

P O L Y N E S I E F R A N C A I S E

ORSTOM

LE ZOOPLANCTON : BIOMASSE, COMPOSITION ELEMENTAIRE,
RESPIRATION, EXCRETION ET PRODUCTION

Par

R. LE BORGNE (1)

S. BONNET (1)

L. CHARPY (2)



(1) Centre ORSTOM de Nouméa - B.P. A5 - NOUMEA-CEDEX - NOUVELLE-CALÉDONIE

(2) Centre ORSTOM de Tahiti - B.P. 529 - PAPEETE - TAHITI

RESUME

La biomasse de zooplancton, exprimée en poids sec, carbone, azote et phosphore, est décrite pour l'ensemble du lagon de l'atoll et ne présente pas de répartition spatiale particulière lors des deux réseaux de stations effectués à dix jours d'intervalle. En moyenne, pour le mésozooplancton de taille comprise entre 200 μm et 2 mm, le poids sec est de 21,3 mg par mètre carré dans le lagon et 4,5 fois plus faible à un mille au large de la passe, à l'extérieur de l'atoll. En une même station, le poids sec de l'ensemble de la colonne d'eau peut varier dans un rapport de 1 à 4, indépendamment du moment du prélèvement, ce qui tend à montrer que la variabilité spatiale est prépondérante. En revanche, le zooplancton du premier mètre de la colonne d'eau est plus abondant la nuit que le jour.

L'un des traits remarquables de la période étudiée est l'existence d'une pullulation de *Thalia democratica* (Salpidés), qui perturbe le schéma habituel des biomasses et des flux de matière au sein du réseau trophique pélagique. Ainsi, la fraction 2000 μm , le macrozooplancton, où les Salpes dominant, représente-t-elle 31 % du poids sec total de zooplancton alors que le microzooplancton (35-200 μm) ne contribue que pour 11 % de la biomasse. Pour les flux, quantités de carbone, azote, phosphore ingérées, excrétées ou produites, le rapport entre le mésozooplancton et le macrozooplancton n'est que de deux. Ces flux, calculés à partir des mesures d'excrétion, d'assimilation et de constitution du zooplancton, sont particulièrement rapides en raison de la température (29°5 C), de la richesse en particules et de la nature du zooplancton. Ainsi, les turn-overs de la biomasse sont-ils de l'ordre de la journée (24h), pour le méso- et le macrozooplancton. La production primaire planctonique dépasse sa consommation par le zooplancton, ce qui permet de penser qu'elle peut être utilisée par d'autres consommateurs : le zooplancton ingère ainsi 22 % de la biomasse d'azote particulaire et 46 % de la production par photosynthèse de ces mêmes particules et son excrétion ne représente que 11 % des besoins en azote de la production primaire planctonique. Des bilans analogues ont été faits également pour le carbone et le phosphore. Enfin, on peut estimer que la production du zooplancton du lagon de l'atoll peut déboucher sur une production de planctonophages de 3,7 grammes de poids frais par mètre-cube et par an.

ABSTRACT

The zooplankton of Tikehau atoll in April 1985 : standing stocks, elemental composition, respiration, excretion and production. Zooplankton biomass, as dry weight, carbon, nitrogen and phosphorus, is described for the whole atoll lagoon and does not display any particular geographical distribution from two station networks with a 10 d. interval. The average dry weight of the mesozooplankton (i.e. 200 μm to 2 mm) is 21.3 mg.m^{-3} inside the lagoon and 4.5 times lower outside, one mile off the pass. Variability of biomasses could be measured at the same station for 10 days : at anyone station, dry weight per square-meter can vary from one to four, independently of the time, an observation which shows the main variability is a spatial one. However, in the upper meter of the watercolumn, zooplankton is richer at night.

One of the main features of the period considered is a Salps bloom of *Thalia democratica*, that changes the usual scheme of biomasses and flows of energy amidst the pelagic trophic network. Thus, the macrozooplankton fraction (2000 μm) in which Salps prevail, makes 31 % of the overall zooplankton dry weight, whereas microzooplankton (35-200 μm) makes only 11 % of it. This is true also for the flows, as amounts of carbon, nitrogen and phosphorus, ingested, excreted or built up, since their values for the mesozooplankton are only twice those of the macrozooplankton. Such flows were calculated from zooplankton excretion, assimilation and constitution and were found to be quick because of high sea temperature (29° C) and particulate biomass and of zooplankton composition. For instance, turn-over time of the biomass is around one day, for meso- and macrozooplankton as well. Planktonic primary production is greater than zooplankton ingestion, so that it should be filtered also by other feeders to keep the system steady. Thus, zooplankton ingestion is equal to 22 % of the nitrogen particulate biomass and 46 % of the autotrophic planktonic production and its excretion stands for 11 % of primary production nitrogen requirements. Similar calculations were made also for carbon and phosphorus. Finally, zooplankton production in Tikehau atoll could sustain 3.7 g of wet weight per cubic-meter per year of zooplanktivores.

I - INTRODUCTION

Quand on le compare au milieu océanique environnant, le milieu pélagique de l'atoll présente trois caractéristiques intéressantes : sa richesse en matière organique particulaire, l'importance des détritiques au sein de cette biomasse et le rôle mineur du phytoplancton (CHARPY, 1984). Le devenir de cette biomasse et le rendement de son utilisation par ses consommateurs sont deux questions que se pose l'écologiste qui décrit le fonctionnement du pélagos de l'atoll. En d'autres termes, les particules en suspension sont-elles surtout consommées par des animaux pélagiques ou par des animaux benthiques après qu'elles aient sédimenté ? Donnent-elles, d'autre part, naissance à une biomasse importante de consommateurs ou bien le rendement du transfert est-il faible ? Pour apporter des éléments de réponse à ces questions, le rôle de l'un des consommateurs possibles, le zooplancton, a été considéré. A cet effet, les aspects suivants ont été étudiés : la biomasse zooplanctonique et ses caractéristiques faunistiques (BLANCHOT et MOLL, 1986) et chimiques ; l'intensité de la prédation exercée par le zooplancton sur les particules organiques ; les flux d'azote et de phosphore régénérés par le jeu de l'excrétion de ces animaux et qui contribueront à l'édification d'une partie de la production primaire ; la production zooplanctonique, enfin, élément qui renseigne sur la production potentielle de zooplanctonophages et sur le rendement du transfert des particules au zooplancton.

Les différents paramètres permettant de chiffrer les biomasses et les flux ont été mesurés pendant deux semaines, du 29 mars au 12 avril 1985. En raison de l'existence d'une variabilité temporelle prévisible des biomasses et de la composition des populations, les valeurs ici présentées ne sont donc qu'une indication sur le rôle joué par le zooplancton dans le lagon de l'atoll de Tikehau.

II - PRESENTATION DES PARAMETRES MESURES

Il n'est peut-être pas inutile de présenter ici les différents paramètres mesurés, car, malgré leur diversité, ils contribuent tous à la

connaissance de la biomasse zooplanctonique et de ses excrétion, production et ingestion.

1. Les paramètres de la biomasse

On a distingué les classes de tailles 35-200 μm , 200-500 μm , 500-2000 μm et > 2000 μm car leurs compositions faunistique et chimique sont différentes, leurs taux métaboliques d'autant plus faibles en général que la taille des individus augmente et leur position est également différente d'un point de vue trophique. Les biomasses sont rapportées au mètre-cube ou au mètre-carré, selon que l'on désire une valeur moyenne ou une valeur totale dans la colonne d'eau. Elles sont exprimées en poids sec, poids sec sans cendre (assimilable à la matière organique), carbone, azote et phosphore pour les quatre classes de tailles. Enfin, il a été tenu compte des variations temporelles de deux ordres : celles nycthémerales -par des prélèvements effectués toutes les quatre heures en une même station- et celles à moyen terme -par des prélèvements quotidiens du début à la fin de l'étude (deux semaines). La distribution verticale du zooplancton n'a pas été étudiée à l'exception de la couche de surface dont on a comparé la biomasse à celle de la totalité de la colonne d'eau. Ce faisant, on admet donc implicitement dans la suite des calculs qu'il existe une seule population dans la masse d'eau.

La composition élémentaire en carbone, azote et phosphore est essentiellement sous la dépendance de la composition faunistique, traitée séparément par BLANCHOT et MOLL (1986).

2. Les paramètres de l'excrétion et de la respiration

Ces flux sont le résultat du produit des biomasses correspondant à chaque classe de taille par leur taux d'excrétion d'azote (ammonium, azote organique), de phosphore (phosphate, phosphore organique) et de respiration. Ces différents taux peuvent être comparés entre eux en calculant les rapports O:N, O:P et N:P qui renseignent alors sur la nature des substrats oxydés par le zooplancton et le rendement de leur utilisation.

3. Les paramètres de la production et de l'ingestion

On peut estimer la production zooplanctonique à partir de l'excrétion, par l'intermédiaire du rendement net en croissance, K_2 (LE BORGNE, 1978). Ce rendement peut, à son tour, être calculé à partir des rapports N/P (azote : phosphore) des proies, de l'excrétion et de la constitution du zooplancton. Enfin, l'ingestion est la somme des quantités produites et excrétées (et respirées, dans le cas du cycle du carbone), affectées du coefficient d'assimilation, qui est le rapport assimilation/ingestion.

MATERIEL ET METHODES

1. Prélèvements

Le mésozooplancton, constitué d'animaux capturés par un filet de 200 μm , WP-2 (ANONYME, 1968), a été prélevé en traits verticaux fond-surface. Le volume d'eau filtré par le filet a été mesuré avec un débitmètre T.S.K.. Le microzooplancton, composé d'organismes retenus par une maille de 35 μm , a été échantillonné avec un filet de 30 cm de diamètre, pêchant à la descente et à la remontée. Le volume filtré admis est le volume théorique non corrigé du coefficient de filtration, indéterminé pour ce filet. Il est égal au produit de la surface d'ouverture par la longueur parcourue (double de la longueur de câble filé).

