

AZOTE ET PHOSPHORE CHEZ UN CRUSTACÉ MACROPLANCTONIQUE, *MEGANYCTIPHANES NORVEGICA* (M. Sars) (EUPHAUSIACEA): EXCRÉTION MINÉRALE ET CONSTITUTION

CLAUDE ROGER

Centre de Recherches océanographiques, Abidjan, Côte d'Ivoire

Résumé: L'excrétion de NH_4 et de PO_4 par des spécimens méditerranéens de l'euphausiacé *Meganyctiphanes norvegica* (poids sec individuel moyen 60 mg) a été mesurée pendant une période de un an. Les expériences ont été réalisées à 13°C sur des animaux fraîchement capturés, maintenus individuellement dans de l'eau de mer non filtrée. L'influence possible de ces procédures expérimentales sur les valeurs obtenues est discutée. La réutilisation des produits d'excrétion par le phytoplancton, et l'activité bactérienne, sont peu importantes en raison de la durée limitée des expériences (4-38 h). Les taux d'excrétion en NH_4 et PO_4 sont plus élevés en début d'incubation puis décroissent, atteignant un niveau stable après environ 8 h pour NH_4 , mais diminuant régulièrement tout au long des 38 h de la plus longue expérience en ce qui concerne PO_4 . En dépit d'une influence possible du 'stress' de la capture, on considère que les valeurs élevées du début sont les plus proches des taux réels *in situ*, car elles sont voisines de celles observées sur des animaux nourris modérément en captivité; au contraire, les valeurs plus stables mais plus faibles obtenues par la suite sont du même ordre que celles des animaux élevés à jeun. Cependant, ce sont ces valeurs stabilisées qui doivent être utilisées pour l'étude des variations saisonnières. Les taux d'excrétion sont faibles (0,07 à 0,11 $\mu\text{g-at.NH}_4\text{-N}$ et 0,009 à 0,010 $\mu\text{g-at.PO}_4\text{-P}$ par mg de poids sec et par jour) en été, automne et début d'hiver. Ils augmentent dès janvier-février (0,12 $\mu\text{g-at.NH}_4\text{-N.mg}^{-1}\text{.jour}^{-1}$ et 0,015 $\mu\text{g-at.PO}_4\text{-P.mg}^{-1}\text{.jour}^{-1}$), atteignant les valeurs les plus élevées au printemps (0,25 $\mu\text{g-at.NH}_4\text{-N.mg}^{-1}\text{.jour}^{-1}$ et 0,026 $\mu\text{g-at.PO}_4\text{-P.mg}^{-1}\text{.jour}^{-1}$). Les proportions respectives des formes minérales et organiques dans les produits d'excrétion sont discutées. Simultanément, les teneurs des animaux en azote et en phosphore ont été mesurées; elles s'élèvent respectivement à 9,5% et à 0,8% du poids sec (valeurs annuelles moyennes). En considérant l'excrétion minérale seule, on obtient un 'turnover' moyen de 66 jours pour l'azote (61-92 jours de mai-février, 28-32 jours en mars-avril) et de 16 jours pour le phosphore (12-22 jours, différences saisonnières peu marquées). Le rapport atomique N/P moyen dans l'excrétion s'élève à 9,1 mesuré après 8-12 h d'incubation (il augmente par la suite, en raison de la décroissance continue de l'excrétion de PO_4), mais il existe des variations saisonnières notables. Le rapport atomique N/P moyen de constitution des animaux est de 27,4; il est plus faible (22,4) de mars à aout, plus élevé de septembre à février. Dans le but d'analyser l'évolution du rapport N/P dans la chaîne *proies* → *prédateur* → *excrétion*, qui permet le calcul de l'efficacité de croissance k_2 , et par conséquent de la production secondaire, les teneurs en azote et phosphore des contenus stomacaux des *M. norvegica* ont également été mesurées. Pour une raison non identifiée (peut-être une origine terrestre des particules ingérées, ou une perte de phosphore au cours de la conservation des échantillons) les valeurs obtenues sont aberrantes (N/P atomique = 69, au lieu d'une valeur nécessairement comprise entre 9,1 et 27,4) et ne permettent pas le calcul de k_2 .

Abstract: Ammonia and phosphate excretion by the Mediterranean euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) (mean individual dry weight, 60 mg) has been measured for one year. Experiments were conducted at 13°C on single, freshly caught animals maintained in unfiltered sea water. Possible influence of these experimental procedures upon values obtained are discussed. Phytoplankton re-uptake and bacterial activity proved insignificant, because of the short duration of the experiments (4-38 h). NH_4 and PO_4 excretion rates are higher shortly after collection and then decrease, reaching a steady level after 8 h for NH_4 , but continuously decreasing during the 38 h of the longer experiment in the case of PO_4 . It is considered that earlier higher values are likely to be more representative of *in situ* rates

despite possible 'stress' effects, because they are close to those of moderately fed animals kept in captivity; more stable values observed after 8–12 h are close to those of starved animals. Nevertheless, lower stabilized values are best used when investigating seasonal variations. Excretion rates are low (0.07 to 0.11 $\mu\text{g-at.NH}_4\text{-N.mg}^{-1}.\text{day}^{-1}$, and 0.009 to 0.010 $\mu\text{g-at.PO}_4\text{-P.mg}^{-1}.\text{day}^{-1}$) in summer, autumn and early winter. They rise sharply from January–February (0.12 $\mu\text{g-at.NH}_4\text{-N.mg}^{-1}.\text{day}^{-1}$ and 0.015 $\mu\text{g-at.PO}_4\text{-P.mg}^{-1}.\text{day}^{-1}$) to peak spring values (0.25 $\mu\text{g-at.NH}_4\text{-N.mg}^{-1}.\text{day}^{-1}$ and 0.026 $\mu\text{g-at.PO}_4\text{-P.mg}^{-1}.\text{day}^{-1}$). The significance of inorganic excretion with regard to total (inorganic + organic) excretion is discussed. The nitrogen and phosphorus content of the animals were simultaneously measured and amount, respectively, to 9.5 and 0.8% of body dry weight (mean yearly value). Based on inorganic excretion only, the mean values of turnover are 66 days for nitrogen (61–92 days from May to February, 28–32 days in March–April) and 16 days for phosphorus (12–22 days with limited seasonal variation). Mean N/P ratio by atoms for excretion amounts to 9.1 after 8–12 h (it increases afterwards due to continual decrease in PO_4 excretion) but there are significant seasonal variations. The mean N/P ratio by atoms for the animals is 27.4; it is lower (22.4) between March and August, and higher (29.2) from September to February. With a view to investigating the change in the N/P ratio in the chain prey \rightarrow predator \rightarrow excretion, which allows calculation of growth efficiency factor (k_2) and hence secondary production, the nitrogen and phosphorus of the stomach contents of the animals were measured. Due to unknown bias (possibly a terrestrial origin of food particles, or loss of phosphorus during conservation of samples), the results were disappointing (N/P by atoms = 69, instead of a value necessarily ranging between 9.1 and 27.4), and did not allow calculation of k_2 .

INTRODUCTION

L'importance de l'excrétion du zooplancton en tant que source d'azote et de phosphore pour le phytoplancton est reconnue depuis longtemps (Gardiner, 1937; Redfield, Smith & Ketchum, 1937 pour le phosphore; Harris, 1959 pour l'azote), et de nombreux travaux ont été consacrés à cette question depuis une quinzaine d'années (*vide* revue par Corner & Davies, 1971). En effet, il arrive fréquemment que la seule excrétion du zooplancton fournisse une grande partie de l'azote et du phosphore nécessaires à la production primaire, cet apport étant encore important dans les situations (upwelling par exemple) où la plus grande partie des sels nutritifs est d'origine advective (Herbland, Le Borgne & Voituriez, 1973; Smith & Whitley, 1977).

En outre, Harris & Riley (1956) ayant observé que le rapport azote/phosphore de constitution du zooplancton herbivore est plus élevé que celui du phytoplancton dont il se nourrit, Ketchum (1962) a montré que l'analyse du rapport N/P dans la séquence nourriture \rightarrow prédateur \rightarrow excrétion permet le calcul de l'efficacité de croissance k_2 et par conséquent l'estimation de la production secondaire¹. Cette méthode, exposée en détail par Le Borgne (sous presse c), a été utilisée notamment par Butler, Corner & Marshall (1969, 1970) sur *Calanus* et par Le Borgne (sous presse, b) sur le zooplancton total de l'Atlantique équatorial.

¹ Selon la terminologie de Le Borgne (sous presse, c), si les coefficients d'assimilation de l'azote et du phosphore sont égaux, l'efficacité de croissance k_2 pour ces deux éléments est égale à : pour le phosphore, $k_2 = (a_1 - a_2)/(a_3 - a_2)$ et pour l'azote, $k_2 = [(a_1 - a_2)/(a_3 - a_2)].a_3/a_1$ avec, a_1 = rapport N/P de constitution de la nourriture, a_2 = rapport N/P de l'excrétion du prédateur, et a_3 = rapport N/P de constitution du prédateur.

L'objectif des recherches exposées dans le présent article était double: estimer quantitativement la régénération des sels nutritifs par les crustacés du macroplancton et du micronecton; et rechercher si la méthode de mesure de la production secondaire par l'analyse des rapports N/P peut s'appliquer aux organismes du macroplancton et du micronecton, généralement carnivores, c'est à dire placés beaucoup plus haut dans les réseaux trophiques que le petit zooplancton (généralement herbivore) auquel s'est jusqu'ici limité ce genre d'investigations.

On a choisi de travailler sur *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars), qui est l'un des crustacés macroplanctoniques les plus abondants en Méditerranée et également commun en Atlantique nord. Les recherches ont été faites à la Station Marine de Villefranche sur Mer (Méditerranée).

MÉTHODES

OPÉRATIONS À BORD

Récolte des animaux

La récolte se fait de nuit, généralement entre 20 et 24 heures, à une distance de la côte variant entre 2 et 45 milles (habituellement vers 5 milles). Une bouteille Niskin de 30 l prélève de l'eau à 30 m de profondeur. Cette eau est directement versée dans les flacons de 1 l en verre brun destinés à recevoir les animaux. Ces flacons ont été préalablement lavés à l'acide chlorhydrique à 10% pendant 24 h, rincés à l'eau courante pendant 5 min puis deux fois à l'eau de mer juste avant remplissage. Les flacons sont fermés par une feuille d'aluminium.

Chaque série d'expériences comprend 10 flacons de 1 l. Les 3 premiers sont des témoins, qui ne recevront pas d'animaux; deux d'entre eux sont enrichis en NH_4 et en PO_4 (NH_4Cl et KH_2PO_4) pour tester la réutilisation éventuelle de ces produits par le phytoplancton ou les bactéries. Les 7 autres flacons reçoivent chacun 1 *Meganyctiphanes norvegica*.

