

# Caractéristiques de la composition et de la physiologie des peuplements hauturiers de zooplancton et micronecton du Golfe de Guinée

Robert LE BORGNE (1) et Claude ROGER (1)

## RÉSUMÉ

Les peuplements de zooplancton-micronecton, dont on considère trois classes de tailles d'organismes (50-200 ; 200-5 000 ; > 2 000  $\mu\text{m}$ ), sont décrits par des paramètres structuraux et fonctionnels. Les premiers sont représentés par la composition faunistique et la composition chimique ; les seconds, par l'intensité (ou taux) de la respiration, de l'excrétion et de la production, d'une part et les rapports liant les différents taux, d'autre part. L'étude se situe à plusieurs niveaux : (1) elle compare les deux séries de paramètres pour les trois catégories dimensionnelles d'animaux ; (2) recherche, pour le seul mésozooplancton (200-5 000  $\mu\text{m}$ ), les liens qui unissent entre eux ces différents paramètres et l'influence qu'ils subissent de la part du milieu ; (3) recherche une classification des stations en fonction des critères descriptifs utilisés. Les résultats soulignent : (1) l'homogénéité de la composition des peuplements de la couche superficielle du large dont la physiologie est surtout soumise aux facteurs du milieu (par opposition au rôle joué par la composition faunistique) ; (2) la rapidité des temps de renouvellement et (3) la distinction entre les cycles du carbone, de l'azote et du phosphore.

MOTS-CLÉS : Zooplancton -- Tropical --- Faunistique --- Chimie --- Respiration --- Excrétion --- Production.

## ABSTRACT

MAIN FEATURES OF THE COMPOSITION AND PHYSIOLOGY OF OPEN-OCEAN ZOOPLANKTON AND MICRONEKTON POPULATIONS IN THE GULF OF GUINEA

Structural and functional parameters are used to describe three size-classes (50-200 ; 200-5 000 ; > 2 000  $\mu\text{m}$ ) of zooplankton and micronekton populations. Taxonomic and chemical composition belong to the former set, respiration, excretion and production rates together with ratios between the various rates, belong to the functional criterions. Three major points are studied : (1) the comparison of the size-classes with respect to the two sets of parameters ; (2) the links between all parameters and their response to environmental factors, for the sole mesozooplankton (200-5 000  $\mu\text{m}$ ) ; (3) the association of stations according to the descriptive criterions used in the paper. The following results may be stressed : (1) homogeneity in the composition of tropical open-ocean populations, the physiology of which is influenced mainly by environmental factors (and rather little by the variations of their taxonomic composition) ; (2) quick turn-over times and (3) marked differences in carbon, nitrogen and phosphorus cycles.

KEY WORDS : Zooplankton — Tropical — Taxonomy — Chemistry — Respiration --- Excretion — Production.

---

(1) Centre O.R.S.T.O.M., B.P. A5, Nouméa Cedex, Nouvelle Calédonie.

## 1. INTRODUCTION

L'essentiel de nos connaissances sur le zooplancton du Golfe de Guinée repose sur des mesures de biomasse (cf. revue de LE BORGNE *et al.*, 1983) et de composition faunistique (voir *infra*), ce qui laisse en suspens bon nombre de questions. En effet, une valeur instantanée de poids sec ou de matière organique ne définit la richesse d'une zone que si on en connaît le temps de renouvellement, car une biomasse qui double en quelques jours n'a pas les mêmes effets que celle qui doublerait en quelques semaines. Un autre problème concerne la valeur que représente cette biomasse pour les prédateurs, ce qui amène à en déterminer la composition faunistique et chimique. Enfin, l'étude du zooplancton suppose que l'on connaisse son rôle par rapport aux autres éléments de l'écosystème. Ce rôle peut être décrit quantitativement et qualitativement. Le premier aspect, le quantitatif, concerne l'intensité des flux liant le zooplancton aux autres niveaux trophiques et les rendements des transferts de matière organique. L'aspect qualitatif, quant à lui, a trait à la nature des flux et au mode d'utilisation de la matière organique particulière par le zooplancton. Ainsi peut-on définir un certain nombre de critères descriptifs de la biomasse, au même titre que la composition spécifique qui est généralement utilisée en planctologie marine. Il s'agit de critères structuraux d'une part, caractérisant la composition des peuplements, et de critères fonctionnels, d'autre part, décrivant l'intensité et la nature des flux.

Les paramètres qui seront considérés ici appartiennent à l'une et l'autre catégorie. Il s'agit de la composition taxonomique, de la composition élémentaire en carbone (C), azote (N), phosphore (P) et de la teneur en matière organique pour les paramètres structuraux. Les taux de respiration, d'excrétion de C, N, P et de production, ainsi que les rapports qui les unissent (respiration/excrétion, production/excrétion, etc.) représenteront les paramètres fonctionnels. En réalité, la frontière entre les deux groupes n'est pas nette et les interrelations sont nombreuses. Ainsi le rapport respiration/excrétion, paramètre fonctionnel, caractérise-t-il la relation proies-prédateurs, décrite aussi par la composition faunistique, qui est un paramètre structural.

La stratégie adoptée pour cette étude est développée par HERBLAND *et al.* (1983) et repose sur la prise en considération de populations « totales » pour les organismes les plus petits ainsi que sur la réalisation de points fixes, stations de plusieurs jours. Ces dernières permettent en effet la mesure quasi simultanée d'un grand nombre de paramètres et l'étude de leur variabilité à court terme (variabilité nyctémérale, ou en relation avec les oscillations de la structure hydrologique liées aux ondes internes).

Les mesures sur le plancton « total », où les différents stades de développement des diverses espèces zooplanctoniques sont mélangés, répondent, quant à elles, aux trois contraintes suivantes : (1) la variété des systèmes étudiés (upwelling équatorial, dômes, convergences, eaux oligotrophes); (2) la diversité spécifique élevée des populations du large de la zone intertropicale, qui rend peu significatives les mesures effectuées sur quelques espèces seulement; (3) l'inadéquation des techniques de la dynamique des populations au large, en raison de la difficulté qu'il y a à réaliser un échantillonnage serré. Sur un plan théorique, la prise en considération d'ensembles d'espèces — et non d'espèces séparées — présente également des avantages liés essentiellement au fait que les relations trophiques en milieu marin sont le plus souvent influencées par la taille respective des proies et des prédateurs et qu'il existe rarement de spécificité entre eux. Il n'y a donc aucune raison de ne pas regrouper des proies ou des prédateurs (LE BORGNE, 1982 d), à condition toutefois d'observer un certain nombre de précautions. L'une d'elles suppose que l'on subdivise le zooplancton en plusieurs classes de tailles, ce qui amènera à considérer les fractions suivantes : le microzooplancton (50-200  $\mu\text{m}$ ), le mésozooplancton (200-5 000  $\mu\text{m}$ ) et le macroplancton-micronecton (2 mm à 10 cm), ce dernier n'ayant pas été envisagé de façon « globale », contrairement aux deux autres fractions.

L'étude qui suit, s'attache avant tout à présenter les observations des paramètres structuraux et fonctionnels des trois classes de tailles du zooplancton du large du Golfe de Guinée. Mais elle tente de dépasser le stade descriptif, dans le cas du mésozooplancton pour lequel les données sont les plus nombreuses, d'une part en considérant les liens qui les unissent les uns aux autres, ainsi que l'influence des facteurs du milieu, et d'autre part, en recherchant des associations, ou des antagonismes, entre points fixes, pour les paramètres considérés. Il ne semble pas que ceci ait été fait jusqu'ici pour les populations « totales », ni, à plus forte raison, pour le Golfe de Guinée où les données antérieures de flux sont rares. En conséquence, il s'agit d'un essai de synthèse des résultats obtenus de 1973 à 1979, lors des campagnes du N/O Capricorne dans la région, à laquelle on ajoutera, lorsqu'ils existent, les résultats antérieurs sur les caractéristiques des peuplements planctoniques hauturiers du Golfe de Guinée.

## 2. MÉTHODES

### 2.1. Généralités

L'ensemble des paramètres chimiques et physiologiques ont été obtenus sur des populations « totales »

de microzooplancton et de mésozooplancton et sur un certain nombre d'individus d'entités taxonomiques différentes, triés avant les analyses, dans le cas du macroplancton-micronecton. La composition faunistique a été étudiée sur des échantillons fixés au formol.

## 2.2. Description des campagnes et des points fixes

Les données des campagnes suivantes, décrites dans LE BORGNE (1982 a) sont utilisées dans cet article : CAP 7316, 7502, 7506, 7706, 7802, 7906 du N/O Capricorne et GUIDOME du N/O Jean-Charcot. Les points fixes, dont la position est indiquée sur le tableau I et l'Annexe V (à l'exception de la station de répétition de GUIDOME, située à 13°30' N et 22°10' W), correspondent à des structures hydrologiques caractéristiques : dômes d'Angola (A) et de Guinée (GUIDOME), zone équatoriale d'enrichissement en période d'upwelling (stations 3, 4, 6 de 7316; 1, 3, 15 de 7706; points F, G, H, I, J, K, L, M) et en saison « chaude » (C, R, S) convergence nord-équatoriale (N, T), courant de Guinée (O), eaux oligotrophes du maximum de salinité subtropicale (B, E, Q), dérive de Benguela (D).

## 2.3. Prélèvements

Le microzooplancton a été prélevé par des traits verticaux 0-100 m à GUIDOME et aux points F à T, avec un filet de 50 µm de vide de maille, de même longueur que le WP-2 (UNESCO, 1968), mais de diamètre d'ouverture égal à 49 cm. Les échantillons ont été tamisés sur un filtre métallique de 200 µm.

Le mésozooplancton a été prélevé en traits verticaux 0-200 m (points A à F, GUIDOME) ou 0-100 m (G à T) avec un triple filet WP-2, puis tamisé sur une maille métallique de 5 000 µm. D'autres couches ont également été échantillonnées : 0-500 m, couche homogène, couche euphotique. Des traits obliques 0-200 m ont en outre été réalisés avec un filet Bongo gréé en soie de 500 µm (Mc GOWAN et BROWN, 1966) aux points A à F.

Le micronecton a été capturé avec un filet OMORI de 2 mm de vide de maille (OMORI, 1965) dans les couches 0-100 m et 0-400 m, lors de CAP 7802 et 7906. Les prélèvements ont été réalisés toutes les 4 heures pour le micro- et le mésozooplancton, à midi et en début de nuit pour le micronecton. Tous les filets étaient dotés de jauges de profondeur et de débit-mètres ou de DDR (depth distance recorder) TSK.

## 2.4. Étude de la composition faunistique

Cette dernière est décrite par les pourcentages numérique et pondéral d'un taxon par rapport à l'ensemble des taxons constituant le prélèvement :

$$\% \text{ numérique} = \frac{\text{effectif du taxon}}{\text{effectif de l'échantillon}} \times 100$$

$$\% \text{ pondéral} = \frac{\text{poids sec du taxon}}{\text{poids sec de l'échantillon}} \times 100$$

Les pesées ont été faites sur la totalité des individus, à l'exception des Copépodes du mésozooplancton dont on n'a pris qu'une fraction aliquote par la méthode de FRONTIER (1972).

