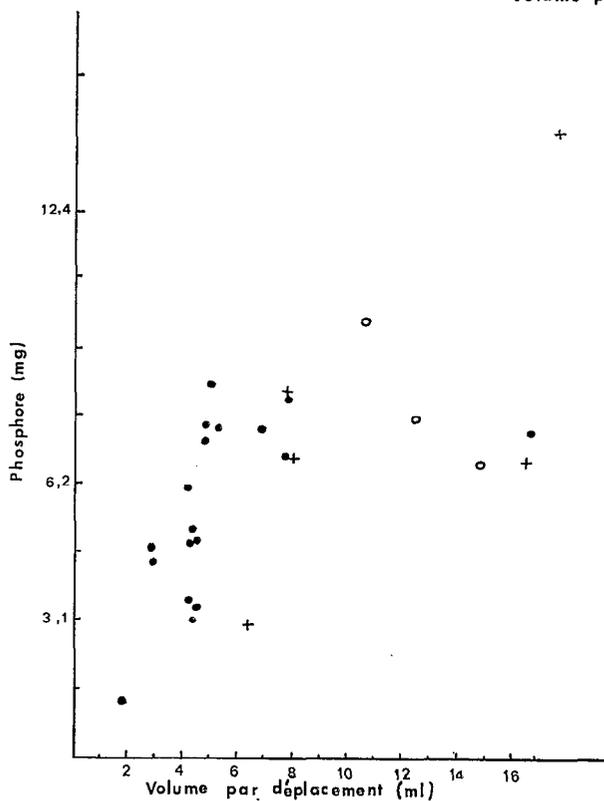
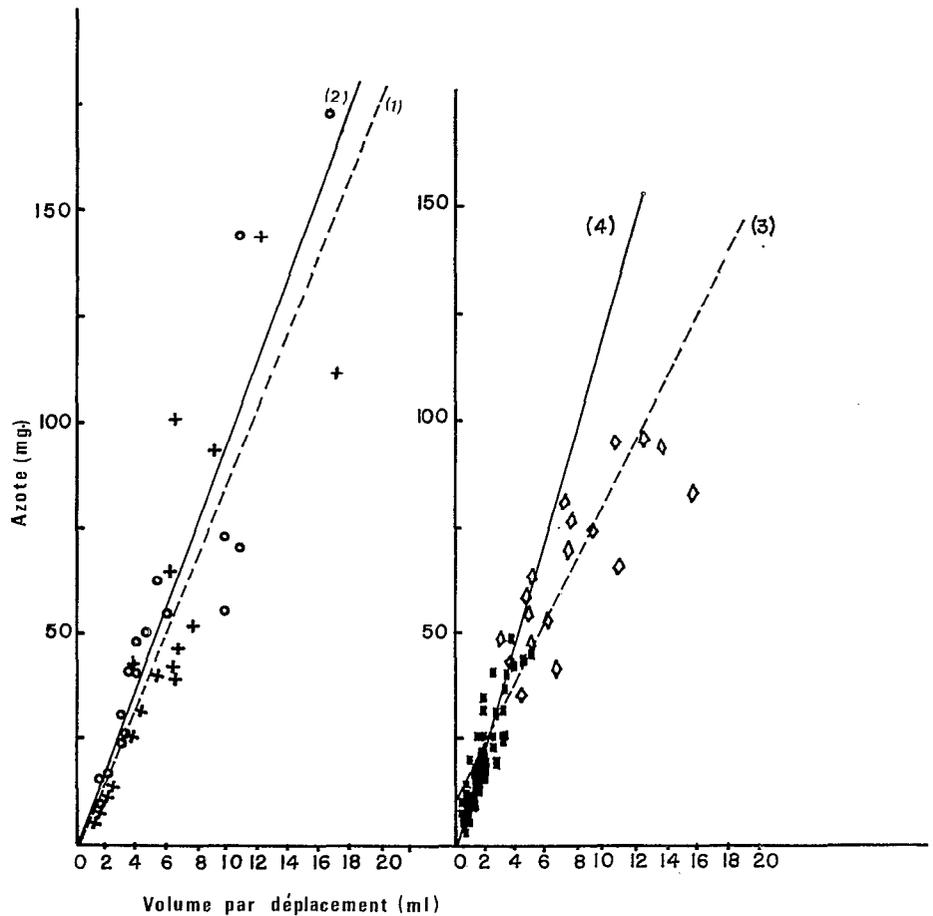


Fig. 6. — Relations entre le phosphore et le volume par déplacement pour l'ensemble des stations : $n = 26$; $r = 0,63$; $y = 0,75x + 1,24$; médiane = 8,6 mg/ml (mêmes symboles que fig. 2 b).