Les animaux sont récoltés entre 0 et 50 m de profondeur (généralement vers 30 m) par un chalut Isaacs-Kidd de 10 pieds ou par un filet Omori (Omori, 1965) trainés lentement (1 à 2 noeuds) pendant une quinzaine de minutes. Le collecteur est délicatement vidé dans un grand bac, où les animaux sont prélevés un à un, à l'aide d'une petite passoire en plastique ou d'un petit becher, et versés aussitôt dans les flacons d'expérience (temps t_0).

La température à 30 m de profondeur au large de Villefranche se situe très généralement entre 13 et 15°C de novembre à juillet, et entre 15 et 17°C d'août à octobre. Compte tenu du laps de temps assez bref (habituellement moins de deux heures) qui s'écoule entre la récolte des animaux et l'arrivée au laboratoire, il suffit de laisser les flacons sur le pont pour que leur température se maintienne entre ces limites.

Récolte des proies

Parallèlement à la récolte des animaux vivants destinés aux mesures d'excrétion, on recueille en mer ce qui est supposé être la nourriture de *M. norvegica*. Deux techniques ont été successivement employées. On a d'abord considéré que la nourriture de *M. norvegica*, qui consomme essentiellement des particules de tailles comprises entre 30 et 130 μm (J.M. Artiges, comm. pers.), pouvait être représentée par les particules retenues par une soie de 50 μm filtrant de l'eau prélevée vers 30 m de profondeur par la bouteille Niskin. Trente litres d'eau sont ramenés à terre dans des jerrycans.

Devant les résultats aberrants obtenus, on a ensuite préféré prélever directement la nourriture dans les estomacs de *M. norvegica* pêchées en même temps que celles destinées aux mesures d'excrétion. Les animaux sont congelés à bord, aussitôt après la capture, le prélèvement du contenu stomacal se faisant à terre. Cette méthode n'a pas non plus donné satisfaction (cf., p. 72).

OPÉRATIONS À TERRE

Mesure de l'excrétion

Dès l'arrivée au laboratoire, les 10 flacons (7 contenant chacun une *M. norvegica* et 3 témoins sans animaux) sont placés à l'obscurité, à 13°C pour les expériences ayant eu lieu entre septembre 1976 et juin 1977, à 17°C pour celles d'août et septembre 1976. Ces températures sont du même ordre que celles rencontrées pendant ces périodes par les animaux durant leur séjour nocturne vers 30 m de profondeur.

Le dosage des produits de l'excrétion minérale (NH_4 et PO_4) est réalisé par un Auto analyseur Technicon qui prélève directement l'eau dans les flacons où se trouvent les animaux. Pour éviter de pomper les pelotes fécales, on adapte à l'extrémité des 'plumes' du Technicon de petites crépines en mailles de 50 μm . Afin d'étudier l'évolution de l'excrétion dans le temps, plusieurs mesures sont faites successivement, après des temps d'incubation variables, compris entre 4 et 38 h. Ces durées d'expérience sont suffisamment brèves pour qu'il ne soit pas nécessaire de changer l'eau des flacons. Aucune nourriture n'est fournie.

L'utilisation d'eau non filtrée comme milieu d'élevage a l'avantage d'offrir aux animaux des conditions plus proches du milieu naturel, et, en particulier, d'atténuer peut-être les effets du jeûne, dont l'action sur l'activité excrétrice est évidente (cf., pp. 74 et 78). L'activité métabolique éventuelle des particules contenues dans l'eau peut être considérée comme négligeable en regard de celle des *M. norvegica*, qui sont des animaux de grande taille, et, de toutes façons, elle est prise en compte puisque toutes les valeurs d'excrétion sont obtenues par différence entre les flacons ayant reçu des animaux et les témoins n'en contenant pas. Des tests ont cependant été réalisés pour évaluer l'action éventuelle du phytoplancton (réutilisation des produits d'excrétion des animaux) en filtrant l'eau destinée à certains

flacons sur une maille de 10 μm à la sortie de la bouteille Niskin. De même, on a utilisé à plusieurs reprises des antibiotiques pour déceler une éventuelle action bactérienne (*cf.* p. 69).

Mesures de constitution (M. norvegica et proies)

Lorsque les mesures d'excrétion sont achevées, chaque animal est rapidement rincé à l'eau distillée puis placé en étuve à 60°C. Après 48 h, l'animal est pesé (poids sec), puis broyé à sec dans un mortier. Le broyat est dilué d'environ 5 ml d'eau distillée puis homogénéisé par passage dans un broyeur à ultrasons. Deux sous-échantillons de 50 ou 100 μl (selon le poids de l'animal) sont prélevés à l'aide d'une pipette Eppendorf et placés dans deux nacelles en aluminium d'analyseur CHN, de façon que chaque nacelle reçoive l'équivalent d'environ 1 mg de matière sèche. Les nacelles, qui ont préalablement été gravées, lavées à l'alcool à 90%, rincées à l'eau distillée, séchées et pesées à $\pm 0,02$ mg, sont mises en étuve à 60°C pour 48 h. L'une des deux nacelles est alors placée en dessiccateur stocké à -20°C; elle est destinée au dosage ultérieur de l'azote (*vide infra*). L'autre est immédiatement pesée au 0,02 mg (détermination du poids de matière sèche qu'elle contient) et est utilisée pour le dosage du phosphore (*vide infra*).

Les animaux conservés pour l'analyse du contenu stomacal sont décongelés, et les contenus stomacaux, déposés dans les nacelles en aluminium, subissent exactement la même séquence d'opérations que celle décrite ci-dessus pour les broyats de *M. norvegica*. Il faut de 3 à 5 contenus stomacaux pour obtenir environ 0,5 mg de matière sèche, donc 6 à 10 contenus stomacaux pour remplir les deux nacelles destinées respectivement au dosage de l'azote et du phosphore. En utilisant ce nombre de contenus stomacaux, on obtient donc une seule valeur pour N et une seule valeur pour P, considérées comme des moyennes représentatives.

Lorsque la nourriture des *M. norvegica* est représentée par les particules contenues dans l'eau prélevée à la bouteille Niskin, les 30 l d'eau ramenés au laboratoire sont traités de la façon suivante. Quinze litres sont filtrés sur une soie de 50 μm , qui est ensuite mise en étuve à 60°C pendant 48 h, puis utilisée immédiatement pour le dosage du phosphore (*vide infra*). Les 15 l restant sont filtrés sur une autre soie de 50 μm , puis les particules retenues sont transférées, à l'aide d'eau de mer sans particules (filtrée sur 0,45 μm), sur un filtre en fibres de verre (Whatman GFC) préalablement passé au four à 500°C pendant 2 h (destruction de la matière organique); le filtre est ensuite séché à 60°C pendant 48 h puis stocké en dessiccateur à -20°C jusqu'au dosage de l'azote à l'analyseur CHN (*vide infra*).

Dosage de l'azote et du carbone

Les échantillons sont analysés par un appareil CHN Perkin-Elmer model 240 (Laboratoire d'Hydrobiologie Marine du Centre Universitaire de Marseille-Luminy), après un stockage en dessiccateur à -20°C, dont la durée a été de 8 à 91 jours selon

les séries. Les nacelles contenant les broyats de *M. norvegica* et les contenus stomacaux sont pesées à $\pm 0,02$ mg avant analyse. En ce qui concerne les particules retenues par le filtre en fibres de verre, les valeurs sont rapportées au volume d'eau filtré. Dans tous les cas, les résultats tiennent compte des valeurs fournies par des témoins (nacelles vides, filtres vierges) ayant subi les mêmes manipulations et stockage.

Dosage du phosphore

Le dosage du phosphore se fait par oxydation au persulfate de potassium ($K_2S_2O_8$), selon une technique adaptée de Menzel & Corwin (1965). Les échantillons (nacelles contenant les broyats d'animaux ou les contenus stomacaux, soies portant les particules) sont placés dans des canettes étanches (canettes de salinité préalablement lavées au HCl 10% pendant 24 heures puis rincées deux fois à l'eau distillée) contenant 60 ml de solution de persulfate de potassium à 1%. Les canettes sont mises à l'autoclave pendant une heure sous une pression additionnelle de 1 bar; le phosphore particulaire passe en solution sous forme PO_4 , qui est ensuite dosé au Technicon.

MATÉRIEL ANALYSÉ

Onze séries d'expériences, dont les dates exactes figurent dans le Tableau I, ont été réalisées d'août 1976 à juin 1977, représentant un total de 74 animaux dont l'excrétion et la composition ont été mesurées individuellement. La condition des individus était très généralement excellente à la fin des mesures d'excrétion, 3 seulement sont morts (dont 2 après avoir mué) pendant l'expérience. Tous les animaux sont des *M. norvegica* adultes dont le poids sec est compris entre 25 et 88 mg (moyenne 60 mg); ils sont légèrement plus petits d'août à février (moyenne 53 mg) que de mars à juin (moyenne 72 mg).

En ce qui concerne la composition de la nourriture de *M. norvegica*, 4 dosages de N et P ont été faits sur des particules, 6 dosages sur des contenus stomacaux.

RÉSULTATS

Les résultats sont exprimés en $\mu\text{g-at.}$ par mg de poids sec d'animal, et ramenés à une durée de 24 h en ce qui concerne l'excrétion (taux d'excrétion journalier E). Les valeurs de constitution sont également données en % du poids sec.

EXCRÉTION DE *M. NORVEGICA*

Rappelons que seule l'excrétion minérale a été étudiée. Le taux d'excrétion journalier est donné par, $E = (\Delta e \cdot 1440 \cdot V) / (\Delta t \cdot P)$; Δe = différence entre les teneurs en NH_4 ou PO_4 du flacon contenant l'animal et la moyenne des 3 flacons témoins

sans animaux dosés au même moment, $1440 =$ nombre de minutes en 24 h, $v =$ volume du flacon en litres, $\Delta t =$ temps écoulé entre t_0 (mise en flacons des animaux) et le moment de la mesure, exprimé en minutes, et $P =$ poids sec de l'animal en mg.

Les variations individuelles, d'un animal à l'autre, sont importantes, en général d'un facteur 2,5 entre les valeurs extrêmes obtenues au temps t d'une série donnée. Ces variations tiennent probablement à l'état physiologique de chaque animal, au fait qu'il est ou non en nutrition au moment de la capture, au stade d'intermue où il se trouve. La cohérence de l'évolution dans le temps (Figs 1, 3) et de l'évolution saisonnière (Figs 2, 4) de l'excrétion montre cependant que les 7 individus de chaque série constituent un échantillon représentatif de la population naturelle. Les taux d'excrétion mesurés sont faibles par rapport aux valeurs généralement reportées dans la littérature pour les animaux planctoniques. Ceci est dû essentiellement au fait que les *M. norvegica* utilisés ici sont des animaux de taille nettement supérieure (25 à 88 mg; moyenne 60 mg, poids sec) à ceux habituellement employés pour les expériences (Corner, Cowey & Marshall, 1965, estiment que le taux d'excrétion par unité de poids double approximativement quand le poids diminue d'un facteur 4).