Les pourcentages pondéraux n'ont de valeur que si la perte de poids due à la fixation est sensiblement la même pour tous les taxons. Pour le vérifier, on a suivi la décroissance du poids individuel (poids des individus d'un taxon divisé par leur nombre) en fonction de la durée de la fixation (Annexe I) : la diminution est surtout nette au début et elle est voisine pour les Copépodes, Appendiculaires et Chaetognathes, organismes de consistance différente. On peut donc admettre que les proportions des différents taxons dans l'échantillon total, déterminées après 4 mois (points A à C, Q à T) ou 6 mois (points G à P) sont proches de celles de l'échantillon frais. Par ailleurs, le test de Wilcoxon ne met pas de différence significative ( $p < 0,05$ ) en évidence entre les poids secs individuels obtenus après 4 mois de fixation et ceux de 6 mois.

## 2.5. Composition chimique

Les pourcentages du poids sec en carbone (% C), azote (% N), phosphore (% P) et poids sec sans cendre (% pssc) du zooplancton ont été mesurés sur du matériel desséché à 60 °C pendant 24 h à bord du bateau, puis conservé au congélateur et desséché de nouveau avant l'analyse, selon le protocole opératoire décrit dans LE BORGNE (1975 a).

## 2.6. Mesures de la respiration et de l'excrétion

Elles ont été réalisées sur des animaux mis en incubation pendant 18 à 20 heures, selon le protocole

décrit par LE BORGNE (1982 *a*) pour le zooplancton et ROGER (1982 *b*) pour le micronecton. Les températures d'incubation étaient de 17 °C pour le micronecton et celles de la couche homogène superficielle et du bas de la thermocline pour le micro- et le mésozooplancton.

## 2.7. Tests statistiques

On a utilisé les tests non-paramétriques décrits dans SIEGEL (1956) et les techniques relatives à la régression dans DAGNELIE (1969-1970).

## 3. LA COMPOSITION FAUNISTIQUE

Avec la biomasse, la composition faunistique est certainement le paramètre le plus étudié pour le zooplancton du Golfe de Guinée. Les rapports des premières campagnes de la fin du siècle dernier et de la première moitié du *xx*<sup>e</sup> siècle ont surtout été des inventaires de la faune pélagique (voir à ce propos les revues de VOSS, 1969 et ZEITSCHER, 1969) et il faut attendre l'opération Équalant de 1963-1964 et les campagnes du N/O *Zvezda* de 1963 à 1965 pour obtenir une description de l'abondance relative des différents taxons dans les échantillons du zooplancton (GREZE *et al.*, 1969; GRUZOV, 1967 et 1971; KINZER, 1969) et de micronecton (VOSS, 1969). Plus récemment, les campagnes du N/O *Capricorne* ont permis la description de la composition faunistique du zooplancton et du micronecton dans le dôme d'Angola en février-mars 1971 (HERBLAND et STRETTA, 1973), le front du Cap Lopez en juin 1971 (VOITURIEZ *et al.*, 1973) et juin-juillet 1972 (DUFOUR et STRETTA, 1974), la zone équatoriale à 4° W en novembre 1971 (DUFOUR et STRETTA, 1973), mars et juillet 1975 (LE BORGNE, 1977 *a*), juillet-août 1977 (GERLOTTO *et al.*, 1979), août-septembre 1978 et avril 1979 (ROGER, 1982 *a*) et à 10° W en octobre 1973 (STRETTA, 1975). Enfin, la campagne GUIDOME du N/O *Jean-Charcot* a fait l'objet d'une étude sur les Copépodes du dôme de Guinée (CHAHSAVAR-ARCHAD, 1979) en septembre-octobre 1976. En ce qui concerne la zone néritique, qui n'est pas considérée ici, on pourra se reporter aux synthèses de THIRIOT (1977) et BINET (1983 *b*).

En raison de la grande diversité des modes d'échantillonnage (mailles des filets, profondeurs des prélèvements), de celle des niveaux de détermination (niveau spécifique ou niveau des grandes divisions taxonomiques) et de l'absence, bien souvent, de données sur les paramètres physico-chimiques et biologiques de l'environnement, il a paru difficile d'utiliser les travaux antérieurs pour définir les grands traits de la faune pélagique du large. En

revanche, les résultats qui seront présentés ici s'y prêtent mieux, car ils ont été obtenus de la même manière dans les différentes structures étudiées et s'intègrent dans un ensemble caractérisant à la fois les facteurs du milieu et la composition, la distribution et la physiologie des peuplements.

## 3.1. Le microzooplancton (50-200) µm

Le but des examens microscopiques a été de déceler la présence de phytoplancton dans les échantillons et de décrire les groupes taxonomiques présents. Diatomées et Dinoflagellés ont été observés dans la totalité des prélèvements, mais en faibles quantités généralement (quelques cellules à quelques dizaines pour un volume d'eau échantillonné d'une vingtaine de mètres cubes), à l'exception des points I (0°30' S), J (3°30' S) et N (2°00' N) en août 1978 et S (0°00') et T (2°00' N) en avril 1979, pour lesquels le phytoplancton était abondant dans les filets.

L'essentiel du zooplancton était constitué de stades larvaires de Copépodes (nauplii et copépodites), les autres taxons (Foraminifères, Radiolaires, Tintinnides, Ptéropodes, Appendiculaires, *Calyplopis* d'Euphausiacés et Chaetognathes) étant peu représentés. La dominance des Copépodes que l'on note pour le microzooplancton doit être rapprochée des observations de GUNDERSEN *et al.* (1976) au large des îles Hawaii et BEERS et STEWART (1970) au large de la Californie. Pour les premiers, en effet, la fraction 37-200 µm était constituée de 78 % de « microcopépodes »; la fraction 35-200 µm des seconds comprenait de 68 à 77 % de « Métazoaires », fortement dominés par les Copépodes..

## 3.2. Le mésozooplancton (200-5 000 µm)

### 3.2.1. DÉFINITION DES ENTITÉS TAXONOMIQUES UTILISÉES

Les paramètres choisis pour décrire la composition faunistique doivent permettre d'expliquer les variations du métabolisme, de la composition chimique ou du régime alimentaire attribuables à la population zooplanctonique. Les critères de sélection retenus sont ainsi, la consistance des organismes (gélatineuse, à coquille ou à exosquelette chitineux), leur poids individuel et la taille des proies qu'ils sont susceptibles d'ingérer, ce qui permet de définir les entités taxonomiques des tableaux I et II.

Une illustration de cette classification est celle des Ptéropodes rangés parmi les microphages pour les thécosomes et parmi les prédateurs pour les gymnosomes (regroupés dans les « divers prédateurs » sur les tableaux I et II). Les Copépodes ont, dans un but de simplification, été classés parmi les microphages. Ceci suppose que les Copépodes prédateurs des

TABLEAU I

Pourcentages des effectifs des principaux taxons par rapport à l'ensemble des individus du mésozooplancton de la colonne 0-200 m (points A à F) ou 0-100 m (points G à T)

Ratios (in percent) between number of individuals of the main taxa and that of all individuals of 0-200 m (sta. A to F) or 0-100 m (sta. G to T) mesozooplankton

Station	Position	Mois An	Cop.	Ost.	App.	Pt.th.	Euph.	Thal.	Div. micro	Total micro	Chaet.	Amph.	Poly.	Pois.	Hét.	Div. prédat.	Total prédat.	
A			96,8	0,74	0,00	0,00	0,00	0,00	0,35	97,9	1,35	0,00	0,00	0,00	0,00	0,35	1,70	
			92,5	0,60	1,08	0,00	0,00	0,00	0,00	2,62	96,8	2,60	0,00	0,21	0,00	0,00	0,32	3,13
			92,2	0,92	2,02	0,00	0,00	0,00	0,00	1,89	96,8	2,20	0,16	0,13	0,12	0,00	0,40	3,01
			90,0	0,85	3,06	0,00	0,00	0,00	0,00	3,30	97,2	1,58	0,14	0,16	0,01	0,00	0,64	2,53
moyenne	9°20S-9°30E	2/75	92,9	0,78	1,54	0,00	0,00	0,00	2,04	97,2	1,93	0,08	0,13	0,03	0,00	0,43	2,59	
24	10°16S-7°50E	2/75	94,9	1,73	0,49	0,49	0,26	0,00	0,03	97,9	1,25	0,15	0,16	0,00	0,03	0,38	1,97	
25	11°45S-4°38E	2/75	86,6	4,03	3,50	0,74	0,37	0,00	0,04	95,3	3,58	0,13	0,38	0,00	0,02	0,54	4,75	
26	12°52S-2°01E	2/75	92,7	2,36	1,31	1,08	0,13	0,00	0,01	97,6	1,43	0,28	0,20	0,00	0,01	0,53	2,45	
27	14°15S-1°48W	2/75	93,1	1,38	0,79	0,49	0,39	0,00	0,05	96,2	2,97	0,19	0,21	0,00	0,00	0,23	3,60	
B	11°10S-5°30W	2/75	93,7	2,43	0,21	0,94	0,18	0,01	0,33	97,8	1,25	0,21	0,29	0,07	0,02	0,14	1,98	
C			92,8	1,18	1,47	0,12	0,39	0,01	0,04	96,0	3,15	0,19	0,30	0,04	0,03	0,27	3,98	
			90,9	0,97	1,47	0,15	1,16	0,00	0,12	0,12	94,8	4,28	0,19	0,26	0,17	0,04	0,24	5,19
moyenne	0°30S-4°30W	3/75	91,9	1,08	1,47	0,13	0,78	0,00	0,08	95,4	3,72	0,19	0,28	0,10	0,04	0,26	4,59	
D	15°00S-5°40W	7/75	94,5	1,18	1,50	0,53	0,42	0,08	0,14	98,0	1,73	0,10	0,16	0,07	0,04	0,07	2,10	
E	12°00S-5°24W	7/75	94,1	2,86	0,60	0,24	0,49	0,01	0,02	98,3	1,28	0,11	0,19	0,04	0,01	0,05	1,68	
F	0°20S-4°30W	8/75	95,6	1,27	0,80	0,61	0,44	0,09	0,00	98,8	0,56	0,23	0,18	0,07	0,05	0,06	1,15	
G	6°00S-4°00W	8/78	93,5	0,91	1,06	1,84	0,28	0,02	0,16	97,9	0,62	0,21	0,17	0,02	0,01	1,11	2,11	
H	2°30S-4°00W	8/78	94,6	0,29	0,53	0,10	0,07	2,30	0,00	97,8	1,45	0,20	0,12	0,03	0,00	0,45	2,25	
I	0°30S-4°00W	8/78	97,6	0,18	0,50	0,03	0,11	0,02	0,00	98,4	1,25	0,02	0,03	0,01	0,01	0,19	1,51	
J	5°00S-4°00W	9/78	95,6	0,94	1,48	0,00	0,29	0,08	0,21	98,6	0,47	0,08	0,17	0,04	0,01	0,67	1,44	
K	3°35S-4°00W	9/78	93,1	0,84	4,33	0,07	0,43	0,09	0,00	98,8	0,88	0,06	0,05	0,00	0,00	0,22	1,21	
L	1°20S-4°00W	9/78	84,6	0,47	10,76	0,04	2,14	0,05	0,04	98,1	0,70	0,09	0,32	0,08	0,02	0,67	1,88	
M	0°09S-4°00W	9/78	98,2	0,37	0,54	0,01	0,35	0,06	0,00	99,5	0,24	0,03	0,04	0,00	0,00	0,14	0,45	
N	2°00N-4°00W	9/78	98,3	0,17	0,11	0,05	0,04	0,01	0,22	98,9	0,50	0,09	0,20	0,01	0,00	0,32	1,12	
O	3°50N-4°00W	9/78	96,7	0,13	1,09	0,07	0,21	0,41	0,00	98,6	1,07	0,01	0,11	0,01	0,01	0,20	1,41	
P	5°00N-3°57W	9/78	97,4	0,29	0,02	0,00	0,03	0,03	0,00	97,8	2,22	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00	2,23	
Q	10°15S-5°10W	4/79	95,2	0,31	0,82	0,18	0,15	0,04	0,00	96,7	3,00	0,07	0,13	0,00	0,00	0,10	3,30	
R	3°00S-4°24W	4/79	95,4	0,28	2,67	0,02	0,12	0,12	0,19	98,8	1,10	0,03	0,06	0,01	0,02	0,05	1,27	
S	0°00 -4°00W	4/79	97,9	0,15	0,23	0,08	0,41	0,00	0,03	98,8	0,99	0,07	0,04	0,08	0,00	0,07	1,25	
T	2°00N-4°05W	4/79	97,2	0,41	0,31	0,16	0,62	0,04	0,00	98,7	1,18	0,09	0,00	0,00	0,00	0,04	1,31	

