

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

III. RESPIRATION ET EXCRÉTION D'AZOTE ET DE PHOSPHORE DU ZOOPLANCTON

ROBERT LE BORGNE

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

RÉSUMÉ

L'excrétion du zooplancton a été étudiée au cours de deux points fixes, l'un en août (période d'upwelling) et l'autre en mars (saison chaude). Dans un premier temps, l'article traite des relations existant entre la respiration, l'excrétion d'azote et celle de phosphore et qui sont sous la dépendance de la relation proie-prédateur. C'est ainsi que l'excrétion de phosphore est relativement plus faible en mars qu'en août, en raison de rapports N|P des particules et du zooplancton différents aux deux saisons. De même, le rapport O|NH₄ égal à 11 est en relation avec le rapport C|N des particules. Le rapport O|PO₄ est de 142, l'excrétion minérale de l'azote représente 60 % de l'excrétion totale d'azote, l'urée seulement 8 %. L'excrétion minérale du phosphore est plus élevée en mars (70 %) qu'en août (54 %). La seconde partie de l'article traite de l'excrétion totale du mésozooplancton (supérieur à 200 μ), étudiée en divisant la colonne d'eau en 6 couches isothermes et en 6 périodes au cours de cycles de 24 heures. Son excrétion minérale assure 57% des besoins en azote de la production primaire nette (assimilation du ¹⁴C) et 52 % de celle du phosphore en mars. Pendant la période d'upwelling (août), ces valeurs tombent à 17 et 27 % respectivement, ceci pouvant être attribué à une importance plus grande des nitrates dans la production primaire. L'excrétion du microzooplancton de taille comprise entre 50 et 200 μ, mesurée en août seulement, assure avec celle du mésozooplancton, 45 % des besoins en azote et 58 % de ceux en phosphore. L'excrétion est superficielle : 87 % de l'excrétion totale se fait dans la couche de production primaire en mars et 82 % en août.

ABSTRACT

Study of the pelagic production in the Atlantic equatorial area on the 4th W meridian. III. Zooplankton respiration and nitrogen and phosphorus excretions.

Zooplankton excretion was studied during two several-day long stations in August (upwelling season) and March (« warm » season). The first part of the paper deals with relationships between respiration, nitrogen and phosphorus excretions, which are consequences of prey-predator relationships. For example, phosphorus excretion is relatively less in March than in August because particle and zooplankton N|P ratios are different for the two seasons. Similarly, O|NH₄ ratio which is equal to 11 can be related to particle C|N ratio. O|PO₄ is equal to 142, inorganic nitrogen is 60 % of total excretion, urea being only 8 %. Inorganic phosphorus excretion is higher in March (70 %) than in August (54 %). The second part of the paper deals with total mesozooplankton (>200 μ) excretion, which was studied by sharing the 0-200 m water column into 6 isothermal layers and the day into six four-hour periods. Zooplankton inorganic nitrogen and phosphorus excretions respectively provide 57 % and 52 % of net primary production needs (as ¹⁴C assimilation) in March. During the upwelling season (August station), these values fall down to 17 % and 27 % respectively; then nitrate takes a greater part in primary production. Microzooplankton (50-200 μ) excretion, only measured in August, together with mesozooplankton one, provides 45 % of nitrogen primary production needs and 58 % for phosphorus. 87 % of total excretion lies in the primary production layer in March, 82 % in August.

I. INTRODUCTION

VOITURIEZ et HERBLAND (1977) et LE BORGNE (1977 a) ont montré dans les articles précédents que la région équatoriale représente toute l'année une zone plus riche que celles situées plus au nord ou plus au sud. Ils ont distingué deux saisons tant du point de vue hydrologique que de celui des biomasses phyto- et zooplanctoniques : l'une avec upwelling pendant l'été boréal, l'autre sans upwelling, le reste de l'année. Il existe ainsi aux deux saisons deux écosystèmes différents dont le fonctionnement a pu être étudié grâce à deux points fixes de 4 jours à 0°30' S en août 1975 (point B de la campagne CAP 7506 du N/O Capricorne) et en mars (point A de CAP 7502) (voir description par VOITURIEZ et HERBLAND, 1977).

Le zooplancton assure trois rôles dans l'écosystème : par sa prédation il est responsable de la mortalité de l'échelon inférieur et par son excrétion il contribue à sa formation au contraire ; par sa production, il assure enfin la subsistance de l'échelon supérieur (macroplankton, micronecton et necton). Cet article traite du deuxième rôle — celui de l'excrétion liquide, résultat du catabolisme du zooplancton — et comporte deux aspects : (1) l'étude des rapports liant les différentes manifestations du métabolisme (excrétion d'azote, de phosphore et respiration) qui caractérisent les relations entre proies et prédateurs ; (2) la part de la production autotrophe assurée par l'excrétion du zooplancton.

II. MÉTHODES

Les écosystèmes tropicaux étant très diversifiés, leur étude est simplifiée si l'on considère les populations « totales » du zooplancton, à partir d'échantillons non triés, mais de taille suffisante pour respecter les proportions des différentes espèces et stades de maturité. On fera cependant la distinction entre le microzooplancton recueilli sur un filtre de 50 μ après tamisage sur une soie de 200 μ et le mésozooplancton recueilli sur une soie de 200 μ .

1. Mesures des biomasses

Les prélèvements de mésozooplancton ont été effectués avec un filet WP-2 de 200 microns (UNESCO, 1968) en traits verticaux de 200 à 0 m, toutes les quatre heures au cours d'un cycle de 24 (point A) ou 48 heures (point B), de façon à suivre les variations nyctémérales de la biomasse. La distribution verticale a été étudiée à partir de prélèvements effectués à 8 niveaux avec une bouteille de 30 litres à 8 h le matin. Les valeurs des biomasses

présentes dans les niveaux intermédiaires ont été déduites des valeurs observées en supposant des variations régulières d'un niveau à l'autre. La bouteille de 30 l a également servi à échantillonner, au point B seulement, le microzooplancton dont la masse exprimée en phosphore a été convertie en poids sec par l'intermédiaire du pourcentage en phosphore du poids sec du mésozooplancton (0,84 %). On trouvera tous les détails concernant ces mesures dans LE BORGNE (1977 a).

2. Mesures de l'excrétion et de la respiration

Le mésozooplancton, prélevé en traits 200-0 m par le filet WP-2 est mis immédiatement en incubation dans des flacons de 2 l. Le microzooplancton, prélevé également en traits verticaux avec un filet de caractéristiques analogues à celles du WP-2, mais de vide de maille de 50 microns, est tamisé sur 200 μ et mis dans des flacons de 1 l au point B seulement. Des contrôles à la loupe binoculaire ont montré que, dans la zone étudiée, le phytoplancton était pratiquement absent des prélèvements de la fraction 50-200 μ , ce qui permet de lui attribuer le terme de microzooplancton. L'excrétion est l'augmentation après 19 à 23 heures d'incubation des teneurs en azote et phosphore des flacons (au nombre de 3 à 4) contenant des animaux par rapport aux « témoins » (au nombre de 2 à 3) qui en sont dépourvus ; la respiration est la diminution de la concentration en oxygène (dosage par la méthode de Winkler). L'ammoniaque a été dosée par la méthode de SLAWYK et MAC ISAAC (1972), le phosphate d'après STRICKLAND et PARSONS (1968), l'urée d'après NEWELL, MORGAN et CANDY (1967) et l'azote et le phosphore total après irradiation aux rayons ultra-violetts (ARMSTRONG et TIBBITTS, 1968). Les mesures ont eu lieu à 17° C au point B, 20 et 28° C au point A. On trouvera tous les détails concernant ces méthodes dans LE BORGNE (1973).