Excrétion d'ammoniaque

Les résultats concernant l'excrétion de NH_4 sont groupés sur la Fig. 1. Chaque point représente la moyenne obtenue au temps t (compté à partir de $t_0 =$ mise en flacons des animaux) pour les 7 animaux de chaque série.

Evolution en fonction du temps d'incubation. La Fig. 1 met en évidence 2 phases bien distinctes: 1) en début d'expérience, on obtient des valeurs élevées, qui tombent rapidement pour se stabiliser après 8 h d'incubation environ à 13°C . A 17°C le temps nécessaire à la stabilisation pourrait atteindre 16 h; et 2) ensuite, le taux d'excrétion demeure stable, au moins pendant les premières 38 h.

Influence de la température. Bien que 2 séries d'expériences seulement aient été réalisées à 17°C , il apparait nettement que le taux d'excrétion augmente avec la température; pour la même saison (septembre) la stabilisation se fait à $0.11 \mu\text{g-at. NH}_4\text{-N mg}^{-1}. 24 \text{ h}^{-1}$ à 13°C et à $0.15 \mu\text{g-at. NH}_4\text{-N mg}^{-1}. 24 \text{ h}^{-1}$ à 17°C ($Q_{10} = 1,9$).

Variations saisonnières. On a choisi de retenir pour chaque série d'expériences la valeur de E obtenue après stabilisation de l'excrétion (t compris entre 12 et 18 h). Ces valeurs sont reportées en fonction de la saison sur la Fig. 2. On y a figuré séparément les valeurs des séries II et III obtenues à 17°C . La courbe est donc tracée à température constante de 13°C , mais en fait, la température du milieu nocturne (c'est à dire en subsurface) d'août à octobre est plus proche de 17°C que de 13°C . Les deux valeurs à 17°C représentent donc plus fidèlement le taux réel d'excrétion nocturne des animaux en été.

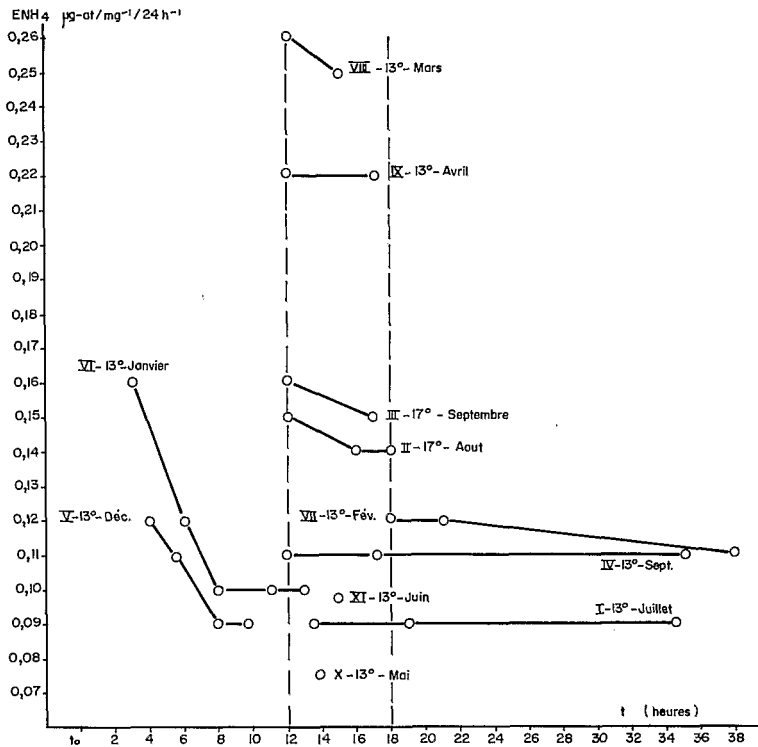


Fig. 1. Évolution de l'excrétion de NH_4 en fonction du temps d'incubation t (compté à partir de $t_0 =$ mise en flacons des animaux). E_{NH_4} = taux d'excrétion journalier, exprimé en $\mu\text{g-at.}$ de NH_4 par mg d'animal (poids sec) par 24 h: chaque point représente la moyenne obtenue pour les 7 individus de chaque série. I à XI, numéros des séries d'expériences: les deux lignes pointillées encadrent les valeurs obtenues entre 12 et 18 h d'incubation, utilisées pour l'étude des variations saisonnières du taux d'excrétion: la date de l'expérience et la température d'incubation sont indiquées.

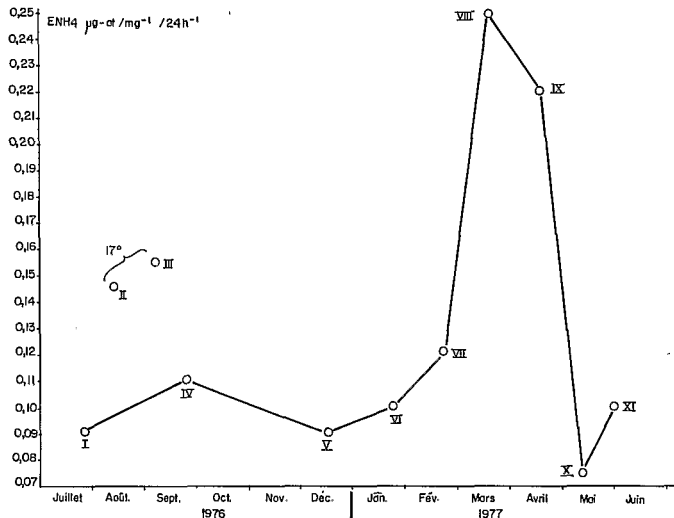


Fig. 2. Variations saisonnières de l'excrétion de NH_4 : chaque point représente la moyenne obtenue pour les 7 individus de chaque série, après un temps d'incubation compris entre 12 et 18 h. Toutes les valeurs ont été obtenues à 13°C , sauf pour les séries II et III (17°C).

Sur la courbe tracée à 13°C, on observe des valeurs faibles (0,07 à 0,11) de mai à décembre, puis une augmentation en février précédant les valeurs fortes (0,22 à 0,25) de mars-avril qui coïncident avec le bloom printanier du phytoplancton. Il n'y a pas eu de mesures en octobre-novembre.

Turnover de l'azote. En ne considérant que l'excrétion minérale, caractérisée comme ci-dessus par la valeur de E obtenue après une incubation de 12 à 18 h, le turnover de l'azote chez *M. norvegica* est indiqué dans le Tableau I. On observe qu'il est élevé

TABLEAU I

Turnover (en jours) de l'azote et du phosphore chez *M. norvegica*, en ne considérant que l'excrétion minérale: chaque valeur représente la moyenne obtenue pour les 7 individus de chaque série, d'après les mesures faites après un temps d'incubation de 12 à 18 heures: [$T_{\text{jours}} = \text{NH}_4 \mu\text{g}$ (ou $\text{PO}_4 \mu\text{g}$) contenus dans l'animal]/[$\text{NH}_4 \mu\text{g}$ (ou $\text{PO}_4 \mu\text{g}$) excrétés en 24 h]: pas de données pour les séries I et II; * pas de données.

Série	Temp. (°C)	Date	T en jours	
			Azote	Phosphore
III	17	7.ix. 76	64	14
IV	13	21.ix. 76	73	22
V	13	14.xii.76	91	*
VI	13	24.i. 77	78	16
VII	13	23.ii. 77	61	12
VIII	13	17.iii. 77	28	12
IX	13	19.iv. 77	32	15
X	13	12.v. 77	92	17
XI	13	1.vi. 77	71	18
Moyenne annuelle			66	16

(61 à 92 jours, moyenne 76) pendant la plus grande partie de l'année, mais tombe à 28-32 jours en mars-avril au moment du bloom phytoplanctonique.

Excrétion de phosphate

Les résultats sont rassemblés dans la Fig. 3. On constate que les valeurs sont beaucoup plus dispersées que pour NH_4 . En outre, le taux d'excrétion est très faible, environ 10 fois moins élevé que celui de NH_4 ; il s'ensuit que, pour des temps d'incubation inférieurs à 6 h, la concentration en PO_4 dans les flacons de 1 l est très faible et que sa mesure n'est pas fiable.

Evolution en fonction du temps d'incubation. Le schéma est moins clair que pour NH_4 . Toutefois, d'une manière générale, on peut dire que le taux d'excrétion de PO_4 décroît dans le temps, et que cette diminution est plus rapide dans les 15 à 18 premières heures. Mais, contrairement à NH_4 , il n'y a pas stabilisation de l'excrétion de PO_4 au cours des 38 premières heures.

Influence de la température. Comme pour NH_4 , le taux d'excrétion de PO_4 augmente avec la température: à une même saison (septembre) il est d'environ $0.010 \mu\text{g-at. PO}_4\text{-P mg}^{-1} \cdot 24 \text{ h}^{-1}$ à 13°C et de $0.016 \mu\text{g-at. PO}_4\text{-P mg}^{-1} \cdot 24 \text{ h}^{-1}$ à 17°C ($Q_{10} = 2,3$).

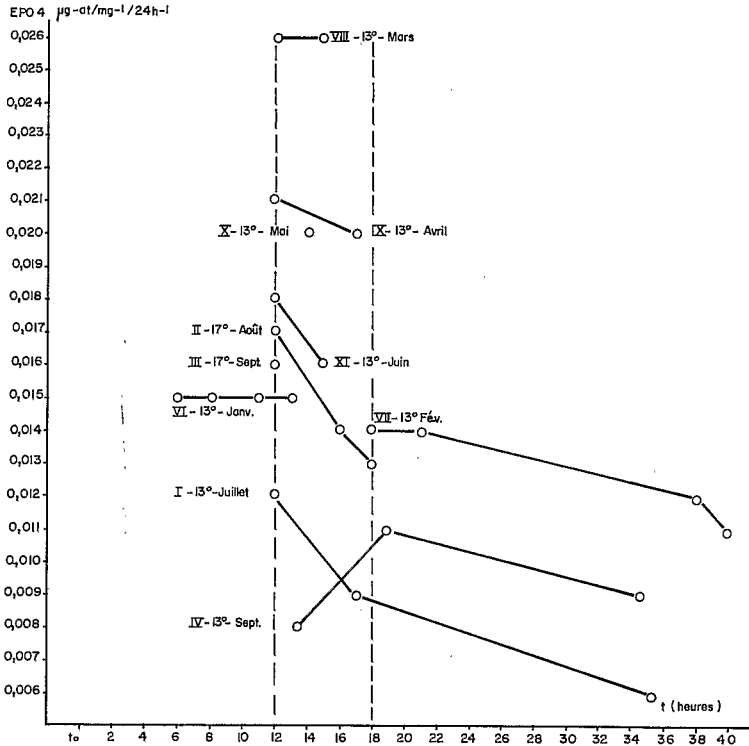


Fig. 3. Évolution de l'excrétion de PO_4 en fonction du temps d'incubation t : les valeurs correspondant à des temps d'incubation inférieurs à 6 h, très faibles et très dispersées, n'ont pas été figurées: signification des symboles, voir Fig. 1.