Abréviations : Cop. = Copépodes ; Ost. = Ostracodes ; App. = Appendiculaires ; Pt.th. = Ptéropodes thécosomes ; Euph. = larves *Calypptis* et *Furcilia* d'Euphausiacés ; Thal. = Thaliacés ; Div.micro = divers microphages ; Total micro. = Total microphages ; Chaet. = Chaetognathes ; Amph. = Amphipodes ; Poly. = Polychètes ; Pois. = larves de poissons ; Hét. = Hétéropodes ; Div.prédat. = divers prédateurs ; Total prédat. = Total prédateurs

microphages du mésozooplancton représentent une faible proportion des individus dans les échantillons. Cette simplification est probablement justifiée car les « prédateurs », au sens où nous l'entendons ici, sont d'après les travaux de MULLIN (1966), ARASHKEVICH (1968) et la classification par mode de capture des proies de TIMONIN (1971), les *Euchaetidae*, *Heterorhabdidae*, *Augapilidae* et *Candaciidae*. Ces quatre familles semblent représenter une fraction minime des effectifs de Copépodes si l'on se réfère aux études de MENSAH (1969), BINET et DESSIER (1971), BINET (com. pers.) pour les eaux des plateaux continentaux ghanéen, congolais et ivoirien et au travail de BOUCHER (1982) pour ceux des upwellings

de Mauritanie et du Maroc. Dans la zone d'enrichissement équatoriale de l'Atlantique, de 1° N à 5° S, le tableau I de GRUZOV (1971) permet le calcul d'un pourcentage numérique moyen de 4 % pour *Euchaeta hebes* et *E. marina*, les autres Copépodes prédateurs représentant une proportion très faible des effectifs. Il est nécessaire de souligner que cette observation sur le rôle mineur des quatre familles de Copépodes précitées, n'est valable que pour les filets de petite maille et pour la couche superficielle (avec un filet de 0,9 à 1,0 mm de vide de maille, GUEREDRAT *et al.* (1972) rapportent des pourcentages numériques moyens d'*Euchaetidae* de 33 % dans le Pacifique équatorial et les résultats de ROE (1972)

TABLEAU II

Pourcentages pondéraux des principaux taxons du mésozooplancton de la colonne 0-200 m (points A à F) ou 0-100 m (points G à T).  
Mêmes abréviations que pour le Tableau I

Ratios (in percent) between the weight of the main taxa and that of the whole mesozooplankton sample at stations A to F (0-200 m hauls) and G to T (0-100 m). Same abbreviations as on Table I

Station	Cop.	Ost.	App.	Pt.th.	Euph.	Thal.	Div. micro	Chaet.	Amph.	Poly.	Pois.	Hét.	Div. prédat.	Total
A	56,0	1,78	0,00	0,00	0,00	0,00	4,97	62,8	11,54	0,00	0,00	0,00	25,72	37,26
	73,9	0,93	0,72	0,00	0,00	0,00	0,86	76,4	13,27	0,00	5,95	0,00	4,38	23,60
	71,6	1,28	1,42	0,00	0,00	0,00	0,75	77,2	18,04	0,97	0,45	1,36	0,00	4,19
	73,1	1,00	3,00	0,00	0,00	0,00	1,60	78,7	14,00	0,60	0,90	0,20	0,00	5,60
Moyenne	68,7	1,25	1,29	0,00	0,00	0,00	2,03	73,7	14,21	0,38	1,83	0,39	0,00	9,97
24	78,4	1,44	0,17	0,56	1,06	0,00	0,29	81,9	10,72	0,85	0,58	0,00	0,51	4,75
25	59,4	4,80	2,11	0,54	1,33	0,00	0,20	68,4	23,09	0,53	1,48	0,00	0,03	6,53
26	70,7	3,89	1,08	1,10	0,47	0,00	0,10	77,3	12,54	1,58	1,08	0,00	0,02	7,42
27	66,5	1,97	0,56	0,43	1,63	0,00	1,38	72,5	22,65	0,91	0,98	0,00	0,01	2,83
B	80,8	1,44	0,09	1,02	0,78	0,01	0,48	84,6	10,93	1,24	0,84	0,90	0,00	1,48
	71,4	1,70	1,29	2,35	1,08	0,06	0,23	78,1	16,52	2,32	0,73	0,16	1,20	0,99
C	52,1	2,42	1,11	1,37	14,80	0,00	0,46	72,3	19,74	1,41	0,76	1,62	0,14	4,05
	61,8	2,06	1,20	1,86	7,94	0,03	0,35	75,2	18,13	1,87	0,75	0,89	0,67	2,52
G	79,1	0,66	0,26	1,49	3,90	0,00	1,86	87,3	3,17	1,10	0,47	1,47	0,09	5,86
H	80,1	0,49	0,32	0,39	0,39	7,29	0,27	89,2	7,41	1,03	0,39	0,14	0,00	1,30
I	91,1	0,30	0,32	0,35	0,40	0,04	0,05	92,5	5,53	0,19	0,13	0,18	0,69	0,42
J	81,1	0,95	0,36	0,00	7,05	0,07	0,13	89,6	4,36	0,45	2,98	0,37	0,08	1,40
K	82,2	1,56	3,64	0,30	1,11	0,08	1,41	90,3	7,64	1,01	0,19	0,00	0,00	0,66
L	87,8	0,38	3,40	0,09	3,81	0,07	0,07	95,6	1,83	0,40	0,52	0,53	0,05	1,00
M	96,9	0,36	0,24	0,05	0,49	0,12	0,00	98,2	1,35	0,18	0,11	0,00	0,00	0,19
N	93,3	0,24	0,04	0,21	2,01	0,01	0,00	95,8	2,27	0,64	0,28	0,11	0,00	0,54
O	89,1	0,14	0,60	0,19	1,76	1,48	0,00	93,4	3,32	0,11	0,84	0,16	0,06	1,70
P	96,4	0,23	0,00	0,00	0,19	0,02	0,00	96,8	1,95	0,00	0,00	0,85	0,00	0,00
Q	82,6	0,56	0,29	0,88	0,28	0,04	0,00	84,6	13,37	1,22	0,13	0,00	0,00	0,47
R	85,4	0,65	1,29	0,08	1,22	0,20	1,82	90,6	3,97	3,32	0,77	0,09	0,58	0,68
S	85,4	0,42	0,43	0,95	4,04	0,00	0,00	91,2	5,92	0,59	0,72	0,89	0,00	0,69
T	90,0	0,43	0,34	0,14	5,45	0,00	0,35	96,7	2,34	0,55	0,00	0,00	0,00	0,32

Abréviations : Cop.=Copépodes ; Ost.= Ostracodes ; App.= Appendic laires ; Pt.th.= Ptéropodes thécosomes ; Euph.= Larves *Calyptosis* et *Furcilia* d'Euphausiacés ; Thal.= Thaliacés ; Div. micro.= divers microphages ; Total micro.= Total microphages ; Chaet.= Chaetognathes ; Amph.= Amphipodes ; Poly.= Polychètes ; Pois.= Larves de poissons ; Hét.= Hétéropodes ; Div. prédat.= Divers prédateurs ; Total prédat.= Total prédateurs.

font, d'autre part, apparaît une distribution en profondeur des effectifs d'Euchaetidae, Heterorhabdidae, Augaptilidae et Candaciidae au large des îles Canaries). Si l'on tient compte du changement de mode de capture des proies au cours du développement (étudié chez *Euchaeta* par MAZZA, 1966), on peut admettre que l'importance des Copépodes prédateurs est encore plus faible puisque les échantillons obtenus avec un filet de 200  $\mu$ m comportent de nombreux stades jeunes. D'autres Copépodes sont du type « piqueur-suceur » et peuvent, à l'instar d'*Oithona*, s'attaquer à des proies de taille comprise entre 2 et 400  $\mu$ m (LAMPITT, 1978). Ce dernier exemple montre la difficulté que l'on rencontre lorsque l'on désire classer les organismes en fonction de la taille de leurs proies. L'assimilation des Copépodes aux microphages n'est donc qu'une approximation.

Les divers « microphages » des tableaux I et II sont les larves et adultes de Sergestidés (*Leucifer* spp., principalement), les larves de Mollusques, Échinodermes, Cirripèdes (peu abondantes dans le

plancton hauturier), les Cladocères, Protozoaires (Acanthaires, Radiolaires et Foraminifères). Les divers « prédateurs » sont les larves de Décapodes (autres que les Sergestidés) et de Stomatopodes, les Ptéropodes gymnosomes, les Hydroméduses, Cténophores et Siphonophores. Notons que dans ce dernier cas et celui des Polychètes, les pourcentages en effectifs n'ont qu'une valeur toute relative car on considère souvent des portions d'organismes.

### 3.2.2. COMPOSITION DES PEUPELEMENTS

Les Copépodes représentent l'essentiel des animaux du mésozooplancton : 94 % des effectifs en moyenne (tabl. I) et 79 % du poids sec (tabl. II). Le second groupe, par ordre d'importance, est constitué par les Chaetognathes, si l'on excepte certains prélèvements du point A où les Hydroméduses et les Siphonophores, classés dans les « divers prédateurs », peuvent représenter une part non négligeable. L'ensemble des microphages forme 98 % des effectifs des prélèvements et 85 % de leur poids sec. Ces

deux chiffres montrent la nécessité qu'il y a de considérer le poids des différents taxons au lieu de leurs effectifs lorsque l'on s'intéresse au problème des relations trophiques. Dans le cas présent, les Copépodes et les Appendiculaires, de poids individuel faible, présentent des pourcentages numériques systématiquement plus élevés que les pourcentages pondéraux, l'écart moyen entre les deux pourcentages étant de 17 % pour les Copépodes. L'écart est moindre lorsque l'on considère l'ensemble des microphages, en raison de la présence parmi eux des Ostracodes et des Euphausiacés, en nombre significatif et de poids individuel plus élevé (Annexe II).