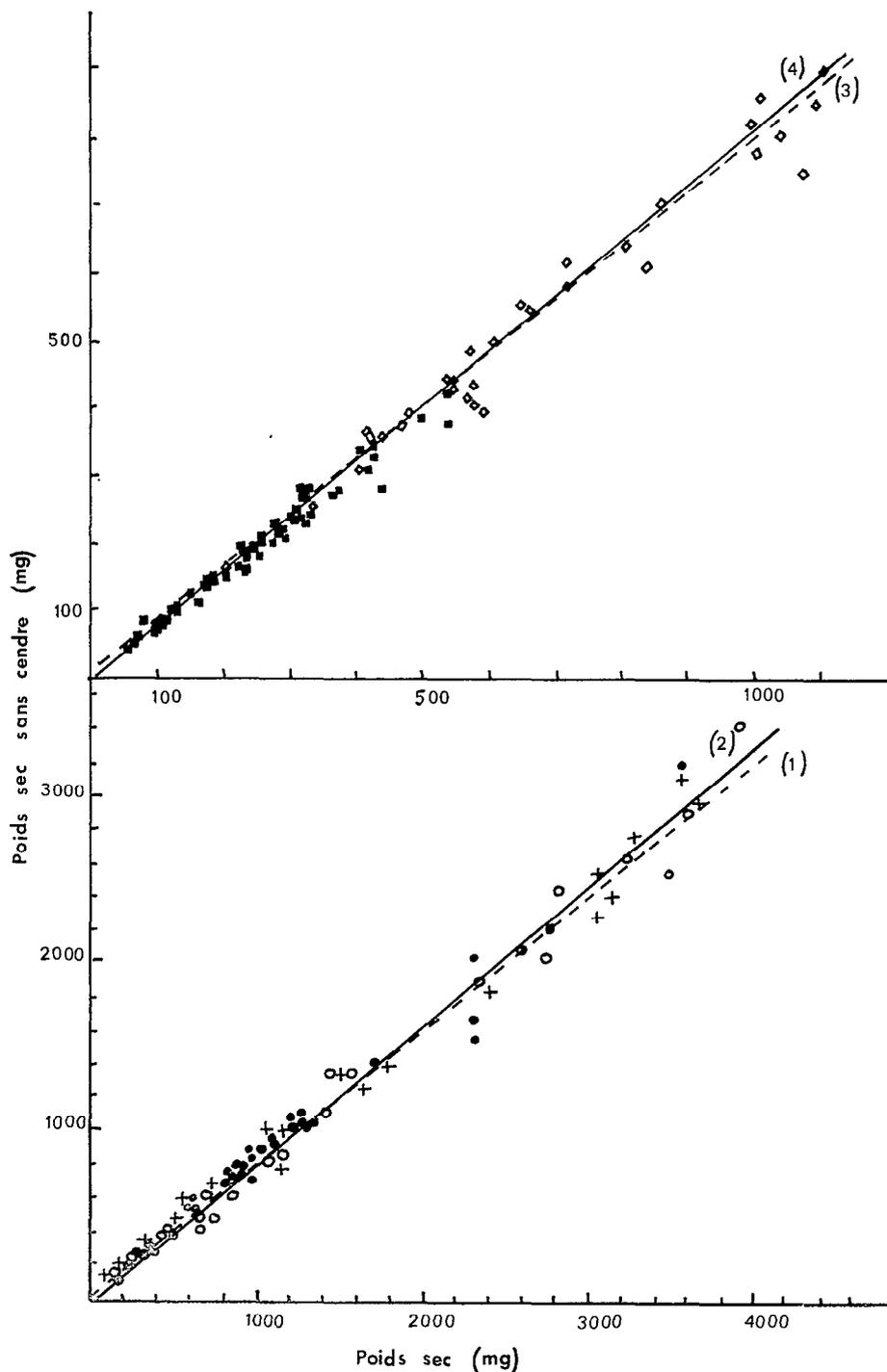


Fig. 7. — Relations entre le poids sec sans cendre et le poids sec pour : (1) l'ensemble des stations d'upwelling et la station d'Abidjan (saison froide) : $n = 81$; $r = 0,95$; $y = 0,81 x + 13$; médiane = 84,2 % ; (2) l'ensemble des stations oligotrophes du large et la saison chaude à Abidjan : $n = 88$; $r = 0,99$; $y = 0,84 x - 16$; médiane = 78,3 % ; (3) la saison froide à la station d'Abidjan : $n = 28$; $r = 0,97$; $y = 0,80 x + 10$; médiane = 82,5 % ; (4) la saison chaude à la station d'Abidjan : $n = 63$; $r = 0,97$; $y = 0,82 x - 9$; médiane = 77,4 % (mêmes symboles que fig. 1 a et 2 b. Les valeurs de la station d'Abidjan ne sont pas représentées en (1) et (2).

déplacé et la non-linéarité des relations. C'est ce qui ressort de l'examen des figures 2a, 3a, 4 et 5, pour lesquelles les droites d'ajustement de la saison froide à la station d'Abidjan ne passent pas par l'origine. Or, à cette saison correspondent les valeurs les plus élevées de volumes déplacés, donc celles susceptibles d'être modifiées par un essorage incomplet. Cet artefact n'apparaît pas pour les autres campagnes (fig. 2b et 3b) pour lesquelles les biomasses sont souvent bien plus élevées, mais mesurées par un opérateur différent. Les valeurs plus faibles des rapports poids/volume déplacé en saison froide peuvent également provenir de compositions planctoniques différentes comme on le verra plus loin.

LES VARIATIONS DUES A LA COMPOSITION PLANCTONIQUE.

TRANter (1960) observe des rapports liant le poids sec au volume par déplacement de 160 mg/ml pour les Euphausiacés, 128 mg/ml pour les Copépodes et de 24 à 41 mg/ml pour les Salpes. La présence d'organismes gélatineux ou de Ptéropodes peut ainsi expliquer les valeurs extrêmes des rapports du tableau I, la médiane correspondant à un plancton dominé par les Copépodes. TRANter (1960) suggère de séparer les organismes gélatineux du reste lorsqu'ils sont abondants et d'utiliser deux relations différentes. Le tamis de 10 mm (cf. « Méthodes ») élimine déjà les gros organismes tels les Méduses, Cténaïres ou poissons pélagiques, mal échantillonnés par le filet vertical.

C'est à une composition planctonique différente que l'on peut attribuer l'opposition entre stations oligotrophes et stations d'upwelling et les valeurs élevées de la campagne 7307 (upwelling du Cap Timiris) pour laquelle la médiane est de 166 mg/ml. Dans ce dernier cas, les comptages ont mis en évidence l'abondance des Euphausiacés et des larves véligères de Lamellibranches.

3. Les relations avec le poids sec

Ce type de relations est certainement le mieux connu car l'analyse élémentaire, comme celle de la matière organique, se réfère toujours au poids sec. De nombreuses études concernent les différents taxons ou espèces zooplanctoniques, mais rares sont celles qui envisagent le plancton « total ».

LE POURCENTAGE EN POIDS SEC SANS CENDRE DU POIDS SEC.

Les tests de Wilcoxon mettent en évidence l'opposition entre stations d'upwelling et stations oligotrophes, résultat commun à la plupart des

relations étudiées dans le présent article. Les teneurs en poids sec sans cendre sont plus élevées pour les stations riches (84,3 %) que pour les stations oligotrophes (78,3 %), les valeurs de ces dernières se rapprochant de celles de LENZ (1973), 77 % en Mer d'Arabie et de HARRIS & RILEY (1956), 79,7 % à Long Island Sound (tableau II). Les différences semblent provenir d'une proportion plus importante d'organismes gélatineux ou à coquille calcaire dans les zones oligotrophes. Les résultats de CURL (1962), LOVEGROVE (1966) et OMORI (1969) pour diverses catégories d'organismes indiquent en effet des pourcentages plus élevés pour les Arthropodes, les Chaetognathes et les larves de Poissons (valeurs variant selon les auteurs de 76 à 99 %) que pour les Mollusques (50 à 70 %) et les Tuniciers, Méduses et Cténaïres (23 à 40 %).

Les coefficients de corrélation où le poids sec sans cendre intervient sont les plus élevés de cette étude. L'influence des organismes gélatineux ou à coquille est fortement atténuée, ce qui fait de cette mesure la meilleure estimation de la biomasse zooplanctonique : des régions à composition taxonomique différente sont alors comparables.