2. Traitement des échantillons de biomasse et de composition élémentaire

Le mésozooplancton a été tamisé sur un tamis métallique de 2 mm avant d'être recueilli sur une soie prépesée de 100 μm , rincé à l'eau douce et séché à l'étuve (60° C, 24h). Les échantillons secs sont conservés au congélateur jusqu'au retour à Papeete, puis de nouveau séchés et pesés au 1/10^e mg. Le protocole opératoire est sensiblement le même pour le microzooplancton, à l'exception du tamis métallique, qui est de 200 μm . Pour l'étude de la structure dimensionnelle du zooplancton, on a considéré le microzooplancton (35-200 μm), le mésozooplancton, séparé en deux clas-

ses par tamisage sur 500 μm (200-500 et 500-2000 μm) et le refus de tamis de 2 mm (donc, la classe $> 2000 \mu\text{m}$). Dans ce dernier cas, on peut admettre que l'échantillonnage par le filet WP-2 vertical était satisfaisant car il s'agissait principalement de petites Salpes de l'espèce *Thalia democratica*, animaux trop peu vagiles pour pouvoir éviter le filet WP-2.

La composition élémentaire est déterminée sur des broyats de plancton ou sur des individus triés, déposés chacun dans 2 nacelles, récipients en aluminium destinés aux analyses au "CHN" 1858, Hewlett Packard. Ces nacelles sont prépesées avec une électrobalance Cahn et la précision de lecture est du microgramme. La détermination du phosphore organique se fait par la méthode de MENZEL et CORWIN (1965).

La matière organique totale est la différence entre le poids sec et le poids des cendres obtenus après passage au four à 550° C pendant 1h1/2.

3. Mesures de respiration et d'excrétion

Le plancton prélevé était immédiatement ramené à terre au laboratoire, pour être mis dans des flacons de 1 L contenant de l'eau non filtrée provenant du lieu de prélèvement. Trois séries d'expériences ont eu pour but de tester l'influence de la durée d'incubation des animaux sur les résultats de respiration et d'excrétion (c.f. 6.1.), à la suite de quoi une durée d'une dizaine d'heures a été retenue. A la fin de l'incubation, qui avait lieu dans le milieu, l'eau des flacons était analysée pour l'oxygène (méthode de Winkler), l'ammonium, le phosphate (STRICKLAND et PARSONS, 1968), l'azote et le phosphore total (méthode d'ARMSTRONG et TIBBITTS, 1968). Les animaux étaient dénombrés et recueillis sur un filtre en fibres de verre prépesé, en vue de la mesure de leur poids sec.

Les mesures concernent soit des associations d'espèces soit des espèces triées.

4. Mesures de constitution élémentaire des pelotes fécales

Des Copépodes de l'espèce *Undinula vulgaris*, ont séjourné 1h1/2 environ dans un cristalliseur afin de recueillir leurs pelotes fécales. Celles-ci ont été prélevées avec une pipette Eppendorff et introduites dans des nacelles en vue d'analyses de C, N et P. En comparant les teneurs en C, N et P des particules et des pelotes fécales, il est possible de calculer le coefficient d'assimilation, rapport entre la quantité de nourriture assimilée et celle ingérée (méthode de CONOVER, 1966).

IV - RESULTATS

1. Distribution géographique des biomasses de mésozooplancton

Un réseau de six stations a été couvert en début et en fin de mission (Fig. 1) et il n'apparaît ni de différence entre les deux parcours (en moyenne, la concentration était de 20,2 mg/m³ au cours du premier et de 22,3 au second), ni de gradient E-W ou N-S. La seule observation remarquable est que la concentration est plus élevée au point 6, où ont eu lieu la majorité des observations de cette étude : 42.1 mg/m³ contre une moyenne de 21,3 pour les deux réseaux de 6 stations. Cette différence ne se retrouve pas, cependant, pour la moyenne calculée sur 10 jours au Point 6. Elle est en effet de 26,8 mg/m³ et donc voisine de celle du réseau de stations (21,3).

La station 1, située à un mille environ à l'extérieur de la passe, a une biomasse 4,5 fois plus faible que celle du lagon : 4,8 mg/m³ contre 21,3, pour une même épaisseur de couche d'eau échantillonnée (voir Annexe 1). Compte tenu du fait que cette station se trouve sous le vent et à la sortie des eaux du lagon, il est vraisemblable que la valeur calculée pour ses eaux ne représente pas correctement celle des eaux oligotrophes entourant l'atoll, de sorte que le rapport de 4,5 est sans doute sous-estimé.

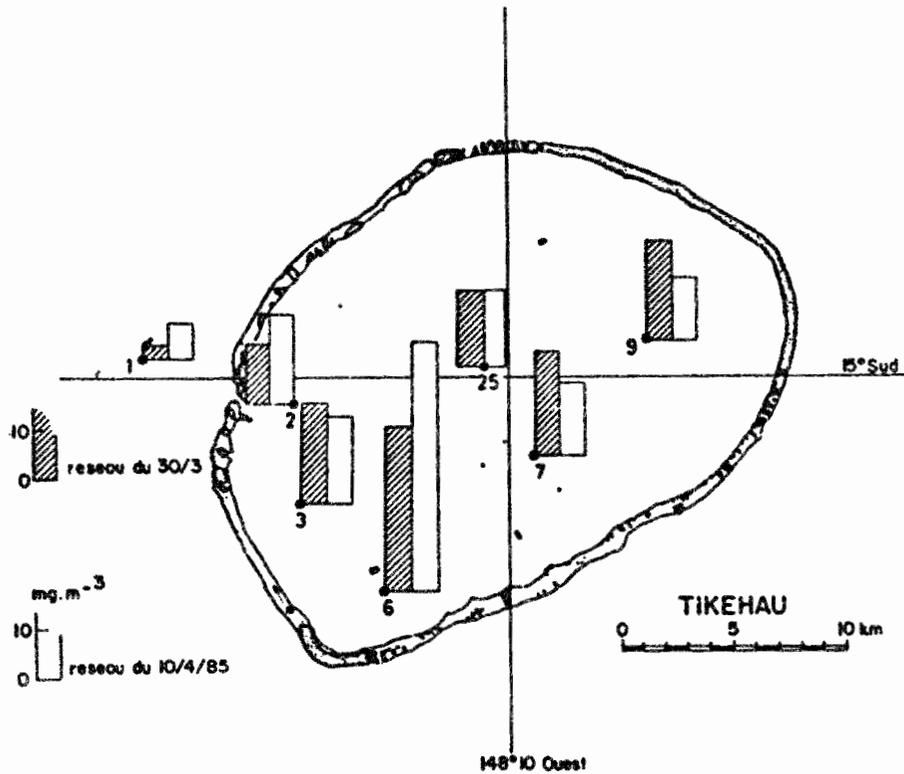


Figure 1 : Concentrations de mésozooplancton (200-2000 μ m), exprimées en mg de poids sec par mètre-cube, observées dans le lagon et hors du lagon (st. 1) de l'atoll de Tikehau, le 30 mars et le 10 avril 1985.

2. Etude des variations temporelles au Point 6 (ou Faufaa)

On considèrera les variations observées sur les prélèvements quotidiens réalisés à la même heure (7.00 environ) et, par ailleurs, celles d'un cycle de 24h comportant 1 trait vertical toutes les 4h, dont le but était de mettre d'éventuelles variations nycthémérales en évidence (Fig. 2).

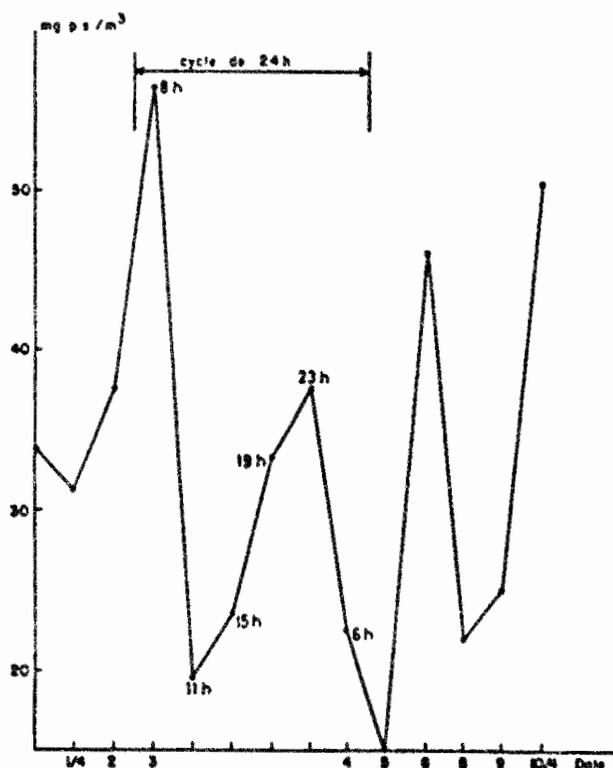


Figure 2 : Biomasses de mésozooplancton (200-2000 μm), exprimées en mg de poids sec par mètre-cube, à la station 6 (Faufaa) entre le 30 mars et le 10 avril 1985. Les prélèvements ont eu lieu à 7h du matin, à l'exception ceux du cycle de 24h, dont les heures sont indiquées sur la figure.

Il n'apparaît pas, au cours des 10 jours d'observation, de tendance dans les valeurs de biomasse, mais la variabilité est élevée : le rapport variance/moyenne est de 3,95, donc significativement supérieur à 1, ce qui indique une tendance agrégative. La variabilité peut provenir, en plus de la répartition du plancton en essaims, de la méthodologie (volume filtré, animaux plus ou moins retenus sur le tamis de 2 mm) et de la présence, en quantité variable, de détritits dans les prélèvements.

Par ailleurs, l'étude des variations nycthémerales, sur un cycle de 24h, ne permet pas de mettre en évidence d'enrichissement nocturne, pour les traits verticaux. La couche superficielle, en revanche, semble plus

riche la nuit (Annexe 1 : traits wph). Ces résultats sont en nombre insuffisant pour étudier la variabilité temporelle des biomasses et l'on admettra donc qu'il n'est pas faux de considérer les seules valeurs des prélèvements quotidiens du matin pour estimer la biomasse moyenne à la station 6.

3. Structure dimensionnelle de la biomasse et distribution verticale

Les valeurs qui viennent d'être considérées concernent la fraction de taille 200-2000 μm . Deux prélèvements ont permis de définir son importance par rapport au total (35- \rightarrow 2000 μm) (Tableau 1).

Tableau 1 : Importance, en pourcentage, des principales classes de tailles dans le poids sec total des échantillons du 2 et du 9 avril 1985, à la station 6.