La dominance des Copépodes dans les échantillons de zooplancton se retrouve dans les résultats déjà publiés sur les zones du large du Golfe de Guinée. Avec le même filet et la même colonne d'eau (0-200 m), CHANSAVAR-ARCHAD (1979) observe que ce groupe représente la fraction la plus importante des effectifs, plus de la moitié étant constituée de Calanoïdes. Suivent par ordre d'importance décroissante, les Appendiculaires, Chaetognathes, Crustacés autres que les Copépodes, Acanthaires-Radiolaires et Salpes-Doliolés. Avec des filets de maille plus grande, l'importance des Copépodes décroît, ainsi que le montre le tableau de l'Annexe III où sont présentées les valeurs de pourcentages numériques des différents taxons obtenus avec les filets WP-2 et Bongo aux mêmes points fixes. Le test des signes ( $p < 0,05$ ) fait apparaître également que les Appendiculaires sont proportionnellement moins nombreux dans le filet Bongo en raison, vraisemblablement, de l'échappement à travers ses mailles plus grandes que celles du WP-2; au contraire, les Euphausiacés, Amphipodes et larves de poisson sont mieux capturés par le Bongo, plus rapide que le WP-2. Toutefois, pour les six points fixes considérés, la différence entre les pourcentages des deux filets n'est pas importante, l'écart des pourcentages n'étant que de 2,4 % en moyenne pour les Copépodes, 1 % pour les microphages et 0,8 % pour les prédateurs (Annexe III). D'autres sources de variation doivent donc être invoquées pour expliquer les valeurs plus faibles du pourcentage de Copépodes que l'on observe sur les résultats antérieurs : variations géographiques, profondeur échantillonnée, unité utilisée pour définir l'abondance. KINZER (1969) note que les Copépodes constituent la majorité des effectifs des échantillons recueillis entre 0 et 80 m avec un tube Haï (maille de 400  $\mu\text{m}$ ) : le pourcentage est de 88 % dans l'upwelling équatorial et de 20 à 40 % ailleurs. GREZE *et al.* (1969) fournissent des valeurs de pourcentages du poids humide d'animaux récoltés avec des soies N 49 et N 23 (correspondant probablement à des vides de maille de 300 et 700  $\mu\text{m}$ ), l'utilisation du poids humide ayant pour effet de surestimer l'importance des organismes gélatineux : les copé-

podes représentent de 49 à 60 % du poids humide, les Chaetognathes, de 10,5 à 15,8 %, les Euphausiacés, de 2,6 à 12,9 %, les Siphonophores, de 1,7 à 9 %, les Appendiculaires, de 1,7 à 4,7 % et les Amphipodes, de 0,9 à 3,3 %. Enfin, avec un filet FAO LT (UNESCO, 1968) de 505  $\mu\text{m}$  de vide de maille, VOITURIEZ *et al.* (1973) observent des pourcentages numériques de Copépodes de 86 à 94 % à l'Ouest de l'île de Sao Tomé, valeurs proches de celles de l'Annexe III. Mais au large du Cap Lopez, siège d'un upwelling côtier, ces valeurs diminuent (45 à 87 %) du fait de la présence dans les filets, d'Ostracodes, *Leucifer* et Thaliacés en nombres importants. Cette dernière observation amène à faire deux remarques :

1. La première a trait à l'homogénéité de la composition faunistique aux différents points fixes du large, par opposition aux systèmes néritiques de composition plus variable. Cette homogénéité peut être illustrée par la valeur du coefficient de variation calculé sur l'ensemble des stations du tableau II, de 12 % pour le pourcentage pondéral des microphages et de 15 % pour celui des Copépodes. Certes, cette homogénéité est plus nette lorsque l'on confond les différentes espèces d'un même taxon en un seul groupe, alors qu'une étude au niveau spécifique aurait probablement mis en évidence des variations plus marquées d'un point fixe à l'autre.

2. La seconde observation est la suivante : les Copépodes, s'ils représentent toujours le taxon dominant, peuvent être accompagnés de concentrations notables d'autres animaux. Dans certains cas, ces derniers sont de taille et de régime alimentaire voisin de ceux des Copépodes (Ostracodes, Appendiculaires) et leur présence n'entraîne pas de modification majeure de la structure trophique. Dans d'autres cas, au contraire, l'écosystème peut être bouleversé. C'est ce qui arrive lors des proliférations de Thaliacés, observées en plusieurs occasions dans le Golfe de Guinée (LE BORGNE, 1982 e), dont le résultat sera d'épuiser rapidement une zone riche en phytoplancton, de modifier la nature des prédateurs habituels des microphages et d'enrichir les eaux sous-jacentes en pelotes fécales et pseudo-fèces. L'effet de leur présence se fera peu sentir au niveau de la composition du mésozooplancton, en raison de l'utilisation du tamis de 5 000  $\mu\text{m}$  qui retient une bonne partie des Thaliacés, et qui se révèle être ainsi l'une des causes de l'homogénéité observée précédemment. En revanche, la présence de concentrations importantes de Thaliacés introduira des variations plus marquées dans la composition du macroplancton-micronecton.

Les proliférations de Salpes ou de Pyrosomes (Thaliacés) pourraient résulter d'accroissements brutaux de phytoplancton, consécutifs à une modifica-

tion du régime hydrologique (advection verticale ralentie et accroissement de la stabilité) dans les zones d'enrichissement. Face à ces poussées végétales (« blooms »), les Thaliacés sont en effet les phytophages les plus aptes à répondre rapidement en raison de leur régime alimentaire « opportuniste » et de la gamme importante de tailles de particules qu'ils peuvent ingérer, de leur mode asexué de reproduction et de l'absence de prédateurs au début de la prolifération (les prédateurs des Thaliacés n'étant pas ceux des microphages habituellement présents dans le milieu). La fréquence d'apparition de ces organismes dans les zones d'enrichissement du large (dômes thermiques et upwelling équatorial) est peu connue et mériterait un suivi systématique de ces régions, car d'importantes biomasses végétales sont détournées au profit d'autres utilisateurs.

### 3.2.3. DISTRIBUTION VERTICALE ET VARIATIONS NYCTHÉMÉRALES

Elles peuvent être étudiées sur des séries de coups de filet réalisés aux points A à F toutes les quatre heures au cours d'un ou deux nycthémes. La figure 1, représentant les pourcentages des effectifs des niveaux supérieurs par rapport à ceux de la colonne 0-200 m, montre généralement une bonne concordance entre ces pourcentages et celui du poids sec, à l'exception des Amphipodes et des Ostracodes qui se trouvent situés plus profondément. Dans ce dernier cas, les pourcentages de la figure 1 sont systématiquement plus faibles que ceux des autres taxons. Sur les données dont nous disposons, il n'est pas possible de mettre en évidence de variations nycthémerales de la distribution verticale à l'exception des Ostracodes qui sont toujours plus nombreux la nuit que le jour dans les couches superficielles.

La distribution plus profonde des Ostracodes pourrait expliquer que les pourcentages de ce taxon soient significativement ( $p < 0,01$ ) plus faibles aux points G à T, pour lesquels la couche 0-100 m a été échantillonnée, qu'aux autres points fixes, où la couche d'eau considérée était plus épaisse (0-200 m). Toutefois, il ne semble pas que la distribution des Ostracodes en profondeur, que l'on observe dans le dôme d'Angola (A), l'upwelling équatorial (C et F) et les eaux oligotrophes (B, D, E), soit un caractère général à ce groupe. Les résultats de BINET (1975) pour le plateau continental ivoirien montrent en effet une distribution verticale variable selon les périodes. ORTNER *et al.* (1980) présentent également des schémas de distribution verticale où les Ostracodes apparaissent nettement en profondeur, et d'autres où leur distribution avoisine celle des autres taxons. Il faut probablement attribuer ces différences aux variations de la composition spécifique

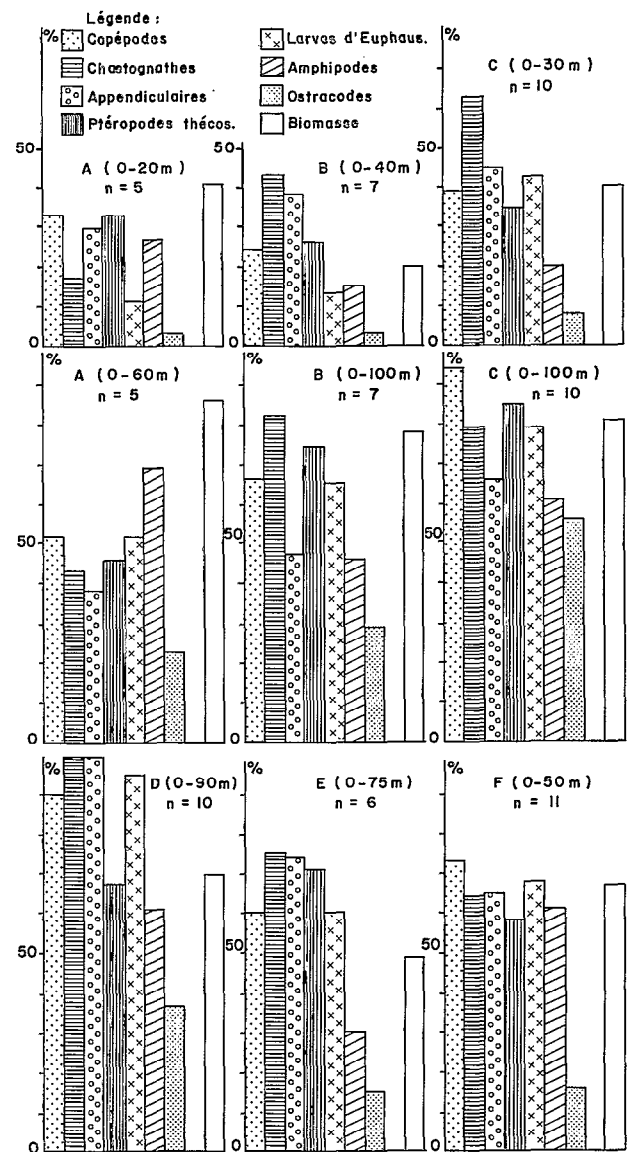


FIG. 1. — Pourcentages des effectifs des principaux taxons du mésozooplancton dans les couches superficielles par rapport à ceux de la colonne 0-200 m aux points fixes A à F ( $n$  = nombre de séries considérées)

*Ratio between the number of individuals of mesozooplankton in shallower layers and that in the 0-200 m water column (in percent) for the six main taxonomic groups at stations A to F ( $n$  = number of the series considered)*

des Ostracodes et des conditions du milieu (néritique ou hauturier, tempéré ou chaud, etc.).

Dans le détail, certains taxons présentent une distribution verticale différente selon les espèces et leurs stades de développement. C'est le cas des Copépodes pour lesquels Gruzov met en évidence



l'existence de deux peuplements, l'un situé au-dessus de la pycnocline et représenté par des petites espèces (*Paracalanus*, *Clausocalanus*, *Nannocalanus*, *Euchaeta marina*, *Scolecithrix*), le second situé sous la pycnocline, constitué d'espèces de plus grande taille (*Neocalanus*, *Eucalanus*, *Euchaeta hebes*, *Rhincalanus*). GRUZOV note également une distribution différentielle des stades CV et adulte et des juvéniles (C I à C IV) de Copépodes, phénomène que l'on retrouve sur les résultats des points fixes de la figure 1, concernant la taille des Chaetognathes. En se basant exclusivement sur leur taille, toutes espèces confondues, on peut ainsi observer que le pourcentage des individus de la classe 0-5 mm par rapport à l'ensemble des individus (classes 0-5, 5-10 et 10-15 mm) est significativement plus élevé dans les couches superficielles que dans la couche 0-200 m, à l'exception du point D où la couche homogène a 90 m d'épaisseur (des prélèvements moins profonds auraient peut-être confirmé les observations des autres points fixes). Il est probable que ceci reflète la distribution plus superficielle des jeunes Chaetognathes que l'on observe souvent (NAGASAWA et MARUMO, 1975; SULLIVAN, 1980), la classe 0-5 mm en comprenant davantage que les autres (bien qu'il y ait aussi, mais en proportion plus faible, des stades à maturité sexuelle dans cette classe de taille; DALLOT, comm. person.). Il n'a pas été observé de variation nycthémerale du pourcentage des individus de 0 à 5 mm par rapport à l'ensemble.