III. VALEURS DES TAUX ET DES RAPPORTS D'EXCRÉTION ET DE RESPIRATION

Outre l'intérêt de la connaissance des taux métaboliques pour le calcul des quantités totales excrétées, l'étude des rapports liant la respiration et l'excrétion d'azote minéral (rapports O/NH_4) et total (O/N_T) et de phosphore minéral (O/PO_4) et total (O/P_T), l'importance de la fraction minérale par rapport à la quantité totale excrétée (rapports NH_4/N_T et PO_4/P_T) et les rapports entre l'excrétion d'azote et celle de phosphore (NH_4/PO_4 et N_T/P_T) permet de caractériser les relations proie-prédateur et leur rendement.

TABLEAU I

Caractéristiques des mesures de respiration et d'excrétion du mésozoplancton et du microzoplancton. Valeurs des taux d'excrétion d'azote ammoniacal et total et du phosphore minéral et total en $\mu\text{g}/\text{mg}$ poids sec/jour. Valeurs des taux de respiration en μl d'oxygène/mg poids sec/jour (n = nombre de mesures).

Characteristics of respiration and excretion measurements on micro- and mesozooplankton in march (point A) and august (point B). Ammonium and total nitrogen and inorganic and total phosphorus excretion rates are expressed in $\mu\text{g-at. mg dry w}^{-1}\text{.day}^{-1}$, respiration rates in $\mu\text{l O}_2\text{.mg dry w}^{-1}\text{.day}^{-1}$ (n = number of replicates).

Point fixe Plancton Station	Conditions expérimentales				Taux d'excrétion et de respiration				
	T °C	Durée (h)	n	Poids sec/l	NH ₄ -N	Azote total	PO ₄ -P	Phosphore total	Respir.
<i>Point A:</i>									
(méso) 44.....	28	15	3	5,2 à 6,7	1,97	3,16	0,082	0,174	222
47.....	28	21	3	4,2 à 4,6	1,77	2,71	0,068	0,136	218
51.....	28	21	3	3,4 à 5,8	1,84	3,31	0,095	0,212	256
55.....	28	22	3	4,5 à 4,8	2,52	4,17	0,082	0,246	323
Moyenne.....	28	—	—	—	2,03	3,34	0,082	0,192	205
44.....	20	15	3	3,0 à 6,8	0,91	1,65	0,060	0,092	93
47.....	20	21	3	4,0 à 6,4	0,95	1,87	0,084	0,103	132
51.....	20	21	3	5,2 à 5,7	0,96	1,55	0,078	0,122	127
55.....	20	22	3	4,2 à 6,1	1,38	2,12	0,081	0,122	139
Moyenne.....	20	—	—	—	1,05	1,80	0,076	0,110	123
<i>Point B:</i>									
54.....	17	21	4	9,2 à 14,2	0,66	1,23	0,072	0,127	104
(méso) 55.....	17	21	4	7,0 à 10,0	0,75	1,15	0,054	0,098	99
56.....	17	21	4	9,6 à 10,2	1,15	1,86	0,074	0,158	137
57.....	17	15	4	7,0 à 11,3	1,11	1,89	0,088	0,151	115
Moyenne.....	17	—	—	—	0,92	1,53	0,072	0,133	113
<i>Point B:</i>									
54.....	17	21	4	2,5 à 5,0	1,58	3,15	0,106	0,142	171
(micro) 55.....	17	21	4	2,3 à 2,6	1,59	3,38	0,091	0,181	166
56.....	17	21	4	2,1 à 3,6	1,73	3,63	0,105	0,213	171
57.....	17	15	4	1,7 à 2,7	1,58	3,27	0,113	0,173	209
Moyenne.....	17	—	—	—	1,62	3,35	0,104	0,177	179

1. Les taux d'excrétion

Les conditions expérimentales étant voisines (tabl. I), il est possible de comparer les taux aux deux saisons. Ceux-ci ne sont pas significativement différents (1) en mars (20° C) et en août (17° C) pour le mésozoplancton (tabl. I). L'excrétion totale d'azote représente 30,3 % de l'azote du corps par jour en mars et 23,1 % en août, ce qui correspond à un temps de renouvellement de l'azote (« turnover time ») de 3,3 et 4,3 jours. Ces valeurs sont en accord avec la revue de CORNER et DAVIES (1971) où seule l'excrétion d'ammoniaque est considérée : 48 % pour

le plancton de Long Island Sound dominé par les Copépodes (HARRIS, 1959), 14,2 % pour le Chaetognathe *Sagitta hispida* à 20° C (BEERS, 1964), 20 à 38 % pour les stades copépodites I à IV du Copépode *Calanus finmarchicus* à 10° C (CORNER, COWEY et MARSHALL, 1967). Le « turn-over » du phosphore est plus rapide encore puisque l'excrétion totale de phosphore représente 38,8 % du poids du corps en mars et 49,3 % en août. BUTLER, CORNER et MARSHALL (1969) trouvent 23 % sur *Calanus* à 11° C, BEERS (1964) 40 %, HARRIS (1959) 130 % (in CORNER et DAVIES, 1971, pour le phosphore minéral seul). La différence des temps de « turn-over » du phosphore et

(1) Tous les tests de cet article sont des tests de Wilcoxon, avec un seuil de probabilité de 95 %.

de l'azote excrétés explique les rapports N/P de constitution du zooplancton plus élevés que ceux de ses proies (particules) : l'assimilation préférentielle de l'azote est équilibrée par une excrétion relativement plus faible et donc un rapport d'excrétion N/P également plus faible (LE BORGNE, 1978 b).

Le tableau I met aussi en évidence un résultat désormais classique : le microzooplancton a des taux métaboliques plus élevés que ceux des organismes de plus grande taille qui constituent le mésozooplancton.

2. Influence de la température

Les valeurs des taux d'excrétion et de respiration à 28° C sont supérieurs à ceux mesurés à 20° C au point A (tabl. I). Ce résultat confirme, une fois encore, l'influence de la température sur les valeurs des taux métaboliques. Or, ne connaissant le taux qu'à une seule (point B) ou deux températures (point A), il faudra déduire les autres par une relation liant le taux M à la température T. La relation du type $M = A \cdot B^T$ (1) a été retenue pour les raisons suivantes :

— des sept modèles utilisés sur les données de la campagne Guidome du N/O Jean-Charcot (ANONYME, 1978) (1) où l'excrétion d'ammoniaque et de phosphate en fonction de la température (15, 18, 22 et 27° C) étaient étudiées au cours de 18 séries d'expériences, c'est celui, avec le modèle linéaire $M = B \cdot T + A$, qui donne le meilleur ajustement. Il présente l'avantage sur ce dernier de fournir un coefficient B commun à l'ensemble des séries ;

— c'est l'un des modèles les plus simples puisque sa transformée $\text{Log } M = \text{Log } a + T \text{ Log } b$ (2) est linéaire ;

— c'est le modèle généralement admis pour décrire la réponse du métabolisme des animaux poïkilothermes aux variations de température. A ce modèle est associé le concept du Q_{10} (B^{10}) dont l'étude permet de définir le degré d'adaptation des animaux aux variations thermiques, sa valeur étant généralement comprise entre 2 et 3 selon CHAMPALBERT et GAUDY (1972).