POURCENTAGES EN CARBONE, AZOTE ET PHOSPHORE DU POIDS SEC.

Les résultats des tests de Wilcoxon permettent de séparer les différentes campagnes pour le carbone et l'azote : l'upwelling du Cap Blanc, la campagne 7314 et les deux saisons à Abidjan (tabl. II). Pour le phosphore, les variations à l'intérieur de chaque série de stations sont telles que l'hypothèse nulle n'est pas rejetée. D'une façon générale, les variations vont en augmentant lorsque l'on considère successivement le carbone, l'azote et le phosphore, dont les teneurs vont, au contraire, en diminuant.

Outre les erreurs possibles dans la mesure du poids sec ou l'analyse élémentaire, les variations dans la composition taxonomique du zooplancton provoquent des variations plus fortes pour le phosphore que pour le carbone ou l'azote. CURL (1962) et BEERS (1966) ont étudié les teneurs des principaux groupes planctoniques en phosphore et leurs résultats indiquent que celles des Siphonophores (0,14 %) sont 10 fois plus faibles que celles des Euphausiacés (1,48 %). Entre le carbone et l'azote, le facteur est de quatre environ.

Une deuxième source de variation, au niveau du plancton « total », et signalée par NASSOGNE (1972), peut être la présence de débris divers ou de phytoplancton récoltés par le filet : les valeurs de carbone et d'azote sont alors plus faibles et surtout plus variables que pour un échantillon trié. Les médianes et les valeurs extrêmes figurent sur le tableau II avec les quelques rares valeurs trouvées par d'autres

TABLEAU II

Comparaison des résultats du présent article avec ceux d'autres auteurs pour les pourcentages du poids sec en poids sec sans cendre (PSSC), carbone, azote et phosphore et les rapports C/N/P

| AUTEURS ET RÉGIONS | PSSC (%) | Carbone (%) | Azote (%) | Phosphore (%) | C/N (atomes) | N/P (atomes) | C/P (atomes) |
|--|--------------|--------------|----------------------------------|--------------------------------------|---------------|----------------|--------------|
| HARRIS & RILEY (1956) : Long Island Sound | 79,7 (72-87) | | 8,9 (5,6-10,8) | 0,82 (0,59-1,05) | | 24 (20-29) | |
| MENZEL & RYTHER (1961) : Mer des Sargasses | 71,4 (18-92) | | | | | | |
| CURL (1962) | | 28,4 | | | | | |
| BEERS (1966) : Mer des Sargasses | | | | | 5,05 | 26,9 | |
| BEERS & HERMAN (1969) : Bermudes (2 stations) | | | 7,5 (2,4-11,0) 0,7 (0,8-14,5) | 0,84 (0,25-1,20) 0,74 (0,06-1,10) | | { 20,0 20,4 | |
| NASSOGNE (1972) : Mer Ligurie | | 40 (38-46) | 11,0 (8,7-10,0) | | 5,1 (4,9-5,5) | | |
| LENZ (1973) : Mer d'Arabie | 77 (54-93) | | | | | | |
| BOUCHER & SAMAIN (1974) : Upwelling marocain | | | | | 5,3 | | |
| <i>Présent article :</i> Upwelling du Cap Timiris | | | | 0,71 (0,41-0,99) | | | |
| Upwelling du Cap Blanc | 84,2 (71-91) | 29,6 (23-36) | 7,0 (4,0-8,3) | 0,56 (0,40-0,85) | 5,1 (4,6-5,6) | 21 (10-31) | 104 (53-158) |
| Abidjan : saison froide | | 38,5 (33-43) | 9,2 (7,0-10,4) | | | | |
| Abidjan : saison chaude | | 36,4 (33-41) | | | 4,9 (4,4-5,5) | | |
| Eaux oligotrophes du large | 78,3 (66-85) | | 8,8 (6,6-10,0) | | | | |
| | | 34,6 (28-45) | | 0,86 (0,53-0,96) | 4,6 (4,4-4,9) | 26 (21-28) | 120 (99-137) |

auteurs sur le plancton « total ». Les stations de l'upwelling du Cap Blanc ont des teneurs plus faibles que celles des eaux oligotrophes du large ou de la station côtière d'Abidjan pour le carbone et l'azote, vraisemblablement du fait de populations planctoniques différentes. Pour la même raison, on peut attribuer les valeurs de phosphore plus fortes pour l'upwelling du Cap Timiris que pour celui du Cap Blanc à la présence d'Euphausiacés, dont les teneurs sont les plus élevées ainsi que nous l'avons vu précédemment.

4. Les relations avec le poids sec sans cendre

Le seul intérêt pratique de ces relations est de pouvoir déduire des valeurs de biomasses exprimées en poids sec sans cendre, celles de carbone, d'azote ou de phosphore. Mais l'analyseur « CHN » opérant à 1100 °C, ses mesures concernent la totalité de la fraction organique et une partie ou la totalité de la fraction minérale. Il est donc hasardeux d'assimiler les pourcentages des différents éléments par rapport au poids sec sans cendre, aux pourcentages en car-

bone, azote ou phosphore de la matière organique. Ainsi que nous l'avons noté précédemment, les coefficients de corrélation sont élevés (fig. 7, 11, 12 et 13).

5. Les rapports atomiques C/N/P du zooplancton

Leur connaissance permet, avec celle des rapports de constitution du phytoplancton et de l'excrétion du zooplancton, de connaître le coefficient d'utilisation de la nourriture ingérée (K_1) ou assimilée (K_2) par le zooplancton (CORNER & DAVIES, 1971). Nos résultats confirment deux constatations désormais classiques.