Fraction	2/4/85	9/4/85	Moyenne
35-200	8,5	13,4	11,0
200-500	19,6	11,9	15,8
500-2000	43,0	41,6	42,3
> 2000	29,6	33,1	31,4

En moyenne, la fraction 200-2000 μm représente 58.1 %, et le microzooplancton (<200 μm), 11 % (ou 18.9 % quand on le compare à la fraction 200-2000 μm).

La concentration de la couche superficielle, exprimée en mg de poids sec par m³ représente en moyenne 62.5 % de la valeur moyenne de la colonne d'eau. Cette couche est constituée essentiellement de salpes de l'espèce *Thalia democratica*.

4. Composition du zooplancton en éléments C,N,P et en matière organique

Le tableau 2 présente les moyennes des teneurs en C,N,P des poids secs pour les différentes fractions de taille (calculées à partir des Annexes 2 et 3) ainsi que les concentrations par mètre-cube, produits des poids secs par les teneurs en C,N,P. On observera que ces dernières croissent de la fraction la plus fine au mésozooplancton (200-2000 μm). L'explication que l'on peut fournir est la diminution de l'importance des détritiques au fur et à mesure que l'on s'adresse à des particules de plus en plus grandes. Si leur pourcentage pondéral n'est pas connu pour la fraction la plus fine (0-50 μm), BLANCHOT et MDLL (1986) citent une valeur de 68 % du poids sec en détritiques pour le microzooplancton (35-200 μm), où l'on a surtout des soies de *Chaetoceros*, et une valeur de 14 % de détritiques dans le poids sec de la fraction 500-2000 μm . On n'a malheureusement pas de valeurs pour la fraction 200-500 μm où les détritiques représentent, selon nos observations microscopiques, d'avantage que dans la classe de taille 500-2000 μm . Or, les détritiques du lagon de Tikehau semblent plus pauvres en matière organique que le mésozooplancton, si l'on se réfère à deux mesures de pourcentages du poids sec en C,N et P pour un échantillon où l'on avait séparé le gros des détritiques des animaux. On a alors : 22.6 % de carbone pour la partie sans détritiques et 13.7 % pour les détritiques, 4.24 % et 1.90 % pour l'azote, 1.68 % et 0.20 % pour le phosphore. On remarquera au passage que l'écart est plus grand pour le phosphore que pour l'azote ou le carbone, le phosphore étant libéré plus rapidement des cellules en voie de décomposition que le carbone ou l'azote.

Tableau 2 : Concentrations moyennes de carbone, azote, phosphore des différentes classes de tailles de particules dans la colonne d'eau à la station 6. Teneurs moyennes du poids sec en C, N et P.

	C	N	P	Teneurs		
	mg/m ³	mg/m ³	mg/m ³	% C	% N	% P
0-50 µm	166	16,7	2,860	2,36	0,25	0,081
35-200 µm	0,67	0,09	0,063	13,2	1,81	1,24
200-2000 µm	5,55	1,10	0,099	20,7	4,12	0,37
2000 µm	2,13	0,51	0,055	14,7	3,50	0,38
Total	8,35	1,70	0,217	-	-	-
Zooplancton						

La fraction supérieure à 2 mm ne comporte aucun détritit mais est fortement dominée par les Salpes, animaux riches en eau et en matière minérale (e.g. MADIN *et al.*, 1981). Enfin, les teneurs totales en matière organique (poids sec sans cendre) s'échelonnent de 37.1 à 70.1 % pour le mésozooplancton (Annexe 2), valeurs faibles qui traduisent probablement, elles aussi, la présence de détritit dans les prélèvements.

5. Importance de la biomasse du zooplancton par rapport à celle des particules

Elle est déduite des valeurs du Tableau 2 où l'on a utilisé les données de CHARPY *et al.*, (1986) pour les concentrations en C, N et P particulières. Pour le mésozooplancton, on a considéré un poids moyen de 26.8 mg/m³ ; la fraction 35-200 µm, nous l'avons vu, ne représente que 19 % de cette valeur, soit 5.07 mg/m³ et la fraction supérieure à 2 mm, 54 %, soit 14.30 mg/m³. Ces données ont été multipliées par les teneurs moyennes en C, N et P pour les différentes classes de tailles du Tableau 2:

Il apparaît alors que la biomasse des particules (50 μm) est 20 fois, 10 fois ou 13 fois plus élevée que celle du zooplancton, selon qu'elle est exprimée en carbone, en azote ou en phosphore. Ces différences s'expliquent par une composition différente de la matière organique particulaire et du zooplancton, résultant en partie de l'existence d'une fraction détritique d'importance variable.

6. Les taux de respiration et d'excrétion d'azote et de phosphore

6.1. Influence de la durée d'incubation (Annexe 4, fig. 3 et 4)

Trois expériences ont été menées sur des individus de l'espèce *Undinula vulgaris* (Copépodes) pour étudier l'effet de la durée d'incubation sur les valeurs des taux métaboliques (respiration et excrétion) et des rapports O:N, O:P, N:P et du pourcentage d'excrétion minérale. Dans le cas des taux, seule la troisième série sera considérée (Fig. 3), car les poids des animaux mis en incubation dans les deux autres n'ont pu être déterminés.

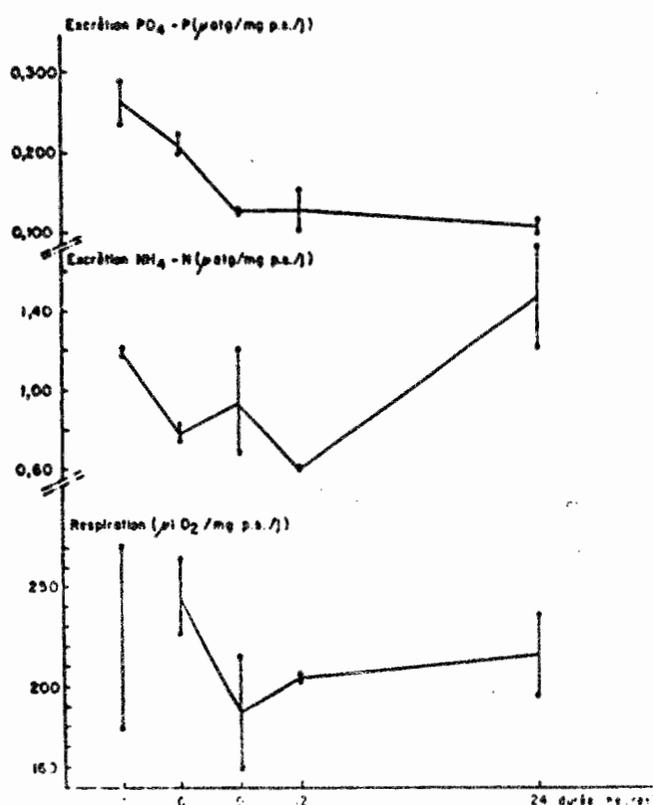


Figure 3 : Influence de la durée d'incubation sur les taux de respiration et d'excrétion d'ammonium et de phosphate du Copépode *Undinula vulgaris*, au cours de la 3^{ème} série.

Le taux d'excrétion de phosphate, (PO_4-P), diminue pendant les 9 premières heures, pour se stabiliser ensuite entre 9 et 24h (Fig. 3). En ce qui concerne les taux de respiration et d'excrétion d'ammonium (NH_4-N), la variabilité importante des résultats (Fig. 3) ne permet pas de conclure à une augmentation ou à une diminution. Ces observations sont identiques à celle de LE BORGNE (1979) sur du plancton mélangé de l'upwelling équatorial de l'Atlantique, pour des températures s'échelonnant de 20 à 23° C (au lieu de 29°5 dans le cas présent).

L'étude de l'évolution des rapports respiration : excrétion permet de comparer entre elles les cinétiques des taux (Fig. 4). Ainsi, par exemple, l'augmentation des rapports O:PO₄, O:PT, NH₄:PO₄ (dans une série sur deux) indique-t-elle une diminution plus rapide de l'excrétion de phosphore que celle de l'ammonium ou de la respiration. Au contraire, le pourcentage d'excrétion minérale de phosphore diminue au cours du temps. Le rapport NTotal/PTotal, qui intervient dans le calcul du rendement K2 est constant dans un cas sur deux, entre 3h et 24h (Fig. 4). Enfin le rapport O:NH₄ est trop variable pour que l'on puisse conclure à un schéma simple (Fig. 4).

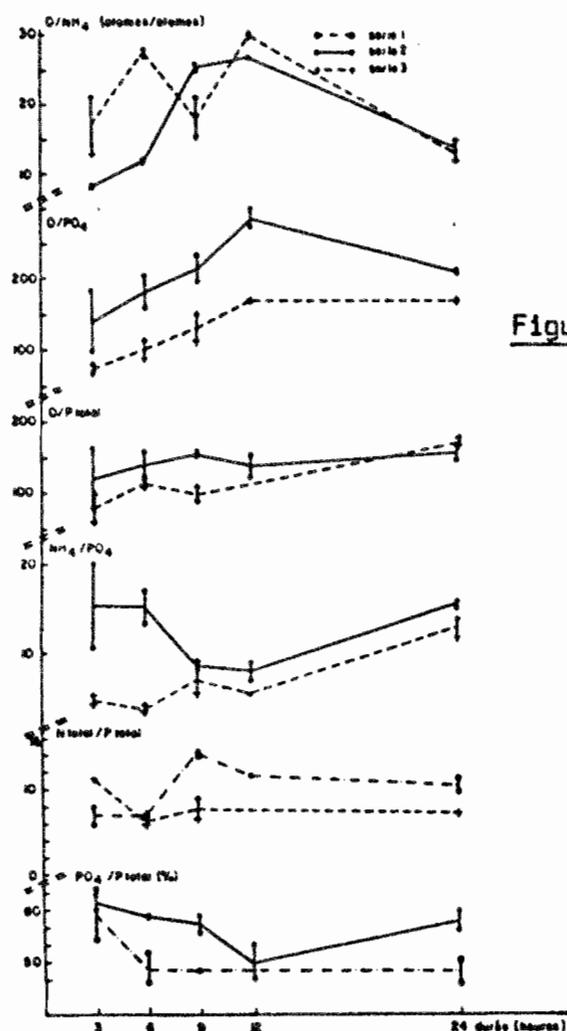


Figure 4 : Influence de la durée d'incubation sur les rapports liant la consommation d'oxygène (O), l'excrétion d'ammonium (NH_4), de phosphate (PO_4) et de phosphore total (PTotal) du Copépode *Undinula vulgaris*.