Les coefficients B ont été déduits des relations (2) calculées sur les valeurs de taux d'excrétion totale d'azote (N_T) et de phosphate (P_T) à deux températures au point A pour chacune de ses stations (tabl. II). Pour le point B, on a utilisé une valeur moyenne du coefficient B calculée sur d'autres stations de la campagne CAP 7506. Il n'y a donc dans

ce cas qu'une seule valeur du coefficient B pour les quatre stations du point fixe, mais quatre valeurs de A qui dépend de la valeur du taux à 17° C mesuré, lui, à chaque station (tabl. II). L'application d'une loi unique pour les gammes de températures considérées (16 à 28° C au point A et 15 à 20° C au point B ; fig. 1 A) suppose une pente égale des droites (2) pour les différents intervalles de température, et donc un Q_{10} constant. Ceci est certainement vérifié dans le cas du point B où l'écart n'est que de 5° C. Les résultats de la campagne Guidome (ANONYME, 1977) permettent de penser que ceci est également vrai pour le point A. En effet, le Q_{10} n'est pas significativement différent pour les intervalles de température 15-18, 18-22 et 22-27° C : la thermocline ne représenterait donc pas une barrière physiologique pour la majorité des animaux de zooplancton. Enfin, les valeurs du Q_{10} du tableau II se trouvent dans la gamme des valeurs trouvées par CHAMPALBERT et GAUDY (1972), MAYZAUD (1973) et NIVAL, MALARA, CHARRA, PALAZZOLI et NIVAL (1974).

L'influence de la température peut se faire également sentir sur les valeurs des rapports liant l'excrétion d'azote et de phosphore à la respiration. Au point A, les rapports où intervient l'excrétion de phosphate (O/PO_4 , NH_4/PO_4 et PO_4/P_T) sont significativement différents à 20 et 28° C (tableau III). La différence n'est pas significative pour les autres rapports ni pour les valeurs du Q_{10} de l'azote et du phosphore total (tabl. II). Il semblerait donc que seule l'excrétion de phosphore minéral soit soumise à l'action de la température, résultat confirmé par des expériences ultérieures (données personnelles non publiées). Le fait que les rapports ne soient pas influencés par la température — à l'exception de ceux où l'excrétion de phosphate intervient — montre que la physiologie du zooplancton et son coefficient d'utilisation de la nourriture assimilée, K_2 , restent identiques dans les différentes couches de la colonne d'eau dans la mesure où les particules qu'il ingère sont les mêmes. Ce point est d'importance car la valeur du K_2 dépend de celle du rapport N_T/P_T d'excrétion (LE BORGNE, 1978 b).

3. Valeurs des rapports liant respiration, excrétions de phosphore et d'azote

3.1. RAPPORTS O/NH_4 , O/N_T et NH_4/N_T

Le rapport O/NH_4 n'est pas différent pour le mésozooplancton des mois de mars (10,8) et d'août (11,4)

(1) $M = B \cdot T + A$; $M = A \cdot e^{B \cdot T}$; $M = A \cdot T^B$; $M = A \cdot B^T$; $M = A + B/T$; $M = 1/(A + B \cdot T)$; $M = T/(A + B \cdot T)$. La méthode de régression polynomiale qui donne le meilleur ajustement, n'a pas été retenue car elle ne fournirait pas un modèle unique à l'ensemble des données. Son interprétation est par ailleurs difficile.

TABLEAU II

Valeurs des coefficients A et B de la relation $M = A.B^T$ liant le taux d'excrétion (M) à la température (T). Valeurs du Q_{10} entre 20 et 28° (Point A) et 15 et 20° (Point B).

A and B coefficients of the relationship $M = A.B^T$ between excretion rate (M) and temperature (T). Q_{10} values for 20-28 °C intervals at Point A and 15-20 °C at Point B.

Stations	Excrétion totale d'azote			Excrétion totale de phosphore		
	A	B	Q_{10}	A	B	Q_{10}
Point A: 44.....	0,325	1,0846	2,254	0,0141	1,094	2,419
47.....	0,739	1,0475	1,590	0,0398	1,045	1,516
51.....	0,233	1,0995	2,582	0,0064	1,133	3,490
55.....	0,391	1,0882	2,329	0,0210	1,092	2,403
Point B: 54.....	0,336	1,0793	2,157	0,0331	1,082	2,203
55.....	0,314	»	»	0,0256	»	»
56.....	0,508	»	»	0,0413	»	»
57.....	0,516	»	»	0,0394	»	»

ni pour le microzooplancton (9,9) (tabl. III). La valeur de ce rapport traduit la nature du substrat oxydé par le zooplancton. À l'équateur, ces rapports relativement élevés, traduisent un catabolisme lipido-glucidique (SNOW et Le B. WILLIAMS, 1971); ils sont cependant inférieures à ceux observés dans les upwellings de Mauritanie ($O/NH_4 = 13,5$) ou du Maroc (O/NH_4 voisin de 15) par LE BORGNE (1973) et NIVAL, MALARA, CHARRA, PALAZZOLI et NIVAL (1974) respectivement. Cette différence provient de la nature des particules ingérées par le zooplancton. En Mauritanie, celles-ci sont dominées par les Diatomées riches en glucides et leur rapport atomique C/N est de 7,2 (variant de 6,5 à 7,5) (HERBLAND et VOITURIEZ, 1974), alors qu'à l'équateur ce rapport est de 6,1 (5,5 à 7,6), traduisant donc une teneur plus élevée en azote, donc en protides, et sans doute la présence de petits hétérotrophes qui constituent une fraction plus importante de la biomasse particulaire.

La part de l'excrétion d'ammoniaque dans l'excrétion totale d'azote est la même aux deux saisons : 59,6 % en mars et 59,9 % en août (le microzooplancton excrète cependant moins d'azote minéral : 48,3 % en moyenne). Le reste -- environ 40 % -- est constitué de molécules organiques dont l'urée ne représente d'après nos résultats (tabl. III) que 20,5 % (8,2 % de l'excrétion totale d'azote). Ce résultat est différent de celui d'EPPLEY, RENGER, VERNICK et MULLIN (1973) qui observent une excrétion d'urée égale à celle de l'ammoniaque au cours d'expériences de 2 heures ou même de SMITH et WHITLEGE (1977) pour lesquels l'excrétion d'urée représenterait 22 % de l'excrétion d'ammoniaque au cours d'expériences de 4 à 6 heures. Selon EPPLEY *et al* (*id.*), qui citent Mc CARTHY (1971), les faibles

valeurs d'excrétion d'urée que l'on observe souvent seraient dues à des durées d'incubation trop longues : il y aurait diminution rapide au cours du temps, ce que nous n'avons pas observé au cours d'expériences montrant l'influence de la durée d'incubation sur les valeurs des taux et des rapports d'excrétion (données non publiées). L'importance de l'excrétion d'azote organique est actuellement un sujet controversé et il est vraisemblable qu'elle dépende de la nature des populations animales et peut-être aussi de la température.

3. RAPPORTS O/PO_4 , O/P_T , PO_4/P_T , N_T/P_T

Étant donné l'influence de la température sur l'excrétion de phosphate (III-2), on ne comparera que les valeurs du point A obtenues à 20° C à celles du point B à 17° C. Les rapports O/PO_4 sont très voisins aux deux saisons : 140 en mars et 144 en août, ce qui n'est pas le cas des rapports O/P_T de 97 et 77 pour les mêmes périodes. Il est donc logique que les rapports PO_4/P_T soient eux aussi différents : 69,3 % et 54,2 % (tabl. III).

Le rapport N_T/P_T est significativement plus élevé en mars (17,1) qu'en août (11,4). Cet écart doit être attribué à des rapports N/P différents aux deux saisons pour la constitution du zooplancton (22,5 contre 24,9) et des particules dont il se nourrit (18,8 contre 17,0) (LE BORGNE, 1977 b).