Variations saisonnières. Les valeurs moyennes du taux d'excrétion de PO_4 par série d'expériences, mesurées après un temps d'incubation de 12 à 18 heures sont portées sur la Fig. 4. On constate une évolution similaire à celle de NH_4 , moins brutale cependant: l'augmentation des valeurs est sensible dès janvier, et la décroissance du taux d'excrétion après le pic de mars est moins abrupte. Une panne de Technicon n'a pas permis de dosage en décembre, de sorte que les valeurs pour la période hivernale octobre-décembre sont hypothétiques.

Turnover du phosphore. Les valeurs du turnover du phosphore, d'après l'excrétion minérale seule, figurent dans le Tableau I. Beaucoup plus rapide que celui de l'azote (moyenne 16 jours), le turnover du phosphore apparaît en outre moins variable saisonnièrement.

Evolution en fonction du temps d'incubation. Découlant logiquement de l'évolution dans le temps de l'excrétion de NH_4 et de PO_4 , on peut distinguer 3 phases successives: 1) dans les 8 premières heures, des valeurs élevées dues à une forte excrétion de NH_4 , décroissant progressivement; 2) entre 8 et 18 h d'incubation, des valeurs minimales; et 3) au delà de 18 h, une augmentation du rapport due à la baisse progressive du taux d'excrétion de PO_4 alors que l'excrétion de NH_4 demeure constante.

Influence de la température. Les taux d'excrétion de NH_4 et PO_4 augmentant de façon parallèle avec la température, le rapport N/P d'excrétion minérale est sensiblement identique à 13 °C et à 17 °C.

Variations saisonnières. Caractérisé par ses valeurs moyennes par série d'expériences après 12 à 18 h d'incubation, le rapport atomique N/P d'excrétion minérale est représenté sur la Fig. 6 en fonction des saisons. Le manque de données d'octobre à

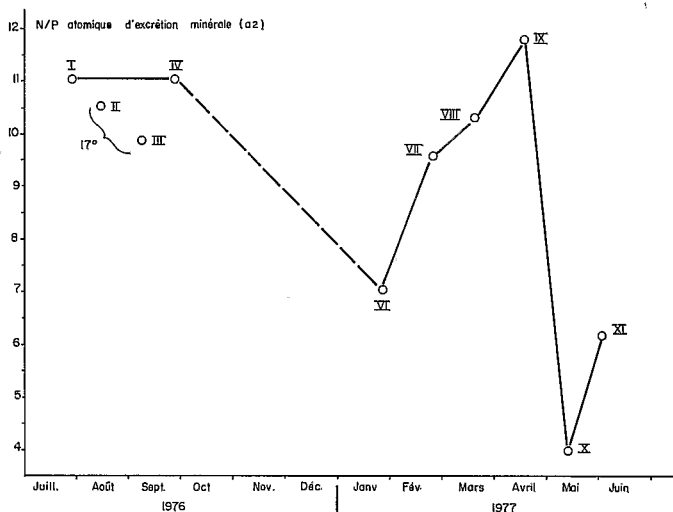


Fig. 6. Variations saisonnières du rapport atomique N/P d'excrétion minérale: signification des symboles, voir Fig. 2.

décembre rend hypothétique la situation pendant cette période. Il semble néanmoins se dégager 4 phases successives: 1) des valeurs élevées en août-septembre, lorsque l'excrétion d'azote et de phosphore est faible; 2) une baisse du rapport en décembre(?)–janvier du fait de l'augmentation de l'excrétion de PO_4 , celle de NH_4 demeurant faible; 3) des valeurs fortes au moment du bloom phytoplanctonique de mars–avril (excrétion forte de NH_4 et PO_4); et 4) une chute du rapport en mai–juin, du fait d'une décroissance plus brutale de l'excrétion pour NH_4 que pour PO_4 .

Rôle du phytoplancton

Les concentrations de phytoplancton sont faibles en méditerranée (0,5 à 0,7 μg de chl *a*/l à proximité de Villefranche: Nival, comm. pers.). En outre, les flacons utilisés sont en verre brun et maintenus à l'obscurité, sauf pendant les mesures. Cependant, on sait qu'une certaine absorption de NH_4 et de PO_4 peut être réalisée par le phytoplancton à l'obscurité; les expériences d'excrétion étant faites en eau non filtrée, il était donc nécessaire de vérifier ce point.

Deux types de contrôles ont été exercés: 1) à chaque série d'expériences, deux des flacons témoins (ne contenant pas d'animaux) sont enrichis en NH_4 (NH_4Cl) et en PO_4 (KH_2PO_4). On constate qu'il n'y a pas diminution significative des concentrations pendant la durée de l'expérience; 2) en mai, moment où le phytoplancton est abondant, on a rempli 6 flacons avec de l'eau filtrée sur une maille de 10 μm , qui retient la plus grande partie du phytoplancton. 7 autres flacons sont remplis d'eau non filtrée. Tous ont été enrichis en NH_4 et en PO_4 , puis placés à l'obscurité. Après 18 h d'incubation, les teneurs en PO_4 étaient rigoureusement identiques dans les deux séries. Les concentrations en NH_4 étaient inférieures de 14% dans la série non filtrée. On peut donc dire que la réutilisation des produits d'excrétion par le phytoplancton dans les conditions expérimentales, et pour les durées utilisées, est faible ou nulle.

Rôle des bactéries

L'utilisation des produits organiques d'excrétion des animaux par les bactéries devrait se traduire par une augmentation des concentrations en azote et phosphore minéraux NH_4 et PO_4 (minéralisation). Afin de déceler cette action éventuelle, des antibiotiques ont été utilisés à plusieurs reprises. On a d'abord employé un mélange de pénicilline et streptomycine, mais ces produits apportent des perturbations au cours des dosages au Technicon. On a donc utilisé ensuite du Solnicol (chloramphénicol), qui n'a pas ces inconvénients, et dont 100 mg/l bloquent le développement bactérien pendant environ 48 h (J.M. Artiges, comm. pers.). Nos durées d'expérience étant plus brèves, on a mis seulement 50 mg de Solnicol par flacon de 1 l. Aucune modification du comportement ni de l'activité physiologique des animaux n'a été notée. Deux types de contrôles ont été réalisés: 1) au cours des séries d'expériences VIII, IX et XI, 50 mg de Solnicol ont été ajoutés à la moitié des flacons tandis que les autres ne recevaient pas d'antibiotiques. Aucune différence significative n'a été notée entre les taux d'excrétion minérale des flacons avec ou sans antibiotiques; et 2) afin de vérifier que l'activité bactérienne ne modifie pas, dans un sens ou dans l'autre, les teneurs en NH_4 et en PO_4 , 10 flacons ne contenant pas d'animaux ont été enrichis en NH_4 (NH_4Cl) et en PO_4 (KH_2PO_4). 5 d'entre eux ont reçu 50 mg de Solnicol/l. Après une incubation de 18 h à l'obscurité à 13 °C, aucune différence entre les deux séries n'a pu être décelée.

Il apparaît donc que, dans les conditions expérimentales, il n'y a pas d'influence décelable de l'activité bactérienne sur les valeurs de l'excrétion minérale.

ANALYSE ÉLÉMENTAIRE DE *M. NORVEGICA*

Le Tableau II regroupe les résultats des dosages de carbone, azote et phosphore réalisés sur les broyats de *M. norvegica*. Ils sont exprimés en $\mu\text{g-at./mg}$ d'animal (poids sec). La Fig. 7 représente les variations saisonnières des teneurs de ces mêmes éléments, exprimées en % du poids sec des animaux.

TABLEAU II

Teneurs en azote, phosphore et carbone de *M. norvegica* exprimées en $\mu\text{g-at.}$ par mg d'animal (poids sec): rapports atomiques de constitution N/P et C/N: chaque valeur est la moyenne obtenue pour les 7 individus de chaque série: pas de données pour la série I.

Série	Date	Azote	Phosphore	N/P	Carbone	C/N
II	11. 8.76	6,85	0,353	17,8	31,5	4,64
III	7. 9.76	5,88	0,196	30,3	27,5	4,60
IV	21. 9.76	6,27	0,236	26,6	27,6	4,40
V	14.12.76	7,72	0,269	28,9	32,6	4,22
VI	24. 1.77	7,17	0,233	30,8	30,4	4,25
VII	23. 2.77	7,07	0,157	45,0	29,0	4,11
VIII	17. 3.77	6,82	0,276	24,7	29,0	4,24
IX	19. 4.77	6,92	0,264	26,2	28,7	4,15
X	12. 5.77	6,56	0,315	20,8	30,2	4,61
XI	1. 6.77	6,61	0,292	22,6	30,6	4,64
Moyenne annuelle		6,79	0,259	27,4	29,7	4,39

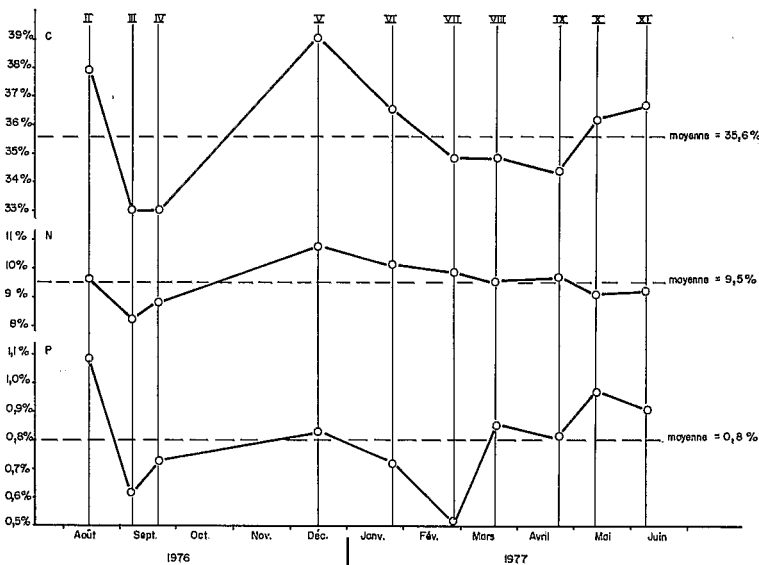


Fig. 7. Variations saisonnières et teneurs annuelles moyennes de *M. norvegica* en carbone, azote, et phosphore, exprimées en % du poids sec: chaque point représente la moyenne obtenue pour les 7 individus de chacune des séries d'expériences II à XI.

Les rapports atomiques de constitution N/P et C/N figurent également dans le Tableau II. Leurs variations saisonnières sont illustrées par la Fig. 8.