L'interprétation de ces variations fait l'objet de discussions portant sur l'influence du jeûne, du stress lié aux manipulations des animaux et de l'activité bactérienne sur les taux métaboliques (LE BORGNE, 1979) ; elle ne sera pas abordée ici. Simplement, il apparaît que des incubations d'une dizaine d'heures permettent d'avoir des taux et des rapports qui, plus stables que ceux obtenus avec des incubations plus courtes, sont en outre, dans la plupart des cas, équivalents à ceux que l'on aurait avec des incubations plus longues. C'est cette durée qui a donc été adoptée pour les mesures.

Tableau 3 : Valeurs moyennes des taux de respiration et d'excrétion, exprimées en $\mu\text{l O}_2$ ou $\mu\text{atg N}$ ou P par mg de poids sec et par jour.

Nature des organismes		N° Sér.	Resp.	NH ₄	NTotal	PO ₄	PTotal
Microzooplancton (35-200 μm)	Moyenne	-	153	1,892	2,215	0,116	0,156
Mésozooplancton (200-2000 μm)	Moyenne	6	245	1,948	1,930	0,177	0,226
<u>Undinula vulgaris</u>	Moyenne	4	238	0,950	1,300	0,127	0,166
<u>Thalia democratica</u>		3	92	-	-	0,055	-
		5	155	0,798	1,380	0,150	0,245
		6	83	0,614	0,544	0,081	0,104
	Moyenne	-	110	0,706	0,962	0,095	0,175

6.2. Valeurs des taux et des rapports pour les différentes classes de tailles d'animaux

Le Tableau 3 présente les moyennes des taux de respiration et d'excrétion calculées à partir des valeurs de l'Annexe 4. Les valeurs sont très dispersées dans le cas du microzooplancton et les moyennes sont donc à considérer avec prudence. Elles sont inférieures à celles du mésozooplancton, de taille supérieure, sauf dans le cas de l'excrétion d'azote. Ceci est paradoxal, car on observe en général des taux de plus en plus élevés au fur et à mesure que la taille des organismes diminue. Outre l'incertitude sur les moyennes, il est possible que ces valeurs relativement faibles soient dues à la présence de détritux (soies de *Chaetoceros*) introduits avec les organismes vivants dans les flacons d'incubation, et à la nature de ces derniers, composés essentiellement de nauplii de Copépodes et de larves de Lamellibranches dont les taux métaboliques sont faibles. Pour sa part, l'espèce *Undinula vulgaris* a des taux inférieurs à ceux du mésozooplancton (sauf pour le taux de respiration), ce qui est logique puisqu'il s'agit d'un grand Copépode, d'une part et que l'on a probablement isolé les individus les plus grands pour l'incubation, d'autre part. Enfin, les taux métaboliques des Salpes sont plus faibles que ceux des autres groupes. Ils sont toutefois supérieurs à ceux d'une Salpe de plus grande taille, *Salpa fusiformis* (LE BORGNE, 1982).

Les rapports entre respiration et excrétion ou entre les différents composés excrétés ont été calculés, non pas sur les moyennes des taux du Tableau 3, mais sur les rapports de l'Annexe 5. Ceci permet d'éliminer des erreurs provenant de la détermination du poids sec, élément entrant dans le calcul du taux. Les rapports ainsi calculés figurent sur le Tableau 4.

Tableau 4 : Moyennes des rapports atomiques et des pourcentages d'excrétion minérale par rapport au total (NH₄:NT et PO₄:PT) pour les mêmes séries que le Tableau 3. (Entre parenthèses : valeur unique n'entrant pas dans le calcul de la moyenne générale).

Nature des organismes	NH ₄ :NT		PO ₄ :PT		NH ₄ :PO ₄	NT:PT	NH ₄ :NT	PO ₄ :PT
	O:NH ₄	O:PO ₄	O:NT	O:PT				
Microzooplancton	-	144	6,9	104	-	11,1	60,1	75,7
Mésozooplancton	10,8	119	10,8	92	11,4	8,6	100	76,5
<u>U. vulgaris</u>	18,4	132	13,2	100	7,3	7,9	48,2	43,1
<u>Thalia democratica</u>	-	152	-	(134)	-	8,3	-	(84,2)
	17,3	91	8,1	56	5,3	7,1	47,1	61,6
	13,6	102	14,3	79	7,9	5,2	92,4	77,7
Moyenne	15,5	115	11,2	68	6,6	6,9	69,8	69,7

7. Estimation des quantités totales d'azote et de phosphore excrétées

Les quantités totales excrétées par le zooplancton sont le produit du poids sec par les taux d'excrétion d'azote et de phosphore. Poids secs et taux d'excrétion ayant été mesurés pour les classes de tailles (35-200), (200-2000) et (>2000), le produit a été calculé pour chacune d'elle et l'excrétion totale des organismes de taille supérieure à 35 µm est donc la somme de ces produits (Tableau 5). Le calcul a été fait pour le Point 6, en utilisant la biomasse moyenne du mésozooplancton (200-2000 µm) au cours des 10 jours d'observation (26.8 mg/m³) et les pourcentages pondéraux des fractions (35-200 µm) et (>2000 µm) du Tableau 1. Enfin, ces valeurs de biomasse ont été corrigées afin d'éliminer le poids de détritus, de 68 % pour le microzooplancton et 14 % pour le mésozooplancton (cf. 4.), aucune correction n'étant faite pour le zooplancton > 2 mm. On a vu que la biomasse moyenne du point A était voisine de celle du réseau de stations (IV-1) et l'on admet implicitement, avec le mode de calcul utilisé, que les taux sont également

représentatifs de l'ensemble du lagon, ce qui est vraisemblable car la composition faunistique est sensiblement la même partout (BLANCHOT et MOLL, 1986).

Tableau 5 : Calcul des quantités d'azote et de phosphore excrétées par le zooplancton $> 35 \mu\text{m}$ au point 6. Valeurs en $\mu\text{g}/\text{m}^3/\text{j}$ (l'azote et le phosphore organiques sont le résultats de la différence entre l'excrétion totale et l'excrétion de NH_4 ou PO_4). Les valeurs de poids secs sont corrigées du poids de détritius.

Fraction	Poids sec (mg/m^3)	Exc. NH_4	Exc. Norga	Exc. PO_4	Exc. Porga
35-200 μm	1,63	43,2	28,8	5,85	1,88
200-2000 μm	23,1	628,61	0,0	126,4	38,8
$> 2000 \mu\text{m}$	14,5	143,3	61,4	42,8	18,3
Total zooplancton	39,2	815,1	90,2	175,1	59,0
----- Valeurs rapportées au mètre-carré ($Z \approx 20 \text{ m}$)					
Total/ m^2	784	16302	1804	3502	1180

8. Estimation des taux de production, d'assimilation et d'ingestion du zooplancton

Comme dans le cas des taux d'excrétion, ceux qui vont être considérés à présent sont des quantités de C, N ou P assimilées, produites ou ingérées par le zooplancton, rapportées à l'unité de biomasse (le poids

sec) et de temps (le jour). Les modes de calculs utilisés ici sont présentés par LE BORGNE (1978) et il n'a pas semblé utile de les redécrire.

8.1. Le taux de production

Il est estimé à partir du taux d'excrétion totale d'azote ou de phosphore par l'intermédiaire du rendement net en croissance K_2 :

$$\text{Production} = \text{Excrétion} \cdot K_2 \cdot (1-K_2)^{-1} \quad (1)$$

A son tour, $K_{2,N}$ pour l'azote et $K_{2,P}$ pour le phosphore sont calculés à partir des rapports N:P (azote:phosphore) des particules (a_1), de l'excrétion (a_2) et de la constitution (a_3) du zooplancton, et du rapport des coefficients d'assimilation de l'azote et du phosphore, a_4 :

$$K_{2,P} = (a_1 a_4 - a_2) \cdot (a_3 - a_2)^{-1} \quad (2)$$

$$K_{2,N} = a_3 \cdot K_{2,P} \cdot (a_1 a_4)^{-1} \quad (3)$$

Le rapport atomique N:P des particules (a_1). Sa moyenne, calculée sur la totalité des 65 valeurs de CHARPY et al., (1986), est censée représenter celle des proies du zooplancton. On note cependant que a_1 est plus élevé pour la période du 30 mars au 3 avril 1985, que pour celle du 9-10 avril, au cours de laquelle les autres rapports (a_2 , a_3 , a_4) ont été mesurés. La méthode étant basée sur la simultanéité des mesures, il a paru préférable de considérer le rapport moyen des 9-10 avril, de 13,9 (n = 25 valeurs) plutôt que la moyenne générale. Par ailleurs, a_1 est calculé pour la totalité des particules de 0.7 à 50 μm , puisque les résultats de CHARPY et al., (1986) ne font pas apparaître de différence dans les rapports N:P des particules filtrées sur 50 μm et celles filtrées sur 5 μm .

Enfin, on a considéré les particules des différentes profondeurs échantillonnées, en raison d'une part de l'absence de l'influence de la profondeur sur a_1 , d'autre part de la prise en considération de la production de l'ensemble de la colonne d'eau.

a_2 est le rapport NT:PT du Tableau 4 pour le microzooplancton, le mésozooplancton, le Copépode *Undinula vulgaris* et la Salpe *Thalia*

democratica. Il varie de 6.9 à 11.1, ce qui est dans la gamme de variation habituelle de ce rapport.

.a₃, le rapport de constitution, a été calculé sur des échantillons de plancton mélangé, dans le cas du micro et du mésozooplancton (Annexes 2 et 3) et sur les deux espèces planctoniques précitées (Annexe 3). Il est anormalement faible dans le cas du microzooplancton (N:P de 1,9, 3,3 et 4,7 pour l'Annexe 2), en raison peut-être de l'importance des détritiques. Il est à peine supérieur au rapport a₁ (13,9) dans le cas du mésozooplancton : 15.0 pour la fraction 200-500 µm et 14.3 pour celle de 500-2000 µm. Enfin, il est de 13,0 et 13,3 (Annexe 3) pour **T. democratica**, valeur inférieure à a₁.