3.3. CONCLUSIONS

Les différents rapports sont liés et leur étude permet de mettre en évidence des métabolismes

TABLEAU III

Valeurs des différents rapports atomiques liant la respiration (O), l'excrétion d'ammoniaque (NH₄), d'azote total (N_T), de phosphore minéral (PO₄) et total (P_T) pour le micro- et le mésozooplancton des points A et B.

Ratios between respiration (O) and ammonium (NH₄), urea, total nitrogen (N_T), inorganic (PO₄) and total phosphorus (P_T) excretions for micro- and mesozooplankton of points A and B.

Point fixe. Station Plancton	T °C	O/NH ₄	O/N _T	O/PO ₄	O/P _T	NH ₄ /PO ₄	N _T /P _T	NH ₄ /N _T (%)	PO ₄ /P _T %	urée/N _T (%)
<i>Point A:</i> 44.....	28	10,0	6,3	241	114	24,0	18,2	62,3	47,1	—
(méso) 47.....	28	11,0	7,2	287	143	26,0	19,9	65,3	50,0	—
51.....	28	12,4	6,9	253	108	19,4	15,6	55,6	44,8	—
55.....	28	11,5	6,9	352	117	30,7	16,9	60,4	33,3	—
Moyenne.....	28	11,2	6,8	283	121	25,0	17,7	60,9	43,8	—
44.....	20	9,1	5,0	138	90	15,2	17,9	55,2	65,2	—
47.....	20	12,4	6,3	140	115	11,3	18,1	50,8	81,6	—
51.....	20	11,8	7,3	145	93	12,3	12,7	61,9	63,9	—
55.....	20	8,0	5,2	136	90	17,0	17,4	65,1	66,4	—
Moyenne.....	20	10,3	6,0	140	97	14,0	16,5	58,2	69,3	—
<i>Point B:</i> 54.....	17	14,0	7,6	129	73	9,2	9,7	53,7	56,7	6,8
(méso) 55.....	17	11,7	7,7	164	90	13,8	11,7	65,2	55,1	6,4
56.....	17	10,6	6,6	165	77	15,5	11,8	61,8	46,8	11,4
57.....	17	9,3	5,4	117	68	12,6	12,5	58,7	58,3	—
Moyenne.....	17	11,4	6,8	144	77	12,8	11,4	59,9	54,2	8,2
<i>Point B:</i> 54.....	17	9,7	4,8	144	108	14,9	22,2	50,2	74,6	—
(micro) 55.....	17	9,3	4,4	163	82	17,5	18,7	47,0	50,3	—
56.....	17	8,8	4,2	145	72	16,5	17,0	47,7	49,3	—
57.....	17	11,8	5,7	165	108	14,0	18,9	48,3	65,3	—
Moyenne.....	17	9,9	4,8	154	93	15,7	19,2	48,3	59,9	—

différents, fonction de la nature respective des proies et des prédateurs. Ces différences n'apparaissent pas toujours lorsque l'on considère les valeurs des taux métaboliques, influencés par le poids sec. La population planctonique du point B, en période d'upwelling, présente des rapports souvent voisins de ceux observés par LE BORGNE (1973) dans l'upwelling de Mauritanie : $O/PO_4 = 142$; $O/P_T = 67$; $N_T/P_T = 9,3$; $O/N_T = 6,6$; $NH_4/PO_4 = 10,3$. Au point A, en saison chaude, les valeurs sont différentes pour les rapports où l'excrétion de phosphore total intervient (tabl. III). Ceci est un argument supplémentaire en faveur de l'existence de deux peuplements planctoniques à l'équateur déjà notée par LE BORGNE (1977 a).

IV. QUANTITÉS D'AZOTE ET DE PHOSPHORE EXCRÉTÉES PAR LE ZOOPLANCTON

1. Mode de calcul

La quantité d'azote ou de phosphore excrétée par une biomasse B pendant un intervalle de temps Δt

est le produit de B par le taux d'excrétion rapporté à l'unité de biomasse et à Δt . Au cours d'un cycle de 24 heures, les biomasses de la colonne d'eau 0-200 m subissent des variations à l'équateur, les valeurs les plus élevées s'observant la nuit (LE BORGNE, 1977 a). Les résultats d'EPPELLEY, RENGIER, VERNICK et MULLIN (1973) et GANF et BLAZKA (1974) tendent également à mettre en évidence une certaine périodicité des taux d'excrétion. DUVAL et GEEN (1976), qui l'observent aussi dans des lacs américains soupçonnent l'influence de rythmes internes sur l'alimentation, et, par voie de conséquence sur la respiration (et l'excrétion). On peut cependant éliminer ces variations diurnes des taux métaboliques en procédant à des expériences de longues durées (19 à 23 heures dans notre cas) et considérer alors un intervalle de temps de 24 heures. Au cours de cette période, la valeur de biomasse prise en considération (tabl. IV) sera donc la moyenne des 6 valeurs observées régulièrement au cours d'un (point A) ou deux cycles de 24 heures (point B). Pour le point A cependant, on a considéré également les deux jours suivants où les prélèvements n'avaient lieu que le jour à 8 et 18 h (tabl. IV).

TABLEAU IV

Quantités d'azote (total et ammoniacal) et de phosphore (total et minéral) excrétées par le mésozooplancton et le microzooplancton par mètre-carré, par jour aux points fixes de mars (point A) et d'août (point B).

Nitrogen (total and ammonium) and phosphorus (total and inorganic) excretion by meso- and microzooplankton per square-meter and per day in march (point A) and august (point B) stations.

Stations/plancton	Biomasse moyenne (mg p. S./m ²)	Excrétion (matg/m ² /jour)			
		Azote total	NH ₄ -N	Phosphore total	PO ₄ -P
<i>Point A (mésozpk)</i>					
1 ^{er} jour (44 à 47).....	1688	3,877	2,307	0,199	0,111
2 ^e jour (47 à 51).....	2153	4,933	3,132	0,263	0,134
3 ^e jour (51 à 55).....	1819	4,532	2,733	0,269	0,141
Moyenne.....	—	4,447	2,724	0,244	0,129
<i>Point B (mésozpk)</i>					
1 ^{er} jour (54 à 55).....	2357	3,053	1,783	0,289	0,176
2 ^e jour (55 à 56).....	2395	3,797	2,217	0,324	0,194
Moyenne.....	—	3,425	2,000	0,306	0,185
<i>Point B (microzpk)</i>					
1 ^{er} jour (54 à 55).....	1810	5,919	2,828	0,293	0,183
2 ^e jour (55 à 56).....	2298	8,066	3,815	0,453	0,226
3 ^e jour (56 à 57).....	2274	7,845	3,766	0,439	0,252
Moyenne.....	—	7,277	3,470	0,395	0,220

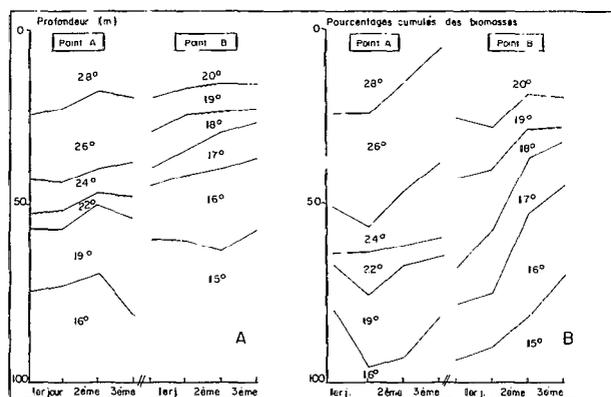


Fig. 1. — A : Distribution verticale des couches isothermes aux points A et B. B : Pourcentage cumulé de la biomasse du mésozooplancton dans les différentes couches isothermes.