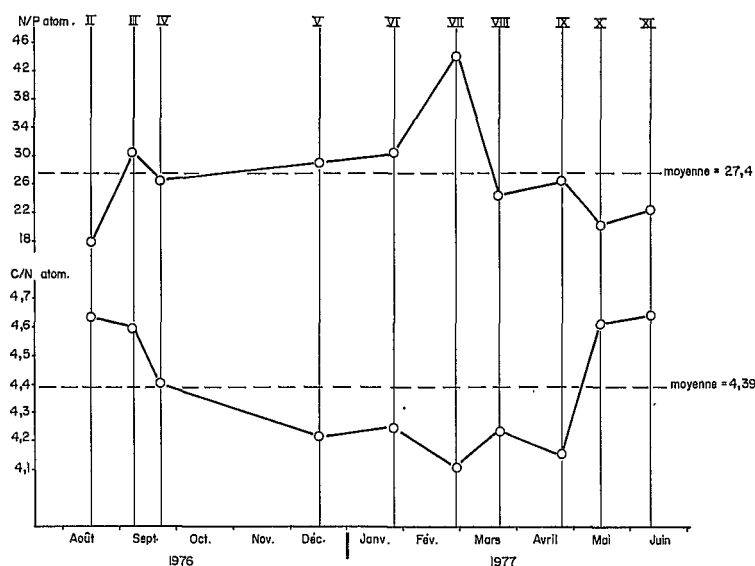


Fig. 8. Variations saisonnières des rapports atomiques N/P (terme a_3 dans l'équation du calcul du k_2) et C/N de constitution de *M. norvegica*.

Dans tous les cas, chaque valeur représente la moyenne obtenue pour les 7 individus de chaque série.

Azote et phosphore, rapport atomique de constitution N/P

Les variations individuelles des teneurs en azote et en phosphore sont faibles. Pour une même série de 7 animaux, les valeurs extrêmes ne diffèrent en moyenne que de 14% pour l'azote et de 19% pour le phosphore.

Les moyennes annuelles des teneurs en azote et phosphore chez *M. norvegica* sont respectivement de 6,79 $\mu\text{g-at. NO}_3\text{-N}$ et de 0,259 $\mu\text{g-at. PO}_4\text{-P}$ par mg d'animal (poids sec). Ces valeurs correspondent à 9,5% du poids sec de l'animal pour l'azote et à 0,8% pour le phosphore. Les variations saisonnières (Fig. 7) ne sont pas très marquées. Les teneurs en azote apparaissent toutefois plus élevées en période hivernale. Les teneurs en phosphore sont plus variables, avec des valeurs minimales en fin d'été (septembre) et juste avant le bloom phytoplanctonique (février); les valeurs de la série VII (février) paraissent anormalement faibles, peut-être en raison d'une perte de phosphore au cours de la conservation des échantillons.

Le rapport atomique N/P de constitution, qui est le terme a_3 dans l'équation du calcul du k_2 , a une valeur moyenne annuelle de 27,4 (Tableau II). Ses variations saisonnières sont indiquées sur la Fig. 8. Le rapport est élevé de septembre à février

(moyenne 32,3 ou 29,2 si on ne tient pas compte de la valeur isolée, très élevée, de 45 en février), plus faible de mars à août (moyenne 22,4).

Carbone, rapport atomique de constitution C/N

La teneur en carbone est assez constante d'un individu à l'autre: pour une même série de 7 animaux, les valeurs extrêmes ne diffèrent en moyenne que de 14%. La teneur moyenne annuelle est de 27,4 $\mu\text{g-at. C/mg}$ d'animal (poids sec), ce qui représente 35,6% du poids sec. Les variations saisonnières de la teneur en carbone sont représentées sur la Fig. 7; elles sont grossièrement parallèles à celles du phosphore et de l'azote.

Le rapport atomique C/N de constitution est en moyenne de 4,39 (Tableau II). Il est significativement plus faible en hiver et au printemps (4,11 à 4,25 dans la période octobre-avril) qu'en été (4,40 à 4,64 de mai à septembre).

CONSTITUTION DE LA NOURRITURE DE *M. NORVEGICA*

La connaissance du rapport N/P des proies est nécessaire pour le calcul du k_2 (terme a_1 de Le Borgne, sous presse, c). Comme il a été dit au chapitre Méthodes (p. 60) on a utilisé successivement deux techniques.

1) Analyse des particules de plus de 50 μm contenues dans de l'eau prélevée en même temps que les animaux et à la même profondeur qu'eux (30 m), ces particules étant considérées comme constituant la nourriture de *M. norvegica*. Les résultats obtenus conduisent à un rapport N/P de constitution des particules aberrant. Rappelons en effet que ce rapport doit obligatoirement être intermédiaire entre celui du prédateur (ici 27,4 en moyenne) et celui de son excrétion (voisin de 10 dans les conditions expérimentales). Or on a obtenu des valeurs de 46 à 108 (moyenne 69).

2) Supposant une erreur expérimentale, on a ensuite prélevé directement dans les estomacs d'animaux congelés aussitôt après la pêche, la nourriture effectivement ingérée par les *M. norvegica*. Les dosages ont été effectués exactement selon le même processus que ceux réalisés sur les broyats de *M. norvegica*, dont les résultats sont satisfaisants. Malgré cela, les valeurs obtenues par cette méthode fournissent des rapports atomiques N/P aussi dispersés (30 à 138) et aussi élevés (même moyenne: 69) que ceux obtenus avec la première méthode.

Ces valeurs de a_1 , supérieures à la fois à celles de a_2 et de a_3 , ne permettent donc pas le calcul du k_2 . L'origine possible de cette anomalie est discutée ci-dessous.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

L'origine des valeurs anormales obtenues pour le terme a_1 (rapport N/P de constitution de la nourriture de *M. norvegica*) peut être recherchée, soit dans le fait qu'une grande partie des particules consommées par *M. norvegica* à proximité de

Villefranche pourrait être d'origine terrigène (Butler, Corner & Marshall, 1969, se sont heurtés à ce problème), soit dans une perte de phosphore au cours de la conservation des particules avant mise en étuve, ou au moment de la décongélation des animaux dont le contenu stomacal est ensuite prélevé. En effet, les rapports atomiques de constitution carbone/azote obtenus selon les deux méthodes sont compatibles avec les données de la littérature (9,0 pour les particules prélevées à la bouteille, 5,4 pour les contenus stomacaux où la proportion de phytoplancton est sans doute plus faible: Fowler, Benayoun & Small (1971) considèrent que le phytoplancton n'a qu'un rôle d'appoint dans la nutrition des *M. norvegica* adultes). On peut donc supposer que les valeurs aberrantes du rapport N/P de constitution de la nourriture pourraient être dues à une perte de phosphore. Dans cette hypothèse, il serait donc nécessaire de prélever le contenu stomacal sur des animaux frais, aussitôt après la pêche, et de le mettre immédiatement en étuve.

Quoiqu'il en soit, la discussion devra se limiter aux résultats concernant l'excrétion minérale d'azote (NH_4) et de phosphore (PO_4), et la constitution de *M. norvegica* en azote et en phosphore.

STRATÉGIE DES EXPÉRIENCES

L'estimation des taux métaboliques d'animaux planctoniques est extrêmement délicate, du fait que les conditions d'expérience elles-mêmes modifient ces taux. En ce qui concerne l'excrétion, Ikeda (1977) remarque que le problème est particulièrement ardu, le phénomène évoluant dans le temps même lorsque les conditions expérimentales demeurent constantes.

Deux stratégies sont possibles. Selon la première, on laisse les animaux s'adapter aux conditions expérimentales, de façon à atténuer l'effet du 'stress' dû à la capture. Skjoldal & Bamstedt (1977) montrent en effet que la charge énergétique des animaux (définie par la composition du pool adénosine-phosphate) baisse fortement après la capture et ne retrouve une valeur stable, plus élevée, que progressivement. La chute de la charge énergétique correspond à une dégradation de l'ATP en ADP et en AMP au cours d'une respiration et d'une excrétion plus intenses. Chez *M. norvegica*, la charge énergétique tombe à 0,55 après la récolte et ne retrouve une valeur de 0,80, considérée comme normale, qu'après 24 h d'acclimatation. Ce 'stress' modifie nettement le taux respiratoire, mais son influence sur l'excrétion est moins nette. Le principe de la mesure des taux sur des animaux acclimatés, qui élimine les fortes valeurs toujours obtenues en début d'incubation, a été adopté en particulier par Beers (1964). Mayzaud (1971) and Ikeda (1977). Jawed (1969) travaillant sur *E. pacifica* estime également que les fortes valeurs observées en début d'expérience sont liées au stress de la capture. En outre, plusieurs auteurs considèrent que les animaux récemment récoltés, dont le tube digestif n'est pas vide, libèrent, notamment avec les pelottes fécales, des composés phosphorés qui n'ont fait que transiter, et qui ne constituent pas par conséquent des résidus du métabolisme;

Corner & Cowey (1968) et Butler *et al.* (1969) envisagent cette possibilité, qui semble admise par Odum (1961), Johannes (1964), et Peters (1975). Corner (1972) pense au contraire que tout l'azote et le phosphore rejetés constituent réellement les produits terminaux du métabolisme, et qu'il n'y a pas d'apport d'azote et de phosphore solubles non assimilés, par les pelottes fécales.

A l'opposé de ce principe, d'autres préfèrent au contraire faire les mesures sur des animaux fraîchement capturés, considérant les premières valeurs obtenues comme les plus proches de la réalité: telle est entre autres, la position de Satomi & Pomeroy (1965), de Pavlova (1971) et dans une certaine mesure de Butler *et al.* (1969 et 1970), qui considèrent que le stress s'atténue en 2 h chez *Calanus*. Biggs (1977) n'observe pas d'effet de stress sur l'excrétion d'organismes planctoniques gélatineux, récoltés, il est vrai, en plongée dans des conditions optimales.

Lorsqu'on a choisi de faire les mesures sur des animaux acclimatés, deux options se présentent. La première consiste à ne fournir aucune nourriture. Dans ce cas, on observe généralement une diminution rapide du taux d'excrétion en début d'incubation (*cf.*, par exemple Nival *et al.* (1974) sur les copépodes, et Ikeda, 1977, sur *Euphausia pacifica*). Hargrave & Geen (1968) constatent une diminution de 50% de l'excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton lacustre au bout de 12 h (notons que ces auteurs choisissent arbitrairement une durée de 8 h d'incubation pour la mesure du taux d'excrétion, solution proche de celle retenue ici pour l'étude des variations saisonnières qui suppose l'utilisation de valeurs stabilisées). Corner & Cowey (1964) considèrent que cette diminution de l'excrétion d'ammoniacque chez les animaux à jeûn se fait de façon exponentielle. Après un certain temps, le taux d'excrétion se stabilise: après 48 h chez *Sagitta* et divers copépodes selon Mayzaud (1976), après 8 h seulement chez *M. norvegica* d'après nos propres expériences. L'animal se trouve alors en métabolisme 'stabilisé', dont nul ne sait très bien ce qu'il est par rapport au métabolisme normal des organismes dans leur milieu: voisin de ce dernier selon certains auteurs, taux 'basal' artificiellement bas selon d'autres.