Le rapport est plus élevé pour **U. vulgaris** et pour la fraction > 2000 µm (Annexe 3), de 25,7 et 20,4, respectivement.

.a₄, le rapport des coefficients d'assimilation, est souvent pris égal à 1 car il est difficile à déterminer. Cela suppose que l'assimilation soit identique pour l'azote et le phosphore. Pour le démontrer, on peut comparer N:P des particules (a₁) à N:P des fèces. Dans le cas d'**U. vulgaris**, dont on a mesuré la constitution élémentaire des pelotes fécales, N:P = 5,3 et 3,5 (Annexe 3), valeurs très inférieures à a₁ (13,9). On peut donc en conclure que nos mesures (au nombre de deux seulement) montrent que le coefficient d'assimilation pourrait être plus élevé pour l'azote que pour le phosphore chez **U. vulgaris**. Un autre mode de calcul, basé sur les teneurs en C, N, et P du poids sec de particules de CHARPY **et al.**, (1986) et sur celles des fèces d'**U. vulgaris** (Annexe 3), permet d'estimer les coefficients d'assimilation par la méthode de CONOVER (1966) et en admettant que C, N et P ne concernent que la matière organique, hypothèse justifiée compte tenu des méthodes d'analyses utilisées (LE BORGNE, 1975). Les résultats sont présentés sur le Tableau 6.

Tableau 6 : Calcul du coefficient d'assimilation d'*U. vulgaris* pour le carbone (D_C), l'azote (D_N) et le phosphore (D_P) :
 $D = (f' - e') \cdot f' - e' f')^{-1}$.

	Teneurs du poids sec en :		
	% C	% N	% P
Particules < 50 μm (f')	2,360	0,25	0,081
fèces (e')	0,395	0,10	0,05
coefficient assimil. (D)	83,6 %	60,1 %	38,3 %

On note une différence importante dans les coefficients d'assimilation, au demeurant réalistes compte tenu de la diversité des données de la littérature (LE BORGNE, 1982). D_C et D_N sont inférieurs à ceux de GERBER et GERBER (1979), calculés pour *U. vulgaris* dans l'atoll d'Enewetak (Iles Marshall), D_C étant de 86 % et D_N , de 89 %.

Le rapport a_4 , entre D_N et D_P du Tableau 6, est de 1,6, donc supérieur à 1 comme la plupart des observations de LE BORGNE (id.), mais contrairement à celles de BUTLER et al., (1970) de 0, 81 et CORNER et al., (1972) de 0, 84.

Cependant, obtenus à partir de trois mesures de C, N, et P particulières et de deux sur les fèces seulement, les coefficients d'assimilation du Tableau 6 n'ont qu'une valeur indicative.

.Calcul de K_2

Ce rendement doit être inférieur à 1, ce qui suppose que dans l'équation (2), $(a_3 - a_2)$ soit supérieur à $(a_1 \cdot a_4 - a_2)$. En utilisant les valeurs du Tableau 7 et un rapport $a_4 = 1,6$, cette condition n'est réunie

que pour *U. vulgaris*, tandis que lorsque $a_4 = 1$, le calcul est possible dans la quasi-totalité des cas (à l'exception de *T. democratica*), car $a_3 > a_1 > a_2$.

Tableau 7 : Calcul du rendement net en croissance (K_2) à partir des rapports N:P.

Espèce/taille	a1	a2	a3	a4	K ₂ ,P	K ₂ ,N
35-200 μm	13,9	11,1	-	-	-	-
200-500 μm	"	8,6	15,0	1	0,828	0,894
500-2000 μm	"	8,6	14,3	1	0,930	0,957
>2000 μm	"	-	20,4	1	0,519(1)	0,761
<i>U. vulgaris</i>	"	7,9	25,7	1,6	0,803	0,930
				1	0,337	0,623
<i>T. democratica</i>	"	6,9	13,2	1	>1	>1

(1) Calcul avec a_2 de *T. democratica*.

Certaines valeurs de K_2 sont anormalement élevées et correspondent à des rapports N:P de constitution du zooplancton faibles : 15,0 et 14,3 pour les fractions 200-500 et 500-2000 μm (Tableau 7). Etant donné le faible nombre de mesures de K_2 , on prendra $K_{2,P} = 0,337$ et $K_{2,N} = 0,623$ d'*U. vulgaris* pour le calcul de la production du mésozooplancton, et $K_{2,P} = 0,519$, $K_{2,N} = 0,761$ pour la fraction >2000 μm, valeurs qui nous semblent les plus réalistes.

.Calcul du taux de production

En combinant les valeurs de K_2 et celles des taux d'excrétion totale d'azote et de phosphore du Tableau 3 avec l'équation (1), on obtient

les valeurs de production d'azote et de phosphore du Tableau 8, celles de carbone étant déduites de l'azote par les rapports C/N de l'Annexe 3.

Tableau 8 : Valeurs de taux de production, d'ingestion et d'assimilation du zooplancton, exprimées en μg C, N ou P/mg p.s./jour.

Espèce/ taille	Production			Ingestion			Assimilation		
	C	N	P	C	N	P	N	P	
200-2000 μm	181,068	44,651	3,565	785,292	102,396	15,097	71,666	10,571	
<i>U. vulgaris</i>	92,796	29,974	2,604	616,056	80,318	20,243	48,272	7,750	
<i>T. democratica</i>	163,512	42,882	5,899	617,448	80,500	16,120	56,350	11,284	

8.2. Calcul des taux d'ingestion et d'assimilation

L'ingestion doit couvrir les besoins de l'assimilation (respiration, excrétion et production), en prenant en compte le fait qu'une partie du carbone, de l'azote et du phosphore n'est pas assimilée et se retrouve libérée sous forme de fèces. On a donc :

$$A = M + P \quad (4)$$

$$I = A / D \quad (5)$$

Avec : A = taux d'assimilation ; I = taux d'ingestion ; M = taux d'excrétion et de respiration ; P = taux de production ; D = coefficient d'assimilation.

On connaît l'excrétion et la production pour les entités du Tableau 8, ce qui permet de calculer le taux d'assimilation pour N et P. Le coefficient d'assimilation n'étant déterminé que pour *U. vulgaris*, le taux d'ingestion de cette espèce sera calculé avec la relation (5) en prenant les valeurs de D du Tableau 6. Pour les autres entités (200-2000 μm et *T. democratica*), on utilisera une valeur unique de 70 % pour les composés N et

P, valeur la plus couramment utilisée. On déduira le taux d'ingestion de carbone de celui d'azote par l'intermédiaire du rapport C:N particulaire des 9 et 10 avril. La moyenne de ce rapport calculée sur les données de CHARPY *et al.*, (1986) est de 10,44 (en atomes / atomes). Les valeurs de taux d'assimilation et d'ingestion ainsi calculées apparaissent sur le Tableau 8.

V - DISCUSSION

Associés aux données de CHARPY *et al.*, (1986), les résultats sur le zooplancton peuvent servir à élaborer un schéma de l'écosystème pélagique du lagon de l'atoll de Tikehau. L'intérêt d'un tel schéma est triple : (1) résumer de façon plus parlante que sur un Tableau les valeurs de biomasses et de flux ; (2) dégager la part respective des différentes classes de taille de particules dans les biomasses et les flux ; (3) rendre compte des rendements de transfert d'un élément à l'autre du réseau trophique.

1/ Etablissement des schémas des figures 5 à 7

On a séparé les trois éléments C, N et P car leurs importances respectives dans les formes dissoutes et particulaires ne sont pas les mêmes. A titre d'exemple, les détritiques contiennent moins de phosphore que les particules vivantes et une quantité à peu près équivalente de carbone, de sorte que leur importance dans la biomasse particulaire ne sera pas la même selon que l'on considère le carbone ou le phosphore. Un autre exemple est celui de l'excrétion, et de son rôle dans l'édification de la production primaire. Lorsqu'on considère le carbone, il s'agit uniquement de molécules organiques (telles l'urée, les acides aminés) qui peuvent devoir subir une minéralisation bactérienne avant de pouvoir être assimilées par le phytoplancton, alors que dans le cas de l'azote et du phosphore, il s'agit essentiellement de molécules minérales directement assimilables. Enfin, dernier exemple, les rendements d'utilisation de la nourriture assimilée par le zooplancton (coefficient K_2) sont, nous l'avons vu, différents pour l'azote et le phosphore.

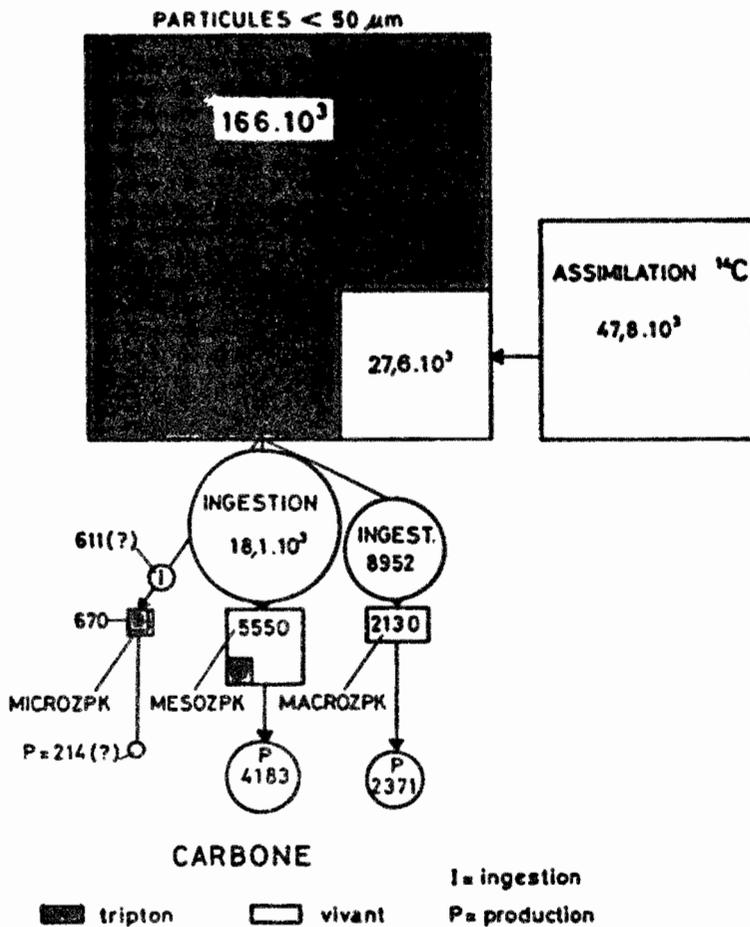


Figure 5 : Schéma du réseau trophique pélagique du lagon de l'atoll de Tikehau pour la période du 30 mars au 10 avril 1985. Les valeurs indiquées sur le schéma sont des microgrammes de carbone par mètre-cube (et par jour pour les flux).