A : Isothermal layers vertical distribution at point A and B. B : Mesozooplankton biomass cumulated percentages in the same layers.

Ce modèle simple doit être amélioré par la prise en considération de l'influence de la température sur les valeurs des taux (III-2). Dans ce but, on a divisé la colonne d'eau en six branches isothermes de un (point B) ou deux degrés (point A) (fig. 1 A) aux-

quelles correspondent des valeurs de taux et de biomasses. Celles-ci sont le résultat du produit de la biomasse totale par les pourcentages de biomasse présente dans les différentes couches (fig. 1 B) et déterminés d'après les profils verticaux à la bouteille de 30 l (LE BORGNE, 1977 a). Le taux d'excrétion correspondant à chaque couche isotherme est déduit des valeurs mesurées du tableau I par les relations taux métaboliques-température du tableau II. L'excrétion totale de la masse d'eau sera la somme des excrétions dans les différentes couches isothermes. Afin d'illustrer le mode de calcul utilisé pour obtenir les valeurs du tableau IV, prenons l'exemple de la première journée au point B (stations 54 à 55) (tabl. V). Dans chacune des couches isothermes délimitées par les niveaux des demi-degrés inférieur et supérieur à la moyenne (fig. 1 A), l'excrétion totale d'azote est le produit de la biomasse moyenne observée au cours du cycle de 24 heures (moyenne de six valeurs de poids secs : 2356,5 mg/m²) par le pourcentage moyen de biomasse observé dans chaque couche par rapport à celle de 0-100 m (fig. 1 B) et par le taux moyen d'excrétion, ces deux derniers paramètres étant mesurés au début et à la fin du cycle (8 h le matin). Pour l'isotherme 17°, l'excrétion en 24 heures sera ainsi égale à : $2357 \times [(9,6 + 17,6)/2 \times 100] \times [(1,23 + 1,15)/2] = 381 \text{ } \mu\text{atg N/jour}$. Les

TABLEAU V

Exemple de calcul des quantités d'azote total excrétées par le mésozooplancton dans la couche 0-200 m, le premier jour au point B.
An example of the way total nitrogen excretion was computed at point B (first day) for the 0-200 m layer.

Intervalle de temps	Biomasse 0-200 m (mg p. s./m ²)	Taux d'excrétion (µatg/mg/j.)						Pourcentages de biomasses (%)					
		15°	16°	17°	18°	19°	20°	15°	16°	17°	18°	19°	20°
8-12 h	2144	1,06	1,14	1,23	1,33	1,43	1,55	6,9	16,1	9,6	24,9	16,9	25,6
12-16 h	1933	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
16-20 h	2585	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
20-24 h	3002	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
0-4 h	2613	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
4-8 h	1892	1,62	1,75	1,15	2,04	2,20	2,37	10,2	15,3	17,6	16,8	12,3	27,8
Moyennes.....	2356,5	1,03	1,10	1,19	1,30	1,38	1,50	8,6	15,7	13,6	20,9	14,5	26,7
Excrétion/m ² /24 h.....		15° : 209		16° : 407		17° : 381		18° : 640		19° : 472		20° : 944	
Excrétion totale d'azote = 3053 µatg N/m ² /24 h													

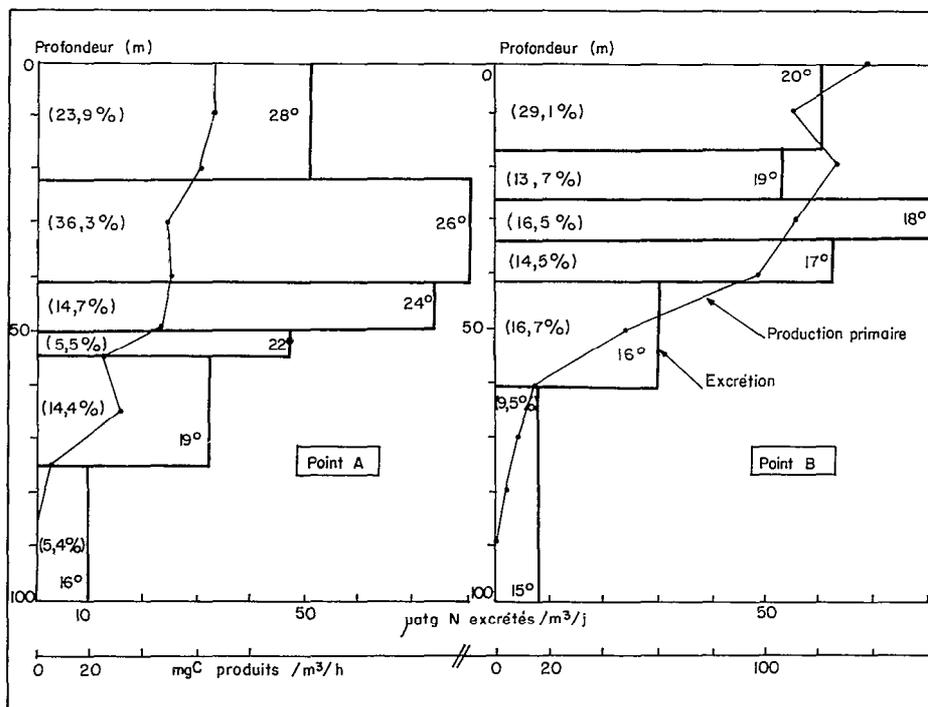


Fig. 2. — Distributions verticales de l'excrétion totale d'azote par le mésozooplancton et de la production primaire (assimilation du ¹⁴C). Valeurs des pourcentages (entre parenthèses) de l'excrétion dans les différentes couches isothermes par rapport à l'ensemble de la couche 0-200 m.

Mesozoplankton total nitrogen excretion and ¹⁴C assimilation vertical distributions. Excretion percentage importance (in parenthesis) in the different layers compared to total excretion in the 0-200 m layer.

différents taux d'excrétion ont été déduits de celui mesuré à 17° C par les relations $M = 0,336 \times 1,0793^T$ au début (station 54) et $M = 0,314 \times 1,0793^T$ à la fin (station 55) (tabl. II). L'excrétion totale de la couche 0-200 m pendant 24 heures est la somme des excrétions observées dans les six couches isothermes de 15 à 20°C : $209 + 407 + 381 + 640 + 472 + 944 = 3053 \mu\text{atg N/m}^2/24 \text{ h}$. De la même façon a été calculée l'excrétion totale de phosphore. L'excrétion minérale (ammoniaque et phosphate) a été déduite de l'excrétion totale par les valeurs de NH_4/N_T et PO_4/P_T du tableau III. L'excrétion d'ammoniaque le premier jour au point B est ainsi de : $3053 \times (62,3 + 65,3)/200 = 1783 \mu\text{atg NH}_4\text{-N/m}^2/\text{j}$. Les valeurs d'excrétion observées dans les différentes couches isothermes servent à dresser le profil des concentrations excrétées par mètre-cube et par jour et à calculer l'importance de l'excrétion par rapport à celle de la colonne 0-200 m (fig. 2). Les profils sont rigoureusement identiques pour l'excrétion d'azote minéral et de phosphore, en raison du mode de calcul utilisé.

Un certain nombre de remarques concernant ce type de calcul doivent être faites :

(1) En utilisant les valeurs moyennes des pourcentages des biomasses présentes dans les différents niveaux, on admet que le schéma établi à 8 h n'est pas modifié au cours d'un cycle nyctéméral bien que la biomasse totale de la couche 0-200 m puisse varier. Ceci semble vérifié (LE BORGNE, 1977 a).