— Le zooplancton possède relativement plus d'azote que de phosphore si on le compare au phytoplancton. C'est dire qu'il en assimile davantage et que son rapport d'excrétion N/P doit être inférieur au rapport de constitution N/P des particules (LE BORGNE, 1973); sa valeur est supérieure à 20 (tabl. II), donc nettement différente de celle de 16,5 de FLEMING (citée par REDFIELD & *al.*, 1963). Cette valeur faible pour le zooplancton a depuis été contes-

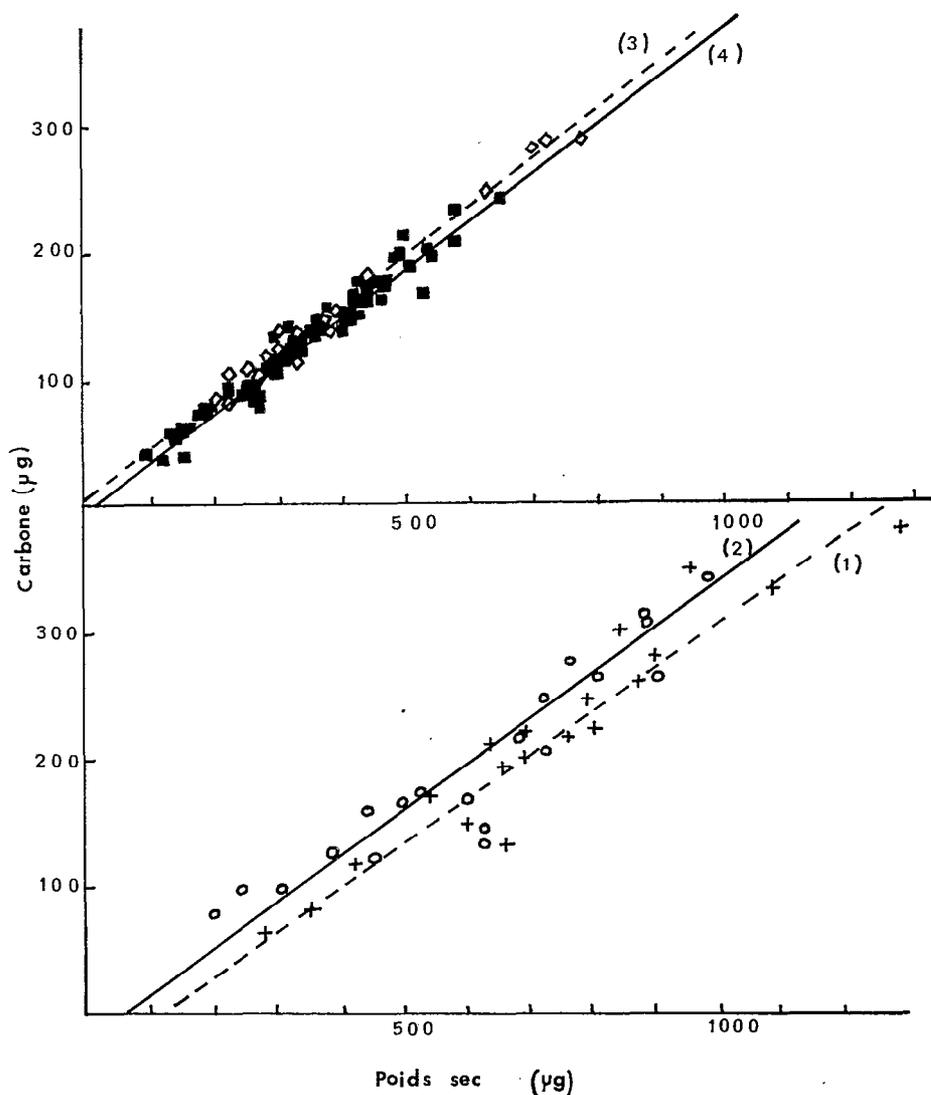


Fig. 8. — Relations entre le carbone et le poids sec pour : (1) l'upwelling du Cap Blanc : $n = 22$; $r = 0,98$; $y = 0,351 x - 41$; médiane = 29,6 % ; (2) les eaux oligotrophes du large : $n = 20$; $r = 0,98$; $y = 0,365 x - 19$; médiane = 34,6 % ; (3) la saison froide à Abidjan : $n = 33$; $r = 0,96$; $y = 0,373 x + 3$; médiane = 33,5 % ; (4) la saison chaude à Abidjan : $n = 82$; $r = 0,99$; $y = 0,371 x - 3$; médiane = 36,4 % (mêmes symboles que fig. 1 a et 2 b).

tée par HARRIS & RILEY (1956), BEERS (1966) et BEERS & HERMAN (1969) dont les rapports N/P sont voisins des nôtres.

— Le rapport C/N du zooplancton est plus faible que celui des particules, traduisant une assimilation du carbone par le zooplancton relativement plus faible que celle de l'azote, ceci étant lié à des teneurs en lipides et protides plus fortes que celles du phytoplancton. Pour l'upwelling du Cap Timiris, HERBLAND & VOITURIEZ (1975) observent un rapport C/N particulière de 7,2 en moyenne (variant de 6,5 à 7,5)

alors que celui du zooplancton est de 5,3 pour la même campagne (variant de 4,7 à 5,7).

Ce rapport entre le carbone et l'azote présente une bonne stabilité dans chacune des zones considérées (tabl. II et fig. 14), confirmant les observations de BEERS (1966) en Mer des Sargasses, OMORI (1969) dans le Pacifique et NASSOGNE (1972) en Mer Ligure pour les principaux groupes et espèces planctoniques. Les populations ne subissent pas, dans ces mers aux conditions écologiques relativement uniformes, les variations saisonnières des zones tempérée et boréa-