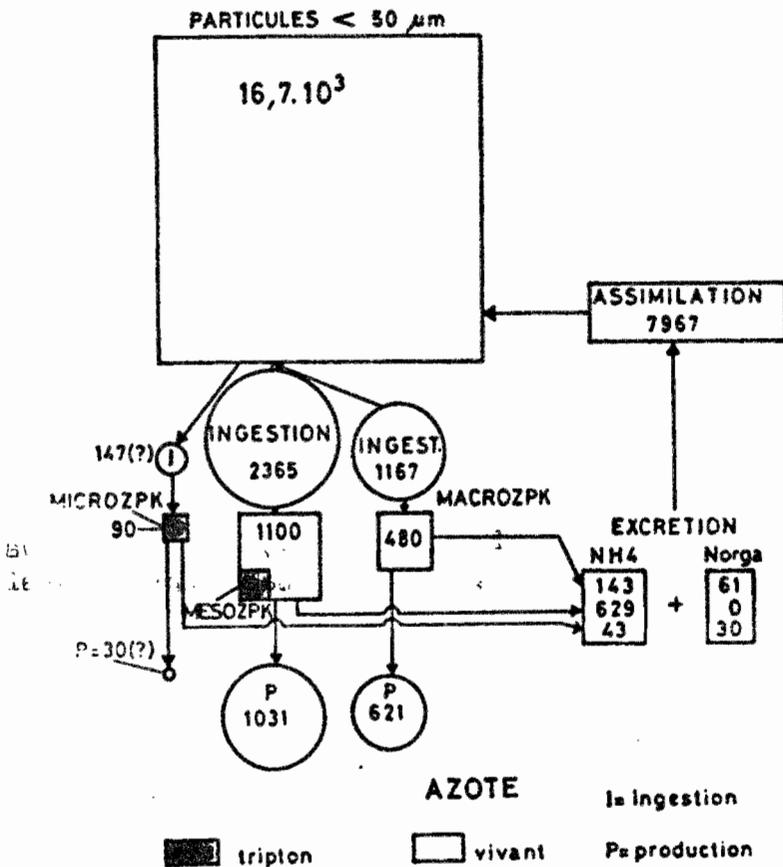


Figure 6 : Schéma du réseau trophique pélagique du lagon de l'atoll de Tikehau pour la période du 30 mars au 10 avril 1985. Les valeurs indiquées sur le schéma sont des microgrammes d'azote par mètre-cube (et par jour pour les flux).

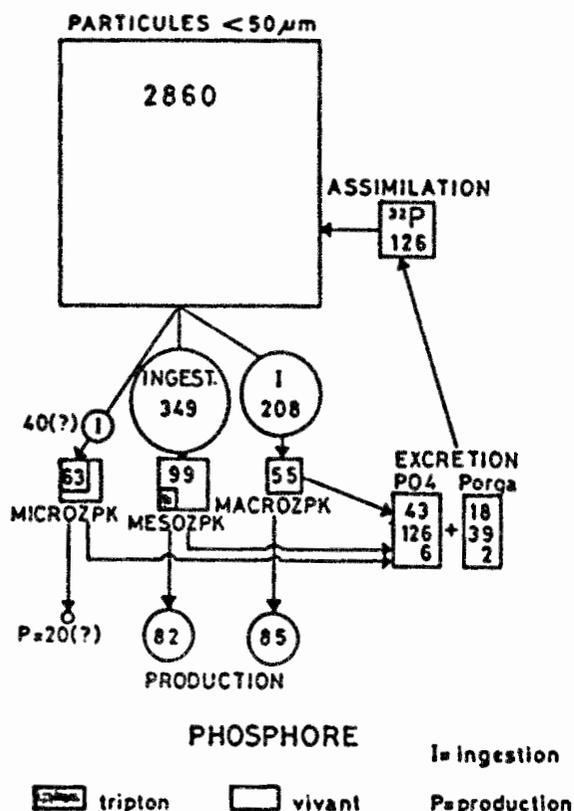


Figure 7 : Schéma du réseau trophique pélagique du lagon de l'atoll de Tikehau pour la période du 30 mars au 10 avril 1985. Les valeurs indiquées sur le schéma sont des microgrammes de phosphore par mètre-cube (et par jour pour les flux).

Les schémas des figures 5 à 7 considèrent les particules passant au travers d'un tamis de 50 μm, d'une part et le zooplancton des trois classes de tailles 35-200 μm (microzooplancton), 200-2000 μm (mésozooplancton) et >2000 μm (macrozooplancton), d'autre part. On a supposé que ces trois fractions ingéraient des particules < 50 μm, hypothèse raisonnable si on se réfère aux données de BLANCHOT et MOLL (1986) : le microzooplancton est constitué à 95 % (en poids) de Copépodes et de larves de Lamellibranches, organismes filtreurs, le mésozooplancton, de 94 % de filtreurs et le macrozooplancton, de 86 % de filtreurs, les prédateurs étant représentés dans ce dernier cas par les Chaetognathes.

- Les biomasses des différentes fractions sont celles du Tableau 2. Celles des détritiques sont, dans le cas du zooplancton, le produit des biomasses totales par les pourcentages de détritiques (68 % pour le microzooplancton et 14 % pour le mésozooplancton, cités précédemment). Pour les particules, on a retranché aux valeurs totales de carbone celles de carbone vivant de CHARPY **et al.**, (1986) pour la station 6. Le carbone vivant représente 16,6 % du carbone organique particulaire en avril 1985.

- Les valeurs d'assimilation de carbone et de phosphore sont le produit des biomasses de C et P par les rapports $IC/C = 0,228$ et $IP/P = 0,0441$, calculés à partir des résultats de CHARPY **et al.**, (1985) pour la station 6 en novembre 1984, IC étant l'assimilation du carbone et IP celle du phosphore. La valeur ainsi obtenue pour le carbone (47,8) est très voisine de celle mesurée le 3 avril 1985 par CHARPY et al., (1986). L'assimilation de l'azote n'ayant pas été mesurée, on l'a déduite de celle du carbone en prenant un rapport d'assimilation C:N de 6,0 (en masses).

- Les valeurs d'ingestion et de production du zooplancton sont les produits des taux du Tableau 8 par les biomasses, corrigées des détritiques, du Tableau 5. Dans le cas du microzooplancton, pour lequel la production n'a pu être calculée faute de valeurs de K_2 , on a pris arbitrairement une valeur de P:B journalier de 1, proche de celle des fractions de taille supérieure. L'ingestion a été déduite de la production ainsi calculée et de l'excrétion totale en utilisant un coefficient d'assimilation de 0,7. Les taux se rapportant au macrozooplancton sont ceux de *Thalia democratica*, dont la biomasse représente 63 % du total selon BLANCHOT et MOLL (1986).

Enfin, les valeurs d'excrétion sont celles du Tableau 5.

2. Interprétation du schéma

L'essentiel de la biomasse zooplanctonique est représentée par la fraction 200-2000 μm ; mais il est remarquable de constater que le macrozooplancton représente de 38 à 56 % du mésozooplancton selon l'élément que l'on considère, pourcentages inhabituels pour cette classe de taille. Ceci s'explique par la pullulation des Salpes lors de cette étude, phéno-

mène vraisemblablement passager. En revanche, le microzooplancton (35-200 μm) a un rôle mineur, en raison de la présence de nombreux détritiques au sein des prélèvements et de celle de larves de Lamellibranches à taux métaboliques faibles lorsqu'ils sont rapportés au poids sec.

L'ingestion du zooplancton représente 17 % de la biomasse de carbone particulaire total, 100 % du carbone vivant et 58 % de l'assimilation de ^{14}C . En admettant que les valeurs du schéma soient exactes, cela signifie que la production primaire, telle qu'elle est mesurée par la méthode au ^{14}C , peut couvrir largement les besoins du zooplancton et qu'elle est même supérieure au carbone vivant, traduisant ainsi un turn-over de la biomasse inférieure à un jour. Exprimée en azote, l'ingestion du zooplancton représente 22 % de la biomasse totale d'azote particulaire, valeur à rapprocher des 21 % pour le phosphore. Enfin, l'ingestion représente 46 % de l'assimilation d'azote et 473 % de celle du phosphore.

L'excrétion zooplanctonique contribue pour 11 % des besoins en azote de la production primaire et pour 185 % de ceux en phosphore. Cela suppose, d'une part, une autre source d'azote pour assurer les besoins de la production primaire et, d'autre part, un surplus en phosphore qui pourrait être utilisé par le phytobenthos. Mais il est possible que le rapport C:N d'incorporation de 6,0 ait été sous-estimé, et donc que l'assimilation de N déduite de C soit trop forte.

On peut calculer des valeurs de productivité, rapport P:B (production : biomasse), pour le méso- et le macrozooplancton, à partir des données figurant sur les schémas des figures 5 à 7 (la biomasse étant corrigée des détritiques). On obtient alors des valeurs légèrement différentes selon l'élément que l'on considère, bien qu'en théorie les temps de renouvellement (ou "turn-over") de la biomasse doivent être identiques pour C, N ou P. Ceci provient des valeurs arrondies présentées sur les schémas. Ces rapports P:B sont de 1,00 pour le mésozooplancton et 1,30 pour le macrozooplancton, ce qui signifie qu'il faut une journée (24h) pour que la biomasse double dans le premier cas et 0,76 jour (18h), dans le second. Ces temps de renouvellement de la biomasse sont très rapides, mais possibles.

En particulier, dans le cas du macrozooplancton où les Salpes dominant, LE BORGNE et MOLL (1986) obtiennent des turn-overs encore plus rapides pour *Thalia democratica*. Les particules $< 50 \mu\text{m}$ présentent, un temps de renouvellement de 7 heures (CHARPY et al., 1986). Ces temps très courts peuvent être attribués à l'influence de la température (29°C), à la nature des organismes impliqués dans la production (e.g. *Thalia democratica*) et à la richesse du milieu en particules.