Quelques exceptions à cette règle de la décroissance de l'excrétion chez les animaux à jeûn existent cependant: Rigler (1961) mesure une excrétion de phosphate identique chez des *Daphnia* en nutrition et à jeûn. Bayne & Scullard (1977) obtiennent également des résultats complexes chez *Mytilus*, le jeune diminuant l'excrétion d'azote en été et en automne, mais l'augmentant en hiver.

D'une manière générale cependant, le taux d'excrétion est considéré comme très dépendant de la quantité et de la nature de la nourriture absorbée, de sorte que, comme le remarquent Barlow & Bishop (1965), les taux d'excrétion *in situ* pour un animal donné sont très probablement différents en surface, où la nourriture est abondante, et en profondeur où elle est rare. Si donc on choisit la seconde option, qui consiste à nourrir les animaux d'expérience, on peut s'attendre à obtenir des résultats très variables selon la nature et la quantité de nourriture fournie (Corner *et al.*, 1965; Martin, 1968, Conover & Mayzaud, 1975) et qui seront de peu d'utilité

pour l'estimation des taux réels *in situ*. Borne (comm. pers.) travaillant sur des *M. norvegica* maintenus en élevage, observe que l'excrétion d'ammoniaque est d'environ $0,07 \mu\text{g-at. mg}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ chez les animaux à jeûn; elle s'élève à $0,17$ chez les animaux consommant 1 mg (poids sec) d'*Artemia* par 24 h , et à $0,30$ chez ceux qui en consomment 2 mg . Mayzaud (1971) mesure une excrétion d'ammoniaque de $0,58 \mu\text{g-at. mg}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ chez *M. norvegica* nourrie de nauplii d'*Artemia*, c'est à dire environ 5 fois plus forte que celles reportées ici. Takahashi & Ikeda (1975) constatent que *E. pacifica* placée dans une solution de phytoplancton à $70 \mu\text{g chl a/l}$ (concentration excessive il est vrai) excrète 9 fois plus que des animaux à jeûn.

Compte tenu de ces faits, et en fonction de l'objectif choisi, à savoir une estimation aussi voisine que possible des taux réels *in situ*, nous avons opté, en ce qui nous concerne, pour les mesures réalisées sur des animaux fraîchement capturés, à qui aucune nourriture n'est fournie, considérant que les fortes valeurs observées en début d'incubation ont des chances de refléter, malgré le stress de la capture, les taux réels d'animaux se nourrissant normalement, plutôt que les valeurs obtenues sur des animaux à jeûn en métabolisme 'basal' ou nourris artificiellement (on a toutefois utilisé les valeurs plus basses faites après 8 à 12 h d'incubation pour l'étude des variations saisonnières de l'excrétion, ces valeurs étant plus stables). Il apparaît en effet que nos fortes valeurs d'excrétion obtenues en début d'expérience ($0,12$ à $0,16 \mu\text{g-at. NH}_4\text{-N mg}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ par exemple en décembre-janvier) sont comparables à celles des animaux nourris modérément dans les expériences de Borne; au contraire, les taux stabilisés obtenus après 12 h d'incubation ($0,09$ à $0,10$) correspondent à ceux des animaux à jeûn de ces mêmes expériences, état probablement assez rare dans le milieu naturel. Nos résultats sont d'ailleurs assez proches de ceux de Jawed (1973) qui obtient des valeurs de $0,18$ à $0,37 \mu\text{g-at. NH}_4\text{-N mg}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ à $12\text{--}15^\circ\text{C}$, si l'on tient compte du fait que ses euphausiacés étaient de plus petite taille que les nôtres et si l'on admet avec Corner *et al.* (1967) que le taux d'excrétion double approximativement lorsque le poids diminue d'un facteur 4. Pagano (1976) trouve un taux moyen d'excrétion de NH_4 de $0,18 \mu\text{g-at. NH}_4\text{-N. mg}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ et de PO_4 de $0,022 \mu\text{g-at. PO}_4\text{-P. mg}^{-1} \text{ jour}^{-1}$ à 13°C chez *Euphausia krohnii* pesant en moyenne 8 mg (poids sec). Les valeurs de turnover du phosphore données par Marshall & Orr (1961) pour *Calanus* (20 jours) sont également voisines de nos résultats.

FORMES D'AZOTE ET DE PHOSPHORE EXCRÉTÉES

En ce qui concerne nos expériences, seules les formes minérales d'excrétion (NH_4 et PO_4) ont été mesurées. Ce sont sans doute les plus directement utilisables par le phytoplancton (Ganf & Blazka, 1974), et l'urée est en général considérée comme représentant à peine 10% de l'excrétion azotée, des organismes zooplanctoniques. Il est néanmoins souhaitable de pouvoir estimer ce que représentent nos valeurs par rapport à l'excrétion totale d'azote et de phosphore.

On considère généralement que les organismes planctoniques excrètent l'azote surtout sous forme d'ammoniaque. Les publications de Johannes & Webb (1965) et de Webb & Johannes (1967, 1969) faisant état d'une excrétion importante sous forme organique par du zooplancton marin, ont cependant suscité un certain nombre de travaux concernant les formes sous lesquelles sont excrétés l'azote et le phosphore. Il semble que les résultats de Johannes et Webb aient été en partie faussés par un surpeuplement excessif des animaux dans les flacons d'expérience (Corner & Newell, 1967); cependant, d'autres auteurs (Le Borgne, 1973) ont également trouvé une forte proportion de composés organiques dans l'excrétion. Par ailleurs, Mullin *et al.* (1975) considèrent qu'on surestime toujours l'excrétion, notamment sous forme organique, quand on travaille sur du zooplancton total, en raison des produits libérés par les organismes morts ou moribonds.

Il apparaît donc que la question est complexe, d'autant que les proportions respectives des formes minérales et organiques dans l'excrétion varient probablement selon l'espèce, l'état physiologique des animaux, la saison, et sans doute d'autres paramètres.

TABLEAU III

Pourcentage de la fraction minérale dans l'excrétion d'azote et de phosphore; * valeur moyenne approximative pour diverses espèces de *Thalia*, *Sagitta* et *Salpa*.

Auteurs	Matériaux	NH ₄ -N _{total} (%)	PO ₄ -P _{total} (%)
Dresel & Moyle (1950)	Amphipodes et isopodes	≥90	—
Needham (1957)	<i>Carcinides</i>	86	—
Pomeroy <i>et al.</i> (1963)	Zooplancton	—	50 à 66
Johannes (1964)	Amphipode	—	47 à 64
Satomi & Pomeroy (1965)	Zooplancton	—	60
Corner & Newell (1967)	<i>Calanus</i>	75	—
Webb & Johannes (1967)	Zooplancton	54 à 74	—
Jawed (1969)	<i>Euphausia pacifica</i>	82	—
Butler <i>et al.</i> (1969)	<i>Calanus</i>	78	87
Butler <i>et al.</i> (1970)	<i>Calanus</i>	88	80 en hiver 30 au printemps
Mayzaud (1971)	<i>M. norvegica</i>	70	—
Le Borgne (1973)	Zooplancton	54	48
Mayzaud (1973a)	<i>M. norvegica</i>	86 sans antib. 68 avec antib.	— —
Peters & Lean (1973)	Zooplancton	—	90
Mayzaud & Dallot (1973)	Zooplancton	75*	—
	<i>Phronima</i>	51	—
Corner <i>et al.</i> (1976)	<i>Calanus</i>	86 à 92	—
Bayne & Scullard (1977)	<i>Mytilus</i>	100 en hiver 37-61 en été	— —
Smith & Whitledge (1977)	Zooplancton	84	—
Le Borgne (sous presse, a)	Zooplancton	60	70 en mars 54 an a ût

Le Tableau III rassemble quelques données de la littérature. On constate que l'azote est effectivement excrété essentiellement sous forme NH_4 . Cependant, Mayzaud (1973a) considère que ces résultats sont quelque peu faussés par l'activité bactérienne dans les flacons d'expérience: transformant les composés organiques en NH_4 , les bactéries conduisent en effet à surestimer la part de l'excrétion minérale. En utilisant des antibiotiques, Mayzaud montre que cette part n'est en réalité que de 68% chez *M. norvegica* au lieu de 86%, chiffre obtenu lorsqu'il n'emploie pas d'antibiotiques. Dans nos propres expériences, nous n'avons pas retrouvé ces résultats, le taux d'excrétion de NH_4 n'étant pas significativement différent avec ou sans antibiotiques. Contrairement aux autres auteurs, Bayne & Scullard (1977) sur *Mytilus* observent en outre une forte variation saisonnière des formes d'azote excrétées.

Les choses sont encore moins claires en ce qui concerne le phosphore. Plusieurs auteurs semblent d'accord pour considérer que l'excrétion de PO_4 est assez constante tout au long de l'année, mais que l'excrétion de phosphore sous forme organique subit des variations saisonnières importantes. Butler *et al.* (1970) suggèrent que l'excrétion de phosphore sous forme organique, qui augmente brutalement au printemps, est un processus actif destiné à maintenir dans l'organisme un taux sensiblement constant en phosphore lorsque cet élément tend à s'y trouver en excès. En ce qui concerne nos expériences, on notera que de fortes variations saisonnières ont été observées, bien que seule la fraction PO_4 ait été considérée.

VARIATIONS SAISONNIÈRES DE L'EXCRÉTION ET INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE

Toutes les observations concordent pour établir que l'excrétion augmente avec la température. Nos propres mesures ($Q_{10} \text{NH}_4 = 1,9$ et $Q_{10} \text{PO}_4 = 2,3$) sont du même ordre que celles relevées dans la littérature: $Q_{10} \text{NH}_4$ et $\text{PO}_4 \approx 2$ chez *Calanus* (Butler *et al.*, 1970), $Q_{10} \text{NH}_4 \approx 2$ chez *M. norvegica* (Mayzaud, 1973b), $Q_{10} \text{NH}_4 = 1,9$ chez divers organismes planctoniques (Mayzaud & Dallot, 1973), $Q_{10} \text{NH}_4 = 1,2$ à 1,6 pour du zooplancton total (Ikeda, 1974), $Q_{10} \text{NH}_4 = 1,75$ chez *Mytilus* (Bayne & Scullard, 1977).

Il s'ensuit par conséquent que, chez des animaux effectuant une migration verticale journalière, l'excrétion diurne dans les eaux profondes froides (et en outre plus pauvres en nourriture) sera très vraisemblablement plus faible que l'excrétion nocturne dans les eaux chaudes et riches de subsurface. La plus grande part de l'excrétion se fera donc directement au niveau où le phytoplancton la réutilisera. En outre, cette différence des métabolismes diurne et nocturne devra être prise en compte dans les calculs de production secondaire, en considérant l'existence d'une production 'nocturne' forte et d'une production 'diurne' plus faible.