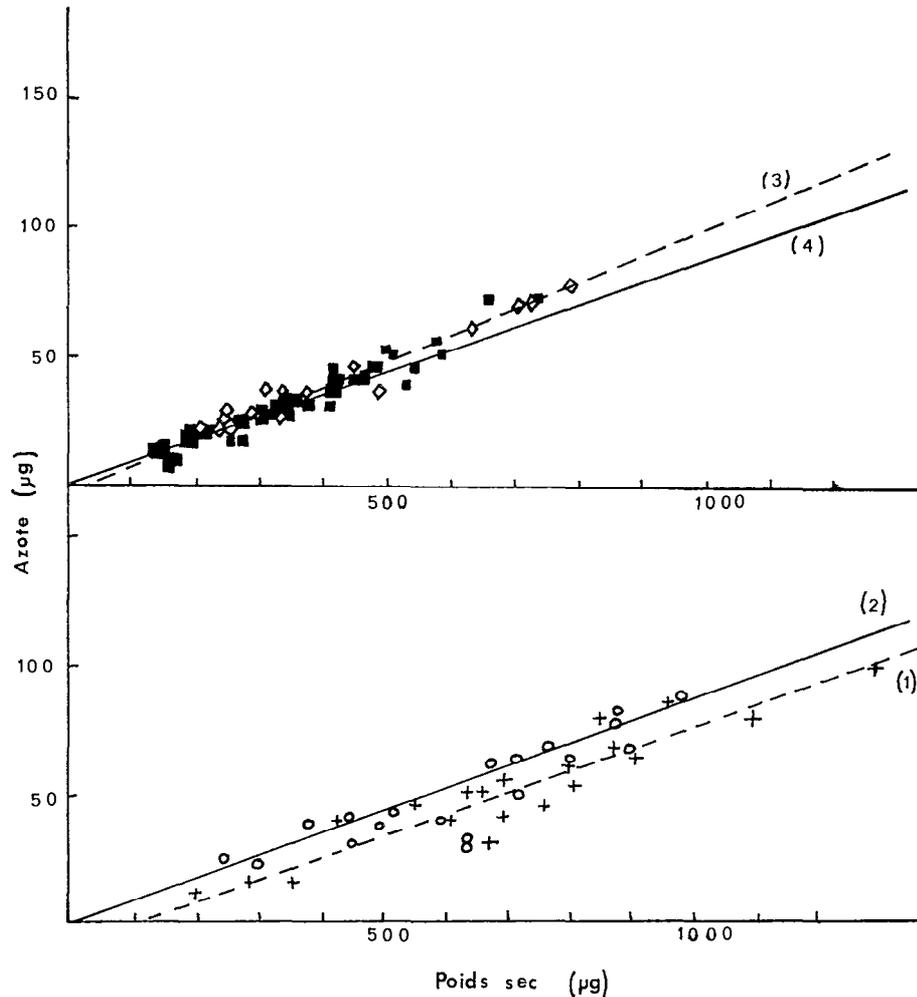


Fig. 9. — Relations entre l'azote et le poids sec pour : (1) l'upwelling du Cap Blanc : $n = 22$; $r = 0,98$; $y = 0,092 x - 16$; médiane = 7,0 % ; (2) les eaux oligotrophes du large et la saison chaude à Abidjan : $n = 95$; $r = 0,98$; $y = 0,092 x - 2$; médiane = 8,8 % ; (3) la saison froide à Abidjan : $n = 33$; $r = 0,95$; $y = 0,104 x - 4$; médiane = 9,2 % ; (4) la saison chaude à Abidjan : $n = 82$; $r = 0,99$; $y = 0,096 x - 3$; médiane = 8,8 % (mêmes symboles que fig. 1 a et 2 b).

le. Les valeurs significativement différentes du rapport C/N que l'on observe pour les stations des upwellings du Cap Timiris et du Cap Blanc (5,1), pour la station d'Abidjan (4,9) et les stations des eaux oligotrophes du large (4,6) peuvent être attribuées à des populations planctoniques différentes.

En contrepartie, les rapports où le phosphore intervient sont plus variables et il n'est pas possible, sur la base de nos données, de différencier les zones étudiées. Ainsi que nous l'avons vu précédemment, une composition taxonomique différente entraîne de fortes variations dans la teneur en phosphore et donc celle des rapports C/P et N/P : BEERS (1966) observe des rapports N/P de 14,9 pour les Euphausiacés et de 46,8 pour les Siphonophores.

6. Influence de la présence de phytoplancton dans un prélèvement de zooplancton sur les différents rapports étudiés

Lors des campagnes CAP 7402 et CINECA-CHARCOT V, les filets ont ramené des quantités variables de phytoplancton constitué essentiellement de Diatomées du genre *Thalassiosira* pour la première campagne et *Chaetoceros* pour la seconde. Avant tout calcul, il nous fallait savoir si la présence de ces Diatomées altérait les relations étudiées précédemment.

Les prélèvements contenant du phytoplancton ont des pourcentages du poids sec en carbone, azote et poids sec sans cendre significativement différents

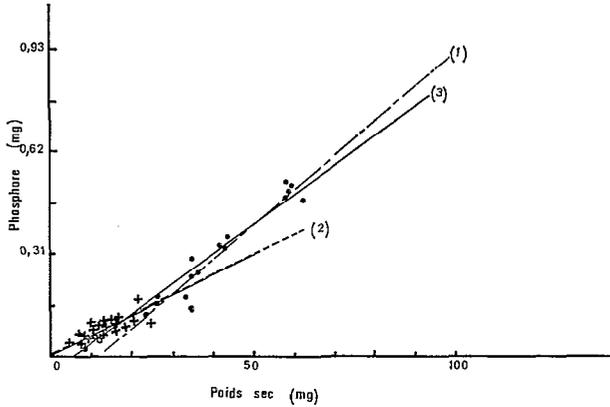


Fig. 10. — Relations entre le phosphore et le poids sec pour : (1) l'upwelling du Cap Timiris : $n = 18$; $r = 0,74$; $y = 0,0105 x - 0,124$; médiane : 0,71 % ; (2) l'upwelling du Cap Blanc : $n = 24$; $r = 0,89$; $y = 0,0062 x$; médiane = 0,61 % ; (3) l'ensemble des valeurs : $n = 45$; $r = 0,94$; $y = 0,0090 x - 0,043$; médiane = 0,63 % (mêmes symboles que fig. 2 b).

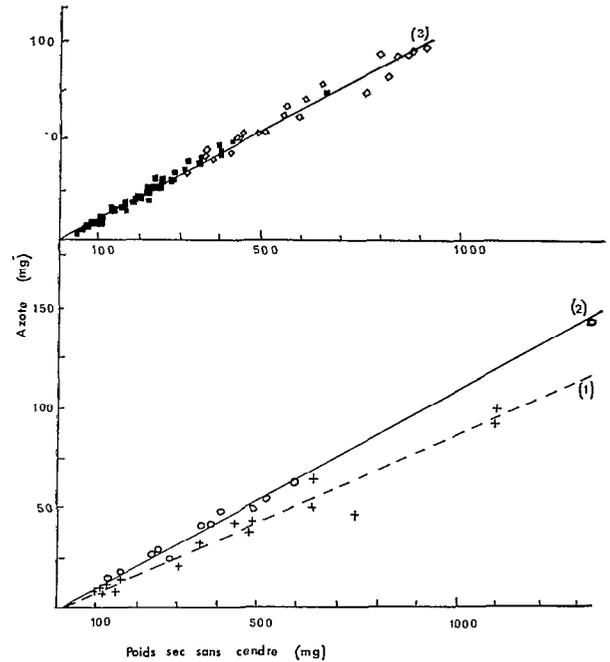


Fig. 12. — Relations entre l'azote et le poids sec sans cendre pour : (1) l'upwelling du Cap Blanc : $n = 18$; $r = 0,99$; $y = 0,088 x - 2$; médiane = 8,3 % ; (2) les eaux oligotrophes du large : $n = 14$; $r = 0,99$; $y = 0,108 x$; médiane = 10,6 % ; (3) la station côtière d'Abidjan : $n = 92$; $r = 0,99$; $y = 0,112 x$; médiane = 11,3 % (mêmes symboles que fig. 1 a et 2 b).