Enfin, selon le schéma présenté ici, la production totale du zooplancton représente 14 % de la production autotrophe mesurée au ^{14}C , 21 % de celle de l'azote et 148 % de celle de phosphore, ce dernier résultat jetant un doute sur la valeur d'assimilation de ^{32}P qui a été présentée et qui est vraisemblablement sous-estimée. Les pourcentages précédents de 14 et 21 % sont parfois appelés coefficients de transfert et se situent dans la moyenne des valeurs habituellement utilisées, ce qui permet de penser que, dans le cas du carbone et de l'azote, les nombres présentés sur le schéma montrent que le zooplancton du lagon peut subsister à partir de la seule production primaire planctonique. En utilisant un coefficient de transfert voisin pour le flux allant du zooplancton aux planctonophages, soit 15 %, on peut estimer la production de ces derniers à : $1015 \times 365 = 370 \text{ mgC/m}^3/\text{an}$, soit environ 3,7 g de poids frais/ m^3/an si l'on admet que le carbone représente 50 % du poids sec et ce dernier 20 % du poids frais.

3 - CONCLUSION

Les valeurs qui viennent d'être présentées sont cohérentes, à l'exception de l'assimilation de phosphore par les autotrophes, largement sous-estimée. Elles montrent que la production primaire planctonique couvre le double des besoins nutritifs du zooplancton, le surplus pouvant soit être utilisé par du nanozooplancton dont la biomasse n'a pas été évaluée, soit sédimenter pour être utilisé ultérieurement par le benthos. Inversement, l'excrétion du zooplancton ne couvrirait que 10 % des besoins en azote de la production primaire, le reste pouvant provenir de l'excrétion d'autres animaux (nanozooplancton, necton) ou de la minéralisation bactérienne ou d'apports de nitrate et phosphate (production

nouvelle). Un tel schéma, cependant, doit être considéré avec prudence car il n'est basé que sur une dizaine de jours d'observations. On peut se demander, par exemple, si l'importance du macrozooplancton est toujours aussi élevée ou si la pullulation de *Thalia democratica* n'a pas été accidentelle. C'est pour cette raison que des prélèvements hebdomadaires de zooplancton sont faits depuis juin 1985. Ils devraient fournir, à la station 6, une meilleure estimation de la moyenne des biomasses et des indications sur les successions de populations.

BIBLIOGRAPHIE

- ANONYME, 1968 - Zooplankton sampling. Monographs Oceanogr. Methodol., 2 : 174 p.
- ARMSTRONG (F.A.) et TIBBITTS (S.) - 1968 - Photochemical combustion of organic matter in seawater for nitrogen, phosphorus and carbon determination. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 48 : 143-152.
- BLANCHOT (J.) et MDLL (P.) - 1986 - Le zooplancton de l'atoll de Tikehau en avril 1985 : composition faunistique de la fraction 35-200 μ m. DRSTOM/TAHITI, Notes et Doc. Océanogr.,
- BUTLER (E.I.), CORNER (E.D.S.) et MARSHALL (S.M.), 1970 - On the nutrition and metabolism of zooplankton. 7. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by Calanus in the Clyde sea-area. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 50 : 525-560.
- CHARPY (L.), 1984 - Quelques caractéristiques de la matière organique particulaire du lagon. DRSTOM/TAHITI, Notes et Doc. Océanogr., 22 : 13-24.
- CHARPY (L.), LEMASSON (L.) et TEURI (J.), 1985 - Résultats de la Mission TIK 009. Environnement, matière organique particulaire, production phytoplanctonique et hétérotrophique. DRSTOM/TAHITI, Arch. Océanogr., 85-14 : 36 p.
- CHARPY (L.), BONNET (S.), LE BORGNE (R.) et TEURI (J.), 1986 - Environnement, matière organique particulaire et production phytoplanctonique de l'atoll de Tikehau en avril 1985. DRSTOM/TAHITI, Notes et Doc. Océanogr., 28 : 81-113.
- CONOVER (R.J.), 1966 - Assimilation of organic matter by zooplankton. Limnol. Océanogr., 11 : 338-345.
- CORNER (E.D.S.), HEAD (R.N.) et KILVINGTON (C.C.), 1972 - On the nutrition and metabolism of zooplankton : the grazing of Biddulphia cells by Calanus helgolandicus. J. Mar. Biol. Assoc. U.K., 52 : 847-861.
- GERBER (R.P.) et GERBER (M.B.), 1979 - Ingestion of natural particulate organic matter and subsequent assimilation, respiration and growth by tropical lagoon zooplankton. Mar. Biol., 52 : 33-43.
- LE BORGNE (R.), 1975 - Méthodes de mesures des biovolumes, poids sec, sans cendre et des éléments C, N, P du mésozooplancton utilisées au C.R.D. d'Abidjan. Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan, 6 : 165-176.

- LE BORGNE (R.), 1978 - Evaluation de la production secondaire plantonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. Oceanol. Acta, 1 : 107-118.
- LE BORGNE (R.), 1979 - Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results. J. exp. mar. Biol. Ecol., 37 : 127-137.
- LE BORGNE (R.), 1982 - Zooplankton production in the eastern tropical Atlantic Ocean : Net growth efficiency and P:B in terms of carbon, nitrogen, and phosphorus. Limnol. Oceanogr., 27 : 681-698.
- LE BORGNE (R.) et MDLL (P.), 1986 - Le zooplankton de l'atoll de Tikehau en avril 1985 : note sur la production de Thalia democretica (Thaliacés, Salpides). ORSTOM/TAHITI, Notes et Doc. Océanogr., 28 : 153-167.
- MADIN (L.P.), CETTA (C.M.) et Mc ALISTER (V.L.), 1981 - Elemental and biochemical composition of salps (Tunicate, Thaliacea). Mar. Biol., 63 : 217-226.
- MENZEL (D.W.) et CORWIN (N.), 1965 - The measurement of total phosphorus in seawater based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. Limnol. Océanogr., 10 : 280-283.
- STRICKLAND (J.D.H.) et PARSONS (T.R.), 1968 - A practical handbook of seawater analysis. Fish. Res. Board Canada, 167 : 310 p.

Annexe 1: Valeurs de poids sec (PS) de zooplancton.

MPv: MP2 vertical MPh: MP2 horizontal de surface Ph: filet de 35µm

Station	N° trait	Date	Heure	Long.Filée (m)	Vol.Filtrée (m3)	Poids sec (mg)	PS/m3	P.S./m2
6	MPv 2	30.3	9.45	30	7.50	50.8	33.73	1011.9
7	- 3	"	10.45	32	8.00	129.2	20.84	666.9
9	- 4	"	11.15	31	7.75	78.4	19.55	606.1
25	- 5	"	11.50	34	8.50	95.1	15.34	521.6
2	- 7	"	12.30	20	5.00	58.7	11.93	238.6
1	- 8	"	13.30	37	9.25	27.1	2.70	99.9
3	- 9	"	14.30	26	6.50	79.8	19.9	517.4

6	MPv 10	1.4	8.45	20	5.00	156.8	31.36	627.2
"	- 12	2.4	7.10	21	5.25	151.0	28.76	604.0

"	- 14	3.4	7.30	19	4.75	178.0	37.47	712.0
"	MPh 1	"	7.35	0	31.40	2.1	.07	-
"	MPv 15	"	8.30	23	5.75	324.7	56.47	1298.8
"	Ph 1	"	8.20	26	3.68	28.3	7.69	200.0
"	MPv 16	"	11.15	21	5.25	103.1	19.64	421.4
"	MPh 2	"	11.20	0	16.58	143.2	8.64	-
"	MPv 17	"	15.40	19	4.75	111.1	23.39	444.4
"	MPh 3	"	15.45	0	17.13	156.1	9.11	-
"	MPv 18	"	19.00	19	4.75	157.7	33.20	630.8
"	MPh 4	"	19.05	0	18.23	412.7	22.64	-
"	MPv 19	"	23.00	25	6.25	235.0	37.60	940.0
"	MPh 5	"	23.05	0	16.40	319.9	19.51	-
"	MPv 20	4.4	6.35	19	4.75	107.6	22.65	430.4
"	MPh 6	"	6.45	0	10.94	189.7	17.34	-

"	MPv 22	5.4	7.30	23	5.75	83.7	14.56	334.8
"	Ph 2	6.4	7.15	19	2.66	31.8	11.95	227.1
"	MPv 23	"	7.25	19	4.75	218.5	46.00	874.0
"	Ph 5	8.4	7.20	25	3.50	14.7	4.20	105.0
"	MPv 25	"	7.30	22	5.50	121.3	22.05	485.2
"	Ph 7	9.4	7.10	24	3.36	21.1	6.28	150.7
"	MPv 26	"	7.25	20	5.00	125.9	25.18	503.6

"	MPv 29	10.4	7.20	18	4.50	226.9	50.42	907.6
"	Ph 10	"	7.10	25	3.50	59.4	16.97	424.3
7	MPv 30	"	9.30	30	7.50	111.1	14.81	444.4
9	MPv 31	"	10.00	25	6.25	113.5	18.16	454.0
25	MPv 32	"	11.30	27	6.75	98.0	14.52	392.0
2	MPv 33	"	12.00	21	5.25	96.1	18.30	384.4
1	MPv 35	"	13.10	35	8.75	57.6	6.58	230.4
3	MPv 37	"	13.45	23	5.75	102.2	17.77	408.8

Annexe 2: Composition en matière organique, C,N,P du zooplancton "total"

MPv: MP2 vertical MPh:MP2 horizontal de surface PH: filet de 33µm vertical

Station	N° trait	Date	Heure	Profondeur (m)	P.S.S.C. (%)	C (%)	N (%)	P (%)
7	MPv 3	30.03.85	10.45	32	59.2	-	-	-
6	MPv 10	01.04.85	8.45	20	57.5	-	-	-
"	MPv 12	02.04.85	7.10	21	52.2	22.6	4.24	1.68
"	MPv 14	03.04.85	7.30	19	45.3	-	-	-
"	Ph 1	"	8.20	26	52.1	-	-	-
"	MPh 2	"	11.20	0	37.1	-	-	-
"	MPh 3	"	15.45	0	52.1	-	-	-
"	MPh 18	"	19.00	19	64.5	-	-	-
"	MPh 4	"	19.05	0	67.8	-	-	-
"	MPh 19	"	23.00	25	61.0	-	-	-
"	MPh 5	"	23.05	0	61.0	-	-	-
"	MPv 20	04.04.85	6.35	19	51.4	-	-	-
"	MPh 6	"	6.45	0	50.7	-	-	-
"	MPv 23	06.04.85	7.25	19	70.1	-	-	-
"	MPv 24	"	16.45	19	-	18.8	4.00	0.37
"	Ph 4	"	16.35	23	-	15.6	2.49	1.18
"	MPv 29	10.04.85	7.20	18	-	-	-	-
"	Ph 6	08.04.85	7.25	25	-	11.5	1.82	1.22
"	Ph 9	09.04.85	10.35	23	-	12.4	1.11	1.32

- Annexe 3: Composition en matière organique, carbone, azote, phosphore du zooplancton au point 6. Les pourcentages sont rapportés au poids sec, les rapports sont en atomes/atomes.