(2) La distribution verticale du zooplancton est, dans une certaine mesure, indépendante de celle de la température puisqu'au point B, la remontée des isothermes que l'on observe du premier au dernier jour (fig. 1 A) n'est pas accompagnée d'une augmentation du pourcentage des biomasses des niveaux supérieurs (fig. 1 B).

(3) En combinant les valeurs de biomasses de la colonne 0-200 m aux pourcentages de la couche 0-100 m (fig. 1 B), on commet une erreur car on néglige la biomasse comprise entre 100 et 200 m. Cette erreur est faible au point A puisque cette biomasse ne représente que 18 % de celle de la colonne 0-200 m (moyenne de sept traits 0-200 m et 0-100 m effectués au cours d'un cycle de 24 heures). Aucune donnée n'existe pour le point B, mais la distribution plus superficielle du plancton à cette période (fig. 1 A et 1 B) laisse à penser que ce pourcentage doit être encore plus faible.

(4) Aucune étude de la distribution verticale et des variations nyctémérales de la biomasse du microzooplancton n'a été faite au point B et l'on a simplifié le calcul en admettant que l'excrétion totale de phosphore ou d'azote était le produit de la biomasse moyenne par le taux moyen d'excrétion à 17° C. Cette simplification n'entraîne pas d'erreur

majeure pour le mésozooplancton, car l'isotherme 17° partage la colonne d'eau 0-100 m en deux parties sensiblement égales. En effet, en multipliant la biomasse moyenne du mésozooplancton (2376 mg/m^2 pour les stations 54 à 56) par ses taux moyens d'excrétion ($1,413$ et $0,128 \mu\text{atg/mg/j}$ respectivement pour l'azote et le phosphore), on obtient $3,357 \text{ matg N/m}^2/\text{j}$ et $0,304 \text{ matg P/m}^2/\text{j}$, soit une différence relative avec les valeurs du tableau IV ($3,425$ et $0,306$) de 2,0 % pour l'azote et 0,6 % pour le phosphore. Si la distribution verticale de microzooplancton n'est pas très différente de celle du mésozooplancton, on peut admettre que l'utilisation d'une seule valeur de taux d'excrétion (à 17°) et de biomasse (pour une couche unique) donne une très bonne estimation de la quantité totale excrétée.

2. Importance respective de l'excrétion du micro- et du mésozooplancton

Avec des biomasses équivalentes à celles du mésozooplancton (tabl. IV) mais des taux plus élevés (tabl. I), le microzooplancton excrète 1,19 fois plus de phosphate, 1,29 de phosphore total, 1,74 d'ammoniaque et 2,12 d'azote total que le mésozooplancton (tabl. IV) en août. Ces écarts dans l'importance de son excrétion sont dues à des rapports N/P , NH_4/N_T et PO_4/P_T différents pour les deux fractions du zooplancton. Ces valeurs ne concernent, en fait, qu'une partie du microzooplancton : les petits hétérotrophes de taille inférieure à 50μ n'ont pas été échantillonnés. Il est donc juste d'accorder au microzooplancton une part importante de la régénération des sels nutritifs, ce qui avait déjà été soupçonné par JOHANNES (1965) et WHITLEDGE et PACKARD (1971). Toute étude de l'excrétion du zooplancton devrait donc en tenir compte, mais se heurte au problème du mélange du phyto- et du zooplancton dans cette gamme de tailles.

3. Importance de l'excrétion du mésozooplancton aux deux points fixes

L'excrétion d'azote est plus importante au point A ($4,45 \text{ matg/m}^2/\text{j}$) qu'au point B ($3,43 \text{ matg/m}^2/\text{j}$) : les biomasses plus faibles en mars sont donc compensées par des taux d'excrétion plus élevés. L'excrétion de phosphore au contraire, est plus faible (tabl. IV) : ceci est la conséquence de rapports N/P d'excrétion différents aux deux saisons (III-3-2), l'excrétion de phosphore étant relativement plus importante en août ($\text{N/P} = 11,4$) qu'en mars ($\text{N/P} = 17,1$).

Les valeurs observées à l'équateur pour l'excrétion du seul mésozooplancton sont du même ordre de grandeur que celles des zones eutrophes de l'upwelling

de Mauritanie (HERBLAND, LE BORGNE et VOITURIEZ, 1973; SMITH et WHITLEDGE, 1977; LE BORGNE, 1978 a) ou du lac Georges en Ouganda (GANF et BLAZKA, 1974) (tableau VI où ne figurent que les résultats de la littérature concernant des eaux de température supérieure à 15°C). Les valeurs d'EPPEL RINGER, VERNICK et MULLIN (1973) pour une zone oligotrophe de l'océan Pacifique sont nettement plus faibles pour l'azote, mais voisines pour le phosphore en raison de rapports NH_4/PO_4 faibles.

4. Relation avec la production autotrophe

La figure 2 fait apparaître le caractère superficiel de l'excrétion : 87,4 % a lieu dans la couche de production primaire (0-65 m) au point A et 82,1 % au point B (0-50 m). C'est en effet dans les niveaux supérieurs chauds que les taux d'excrétion sont les plus élevés et les biomasses les plus importantes : 79,2 % de la biomasse de la colonne d'eau 0-100 m se trouve dans les 65 premiers mètres en mars et 73,6 % en août dans les 50 premiers (LE BORGNE, 1977 a). En raison de la proximité du mésozooplancton et du phytoplancton, on comprend donc que leurs interrelations soient étroites.

L'excrétion du zooplancton contribue à l'édification de la matière végétale directement par ses composés minéraux (ammoniaque, phosphate) ou organiques (urée) ou indirectement après minéralisation par les bactéries des composés organiques. Il est classique d'admettre que l'excrétion d'ammoniaque sert directement à la production autotrophe puisque ce composé est utilisé préférentiellement au nitrate (voir revue de CORNER et DAVIES, 1971). A l'équateur, on observe en effet des concentrations très faibles en ammoniaque (<0,2 $\mu\text{atg/l}$) alors que celles du nitrate dépassent 5 $\mu\text{atg/l}$ en août (VOITURIEZ et HERBLAND, 1977). Le phosphate n'est pas l'élément limitant en milieu océanique — on en trouve toujours dans la couche superficielle — et ses apports par transport vertical et excrétion sont toujours en excès par rapport à l'azote. En ce qui concerne l'azote organique excrété — représentant 40 % de l'excrétion totale d'azote (III-3-1) — le cinquième serait constitué d'urée rapidement prélevé par le phytoplancton (HERBLAND et VOITURIEZ, 1977), le reste étant minéralisé par les bactéries avec un rendement (rapport entre la libération des composés minéraux et le prélèvement des composés organiques dissous), une vitesse et sous une forme que l'on ne connaît pas pour l'azote et le phosphore. En conséquence, on ne

TABLEAU VI

Comparaison des taux d'excrétion et des quantités excrétées par le mésozooplancton « total » dans différentes régions de température supérieure à 15 °C.

A comparison of mixed mesozooplankton excretion rates and per square meter found by several authors in waters warmer than 15 °C.