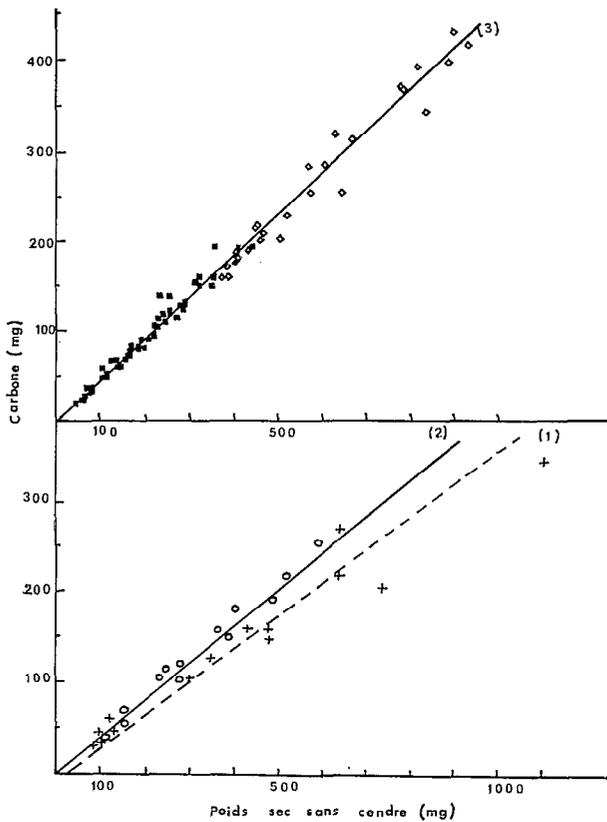


Fig. 11. — Relations entre le carbone et le poids sec sans cendre pour : (1) l'upwelling du Cap Blanc : $n = 18$; $r = 0,97$; $y = 0,380 x - 13$; médiane = 34,5 % ; (2) les eaux oligotrophes du large : $n = 14$; $r = 0,99$; $y = 0,414 x + 3$; médiane = 41,9 % ; (3) la station côtière d'Abidjan : $n = 92$; $r = 0,98$; $y = 0,468 x + 1$; médiane = 46,7 % (mêmes symboles que fig. 1 a et 2 b).

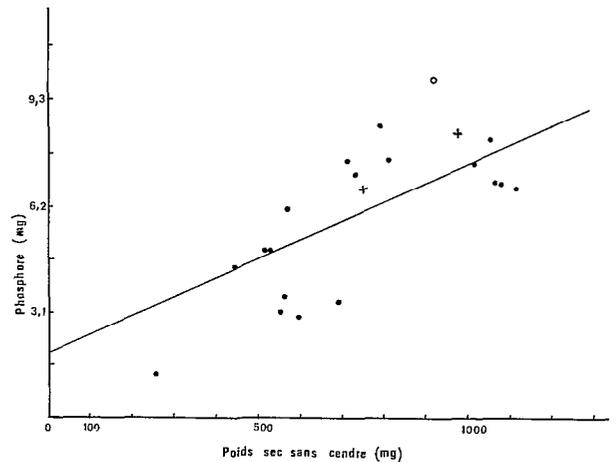


Fig. 13. — Relation entre le phosphore et le poids sec sans cendre pour l'ensemble des stations : $n = 19$; $r = 0,75$; $y = 0,0057 x + 1,891$; médiane = 0,93 % (mêmes symboles que fig. 2 b).

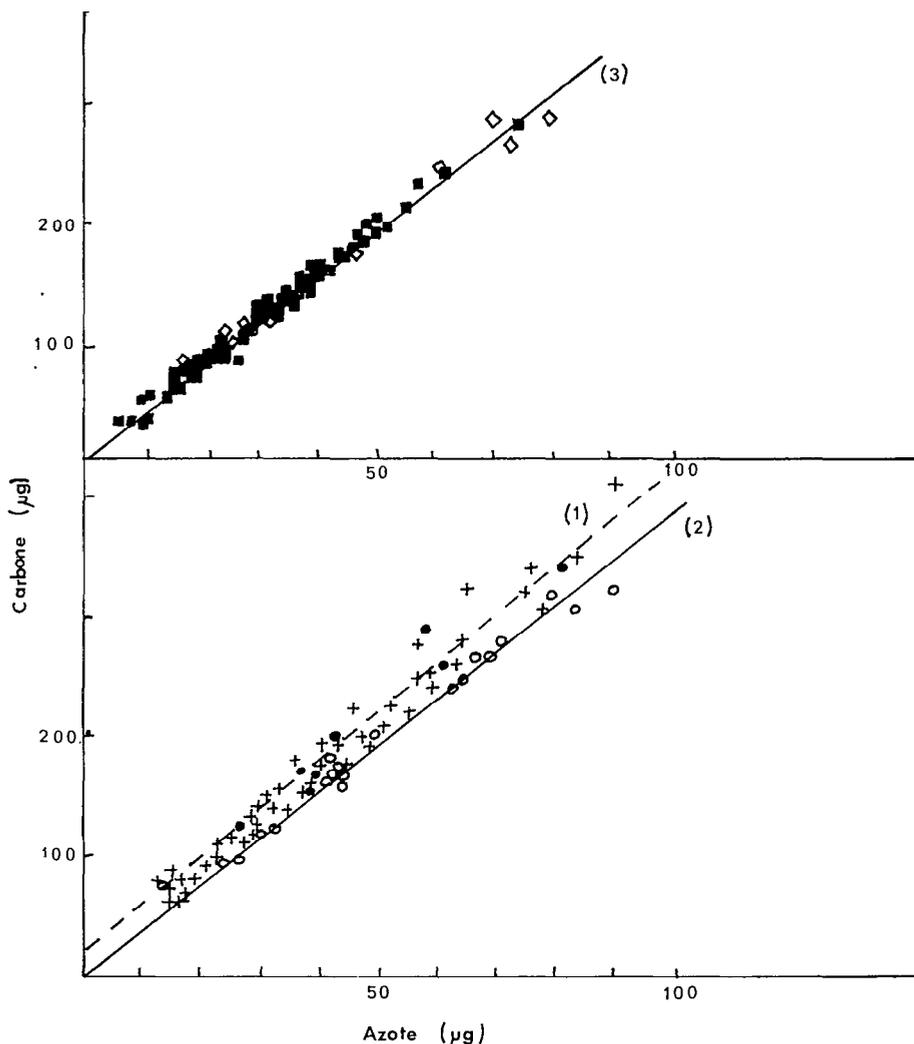


Fig. 14. — Relations entre le carbone et l'azote pour : (1) les stations d'upwelling : $n = 51$; $r = 0,98$; $y = 3,79 x + 17$; rapport atomique : 5,1 ; (2) les eaux oligotrophes du large : $n = 20$; $r = 0,99$; $y = 3,89 x + 2$; rapport atomique : 4,6 ; (3) la station côtière d'Abidjan : $n = 92$; $r = 0,99$; $y = 3,87 x + 10$; rapport atomique : 4,9 (mêmes symboles que fig. 1 a et 2 b).