Espèce/taille	Date	Heure	Ipssc	IC	IN	IP	C/N	N/P	C/P
200-500µm	3.04.85	8.30	37.5	-	-	-	-	-	-
500-2000µm	"	"	36.8	-	-	-	-	-	-
>2000µm	"	"	51.7	-	-	-	-	-	-
200-500µm	9.04.85	7.25	44.5	16.9	3.00	0.44	6.61	15.0	99
500-2000µm	"	"	74.5	28.2	6.44	1.00	5.11	14.3	73
>2000µm	"	"	79.3	14.7	3.50	0.38	4.90	20.4	100
<u>U. vulgaris</u>	8.04.85	7.30	-	30.64	8.57	0.71	4.18	26.7	111
	9.04.85	10.30	-	32.15	8.89	0.80	4.22	24.6	104
<u>T. democratica</u>	8.04.85	7.30	-	1.89	0.44	0.075	5.00	13.0	65
	9.04.85	10.30	-	1.93	0.42	0.070	5.37	13.3	71
Fèces d' <u>U. vulgaris</u>	-	-	-	0.37	0.12	-	3.60	5.3 *	19 *
	-	-	-	0.42	0.08	-	6.09	3.5 *	22 *
	-	-	-	-	-	0.05	-	-	-
	-	-	-	-	-	0.18	-	-	-

* calculé avec un IP de 0.05.

Annexe 4 : Résultats de l'étude de l'influence de la durée d'incubation sur les taux et les rapports de respiration-excrétion d'*Undinula vulgaris* (température:29°C)

Série	Durée (h)	Pds/L (µg)	Taux métaboliques				Rapports atomiques						Pourcentages		Observations			
			Resp	NH4	NT	PO4	PT	O:NH4	O:PO4	O:NT	O:PT	NH4:PO4	NT:PT	NH4:NT		PO4:PT		
1	3h15	-	-	-	-	-	-	18.9	217	17.6	139	11.5	7.9	92.6	63.9	pas de valeurs de poids secs, incertitudes sur dosages de O2 et NH4-N		
	"	-	-	-	-	-	-	14.2	104	15.7	96	7.3	6.1	111.0	92.3			
	6h05	1.8	-	2.95	5.73	0.440	0.790	-	286	-	159	6.8	7.3	51.5	55.6			
	"	2.4	-	-	2.71	0.150	0.380	-	-	-	-	-	7.1	-	39.1			
	9h10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6.4	-	-	46.2			
	24h	-	-	-	-	-	-	11.4	245	9.1	94	21.5	10.3	79.3	38.1			
	"	-	-	-	-	-	-	15.0	165	7.5	86	11.0	11.4	50.2	52.0			
	2	3h10	-	-	-	-	-	-	9.0	186	-	165	-	-	-		88.9	pas de valeurs de poids secs, ni de dosages d'azote total
	"	"	-	-	-	-	-	-	9.0	97	-	78	10.8	-	-		80.0	
	6h05	-	-	-	-	-	-	-	12.0	206	-	158	17.1	-	-		76.7	
"	-	-	-	-	-	-	-	12.0	161	-	123	13.4	-	-	76.6			
9h20	-	-	-	-	-	-	-	-	196	-	153	7.9	-	-	77.8			
"	-	-	-	-	-	-	-	-	237	-	160	9.0	-	-	67.8			
12h	-	-	-	-	-	-	-	-	299	-	123	7.3	-	-	41.1			
"	-	-	-	-	-	-	-	-	251	-	155	9.2	-	-	61.5			
24h15	4.0	280	1.88	-	0.116	0.146	13.3	215	-	171	16.1	-	-	-	79.7			
"	5.5	207	1.35	-	0.086	0.126	13.7	214	-	147	15.6	-	-	-	68.6			
4	3h00	8.5	179	1.21	-	0.235	0.264	13.3	68	-	61	5.1	-	-	89.3			
	"	5.0	272	1.17	2.77	0.288	0.240	20.8	84	8.8	-	4.1	11.5	42.2	-			
	6h00	5.1	227	0.75	1.34	0.227	-	27.3	89	15.1	-	-	7.4	55.6	-			
	"	8.3	265	0.83	1.19	0.202	-	28.6	117	19.9	-	-	6.2	69.6	-			
	9h00	4.1	215	1.22	1.18	0.130	0.176	15.8	147	16.2	109	9.4	6.7	-	74.1			
	"	7.3	161	0.68	1.42	0.124	0.157	21.0	116	10.2	91	5.5	9.0	48.2	79.1			
	12h00	5.5	207	0.61	-	-	-	30.1	172	-	-	-	-	-	-			
	"	6.6	203	0.60	-	-	-	30.2	171	-	-	-	-	-	-			
	24h10	4.8	236	1.73	-	0.118	0.126	12.2	170	-	167	13.9	7.6	-	98.3			
	"	7.4	196	1.22	-	0.102	-	14.4	172	-	181	12.0	-	-	-			

Taux de respiration (Resp.) en µl O2/µg p.s./j ; Taux d'excrétion en µatg N ou P/µg p.s./j

Annexe 5: Valeurs des taux et des rapports métaboliques pour le zooplancton de TIKEHAU (température: 29°5).
Mêmes unités que pour l'annexe 4.

5a- Microzooplancton (35-200µm)

Série	Date	Durée	Poids sec/L	Nombre individus	P.S. individ. moyen (µg)	Taux métaboliques				Rapports atomiques				Pourcentages				
						Resp	NH4	NTotal	PO4	Ptotal	O:NH4	O:PO4	O:NT	O:PT	NH4:PO4	NT:PT	NH4:NT	PO4:PT
3	6.4.85	6h10	3.51	-	-	193	-	2.316	0.210	0.221	-	78	7.4	82	-	11.1	-	105
"	"	6h10	3.46	-	-	95	-	4.151	0.123	0.190	-	69	-	45	-	-	-	64.7
5	9.4.85	9h50	2.50	-	-	323	-	-	0.108	0.127	-	268	-	227	-	-	-	84.6
"	"	9h50	2.51	-	-	59	-	0.624	0.107	0.195	-	49	8.4	27	-	3.2	-	55.0
6	10.4.85	10h00	2.54	-	-	94	1.351	1.767	0.033	0.047	6.2	255	4.8	179	-	-	76.5	70.0
"	"	"	1.52	-	-	-	2.432	-	0.024	-	-	-	-	-	-	-	-	-
"	"	"	7.83	-	-	-	0.595	-	0.005	0.006	-	-	-	-	-	-	44.6	75.0

5b- Mésozooplancton (200-2000µm)

6	10.4.85	9h35	2.00	-	-	225	2.358	1.938	0.169	0.238	8.6	119	10.4	85	13.9	8.2	121	71.1
"	"	"	3.4	-	-	250	1.669	1.684	0.173	0.228	13.4	129	13.3	98	9.7	7.4	19	75.8
"	"	"	2.6	-	-	260	1.837	2.173	0.188	0.212	12.6	124	10.7	110	9.8	10.3	85	88.6
"	"	"	1.2	-	-	308	3.896	3.854	0.323	0.458	8.6	104	8.7	73	12.1	8.4	101	70.5

5c- *Undinula vulgaris* (Copépodes)

4	8.4.85	9h00	4.1	24	171	215	1.22	1.18	0.130	0.176	15.8	147	16.2	109	9.4	6.7	-	74.1
"	"	"	7.3	46	159	261	0.68	1.42	0.124	0.157	21.0	116	10.2	91	5.5	9.0	48.2	79.1

5d- *Thalia democratica* (Thaliacés)

3	6.4.85	6h30	13.1	62	211	80	-	-	0.045	0.054	-	159	-	134	-	6.3	-	84.2
"	"	"	14.5	64	227	85	-	-	0.059	-	-	130	-	-	-	9.4	-	-
"	"	"	12.8	63	203	123	-	-	0.069	-	-	158	-	-	-	9.2	-	-
"	"	"	13.2	50	264	80	-	-	0.045	-	-	159	-	-	-	-	-	-
5	9.4.85	10h00	7.5	-	-	134	0.071	1.280	0.131	0.277	15.6	92	9.4	53	5.9	5.6	60.3	57.7
"	"	"	6.7	-	-	201	0.981	2.088	0.201	0.312	18.3	89	8.6	57	4.9	6.7	47.0	64.4
"	"	"	5.2	-	-	162	0.794	1.957	0.152	0.249	18.2	95	7.4	58	5.2	7.9	40.6	61.1
"	"	"	6.8	-	-	124	0.646	1.496	0.116	0.191	17.1	87	6.9	55	5.1	8.0	40.3	63.2
6	10.4.85	10h00	7.3	37	197	112	0.519	0.536	0.097	0.108	19.2	103	18.0	92	5.4	5.1	93.5	89.4
"	"	"	12.4	73	165	83	0.652	-	0.088	0.106	11.4	84	-	70	7.4	4.2	-	82.7
"	"	"	20.8	-	-	50	0.613	-	0.064	0.089	12.3	117	-	85	9.6	4.9	-	72.1
"	"	"	16.3	-	-	87	0.674	0.739	0.074	0.112	11.5	104	10.5	69	9.1	6.6	91.2	66.4