### 3.3. Le micronecton-macroplancton (> 2 mm)

#### 3.3.1. CHOIX DES ENTITÉS TAXONOMIQUES

Il s'est fait d'après un critère systématique et un critère de taille pour les groupes les plus abondants sur lesquels ont eu lieu les mesures de composition élémentaire et de taux d'excrétion (tabl. III).

#### 3.3.2. COMPOSITION DES PEUPELEMENTS

Elle s'est révélée très voisine à la fois en latitude (2° N à 10° S) et aux deux périodes considérées (août-septembre 1978 et avril 1979), ce qui permet de réunir les valeurs de ROGER (1982 a) pour les deux radiales effectuées le long de 4° W. En moyenne, les Crustacés représentent une part plus faible du poids sec (57 %) que dans le mésozooplancton, la part des poissons (29 %) augmentant au contraire. Le reste des récoltes est constitué de Mollusques (Ptéropodes et Céphalopodes) et d'organismes gélatineux (Siphonophores, essentiellement). Dans certaines conditions, les Thaliacés peuvent proliférer et représenter une part importante de la biomasse. Ce fut le cas au point H et il n'en a pas été tenu compte dans le calcul des moyennes du tableau III.

#### 3.3.3. DISTRIBUTION VERTICALE ET VARIATIONS NYCTHÉMERALES

Comparé au mésozooplancton, le micronecton-macroplancton a une distribution moins superficielle puisque environ 50 % seulement de la biomasse totale des 400 premiers mètres se trouvent dans la couche 0-100 m la nuit contre une moyenne de 73 % pour le mésozooplancton diurne et nocturne. Les variations nycthémerales dans les 400 premiers mètres sont également plus marquées : de jour, il ne reste que 6 % de la biomasse totale micronectonique dans la couche 0-100 m. Ces variations sont en relation avec les migrations verticales, les organismes les plus petits (Copépodes, Amphipodes, Chaetognathes, Ptéropodes thécosomes, larves de Poissons, petits Céphalopodes et Caridés) se cantonnant dans les 100 premiers mètres, mais les plus gros se trouvant au-delà de 300 m le jour et remontant en partie la nuit dans la couche 0-100 m (les Sergestidés, Caridés et Pénéidés, quoique présents dans cette couche, ont leurs maximums d'abondance situés plus profondément, même de nuit).

#### 3.3.4. DISCUSSION

L'homogénéité des peuplements, dans le temps et l'espace, n'est qu'une approximation. Outre les proliférations de Thaliacés mentionnées précédemment, l'approche de la côte modifie sensiblement les résultats du tableau III, avec l'arrivée de larves de Poissons et de Crustacés (ROGER, 1982 a). Il est toutefois vraisemblable que la composition des peuplements du large soit, comme pour le mésozooplancton, relativement stable et que les variations que l'on observe d'une région à l'autre (tabl. IV) soient davantage dues à l'échantillonnage (profondeur et maille du filet). Ainsi, la profondeur des traits peut-elle expliquer le pourcentage plus faible de Crustacés dans le dôme d'Angola (HERBLAND et STRETTA, 1973) où les filets n'ont été qu'à 100 m de profondeur, qu'au niveau du front du Cap Lopez (DUFOUR et STRETTA, 1973) où l'épaisseur de la couche échantillonnée était de 250 m (tabl. IV), étant donnée la distribution des gros Sergestidés, Caridés et Pénéidés au-delà de 100 m. Le diamètre d'ouverture du filet peut expliquer également que l'on puisse observer davantage de Céphalopodes dans le Pacifique avec un filet IKMT de 10 pieds que dans l'Atlantique avec un filet OMORI, du simple fait de l'évitement (tabl. IV). Enfin, le résultat le plus important pour l'étude des flux de matière au sein de l'écosystème pélagique est l'écart existant entre les biomasses nocturnes et diurnes et la modification de leur composition, les organismes petits ou gélatineux, de taux métaboliques élevés lorsqu'on les rapporte au poids sec, représentant

TABLEAU III

Composition des échantillons de macroplancton-micronecton (en pourcentages du poids sec des 400 premiers mètres) et distribution verticale des principaux taxons (en pourcentages du poids sec de chaque taxon dans la couche 0-400 m), le long de 4° W (2° N - 10° S) en août 1978 et avril 1979 (d'après ROGER, 1982 a)

*Macroplankton-micronecton taxonomic composition (as percentage of the 0-400 m dry weight) and vertical distribution (as ratio between the dry weight of each taxum in day or night 0-100 m samples and that of the 0-400 m ones) along 4° W (from 2° N to 10° S) in August 1978 and April 1979 (from ROGER, 1982 a)*

TAXONS	Poids sec individuel moyen (mg)	Pourcentage du poids sec total	Pourcentage de la biomasse rassemblée dans les 100 premiers mètres	
			nuit	jour
CARIDES	gros	209	12,0	1
	petits	12	0,9	28
SERGESTIDES	gros	42	5,3	50
	petits	4,8	2,6	76
PENEIDES	gros	24	5,6	18
	petits	3,3	0,7	34
EUPHAUSIACES	gros	13	9,3	52
	petits	1,8	15,8	53
Petits Crustacés *	-	5,2	49	24
TOTAL CRUSTACES	-	57,4	-	-
POISSONS	gros	520	16,7	39
	petits	20	8,0	47
	larves	3,6	4,2	48
	Leptocéphales	45	-	94
TOTAL POISSONS	-	28,9	-	-
ORGANISMES GELATINEUX	-	7,5	80	27
CEPHALOPODES	gros	330	1,3	77
	petits	12	0,6	59
PTEROPODES THECOSOMES	-	1,3	83	32
CHAETOGNATHES	1,8	1,7	43	37
TOTAL DIVERS	-	13,7	-	-

\* Copépodes, Amphipodes, divers.

l'essentiel de la biomasse demeurant de jour dans les couches superficielles.

#### 4. LA COMPOSITION CHIMIQUE

Elle permet, à l'instar de la composition faunistique, de décrire les peuplements de zooplancton et de micronecton. En effet, au niveau d'une population, elle dépendra de la composition de chacun de ses éléments (espèces, stades de développement), elle-même fonction de leur physiologie. L'un des buts de ce chapitre sera donc de préciser la part que joue la composition faunistique, telle qu'elle a été définie précédemment, dans les variations

de la composition chimique du mésozooplancton et de son rapport poids/volume déplacé (PS/V<sub>D</sub>) dont l'utilité pour délimiter des peuplements différents a déjà été soulignée par LE BORGNE (1975 b, 1977 a).

Le second volet de l'étude consistera en une présentation des teneurs du poids sec en poids sec sans cendre (% pssc, paramètre pouvant être assimilé à la matière organique), carbone (% C), azote (% N) et phosphore (% P) et des rapports C/N (carbone : azote) et N/P (azote : phosphore), qui entrent dans le calcul des taux de production et du temps de renouvellement de la biomasse.

D'autres paramètres de la composition chimique du zooplancton ont également été mesurés dans le

TABLEAU IV

Pourcentages des principaux constituants du macroplankton-micronecton dans la biomasse totale d'après les résultats d'autres auteurs pour la zone intertropicale de l'Atlantique et du Pacifique (le total des pourcentages n'est pas égal à 100, les « divers », et notamment les organismes gélatineux (parfois très abondants), n'étant pas représentés)

Percentage of the main compounds of macroplankton-micronecton biomass (as wet = humide or dry = sec, weights) from data of the literature for the tropical zones of the Atlantic and Pacific oceans (total value of the percentages is less than 100 in any case since « miscellaneous », which may include, at times, large amounts of jelly-like animals, has not been represented)

Auteurs	Zone	Couche (m)	nuît/jour	Crustacés %	Poissons %	Céphalopodes %	Filet	Biomasse	
LEGAND et al. (1972)	Pacifique	0-110	jour	(Amphipodes)	2	8	36	IKMT 10 mailles 4 mm	Poids humide
			nuît	(E + S)	49	30	13		
		0-450	jour	(Amph. + E)	20	5	55	(entrée) et 1 mm (cul)	
			nuît	(E + C + P + S)	56	29	12		
HERBLAND et STRETTA (1973)	Dôme d'Angola	0-100	jour	(Amph. + larves)	36	34	29	BLACKBURN (1968) maille 6 mm	Poids humide
			nuît	(E + S + c)	25	55	17		
DUFOUR et STRETTA (1973)	Front du Cap Lopez	0-250	non précisé	(S + M)	58	42	1	BLACKBURN (1968) maille 6 mm	Poids humide
présent article	2°N - 10°S (4°W)	0-100	jour	(petits)	23	18	8	OMORI (1965) maille 2 mm	Poids sec
			nuît	(E + C + P + S)	51	29	3		
			jour	(E + C + P + S)	46	20	2		
			nuît	(E + C + P + S)	57	29	2		

E : Euphausiacés C : Caridés P : Pénéidés S : Sergestidés M : Mysidacés

Golfe de Guinée, soit lors des campagnes du N/O *Zvezda* le long de 5° W et 10° W (SAMICHEV, 1971), soit lors de la campagne GUIDOME (RAZOULS et RAZOULS, 1978-1979), soit lors de l'opération CIPREA 1 en août 1978 (NIVAL *et al.*, 1980; RAZOULS, 1981). Il s'agit de la caloricité et des teneurs en glucides, lipides et protides.

#### 4.1. Le microzooplancton

Seule la composition élémentaire de cette classe de taille d'organismes a été étudiée (tabl. V). Comparé au mésozooplancton, le microzooplancton a des teneurs significativement (test des signes,  $p < 0,01$ ) plus faibles en carbone, azote et phosphore, un rapport C/N plus élevé et N/P inférieur, au contraire. Ce résultat traduit une teneur plus faible du poids sec en matière organique et surtout en azote dans le cas du microzooplancton et pourrait provenir de la présence de phytoplancton dans les échantillons bien qu'on n'observe pas de différence significative (test de Wilcoxon, tabl. V) entre les pourcentages en C, N, P et les rapports C/N et N/P des échantillons contenant du phytoplancton en quantités notables (points I, J, N, S, T) et ceux des autres points fixes. L'autre explication peut résider dans la présence, à côté des Crustacés, d'organismes

de constitution différente (Tintinnidés, Radiolaires, Foraminifères) ou de détritrus (nombreux au point I).

#### 4.2. Le mésozooplancton

Ses teneurs en carbone, azote et phosphore organiques et en poids sec sans cendre aux différents points fixes sont représentées sur le tableau V. Le coefficient de variation (c.v.) des 4 valeurs de pourcentages calculé pour chaque point fixe augmente au fur et à mesure que l'élément considéré représente une part de plus en plus faible du poids sec : il est en moyenne de 3,7 % pour le poids sec sans cendre (c.v. = 1,6 à 10,5 %), de 6,4 % pour le carbone (c.v. = 0,4 à 14,4 %), 7,2 % pour l'azote (0,4 à 14,2 %) et 9,3 % pour le phosphore (3,2 à 25,7 %). Cette augmentation peut soit traduire une plus grande incertitude sur les mesures (analyses chimiques et pesées), soit une sensibilité plus grande de l'azote et du phosphore aux variations de la composition des populations des points fixes.