(risque inférieur à 1 %) de ceux qui en sont dépourvus. La même constatation peut être faite pour le rapport liant le poids sec au volume déplacé lorsque les algues constituent moins de 30 % du poids sec du prélèvement total. En revanche, de 0 à 30 %, la présence du phytoplancton n'altère pas de façon significative les rapports C/N et poids sec/volume par déplacement. La détermination de ces pourcentages en phytoplancton a été faite de façon approximative à partir des teneurs différentes du phytoplancton et du zooplancton en poids sec sans cendre.

Il est normal que l'on ne puisse mettre en évidence d'altération de la relation entre le poids sec et le volume par déplacement par la présence de phyto-

plancton, en raison des fortes variations de ce rapport d'une station à l'autre. HERBLAND & al., (1973) ne l'avaient pas observé non plus pour le rapport poids sec/volume sédimenté alors qu'ils estimaient que le phytoplancton pouvait représenter plus de 50 % du poids sec. En revanche, cette constatation est étonnante pour le rapport C/N, qui présente une grande stabilité et qui est nettement différent pour le zooplancton et le phytoplancton. Les analyses au « CHN » concernent à la fois les fractions animale et végétale du prélèvement total et l'explication que l'on peut avancer est que le rapport C/N des Diatomées colmatant le filet ait été voisin de celui du zooplancton pour ces campagnes, quoique leurs pourcentages

en carbone, azote et poids sec sans cendre fussent différents. La présence de phytoplancton altérant les différentes relations, toutes les stations où il était présent dans le prélèvement ont été supprimées, limitant ainsi le nombre de valeurs de ces deux campagnes.

CONCLUSIONS

1. L'étude des rapports liant les biovolumes, les biomasses et la composition élémentaire concerne des régions aux populations différentes : upwellings du Cap Timiris, du Cap Blanc et de la saison « froide » à Abidjan d'une part, stations oligotrophes du large dans le courant des Canaries et le système équatorial, et de la côte pendant la saison chaude à Abidjan d'autre part. Dans tous les cas, les tests de Wilcoxon permettent de distinguer les zones d'upwelling des zones oligotrophes, des distinctions pouvant parfois apparaître entre les différentes zones d'upwelling.

Les teneurs en matière organique et les rapports atomiques C/N sont significativement plus élevés dans les eaux d'upwelling (respectivement de 84,2 % et de 5,1) que dans les eaux oligotrophes (78,3 % et 4,6) pour les zones et périodes considérées. Si l'on excepte les valeurs de l'upwelling du Cap Blanc, une même constatation peut être faite à propos des pourcentages de carbone et d'azote, plus élevés pendant la saison froide à Abidjan (38,5 % et 9,2 % respectivement) que pendant la saison chaude (36,4 % et 8,8 %) ou pour les stations oligotrophes de la campagne 7314 (34,6 % et 8,2 %). Cette même distinction s'observe lorsque l'on considère les rapports unissant les biomasses aux biovolumes par déplacement, ces rapports étant plus élevés dans les eaux oligotrophes (126 mg/ml) que dans les zones d'upwelling (107 mg/ml). Ces constatations ne sont naturellement valables que pour les régions et périodes considérées dans le présent article et nécessiteraient la prise en considération d'autres zones de l'Atlantique pour être généralisées.

2. Nous avons reconnu deux facteurs de variations principaux permettant d'expliquer les différences que l'on observe dans la littérature et en diverses régions. Le premier provient de l'utilisation de méthodes de mesures des biovolumes et des biomasses différentes d'un auteur à l'autre. Les nôtres étant identiques pour les différentes régions étudiées, il devient alors possible de comparer les rapports liant leurs mesures de volumes ou de masses, ce qui n'avait pas encore été fait à notre connaissance. La composition planctonique représente la deuxième source de variations, la seule en fait si les mesures étaient standardisées. Les travaux antérieurs auxquels nous nous sommes référés ont montré la stabilité de la composition élémentaire des différents taxons

dans les zones aux conditions écologiques relativement uniformes et les fortes variations d'un taxon à l'autre. Lorsque l'on considère le plancton « total » les différences que l'on observe d'un prélèvement à l'autre proviennent donc des variations d'abondance relative des différents groupes planctoniques.

3. L'étude des coefficients de corrélation montre que ce sont les rapports C/N et les pourcentages de poids sec sans cendre qui sont les moins influencés par les variations de la composition planctonique. Le poids sec sans cendre se révèle donc être la meilleure estimation de la biomasse, car il permet de comparer des régions différentes par leurs populations et représente la fraction assimilable par les échelons supérieurs du réseau alimentaire.

4. Le volume par déplacement, seule mesure que l'on peut obtenir à bord d'un bateau, suit davantage les variations de la composition planctonique et se trouve moins bien corrélée aux mesures pondérales. Les valeurs des médianes s'appliquent donc assez bien à un plancton dominé par les Crustacés. La présence d'organismes gélatineux, dont une partie a été éliminée par le tamis de 10 mm, nécessiterait de les isoler et d'utiliser une relation différente ainsi que le suggère TRANTER (1960). La même critique s'applique au volume sédimenté, de précision moindre que le volume déplacé pour les petits échantillons ramenés par le filet WP2 en trait vertical. A la station d'Abidjan, les rapports avec le volume sédimenté ne sont pas significativement différents pour les deux saisons : 20,3 mg/ml, 7,6 mg/ml et 1,8 mg/ml avec le poids sec, le carbone et l'azote respectivement.

5. Enfin, les rapports faisant intervenir le phosphore sont les plus variables, certainement en raison des fortes variations que l'on observe d'un taxon à l'autre. Cet élément se révèle donc être une mauvaise base d'estimation de la biomasse totale. Les rapports atomiques C/P et N/P calculés sur l'ensemble de nos valeurs ont respectivement une médiane de 104 et 21. Le pourcentage en phosphore du poids sec a pour médiane 0,63 %, celle du rapport phosphore/volume déplacé étant de 0,86 mg/ml.