On a vu, d'autre part, que l'excrétion augmente très généralement avec la quantité de nourriture fournie. Par conséquent, les taux d'excrétion seront maximums

au printemps ou en été, lorsque la nourriture est abondante et la température élevée, et minimums en hiver. Nos résultats sur ce point concordent avec ceux de la plupart des auteurs (Conover & Corner, 1968; Butler *et al.*, 1969; Conover & Mayzaud, 1975; Bayne & Scullard, 1977). Notons cependant que Mayzaud (1973a) a observé une diminution de l'excrétion d'azote chez *M. norvegica* au printemps, les mesures ayant été faites sur des animaux à jeun.

RAPPORT ATOMIQUE N/P D'EXCRÉTION

Le Tableau IV montre que la plupart des valeurs relevées dans la littérature sont proches de la moyenne annuelle de 9,1 trouvée au cours de nos mesures. En outre, il semble que ce rapport soit peu différent, que l'on considère l'excrétion totale, ou seulement l'excrétion minérale, l'écart n'atteignant qu'environ 10% (Butler *et al.*,

TABLEAU IV
Valeurs du rapport atomique N/P d'excrétion.

Auteurs	Matériaux	N/P excrétion
Harris (1959)	Zooplancton	7,0
Beers (1964)	<i>Sagitta</i>	11,3
Martin (1968)	Zooplancton	9,98
Butler <i>et al.</i> (1969)	<i>Calanus</i>	11,9
Butler <i>et al.</i> (1970)	<i>Calanus</i>	10,8
Corner <i>et al.</i> (1972)	<i>Calanus</i>	16,5
Taguchi & Ishii (1972)	<i>Calanus</i>	13 et 19
Le Borgne (1973)	Zooplancton	10,33
Mullin <i>et al.</i> (1975)	Zooplancton	6,8
Pagano (1976)	<i>Euphausia krohnii</i>	8,4
Le Borgne (sous presse, a)	Zooplancton	11,4 en juillet 16,5 en mars
données personnelles	<i>M. norvegica</i>	9,1

1970; Le Borgne, 1973). Cependant, les variations saisonnières des rapports NH_4/PO_4 et $\text{N}_{\text{total}}/\text{P}_{\text{total}}$ de l'excrétion ne sont sans doute pas parallèles, du fait des proportions très variables selon les saisons des formes organiques et minérales de phosphore excrétées. En outre, le rapport N/P évoluant en fonction de la durée d'incubation, on devra se référer aux conditions expérimentales pour apprécier les valeurs proposées.

INFLUENCE DU PHYTOPLANCTON ET DES BACTÉRIES

L'utilisation d'eau non filtrée a été à l'origine choisie dans le souci d'offrir aux animaux un milieu aussi naturel que possible. En fait, il est probable que la quantité de nourriture disponible dans un volume aussi restreint est négligeable (Ikeda, 1977).

Par contre, ce choix augmente les risques de voir les résultats faussés par une réutilisation des produits d'excrétion par le phytoplancton ou par un développement bactérien.

En ce qui concerne le phytoplancton, Harris & Riley (1956) et Dugdale & Goering (1967) signalent que l'azote et le phosphore peuvent être assimilés même à l'obscurité. Ganf & Blazka (1974) ont également noté une très rapide réutilisation à l'obscurité du NH_4 et du PO_4 excrétés par le zooplancton. Il est toutefois probable que dans leurs expériences la densité de phytoplancton était beaucoup plus élevée que dans les nôtres. Takahashi & Ikeda (1975) considèrent que la réutilisation des produits d'excrétion par le phytoplancton n'est pas sensible lorsque celui-ci n'excède pas une densité de 5 à 10 $\mu\text{g chl } a/l$. Or, à Villefranche, les densités sont de l'ordre de 0,5 à 0,7 $\mu\text{g chl } a/l$ (Nival, commun. pers.). En outre, Harvey (1953) suggère que seul le phytoplancton déficient en phosphore absorbe celui-ci en l'absence de lumière. Nos résultats montrant que la réutilisation des produits d'excrétion par le phytoplancton au cours de nos expériences a été faible ou nulle sont donc plausibles, et confirment les travaux de Conover & Corner (1968).

En ce qui concerne l'activité bactérienne, l'utilisation d'antibiotiques (notamment le chloramphénicol, considéré comme le plus efficace par Marshall & Orr, 1958) montre qu'elle peut être négligée dans nos conditions d'expériences. Mayzaud (1973a) met bien en évidence une transformation des produits d'excrétion organiques en éléments minéraux, conduisant à une surestimation de ces derniers d'environ 23%. Cependant, la plupart des auteurs considèrent cette action comme négligeable pour les expériences de durée suffisamment brève, et n'observent pas de différences significatives entre celles qui utilisent de l'eau naturelle et celles réalisées en eau filtrée (Rigler, 1961; Barlow & Bishop, 1965; Jawed, 1969; Mayzaud & Dallot, 1973; Biggs, 1977). En outre, Hargrave & Geen (1968) font remarquer que cette transformation des produits d'excrétion est un processus naturel qui ne se produit pas seulement dans les flacons d'expérience, mais aussi *in situ* dans les conditions normales, et que, par conséquent, il ne peut être considéré uniquement comme un artefact; le phénomène risque seulement d'être amplifié par les conditions expérimentales.

CONSTITUTION DE *M. NORVEGICA* EN N ET P

Nos valeurs de constitution en carbone, azote et phosphore de *M. norvegica* (C = 35,6%, N = 9,5%, P = 0,8%, exprimées en % du poids sec) sont conformes à celles rapportées habituellement dans la littérature. Elles sont cependant un peu faibles en ce qui concerne le phosphore: Beers (1966) trouve 1,48% chez les euphausiacés et les mysidacés, et Mauchline & Fisher (1969) retiennent une valeur moyenne de 1,16% pour les euphausiacés.

Les variations saisonnières peu marquées des teneurs en azote et phosphore confirment la relative constance de la composition des organismes déjà relevée par

Beers (1966), Butler *et al.* (1969) sur *Calanus* (qui observent cependant une certaine fluctuation des teneurs en phosphore) et Boucher, Razouls & Razouls (1976) pour les copépodes. Omori (1970) travaillant sur *Calanus*, considère cependant que la composition de l'organisme en C, N, P, dépend de l'abondance et de la nature de la nourriture, résultat qui n'est pas retrouvé pour le phosphore chez *Daphnia* par Peters & Rigler (1973). Boucher *et al.* (1976) mettent, par contre, en évidence le fait que, chez une même espèce de copépode, la proportion des différents éléments varie selon les régions (Méditerranée ou Atlantique), constituant une adaptation au biotope.

Le rapport atomique N/P de constitution trouvé pour *M. norvegica* au cours de nos mesures (27,4) est proche de ceux obtenus par Mayzaud & Martin (1975) sur *Calanus* (29,5), et par Beers (1966) sur des copépodes (27,0). Au contraire, Mauchline & Fisher (1969) retiennent pour *M. norvegica* la valeur très faible de 11,8, de même que Beers (1966) indique 14,9 pour les euphausiacés et les mysidacés. Bien que la valeur trouvée dans nos propres expériences soit supérieure à celle habituellement retenue pour le phytoplancton (proche de 16) et pour le petit zooplancton herbivore, la dispersion des valeurs fournies par la littérature ne permet donc pas d'affirmer que le rapport N/P de constitution augmente systématiquement avec le niveau trophique. Par contre, nos résultats confirment que ce rapport N/P de constitution est significativement supérieur à celui de l'excrétion.

REMERCIEMENTS

Ce travail a pu être réalisé grâce à l'accueil que m'a offert Monsieur le Professeur Bougis dans son laboratoire. Les techniques employées ont été mises au point avec Monsieur Le Borgne, avec qui ont été également discutés les résultats obtenus. Madame Cellario et Mademoiselle Borne m'ont apporté leur concours pour les analyses. Je suis redevable à Monsieur Artiges de nombreux renseignements sur *M. norvegica*. Monsieur Reynaud, du Centre de Luminy, a assuré avec compétence le parfait fonctionnement de l'analyseur CHN. Que tous soient ici remerciés. Je souhaite enfin dire la perte que fut la disparition douloureuse, peu après mon arrivée à Villefranche, d'Alain Thiriot, qui devait participer à ce travail et lui apporter l'étendue de ses connaissances.

RÉFÉRENCES

- BARLOW, J. P. & J. W. BISHOP, 1965. Phosphate regeneration by zooplankton in Cayuga lake. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 10 (suppl.), pp. R.15-R.24.
- BAYNE, B. L. & C. SCULLARD, 1977. Rates of nitrogen excretion by species of *Mytilus* (Bivalvia: Mollusca). *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 57, pp. 355-369.
- BEERS, J. R., 1964. Ammonia and inorganic phosphorus excretion by the planktonic chaetognath *Sagitta hispida*, Conant. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, Vol. 29, pp. 123-129.