Auteurs/Régions	T °C	Biomasse (mg/m ²)	Taux d'excrétion ($\mu\text{atg/mg/j}$)		Excrétion ($\text{matg/m}^2/\text{j}$)	
			$\text{NH}_4\text{-N}$	$\text{PO}_4\text{-P}$	$\text{NH}_4\text{-N}$	$\text{PO}_4\text{-P}$
WHITLEDGE et PACKARD (1971) : upwelling du Pérou.....	15	—	—	—	0,019 à 0,420	0,005 à 0,100
EPPEL <i>et al.</i> (1973) : Pacifique central.....	20	398 à 930 (1)	0,192 à 1,296	0,055 à 0,484	0,375 à 0,698	0,128 à 0,263
HERBLAND <i>et al.</i> (1973) : upwelling mauritanien.....	14-15	376 à 5932	0,829 à 3,439	0,083 à 0,276	0,596 à 24,540	0,112 à 6,655
GANF et BLAZKA (1974) : Lac Georges (Ouganda).....	27	833 (2)	3,021 à 3,240 (2)	0,351 à 0,424 (1)	2,43 à 2,700	0,293 à 0,352
SMITH et WHITLEDGE (1978) : upwelling mauritanien.....	17-22	1650 à 13190	1,416 à 2,304	—	3,950 à 10,800	—
LE BORGNE (1978 a) : upwelling mauritanien.....	14-16	1061 à 5175	0,398 à 0,536	0,035 à 0,060	0,670 à 2,640	0,056 à 0,176
Présent article: mois de mars....	16-28	1249 à 2341	0,810 à 1,800	0,039 à 0,100	2,724	0,129
mois d'août.....	15-20	1795 à 3002	0,636 à 1,200	0,066 à 0,084	2,000	0,185

(1) Valeurs par litre rapportées au mètre-carré en multipliant par la profondeur de 75 m.

(2) Poids sec déduit de l'azote par l'intermédiaire du pourcentage en azote de 9 %.

considérera que la part de l'excrétion minérale dans la production primaire. Le prélèvement (ou « uptake ») réel de l'azote et du phosphore par le phytoplancton n'a pas été mesuré et l'on comparera l'excrétion à l'« uptake » minimum qui doit couvrir les besoins en production nette (accroissement de biomasse) des végétaux. On a estimé cette production à partir des données de VOITURIEZ et HERBLAND (1977) obtenues par la méthode au ^{14}C , par l'intermédiaire du rapport atomique particulière C/N de 6,1 mesuré en août pour l'azote et les rapports N/P de 19,3 (mars) et 17,0 (août) pour le phosphore (LE BORGNE, 1977 b). Les valeurs ainsi obtenues figurent sur le tableau VII avec celles d'excrétion et

des rapports (excrétion du zooplancton)/(besoins en production du phytoplancton).

La part de l'excrétion minérale du mésozooplancton dans la production primaire nette est plus importante en mars (57 % pour l'azote et 52 % pour le phosphore) qu'en août (17 et 27 % respectivement). Ce résultat est logique car en période d'upwelling (août), la production « nouvelle » assurée par l'advection verticale et la diffusion turbulente des nitrates est relativement plus importante. Le microzooplancton dont l'excrétion n'a été mesurée qu'en août, assure avec le mésozooplancton 45 % des besoins en azote et 58 % des besoins en phosphore de la production végétale nette. Au mois de mars, il y a tout

TABLEAU VII

Pourcentages de la production primaire nette assurée par l'excrétion d'azote minéral et celle d'urée du zooplancton.
Percentage of net primary production (^{14}C fixation) due to inorganic nitrogen and urea zooplankton excretion.

	Valeurs en $\text{mg/m}^2/\text{j}$		Rapport : excrétion/besoins de la production primaire (%)	
	Point A	Point B	Point A	Point B
Besoins en azote de la production primaire.....	4,780	11,776	--	--
Excrétion de $\text{NH}_4\text{-N}$ par le mésozooplancton.....	2,724	2,000	57,0	17,0
Excrétion de $\text{NH}_4\text{-N}$ et d'urée par le mésozooplancton..	—	2,260	---	19,2
Excrétion de $\text{NH}_4\text{-N}$ par le méso- et le microzooplancton.	—	5,322	---	45,4
Besoins en phosphore de la production primaire nette...	0,248	0,693	--	--
Excrétion de $\text{PO}_4\text{-P}$ par le mésozooplancton.....	0,129	0,185	52,0	26,7
Excrétion de $\text{PO}_4\text{-P}$ par le méso- et le microzooplancton.	—	0,405	--	58,4

lieu de penser que l'excrétion minérale des deux fractions du zooplancton contribue pour l'essentiel de la production primaire nette. A ces valeurs, s'ajoute celles de l'excrétion d'urée négligeable devant celle de l'ammoniaque (tabl. VII).

Ces estimations sont approximatives, rappelons-le : il y a sous-estimation des besoins en azote et phosphore du phytoplancton par la seule prise en considération de la production primaire nette et sous-estimation également de l'excrétion du zooplancton pour laquelle manquent la fraction du microzooplancton de taille inférieure à $50\ \mu$, le macroplancton mal échantillonné par le filet WP-2 et la part de l'excrétion organique rapidement minéralisable. Enfin, soulignons qu'aucune mesure n'a été faite sur les poissons pour lesquels l'excrétion d'urée et de créatine est importante (WHITLEDGE et PACKARD, 1971).

Nos estimations pour le mésozooplancton seul peuvent être comparées à celles d'autres auteurs pour la même gamme de tailles du zooplancton. La valeur

de 57 % pour l'excrétion d'azote au point A (tabl. VII) est à rapprocher de celle de HARRIS (1959) de 50 % en moyenne à Long Island Sound au printemps et en été, d'EPPELY, RENGER, VENRICK et MULLIN (1973) de 40 à 50 % dans le Pacifique, de JAWED (1973) de 36 % dans le milieu océanique au large de la côte nord-ouest des États-Unis. En période d'upwelling (point B), la valeur de 17 % est à rapprocher de celle de 25 % de SMITH et WHITLEDGE (1977) dans l'upwelling mauritanien. Le zooplancton par son excrétion assure donc une part importante des besoins en azote et phosphore du phytoplancton et il est juste de lui attribuer le rôle essentiel dans la régénération des sels nutritifs, suivant en cela JOHANNES (1968).

V. RÉSUMÉ - CONCLUSIONS

1. L'étude de l'excrétion comporte deux aspects. Le premier consiste à comparer l'excrétion d'azote à

celle de phosphore et à la respiration, et à mettre en relation les rapports ainsi obtenus avec la relation zooplancton-particules. Le second aspect est celui de la part de l'excrétion dans les besoins en azote et phosphore du phytoplancton.

2. Les rapports O/P, N/P, l'importance de l'excrétion minérale au point fixe du mois d'août sont voisins de ceux observés dans l'upwelling de Mauritanie. En mars l'excrétion de phosphore est relativement plus faible. Ces différences peuvent être mises en relation avec une constitution différente du zooplancton et des particules (rapports N/P différents aux deux périodes). De la même façon, le rapport O/NH_4 est plus faible à l'équateur que dans les upwellings du Maroc et de Mauritanie, ceci pouvant être attribué à une teneur des particules plus élevée en azote. L'étude des rapports O/N, O/P, N/P permet de définir les écosystèmes et l'une de ses applications sera le calcul des coefficients d'utilisation de la nourriture assimilée, K_2 , qui permet d'étudier la production du zooplancton à partir de son excrétion (LE BORGNE, 1977 b).

3. Pour estimer les quantités totales excrétées dans la colonne d'eau, on l'a découpée en couches isothermes de un ou deux degrés. A chacune de ces couches correspondent une valeur de biomasse et de taux d'excrétion. Les mesures de biomasse ont été effectuées régulièrement dans le temps — toutes les quatre heures — de façon à tenir compte des migrations verticales du zooplancton. Les mesures de taux d'excrétion ont été réalisées au cours d'incubations de longues durées afin d'intégrer leurs variations nyctémérales, et à une ou deux températures. Les taux correspondant aux autres températures ont été déduits par des relations du type $M = A.B^T$. Le plancton semble adapté aux variations de température, son Q_{10} étant compris entre 1,6 et 3,5 pour l'excrétion totale d'azote et de phosphore, ce qui permet de penser que la thermocline (en mars) ne constitue pas une barrière pour la majorité des ani-

maux du mésozooplancton. Une étude de la répartition verticale des différents taxons (définis dans LE BORGNE, 1977 a) ne montre en effet pas de différence de part et d'autre de la thermocline.