##### 4.2.1. VARIATIONS DE LA COMPOSITION CHIMIQUE DANS LE PLAN VERTICAL

On n'observe pas de différence significative entre les pourcentages en C, N, ou P des colonnes 0-500,

TABLEAU V

Teneurs en C, N, P et matière organique (poids sec sans cendre, pscc) et rapports PS/V<sub>D</sub> (poids sec/volume déplacé, en mg.ml<sup>-3</sup>) du méso- et du microzooplancton de la colonne 0-200 m (points A à F, 7706 et GUIDOME) ou 0-100 m (G à T). Valeurs pour la totalité des animaux du macroplancton-microneclon (les valeurs des rapports atomiques C/N et N/P sont les moyennes des n prélèvements)

Levels of C, N, P (% of body dry weight) and organic matter (as ash free dry weight, pscc) and ratios between dry weight and displacement volume (PS/V<sub>D</sub>, in mg.ml<sup>-3</sup>) for micro and mesozooplankton of 0-200 m (Sta. A to F, 7706, GUIDOME) or 0-100 m water-columns (G to T), and « total » macroplankton-microneclon (atomic C/N and N/P ratios are mean values of n catches)

Stat.	% pscc méso-(n)	PS/V <sub>D</sub> méso-(n)	% C		% N		% P		C/N (atomes)		N/P (atomes)		n	
			micro.	méso.	micro.	méso.	micro.	méso.	micro.	méso.	micro.	méso.	micro.	méso.
A	81,1 (14)	91 (13)	-	31,9	-	7,3	-	0,76	-	5,1	-	21,7	-	7
B	80,7 (9)	109 (10)	-	37,0	-	9,2	-	0,92	-	4,7	-	22,4	-	5
C	80,0 (11)	109 (11)	-	33,6	-	8,3	-	0,87	-	4,7	-	22,5	-	8
D	81,6 (17)	110 (15)	-	35,2	-	8,6	-	0,74	-	4,8	-	25,6	-	4
E	82,5 (15)	123 (14)	-	35,9	-	9,0	-	0,84	-	4,7	-	23,6	-	3
F	85,5 (17)	138 (17)	29,3	38,0	5,9	9,3	0,64	0,84	5,8	4,8	20,4	24,9	4	5
7706-3	88,2 (1)	112 (1)	-	39,6	-	9,9	-	0,88	-	4,7	-	24,9	-	1
7706-15	87,3 (1)	150 (1)	-	34,7	-	8,7	-	1,01	-	4,7	-	24,5	-	1
G	86,0 (16)	150 (1)	29,3	39,5	5,8	10,3	0,53	0,84	5,9	4,5	24,6	26,7	2	5
H	77,2 (16)	122 (3)	28,3	34,9	5,6	9,1	0,54	0,86	5,9	4,5	22,8	23,5	3	6
I	84,2 (15)	114 (4)	29,3	39,7	5,9	10,3	0,64	0,94	5,8	4,5	21,4	24,2	3	7
J	85,6 (2)	121 (1)	26,2	41,7	5,1	10,6	0,80	0,96	6,0	4,6	14,1	24,2	1	2
K	84,1 (2)	133 (1)	35,4	41,6	7,5	10,5	0,84	0,97	5,5	4,6	19,8	24,1	1	2
L	87,2 (2)	136 (1)	29,3	35,7	6,1	9,0	0,72	0,97	5,6	4,7	18,8	20,5	1	2
M	83,2 (2)	143 (1)	26,1	34,8	5,0	8,7	0,60	0,81	6,1	4,7	18,5	23,8	1	2
N	74,1 (2)	99 (1)	30,9	34,7	6,0	8,5	0,72	0,84	6,0	4,8	18,5	23,5	1	2
O	74,6 (2)	116 (1)	29,8	34,9	5,6	7,8	0,62	0,75	6,2	5,2	20,0	23,0	1	2
Q	81,4 (9)	140 (2)	34,3	38,7	7,7	10,0	0,70	0,92	5,2	4,5	24,6	24,2	2	5
R	77,6 (15)	118 (3)	33,8	40,3	6,8	9,8	0,67	0,88	5,8	4,8	22,3	24,7	4	9
S	79,3 (19)	140 (3)	33,4	37,7	6,5	9,7	0,75	0,86	6,0	4,5	19,5	24,8	6	9
T	78,9 (7)	127 (2)	31,8	34,9	6,4	9,1	0,74	0,85	5,8	4,5	21,5	23,8	2	3
GUIDOME	-	-	38,8	29,6	7,8	7,4	0,61	0,84	5,8	4,7	28,1	19,6	9	3
Macroplancton-	0-400 m (nuit)		35,8		9,8		1,19		4,45		21,2			
microneclon	0-100 m (nuit)		33,7		9,3		1,14		4,4		22,7			
	0-100 m (jour)		32,8		8,3		0,94		4,8		33,5			

0-100 ou 0-40 à 60 m, aux points G, H, I et R où ce problème a été étudié. Il n'y a pas non plus de différence significative dans le cas du pourcentage en poids sec sans cendre pour l'ensemble des points fixes considérés à l'exception des points A à E pour lesquels la couche superficielle présente un zooplancton de teneur plus faible que celui de la colonne 0-200 m.

#### 4.2.2. RELATIONS DE LA COMPOSITION CHIMIQUE AVEC LA COMPOSITION FAUNISTIQUE

L'une des sources de variation de la composition chimique des populations « totales » est représentée par la composition faunistique, dont les différents éléments possèdent des teneurs variables en C, N

et P (tabl. VI) : les Crustacés (Copépodes et Euphausiacés) ont des pourcentages plus élevés de C, N, P que les organismes de consistance gélatineuse (Siphonophores, Chaetognathes, Salpes), des différences n'apparaissant pas pour les rapports C/N et N/P à l'exception des Siphonophores qui ont un rapport N/P beaucoup plus élevé. Le cas des Siphonophores est à rapprocher de celui des autres carnivores planctoniques, les Cténophores, les Hydro-méduses et, peut-être aussi, les Chaetognathes, dont les rapports N/P de constitution sont supérieurs à celui de leurs proies, les microphages (LE BORGNE, 1978).

Il est donc logique de penser que toute augmentation du pourcentage pondéral de Crustacés dans un échantillon se traduira par une augmentation

TABLEAU VI

Composition élémentaire des organismes du mésozooplancton et du micronekton des zones du large du Golfe de Guinée (d'après LE BORGNE, 1978, 1982 c et ROGER, 1982 b)

*Elemental composition of the main taxa of mesozooplankton and micronekton in offshore systems of the Gulf of Guinea (From LE BORGNE, 1978, 1982 c and ROGER, 1982 b)*

Taxon	Site	Pourcentage du poids sec en			Rapports atomiques	
		C	N	P	C/N	N/P
MESOZOOPLANCTON						
Copépodes mélangés	D	38,6	9,9	0,93	4,6	23,6
	F	38,3	10,1	0,92	4,4	24,3
Euphausiacés	F	40,6	11,1	0,96	4,3	25,6
Siphonophores	F	6,6	1,6	0,08	4,7	47,5
Chaetognathes	F	13,2	3,6	0,31	4,3	25,9
Salpes	F	9,0	2,2	0,20	4,7	24,5
	H	8,2	2,1	0,20	4,6	23,9
MACROPLANCTON-MICRONEKTON						
Euphausiacés (1)	G à O	37,4	10,8	1,21	4,1	19,8
	Q à T	35,3	10,0	1,06	4,2	20,9
Sergestidés ( <i>Sergestes</i> sp.)	G à O	38,4	10,7	1,35	4,2	17,8
	Q à T	35,6	9,9	1,17	4,2	20,6
Peneidés ( <i>Gennadas</i> )	G à O	38,3	10,6	1,42	4,2	16,5
	Q à T	35,3	9,8	1,17	4,2	18,8
Carides	G à O	42,9	9,4	1,06	5,7	18,8
	Q à T	37,7	8,5	1,15	5,2	16,7
Amphipodes et <i>Phronima</i>	G à O	28,9	7,1	1,02	4,8	15,8
	Q à T	25,1	5,4	0,98	5,4	12,3
Poissons (2)	G à O	40,5	11,3	1,65	4,2	15,8
	Q à T	39,2	11,3	1,46	4,1	17,1
Céphalopodes	G à O	41,3	10,3	1,03	4,7	22,6
Salpes	H	6,4	1,4	0,10	5,2	30,9
Pyrosomes	GUIDOME	9,0	2,4	0,28	4,4	18,6
<i>Glaucus atlanticus</i> (3) H		30,0	7,9	0,60	4,4	29,2

(1) Surtout *Thysanopoda tricuspidata* et quelques *T. orientalis*, *Euphausia* sp. et *Nematoscelis* sp. (2) *Stomias* sp. (?) (3) Nudibranche pélagique.

de ses pourcentages en C, N, P, et l'inverse avec l'augmentation de la part de la « gélatine ». Pour le vérifier, on a calculé le coefficient de corrélation,  $r$ , entre le pourcentage pondéral de Copépodes et les teneurs en C, N, P et poids sec sans cendre pour les coups de filet où l'on avait mesuré simultanément l'ensemble des paramètres afin de réduire l'effet de la variabilité aux points fixes :

% pssc — % Copépodes :  $r = 0,005$  ( $n = 24$ )

% C — % Copépodes :  $r = 0,503^*$  ( $n = 25$ )

% N — % Copépodes :  $r = 0,513^*$  ( $n = 24$ )

% P — % Copépodes :  $r = 0,459^*$  ( $n = 24$ )

(\* coefficient significatif au seuil de probabilité de 5 %). Le pourcentage pondéral de Copépodes n'intervient que pour 21 à 26 % de la variance en C, N, P. La faiblesse de ce pourcentage peut être attribuée à : (1) l'hétérogénéité des prélèvements avec le triple filet WP-2, un filet servant aux mesures de composition élémentaire, le second à celle de la composition faunistique et le troisième à la mesure du pourcentage en pssc; (2) la variabilité de la composition chimique de l'ensemble « Copépodes », certaines populations de physiologie différente pouvant avoir des teneurs plus élevées ou plus faibles en C, N, P; (3) la prise en compte des

seuls Copépodes; mais si l'on ajoute à leur pourcentage pondéral, ceux des autres Crustacés (Euphausiacés, Ostracodes, Amphipodes et *Lucifer sp*), les coefficients de corrélation ne sont pas améliorés; (4) au choix des taxons pour décrire la composition faunistique; (5) aux erreurs méthodologiques (analyses et pesées).

#### 4.2.3. LE RAPPORT POIDS SEC/VOLUME DÉPLACÉ (PS/V<sub>D</sub>)

Ce n'est pas à proprement parler un paramètre de la composition chimique du zooplancton, car il caractérise plutôt la consistance des populations planctoniques. Ainsi des populations dominées par les organismes gélatineux auront-elles un volume important pour un poids sec faible et leur rapport PS/V<sub>D</sub> sera donc bas, tandis que des populations où la part des organismes à exosquelette calcifié (Ptéropodes, larves de Mollusques) est grande, auront un rapport élevé au contraire.