- BEERS, J. R., 1966. Studies on the chemical composition of the major zooplankton groups in the Sargasso sea off Bermuda. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 11, pp. 520-528.
- BIGGS, D. C., 1977. Respiration and ammonium excretion by open ocean gelatinous zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 22, pp. 108-117.
- BOUCHER, J., C. RAZOULS & S. RAZOULS, 1976. Composition chimique élémentaire en carbone et azote de *Centropages typicus* et *Temora stylifera*. Analyse des variations en fonction de la physiologie et des conditions écologiques. *Cah. Biol. mar.*, T. 17, pp. 37-43.
- BUTLER, E. I., E. D. S. CORNER & S. M. MARSHALL, 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.*, Vol. 49, pp. 977-1001.
- BUTLER, E. I., E. D. S. CORNER & S. M. MARSHALL, 1970. On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII: seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde area. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 50, pp. 525-560.
- CONOVER, R. J. & E. D. S. CORNER, 1968. Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycle. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 48, pp. 49-75.
- CONOVER, R. J. & P. MAYZAUD, 1975. Respiration and nitrogen excretion of neritic zooplankton in relation to potential food supply. *Proc. 10th European Symp. Mar. Biol.*, Vol. 2, pp. 151-153.
- CORNER, E. D. S., 1972. Laboratory studies related to zooplankton production in the sea. *Symp. Zool. Lond.*, Vol. 29, pp. 185-201.
- CORNER, E. D. S. & C. B. COWEY, 1964. Some nitrogenous constituents of the plankton. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, Vol. 2, pp. 147-167.
- CORNER, E. D. S. & C. B. COWEY, 1968. Biochemical studies on the production of marine zooplankton. *Biol. Rev.*, Vol. 43, pp. 393-426.
- CORNER, E. D. S., C. B. COWEY & S. M. MARSHALL, 1965. On the nutrition and metabolism of zooplankton. III: Nitrogen excretion by *Calanus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 45, pp. 429-442.
- CORNER, E. D. S. & A. G. DAVIES, 1971. Plankton as a factor in the nitrogen and phosphorus cycles in the sea. *Adv. Mar. Biol.*, Vol. 9, pp. 101-204.
- CORNER, E. D. S., R. N. HEAD & C. C. KILVINGTON, 1972. On the nutrition and metabolism of zooplankton: the grazing of *Biddulphia* cells by *Calanus helgolandicus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 52, pp. 847-861.
- CORNER, E. D. S., R. N. HEAD, C. C. KILVINGTON & L. PENNYCUICK, 1976. On the nutrition and metabolism of zooplankton X. Quantitative aspects of *Calanus finmarchicus* feeding as a carnivore. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 56, pp. 345-358.
- CORNER, E. D. S. & B. S. NEWELL, 1967. On the nutrition and metabolism of zooplankton. IV: The forms of nitrogen excreted by *Calanus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 47, pp. 113-120.
- DRESEL, E. I. B. & V. MOYLE, 1950. Nitrogenous excretion of amphipods and isopods. *J. exp. Biol.*, Vol. 27, pp. 210-225.
- DUGDALE, R. C. & J. J. GOERING, 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen on primary productivity. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 12, pp. 196-206.
- FOWLER, S. W., G. BENAYOUN & L. F. SMALL, 1971. Experimental studies on feeding, growth and assimilation in a mediterranean euphausiid. *Thalassia jugosl.*, Vol. 7, pp. 35-47.
- GANF, G. G. & P. BLAZKA, 1974. Oxygen uptake, ammonia and phosphate excretion by zooplankton of a shallow equatorial lake (lake George, Uganda). *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 19, pp. 313-325.
- GARDINER, A. C., 1937. Phosphate production by planktonic animals. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, Vol. 12, pp. 144-146.
- HARGRAVE, B. T. & G. H. GEEN, 1968. Phosphorus excretion by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 13, pp. 332-342.
- HARRIS, E., 1959. The nitrogen cycle in Long Island Sound. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, Vol. 17, pp. 31-65.
- HARRIS, E. & G. A. RILEY, 1956. Oceanography of Long Island Sound 1952-1954. VIII: Chemical composition of the plankton. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.*, Vol. 15, pp. 315-323.
- HARVEY, H. W., 1953. Note on the absorption of organic phosphorus compounds by *Nitzschia closterium* in the dark. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 31, pp. 475-476.
- HERBLAND, A., R. LE BORGNE & B. VOITURIEZ, 1973. Production primaire, secondaire, et régénération des sels nutritifs dans l'upwelling de Mauritanie. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, T. 4, pp. 1-75.

- IKEDA, T., 1974. Nutritional ecology of Marine zooplankton. *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, Vol. 22, pp. 1-95.
- IKEDA, T., 1977. The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. IV: changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species maintained under fed and starved conditions. *Mar. Biol.*, Vol. 41, pp. 241-252.
- JAWED, M., 1969. Body nitrogen and nitrogenous excretion in *Neomysis rayii* and *Euphausia pacifica*. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 14, pp. 748-754.
- JAWED, M., 1973. Ammonia excretion by zooplankton and its significance to primary productivity during summer. *Mar. Biol.*, Vol. 23, pp. 115-120.
- JOHANNES, R. E., 1964. Uptake and release of phosphorus by a benthic marine amphipod. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 9, pp. 235-242.
- JOHANNES, R. E. & K. L. WEBB, 1965. Release of dissolved amino acids by marine zooplankton. *Science, N.Y.*, Vol. 150, pp. 7677.
- KETCHUM, B. H., 1962. Regeneration of nutrients by zooplankton. *C.P.I.E.M. Rapp. et Proc. Verb.*, Vol. 153, pp. 142-147.
- LE BORGNE, R., 1973. Étude de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore des populations zooplanctoniques de l'upwelling mauritanien (mars-avril 1972). *Mar. Biol.*, Vol. 19, pp. 249-257.
- LE BORGNE, R., (sous presse, a). Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° ouest. III: Respiration et excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton. *Cah. ORSTOM sér. océanogr.*
- LE BORGNE, R. (sous presse, b). Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° ouest. IV: Production et rôle du zooplancton dans le réseau trophique. *Cah. ORSTOM sér. océanogr.*
- LE BORGNE, R. (sous presse, c). Évaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C:N:P. *Oceanologica acta*.
- MARSHALL, S. M. & A. P. ORR, 1958. Some uses of antibiotics in physiological experiments in sea water. *J. mar. Res.*, Vol. 17, pp. 341-346.
- MARSHALL, S. M. et A. P. ORR, 1961. On the biology of *Calanus finmarchicus*. XII. The phosphorus cycle: excretion, egg production, autolysis, with an addendum: 'The turnover of phosphorus by *Calanus finmarchicus*' by R. J. Conover. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, Vol. 41, pp. 463-488.
- MARTIN, J. H., 1968. Phytoplankton-zooplankton relationships in Narrangansett Bay. III: Seasonal changes in zooplankton excretion rates in relation to phytoplankton abundance. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 13, pp. 63-71.
- MAUCLINE, J. & L. R. FISHER, 1969. The biology of Euphausiids. *Adv. Mar. Biol.*, Vol. 7, pp. 1-454.
- MAYZAUD, P., 1971. Étude du métabolisme de quelques espèces du zooplancton et ses conséquences écologiques: respiration et excrétion azotée. *Thèse 3e cycle, Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer*, T. 15, pp. 1-150.
- MAYZAUD, P., 1973a. Respiration and nitrogen excretion of zooplankton. II: Studies of the metabolic characteristics of starved animals. *Mar. Biol.*, Vol. 21, pp. 19-28.
- MAYZAUD, P., 1973b. Respiration et excrétion azotée du zooplancton. III: Étude de l'influence des variations thermiques. *Ann. Inst. Océanogr.*, T. 49, pp. 113-122.
- MAYZAUD, P., 1976. Respiration and nitrogen excretion of the zooplankton. IV: The influence of starvation on the metabolism and the biochemical composition of some species. *Mar. Biol.*, Vol. 37, pp. 47-58.
- MAYZAUD, P. & S. DALLOT, 1973. Respiration et excrétion azotée du zooplancton. 1: Evaluation des niveaux métaboliques de quelques espèces de méditerranée occidentale. *Mar. Biol.*, Vol. 19, pp. 307-314.
- MAYZAUD, P. & J. L. M. MARTIN, 1975. Some aspects of the biochemical and mineral composition of marine plankton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, Vol. 17, pp. 297-310.
- MENZEL, D. W. & N. CORWIN, 1965. The measurement of total phosphorus in sea water based on the liberation of organically bound fractions by persulfate oxidation. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 10, pp. 280-282.
- MULLIN, M. M., M. J. PERRY, E. H. RENGER & P. M. EVANS, 1975. Nutrient regeneration by oceanic zooplankton: a comparison of methods. *Mar. Sci. comm.*, Vol. 1, pp. 1-13.
- NEEDHAM, A. E., 1957. Factors affecting nitrogen excretion in *Carcinides maenas* (Pennant). *Physiol. Comp. Oecol.*, Vol. 4, pp. 209-239.

- NIVAL, P., G. MALARA, R. CHARRA, I. PALAZZOLI & S. NIVAL, 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.*, Vol. 15, pp. 231-260.
- ODUM, E. P., 1961. Excretion rate of radioisotopes as indices of metabolic rates in nature: biological half-life of Zn^{65} in relation to temperature, food consumption, growth and reproduction. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, Vol. 121, pp. 371-372.
- OMORI, M., 1965. A 160-cm opening-closing plankton net. I. Description of the gear. *J. oceanogr. Soc. Japan*, Vol. 21, pp. 212-218.
- OMORI, M., 1970. Variations of length, weight, respiratory rate and chemical composition of *Calanus cristatus* in relation to its food and feeding. In, *Marine food chains*, edited by J. H. Steele, University of California Press, pp. 113-126.
- PAGANO, M., 1976. Les euphausiacés dans l'écosystème pélagique de mer Ligure: données expérimentales. *Centre Rech. Océanogr. Villefranche*, T. 19, pp. 1-70.
- PAVLOVA, E. V., 1971. Energy transformations in planktonic organisms. In: *Problems of marine biology*, edited by V. A. Vodianskii, pp. 138-143.
- PETERS, R. H., 1975. Phosphorus excretion and the measurement of feeding and assimilation by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 20, pp. 858-859.
- PETERS, R. & D. LEAN, 1973. The characterization of soluble phosphorus released by limnetic zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 18, pp. 270-279.
- PETERS, R. H. & F. A. RIGLER, 1973. Phosphorus release by *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 18, pp. 821-839.
- POMEROY, L. R., H. M. MATHEWS & HONG SHIK MIN, 1963. Excretion of phosphate and soluble organic phosphorus compounds by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 8, pp. 50-55.
- REDFIELD, A. C., H. P. SMITH & B. H. KETCHUM, 1937. The cycle of inorganic phosphorus in the Gulf of Maine. *Biol. Bull. mar. biol. Lab., Woods Hole*, Vol. 73, pp. 421-443.
- RIGLER, F. H., 1961. The uptake and release of inorganic phosphorus by *Daphnia magna* (Straus). *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 6, pp. 165-174.
- SATOMI, M. & L. R. POMEROY, 1965. Respiration and phosphorus excretion in some marine populations. *Ecology*, Vol. 46, pp. 877-881.
- SKJOLDAL, J. R. & U. BAMSTEDT, 1977. Ecobiochemical studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, western Norway. Adenine nucleotides in zooplankton. *Mar. Biol.*, Vol. 42, pp. 197-211.
- SMITH, S. L. & T. E. WHITLEDGE, 1977. The role of zooplankton in the regeneration of nitrogen in a coastal upwelling system off northwest Africa. *Deep-Sea Res.*, Vol. 24, pp. 49-56.
- TAGUCHI, S. & H. ISHII, 1972. Shipboard experiments on respiration, excretion and grazing of *Calanus cristatus* and *Calanus plumchrus* (copepoda) in the northern north Pacific. In, *Biological oceanography of the northern North Pacific Ocean*, edited by A. Y. Takenouti, pp. 419-431.
- TAKAHASHI, M. & T. IKEDA, 1975. Excretion of ammonia and inorganic phosphorus by *Euphausia pacifica* and *Metridia pacifica* at different concentrations of phytoplankton. *J. Fish. Res. Bd Can.*, Vol. 32, pp. 2189-2195.
- WEBB, K. L. & R. E. JOHANNES, 1967. Release of dissolved amino-acids by marine zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, Vol. 12, pp. 376-382.
- WEBB, K. L. & R. E. JOHANNES, 1969. Do marine crustaceans release dissolved amino-acids? *Comp. Biochem. Physiol.*, Vol. 29, pp. 875-878.