6. Comme on pouvait s'y attendre, la présence de phytoplancton perturbe les différents rapports étudiés, sauf celui du poids sec/volume par déplacement, lorsque le phytoplancton représente moins de 30 % en masse de l'échantillon total.

REMERCIEMENTS : L'auteur remercie Denis BINET qui lui a communiqué l'ensemble de ses données sur la station côtière d'Abidjan ainsi que MM. CREMOUX, MONTEL et ROUCOUX qui ont assuré les dosages de phosphore, carbone et azote.

Manuscrit reçu au S.C.D. de l'O.R.S.T.O.M. le 25 mars 1975.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1968. — Zooplankton sampling. Monographs on oceanographic methodology, vol. II : 153-159. UNESCO, Paris.
- AHLSTROM (E. H.) & THRAILKILL (J. R.), 1963. — Plankton volume losses with time of preservation. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. rept.*, vol. IX : 57-73.
- BEERS (J. R.), 1966. — Studies on the chemical composition of the major zooplankton groups in the Sargasso sea off Bermuda. *Limnol. Oceanogr.* vol. 11, n° 4 : 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. Sci.*, vol. 19 : 483-503.
- BINET (D.), 1969. — Aperçu sur les variations saisonnières du zooplancton et plus particulièrement des Copépodes du plateau continental de Pointe-Noire (Congo). Doc. Scient. Centre O.R.S.T.O.M. Pointe-Noire, n.s. n° 8, 109 p.
- BINET (D.), 1972. — Variations des biovolumes de zooplancton entre le Cap des Palmes et le Cap des trois Pointes. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, vol. III, n° 2 : 60-93.
- BOUCHER (J.) & SAMAIN (J. F.), 1974. — L'activité amylasique indice de nutrition du zooplancton ; mise en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling. *TETHYS* 6 (1-2) : 179-188.
- CURL (H.), 1962. — Analysis of carbon in marine plankton organisms. *J. mar. Res.*, vol. 20, n° 3 : 181-188.
- 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.*, vol. 153 : 99-107.
- CORNER (E. D. S.) & DAVIES (A. G.), 1971. — Plankton as a factor in the nitrogen and phosphorus cycles in the sea. *Adv. mar. Biol.*, vol. 9 : 101-204.
- DAGNELIE (P.), 1969-1970. — Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. vol. 1, 451 p ; vol. 2, 378 p ; J. DUCULOT S. A., Gembloux (Belgique).
- DEEVEY (G. B.), 1971. — The annual cycle in quantity and composition of the zooplankton of the Sargasso sea off Bermuda - I - The Upper 500 m. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 16, n° 2 : 219-240.
- HARRIS (E.) & RILEY (G. A.), 1956. — Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. VIII - Chemical composition of the plankton. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.*, vol. 15 : 315-323.
- HERBLAND (A.), LE BORGNE (R.) & VOITURIEZ (B.), 1973. — Production primaire, secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, vol. IV, n° 1 : 1-75.
- HERBLAND (A.) & VOITURIEZ (B.), 1975. — La production primaire dans l'upwelling mauritanien en mars 1973. *Cah. O.R.S.T.O.M., Sér. Océanogr.*, vol. XIII, n° 1 : 187-201.
- 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.*, vol. 19, n° 3 : 249-257.
- LEMASSON (L.) & REBERT (J. P.), 1973. — Circulation dans la partie orientale de l'Atlantique sud. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, vol. IV, n° 1 : 91-24.
- LENZ (J.), 1973. — Zooplankton biomass and its relation to particulate matter in the upper 200 m of the Arabian sea during the N.E. monsoon. in « The biology of the Indian ocean », B. ZEITSCHER Ed., vol. 3 : 239-241, Springer Verlag, Berlin.
- LILLELUND (K.) & KINZER (J.), 1966. - - Absetz und Verd-rängungsvolumen von Planktonproben. Untersuchungen zur Methodik. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, vol. 51, n° 5 : 757-774.
- LOVEGROVE (T.), 1966. — The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained. in « Some contemporary Studies in Marine Science », HAROLD BARNES Ed. : 429-467, George Allen and Unwin Ltd, London.
- MENZEL (D. W.) & RYTHER (J. H.), 1961. — Zooplankton in the Sargasso sea off Bermuda and its relation to organic production. *J. Cons. Explor. Mer.*, vol. 26 : 250-258.
- MENZEL (D. W.) & CORWIN (N.), 1965. — The measurement of total phosphorus in sea-water based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxydation. *Limnol. Oceanogr.*, vol. 10 : 280-283.
- NASSOGNE (A.), 1972. — Études préliminaires sur le rôle du zooplancton dans la constitution et le transfert de la matière organique au sein de la chaîne alimentaire en Mer Ligure. Publication n° BI 0 187 Direction Biologie EURATOM, 238 p.
- Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIII, n° 3, 1975 : 179-196.

- OMORI (M.), 1969. — Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, vol. 3, n° 1 : 4-10.
- OMORI (M.), 1970. — Variations of length, weight, respiratory rate and chemical composition of *Calanus cristatus* in relation to its food and feeding. In « Marine food chains », J. H. STEELE Ed., pp. 115-126, OLIVER & BOYD, Edinburgh.
- RAZOULS (C.) & THIRIOT (A.), 1972. — Données quantitatives du mésoplancton en Méditerranée Occidentale (saisons hivernales 1966-1970). *Vie et Milieu*, vol. XXIII, fasc. 2, sér. B : 209-241.
- REDFIELD (A. C.), KETCHUM (B. H.) & RICHARDS (F. A.), 1963. — The influence of organisms on the composition of sea-water. In « The Sea », M. N. HILL Ed., vol. 2 : 26-77, INTERSCIENCE, New York.
- SNEDECOR (G. N.) & COCHRAN (W. G.), 1967. — Statistical methods. 6th ed. The Iowa State University press, USA, 593 p.
- THIRIOT (A.), 1974. — Campagne GINECA-CHARCOT III : 5 juillet-8 août 1972. Publ. CNEEXO, sér. Rés. Camp. Mer (sous presse).
- TRANter (D. J.), 1960. — A method for determining zooplankton volumes. *J. cons. Explor. Mer.*, vol. 25 : 272-278.
- VOITURIEZ (B.), DUFOUR (P.) & LE BORGNE (R.), 1974. — Preliminary results on R/V CAPRICORNE 7402 cruise in Cap Blanc. CUEA Newsletter, vol. 3, n° 5 : 1-7.