Les valeurs du rapport PS/V<sub>D</sub> aux points fixes figurent sur le tableau V et varient de 91 à 150. Un calcul analogue à celui de la relation liant la composition chimique à la composition faunistique, effectué sur les mêmes échantillons permet de mettre en évidence l'existence d'une corrélation significative ( $p < 0,01$ ) entre PS/V<sub>D</sub> d'une part et le pourcentage pondéral de Copépodes ( $r = 0,528^{**}$ ,  $n = 24$ ), de Chaetognathes ( $r = -0,573^{**}$ ), ou de gélatine ( $r = -0,542^{**}$  pour l'ensemble des Chaetognathes, Hydroméduses, Siphonophores, Cténaires et Salpes), d'autre part. Le calcul n'a pas été fait avec le pourcentage de Mollusques car ces derniers ne représentent qu'une part négligeable du poids sec des échantillons considérés (tabl. II).

#### 4.2.4. CONCLUSION

Si de nombreux travaux ont traité de la composition chimique du plancton « total » ou de certains taxons seulement, il n'existe à notre connaissance aucune étude des relations liant ce que l'on observe au niveau de l'ensemble des individus d'une population à sa composition faunistique. La faiblesse des coefficients de corrélation présentés précédemment montre la difficulté de ce type d'étude pour les raisons énumérées en 4-2-2. Néanmoins, la composition chimique apporte une information sur les peuplements, différente de celle de la composition faunistique et entre dans les calculs de production et d'excrétion du zooplancton.

#### 4.3. Le macroplancton-micronecton

Contrairement au mésozooplancton, cette catégorie d'organismes a été étudiée taxon par taxon (tabl. VI)

et le problème de la relation entre les compositions faunistique et chimique ne se posera donc pas. Seule peut alors intervenir l'influence des facteurs du milieu, influence qui pourrait expliquer les valeurs systématiquement plus faibles des teneurs en C, N, P aux points Q à T de saison chaude (tabl. VI).

Les Euphausiacés, Sergestidés, Péneidés, Caridés et Poissons, qui représentent l'essentiel de la biomasse du macroplancton-micronecton (tabl. III) ont des teneurs plus élevées en azote et phosphore que le mésozooplancton et des rapports C/N et N/P plus faibles, au contraire (à l'exception du rapport C/N des Caridés). Toutefois, les valeurs de N/P des Euphausiacés du mésozooplancton au point F sont plus élevées et proches de la moyenne annuelle observée par ROGER (1978) sur *Meganyctiphanes norvegica* (Euphausiacé). Il est possible que ces différences proviennent de la nature des animaux sur lesquels ont eu lieu les mesures (petites espèces et stades jeunes pour les Euphausiacés du mésozooplancton, gros individus pour ceux du micronecton) ou de l'influence des conditions du milieu, bien que l'on ne puisse écarter une origine méthodologique. En effet, les analyses de C, N, P du micronecton (à l'exception des Pyrosomes et de *Glaucus*) ont été faites sur un broyat d'animaux desséchés puis conservés à  $-20^{\circ}\text{C}$  pendant un mois au moins, tandis que celle du mésozooplancton l'ont été sur du matériel broyé immédiatement après le prélèvement. Au vu des résultats de la littérature pour les Euphausiacés, seul taxon où l'on dispose de valeurs pour le rapport N/P, il semblerait que ce dernier soit généralement inférieur à celui des Copépodes. CURL (1962) fournit des valeurs de 12 à 14 (en atomes : atomes) pour les Euphausiacés *Euphausia* et *Meganyctiphanes* et de 19 à 26 pour le Copépode *Calanus*; BEERS (1966), en mer des Sargasses, 14,9 et 26,9, respectivement; MAUCLINE et FISHER (1969), dans leur revue sur les Euphausiacés, citent des valeurs inférieures à 17, de l'ordre de celles des particules et qui rendent donc aléatoire le calcul du rendement net en croissance,  $K_2$  par la méthode des rapports C/N/P (vide 7.).

La composition chimique de l'ensemble des organismes du micronecton-macroplancton peut être obtenue en calculant la moyenne des pourcentages du poids sec en C, N et P et des rapports C/N et N/P correspondant aux différents taxons (tabl. VI ; pour les petits Crustacés, les organismes gélatineux et les Chaetognathes, on a utilisé les valeurs de ce tableau pour les Copépodes, Siphonophores et Chaetognathes du mésozooplancton. Les valeurs correspondant aux Ptéropodes ont été empruntées à BEERS (1966) pour la mer des Sargasses) en tenant compte de leurs pourcentages respectifs dans la biomasse totale (tabl. III). Les résultats sont reportés sur le tabl. V pour les couches 0-400 m et 0-100 m de nuit et de jour, en mélangeant les deux radiales d'août et avril

à cause de l'excellente reproductibilité des valeurs (ROGER 1982 a, b).

La prise en considération des petits Crustacés et des organismes gélatineux réduit l'écart que l'on observait précédemment pour les rapports N/P, entre les grands Crustacés et le mésozooplancton (tabl. IV), surtout dans le cas de la couche 0-100 m où ils représentent la quasi-totalité des échantillons diurnes.

## 5. LES TAUX DE RESPIRATION ET D'EXCRÉTION

Les taux de respiration et d'excrétion sont les quantités d'oxygène consommées ou d'azote et de phosphore excrétées par unité de biomasse de zooplancton (le milligramme de poids sec) et pendant une unité de temps (24 h). Ils caractérisent ainsi l'intensité de flux circulant entre le zooplancton et son environnement. Combinés aux biomasses, les taux métaboliques permettent le calcul des quantités respirées ou excrétées dans la colonne d'eau (LE BORGNE *et al.*, 1983). Les premières mesures de taux de respiration dans le Golfe de Guinée sont celles de PAVLOVA (1967, *in* : GREZE *et al.*, 1969) pour les Copépodes des genres *Candacia*, *Euchaeta*, *Rhincalanus* et *Scolecithrix*. En 1973, lors de CAP 7316, commencent des mesures systématiques de taux de respiration et d'excrétion d'azote et de phosphore du mésozooplancton (Annexe IV); en 1975, leur sont adjointes des mesures sur le microzooplancton (Annexe III); enfin, les premières mesures de ces taux sur le micronecton du Golfe de Guinée ont lieu en 1978. Le nombre relativement important de données recueillies sur les taux métaboliques a rendu possible une comparaison pour les trois classes de tailles et une étude de l'influence des différents facteurs de variation de ces taux (LE BORGNE, 1982 a et b; ROGER, 1982 b), dont on reprend ici les principales conclusions.

### 5.1. Comparaison des taux des trois classes de tailles d'organismes

La taille des animaux est reconnue pour être l'une des principales sources de variation des taux métaboliques (BANSE, 1979) et c'est l'une des raisons qui ont contribué à la prise en considération des trois catégories dimensionnelles d'animaux. Pour en étudier l'influence, on n'a utilisé que les résultats obtenus aux stations où les mesures avaient eu lieu simultanément sur les trois classes de tailles à 17 °C. Ceci permet d'éliminer l'effet du facteur thermique sur les taux ainsi que celui de la composition faunis-

tique ou des facteurs trophiques (nature et abondance des proies) différents d'une station à l'autre. Enfin, la comparaison des trois séries de taux n'est réalisable que si l'on maîtrise les variations d'origine méthodologique.

Celles-ci ont été étudiées pour le mésozooplancton du Golfe de Guinée (LE BORGNE, 1982 a) : pour les gammes de concentrations utilisées, ni celles de l'oxygène, ni celles des particules dans les flacons d'incubation, n'ont d'action sur les résultats. En revanche, la durée d'incubation a un effet dépressif sur les taux et on ne considérera, par conséquent, que des expériences de durées voisines (19 à 23 h) pour lesquelles cette influence n'est plus sensible, compte tenu de la précision des mesures; enfin, la valeur du poids sec des animaux mis en incubation a également une influence sur les taux lorsque l'écart des concentrations d'un flacon à l'autre est important; on n'a donc pas considéré les valeurs obtenues sur des concentrations extrêmes d'animaux. Les problèmes méthodologiques sont analogues pour le microzooplancton « total », à l'exception de l'influence de la présence du phytoplancton qui peut être capturé en même temps que le zooplancton par le filet de 50 µm de vide de maille : les échantillons qui contiennent des quantités notables d'algues (points I, J, N, S, T) présentent des taux de respiration plus élevés que ceux des autres points fixes et des taux d'excrétion plus faibles, au contraire, les différences n'étant cependant pas significatives avec le test de Wilcoxon. Les taux d'excrétion du macroplankton-micronecton (tabl. VII) ont été obtenus en pondérant les valeurs des taux mesurés sur les différents taxons (ROGER, 1982 b) aux points G à O d'une part et Q à T d'autre part, par leur pourcentage pondéral aux différentes stations, pour la couche 0-100 m (tabl. III). Il en va de même de l'excrétion minérale déduite de l'excrétion totale par l'intermédiaire de la moyenne pondérée des rapports  $\text{NH}_4/\text{N}_\text{T}$  (62,8 %) et  $\text{PO}_4/\text{P}_\text{T}$  (80,0 %). Les valeurs de taux d'excrétion du micronecton sont donc approximatives puisque l'on a considéré que seule variait d'une station à l'autre la composition taxonomique des prélèvements. D'autres sources d'erreurs interviennent également, comme le souligne ROGER (1982 b) : les mesures de taux d'excrétion ont généralement eu lieu sur les animaux les plus gros et la catégorie « divers » du tabl. III, qui représente en moyenne 6 à 7 % de la biomasse totale des 100 premiers mètres, n'a pas été prise en compte. Le résultat est donc une sous-estimation des taux, les gros Crustacés et Poissons ayant des taux faibles tandis que la « gélatine », qui constitue une partie des « divers », a des taux élevés au contraire puisqu'ils sont rapportés au poids sec. Cette sous-estimation a cependant pu être compensée par l'effet de la température utilisée lors des expériences (17 °C), température supérieure à celle de l'habitat diurne des gros Crustacés.