4. Les quantités d'azote et de phosphore excrétées par le mésozooplancton sont presque aussi élevées que celles observées dans les upwellings de Mauritanie. En raison de rapports N/P d'excrétion différents, celle d'azote est plus importante en mars qu'en août, mais l'excrétion de phosphore est plus faible.

5. Lorsque l'on compare l'excrétion minérale du mésozooplancton et les besoins en azote et phosphore du phytoplancton pour sa production nette, on observe que la part de l'excrétion est plus importante en mars qu'en août. Ce résultat n'est pas étonnant car, en période d'upwelling (août) la production nouvelle due à l'advection verticale et à la diffusion turbulente du nitrate est relativement plus importante que lorsque la thermocline est profonde (saison chaude). L'excrétion du microzooplancton retenu par une soie de 50μ n'a été mesurée qu'en août. Avec celle du mésozooplancton, elle assure 45 % des besoins en azote de la production primaire nette et 58 % de ses besoins en phosphore. En mars, l'excrétion du zooplancton doit être encore plus importante puisque la seule excrétion du mésozooplancton assure 57 % des besoins en azote et 52 % des besoins en phosphore. Si l'on ajoute l'excrétion du microzooplancton inférieur à 50μ , celles du macroplancton, micronecton, necton qui n'ont pas été mesurées, ainsi que l'excrétion organique, il est juste d'attribuer à la régénération par les animaux la part essentielle dans la fourniture des sels nutritifs nécessaires à la production végétale. L'excrétion a lieu pour plus de 80 % dans la couche de production primaire et ses produits peuvent donc être immédiatement réutilisés par les organismes autotrophes.

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

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1977. — Résultats de la campagne Guidôme-Jean Charcol (18 septembre-13 octobre 1976). *Publ. CNEXO, sér. Rés. Camp. Mer* n° 13 (1), 104 pp.
- ARMSTRONG (F. A. J.) & TIBBITTS (S.), 1968. -- Photochemical combustion of organic matter in sea-water for nitrogen, phosphorus and carbon determination. *J. mar. biol. ass. U.K.*, 48 : 143-152.
- BEERS (J. R.), 1964. — Ammonia and inorganic phosphorus excretion by the planktonic chaetognath *Sagitta hispida* Conant. *J. cons. perm. int. Explor. Mer*, 29 : 123-129.
- BUTLER (E. I.), CORNER (E. D. S.) & MARSHALL (S. M.), 1969. — On the nutrition and metabolism of zooplankton. VI — Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 49 : 977-1001.
- CHAMPALBERT (G.) & GAUDY (R.), 1972. — Étude de la respiration chez les Copépodes de niveaux bathymétriques variés dans la région sud-marocaine et canarienne. *Mar. Biol.*, 12 : 159-169.
- CORNER (E. D. S.), COWEY (C. B.) & MARSHALL (S. M.), 1967. — On the nutrition and metabolism of zooplankton. V — Feeding efficiency of *Calanus finmarchicus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 47 : 259-270.
- CORNER (E. D. S.) & DAVIES (A. G.), 1971. — Plankton as a factor in the nitrogen and phosphorus cycles in the sea. *Adv. mar. biol.*, 9 : 101-204.
- DUVAL (W. S.) & GEEN (G. H.), 1976. — Diel feeding and respiration rhythms in zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (6) : 823-829.
- EPPLEY (R. W.), RENGER (E. H.), VERNICK (E. L.) & MULLIN (M. M.), 1973. — A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 18 (4) : 534-551.
- GANF (G. G.) & BLAZKA (P.), 1974. — Oxygen uptake, ammonia and phosphate excretion by zooplankton of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *Limnol. Oceanogr.*, 19 (2) : 313-325.
- HARRIS (E.), 1959. — The nitrogen cycle of Long Island Sound. *Bull. Bingham Oceanogr. Collect.*, 17 : 31-65.
- HERBLAND (A.), LE BORGNE (R.) & VOITURIEZ (B.), 1973. — Production primaire et secondaire et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. *Doc. scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 4 (1) : 1-75.
- HERBLAND (A.) & VOITURIEZ (B.), 1974. — La production primaire dans l'upwelling mauritanien en mars 1973. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, vol. XII, n° 3 : 187-201.
- HERBLAND (A.) & VOITURIEZ (B.), 1977. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. V. Quelques observations sur l'activité hétérotrophe. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 375-387.
- JAWED (M.), 1973. — Ammonia excretion by zooplankton and its significance to primary productivity during summer. *Mar. Biol.*, 23 : 115-120.
- JOHANNES (R. E.), 1965. — The influence of marine protozoa on nutrient regeneration. *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 434-442.
- JOHANNES (R. E.), 1968. — Nutrient regeneration in lakes and oceans. *Adv. Microbiol. Sea*, 1 : 208-213.
- 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.), 1977 a. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. II. Biomasses et peuplements du zooplankton. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 333-349.
- LE BORGNE (R.), 1977 b. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. IV. Production et rôle du zooplankton dans le réseau trophique. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 363-374.
- LE BORGNE (R.), 1978 a. — Ammonium formation in Cape Timiris (Mauritania) upwelling. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, vol. 31 : 253-265.
- LE BORGNE (R.), 1978 b. — Évaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. *Oceanol. Acta*, 1 (1) : 107-118.
- MAYZAUD (P.), 1973. — Respiration et excrétion azotée du zooplankton. III — Étude de l'influence des variations thermiques. *Ann. Inst. Océanogr.*, 49 (2) : 113-122.

- MC CARTHY (J. J.), 1971. — The role of urea in marine phytoplankton ecology. *Ph. D. thesis, Univ. Calif., San Diego*.
- NEWELL (B. S.), MORGAN (B.) & CANDY (J.), 1967. — The determination of urea in sea-water. *J. mar. Res.*, 25 : 201-202.
- NIVAL (P.), MALARA (G.), CHARRA (R.), PALAZZOLI (I.) & NIVAL (S.), 1974. — Étude de la respiration et de l'excrétion de quelques copépodes planctoniques (Crustacea) dans la zone de remontée d'eau profonde des côtes marocaines. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 15 : 231-260.
- SLAWYK (G.) & 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.) & WHITLEDGE (T. E.), 1977. — The role of zooplankton in the regeneration of nitrogen in a coastal upwelling system off northwest Africa. *Deep Sea Res.*, 24 : 49-56.
- SNOW (N. B.) & LE B. WILLIAMS (P. J.). — A simple method to determine the O/N ratio of small marine animals. *J. mar. biol. ass. U.K.*, 51 : 105-109.
- STRICKLAND (J. D. H.) & PARSONS (T. R.), 1968. — A practical handbook of sea-water analysis. *Bull. Fish. Res. Bd Can.*, 167 : 1-311.
- UNESCO, 1968. — Zooplankton sampling. *Monogr. Oceanogr.*, 2 : 1-174.
- VOITURIEZ (B.) et HERBLAND (A.), 1977. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. I — Relations entre la structure hydrologique et la production primaire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 313-331.
- WHITLEDGE (T. E.) & PACKARD (T. T.), 1971. — Nutrient excretion by anchovies and zooplankton in pacific upwelling regions. *Investigacion pesq.*, 35 : 243-250.