Ces réserves étant faites, le tableau VII indique que les taux d'excrétion du micronecton-macroplankton sont systématiquement plus faibles que ceux du mésozooplancton ou du microzooplancton (il n'y a pas eu de mesures de taux de respiration sur le micronecton). En moyenne, le rapport du taux d'excrétion du mésozoo- sur celui du micronecton est de 5,9 (écart-type,  $s = 1,93$  pour  $n = 13$  valeurs)

TABLEAU VII

Comparaison des taux moyens d'excrétion (en  $\mu\text{atgN}$  ou  $\text{P}$ . ( $\text{mg poids sec}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$ ) totale et minérale d'azote ( $\text{N}_T$ ,  $\text{NH}_4$ ) et de phosphore ( $\text{P}_T$ ,  $\text{PO}_4$ ) des organismes des trois classes de tailles considérées, pour les points fixes où ils ont été mesurés simultanément à 17 °C  
*Mean excretion rates (as  $\mu\text{atg N}$  or  $\text{P}$ . ( $\text{mg dry weight}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ) of the three size-classes considered and the several-day long stations where measurements were made simultaneously at 17 °C.  $\text{N}_T$ ,  $\text{NH}_4$ ,  $\text{P}_T$ ,  $\text{PO}_4$ : total and inorganic nitrogen and phosphorus*

		E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	Q	R	S	T
Excr. $\text{N}_T$	(1)	1,56	3,35	3,26	2,00	3,02	0,87	1,81	2,56	1,74	1,12	4,40	1,82	3,72	1,99	1,79
	(2)	1,00	1,53	1,25	2,02	1,80	1,55	2,09	2,25	1,74	1,73	2,73	1,65	2,12	1,55	1,55
	(3)	-	-	0,335	0,474	0,309	0,335	0,474	0,309	0,284	0,248	0,283	0,286	0,226	0,383	0,310
Excr. $\text{NH}_4$	(1)	0,675	1,618	1,317	1,236	1,347	0,432	1,120	1,413	0,687	0,575	1,729	0,577	1,432	0,892	0,777
	(2)	0,422	0,916	0,555	0,988	1,078	0,741	1,076	1,276	0,861	0,979	1,594	0,564	1,098	0,984	0,924
	(3)	-	-	0,211	0,299	0,195	0,211	0,299	0,195	0,179	0,156	0,178	0,180	0,142	0,241	0,195
Excr. $\text{P}_T$	(1)	0,105	0,177	0,197	0,192	0,197	0,127	0,115	0,172	0,102	0,096	0,301	0,089	0,247	0,123	0,087
	(2)	0,081	0,133	0,103	0,152	0,127	0,132	0,117	0,127	0,121	0,104	0,212	0,153	0,149	0,103	0,089
	(3)	-	-	0,027	0,038	0,025	0,027	0,038	0,025	0,024	0,020	0,024	0,020	0,015	0,028	0,021
Excr. $\text{PO}_4$	(1)	0,051	0,116	0,078	0,086	0,083	0,044	0,087	0,112	0,048	0,039	0,126	0,031	0,104	0,055	0,038
	(2)	0,038	0,072	0,042	0,046	-	0,090	0,062	0,102	0,060	0,064	0,124	0,072	0,079	0,061	0,054
	(3)	-	-	0,022	0,030	0,020	0,022	0,030	0,020	0,019	0,016	0,019	0,016	0,012	0,022	0,017

(1) : microzooplancton (50-200  $\mu\text{m}$ ) (2) : mésozooplancton (200-5000  $\mu\text{m}$ ) (3) macroplancton-micronecton ( $>2$  mm)

pour l'excrétion d'azote total, 5,4 ( $s = 2,09$ ) pour le phosphore total, 5,0 ( $s = 1,93$ ) pour l'azote minéral (ammonium) et 3,8 ( $s = 1,68$ ) pour le phosphore minéral. Ces différences dans le rapport des taux des deux catégories dimensionnelles d'animaux sont dues, comme on le verra en 6. à des catabolismes distincts, se traduisant par des rapports entre les excrétions d'azote et de phosphore ou les excrétions minérale et totale, différents. Il y a donc lieu de considérer plusieurs éléments chimiques simultanément, lorsque l'on compare le métabolisme d'animaux de taille ou de nature différentes.

Les taux d'excrétion du microzooplancton ne sont pas systématiquement supérieurs à ceux du mésozooplancton, bien qu'en moyenne le rapport des taux (microzoo-/mésozoo-) calculé sur les valeurs du tableau VII soit supérieur à 1 : 1,3 pour l'azote total,  $\text{N}_T$  ( $n = 15$ ,  $s = 0,56$ ), 1,2 pour le phosphore total,  $\text{P}_T$  ( $s = 0,35$ ) et l'ammonium,  $\text{NH}_4$  ( $s = 0,47$ ) et 1,1 pour le phosphore minéral,  $\text{PO}_4$  ( $s = 0,48$ ). Ces valeurs, moyennes de chaque point fixe, sont inférieures à celles présentées par LE BORGNE (1982 b) pour l'ensemble des séries où micro- et mésozooplancton ont été prélevés en même temps et donc théoriquement plus satisfaisantes : 1,63 pour

$\text{N}_T$ , 1,51 pour  $\text{NH}_4$ , 1,45 pour  $\text{P}_T$  et 1,31 pour  $\text{PO}_4$ . Il semble, d'autre part, que du fait de  $Q_{10}$  différents pour le micro- et le mésozooplancton, les rapports ci-dessus calculés pour une température de 17 °C, augmentent avec la température. Le nombre réduit de séries ne permet pas cependant de conclure à une augmentation significative (LE BORGNE, 1982 b).

Il est logique d'attribuer à l'influence du poids individuel des organismes, la diminution des taux que l'on observe du microzooplancton au micronecton. Toutefois cette diminution n'est pas systématique dans le cas des taux d'excrétion du microzoo- et du mésozooplancton, alors qu'elle l'est quasiment dans le cas des taux de respiration (13 cas sur 15 lorsqu'on compare les valeurs des annexes III et IV à 17 °C). Cette différence entre la respiration et l'excrétion peut provenir de la présence de détritus ou de phytoplancton au sein du microzooplancton ou d'un métabolisme différent de celui du mésozooplancton. La présence de détritus peut être éliminée car elle devrait affecter indifféremment la respiration et l'excrétion. Le phytoplancton, qui respire et réutilise les produits de l'excrétion à l'obscurité, pourrait provoquer l'effet



observé, mais celui-ci n'apparaît pas significativement différent aux stations où les filets ont prélevé des algues. La troisième explication, la plus vraisemblable, concerne la différence de substrat oxydé par le micro- et le mésozooplancton, ce qui se traduit par un rapport entre la respiration et l'excrétion, différent (6.1).

## 5.2. Influence des facteurs de variation des taux métaboliques du mésozooplancton

Dans le cas des populations « totales » de mésozooplancton ou de microzooplancton, les sources de variations des taux sont, d'une part les facteurs du milieu qui influent sur chaque élément de la population — l'élément pouvant être défini comme étant le stade de développement d'une espèce appartenant à une cohorte donnée — et d'autre part la proportion respective des différents éléments dans la population.

### 5.2.1. INFLUENCE DES FACTEURS DU MILIEU

LE BORGNE (1982 *b*) montre qu'ils sont représentés principalement par la température, l'abondance et la nature des particules (nourritures du micro- et du mésozooplancton) dans le cas des populations hauturières de la couche superficielle (0-100 m). Par ailleurs, la prise en considération d'expériences d'une vingtaine d'heures élimine l'influence des rythmes diurnes observés pour l'ingestion et la respiration (DUVAL et GEEN, 1976; GERBER et GERBER, 1979) ainsi que pour l'excrétion (EPPLEY *et al.*, 1973; GANF et BLAZKA, 1974).

#### (a) La température

Pour l'ensemble des données du Golfe de Guinée (63 séries de mesures), le coefficient de corrélation,  $r$ , de la relation  $\text{Log}(\text{Taux respiratoire}) - \text{Température}$  est de 0,71, impliquant donc que 51 % ( $r^2 = 0,510$ ) de la variance du taux est expliquée par le facteur thermique. Des résultats voisins sont obtenus avec les taux d'excrétion totale d'azote ( $r = 0,737$ ) et d'ammonium ( $r = 0,742$ , fig. 2); ils sont plus faibles pour les taux d'excrétion de phosphore total ( $r = 0,643$ ) et minéral ( $r = 0,593$ ). La température apparaît donc bien comme étant le facteur principal de variation des taux métaboliques du zooplancton du large, à l'instar de ce qui est observé pour expliquer les variations géographiques (IKEDA, 1970) ou saisonnières du taux de respiration (CONOVER et MAYZAUD, 1975) ou pour le phytoplancton (EPPLEY, 1972) sous réserve de la présence d'éléments nutritifs. La forme de la

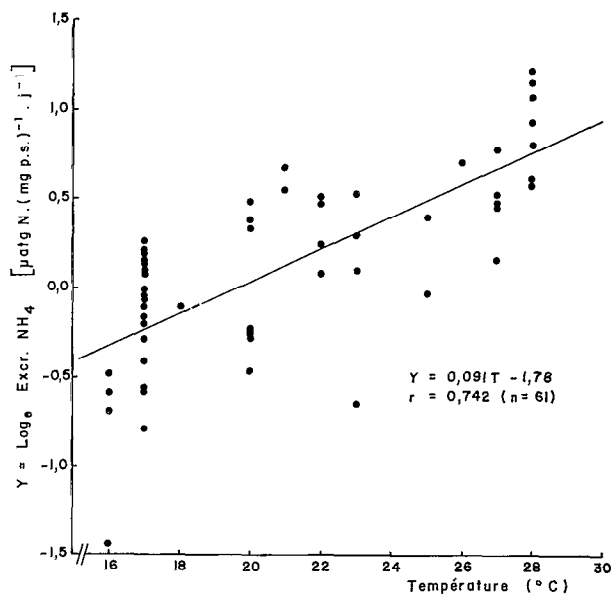


FIG. 2. — Relation entre le logarithme du taux d'excrétion d'ammonium du mésozooplancton et la température pour l'ensemble du Golfe de Guinée (la droite est celle de la régression de Y en X,  $r$ , le coefficient de corrélation,  $n$ , le nombre de couples de valeurs)

*Relationship between logarithms of ammonium excretion rates and temperatures for mesozooplankton of all stations made in the Gulf of Guinea (Y on X regression line, coefficient of correlation,  $r$  and number of stations,  $n$ )*

relation Taux métabolique (M) — Température (T), qui a été utilisée pour le plancton « total »,  $M = A.B^T$ , est dérivée de la loi d'Arrhénius. C'est celle qui est généralement admise pour décrire l'augmentation du métabolisme des animaux poïkilothermes avec la température et qui donne le meilleur ajustement sur les données de GUIDOME où ce problème avait été étudié (LE BORGNE, 1982 *a*). A cette loi est associé le concept du  $Q_{10}$  ( $B^{10}$ ), qui définit le degré d'adaptation du métabolisme des animaux aux variations thermiques. Le  $Q_{10}$  du mésozooplancton du Golfe de Guinée varie de 1,42 à 4,61 pour la respiration (tabl. VII de LE BORGNE, 1982 *a*), ce qui signifie que ce taux est multiplié par 1,42 à 4,61 lorsque la température augmente de 10 °C. Dans le cas du microzooplancton, les valeurs du  $Q_{10}$  s'échelonnent entre 1,47 et 6,72 (tabl. VIII de LE BORGNE, 1982 *a*).

L'étude des  $Q_{10}$  permet de définir des comportements variables des populations zooplanctoniques. Ainsi, les  $Q_{10}$  du mésozooplancton de saison chaude sont-ils significativement plus faibles que ceux de saison froide (upwelling), période où le gradient

TABLEAU VIII

Moyennes des rapports N/P (en atomes) et des pourcentages d'excrétion minérale d'azote ( $NH_4/N_T$ ) et de phosphore ( $PO_4/P_T$ ) du microzooplancton, mésozooplancton et micronecton d'août-septembre 1978 (points G à O) et avril 1979 (points Q à T) (in: LE BORGNE, 1982 b). Les moyennes des rapports sont pondérés par l'importance respective des principaux taxons dans les échantillons du micronecton. La température considérée est de 17 °C

Atomic N/P ratios and percents of inorganic excretion of nitrogen ( $NH_4/N_T$ ) and phosphorus ( $PO_4/P_T$ ) mean values for microzooplankton, mesozooplankton and micronekton at 17 °C and for two seasons: August-sept. 1978 (sta. G to O) and April 1979 (sta. Q to T) (in: LE BORGNE, 1982 b). Average values for micronekton take the weight percentage in whole samples into account

Rapports	$NH_4/PO_4$			$N_T/P_T$			$NH_4/N_T$ (%)			$PO_4/P_T$ (%)		
	$\mu$ zpk	mzpk	$\mu$ nekt	$\mu$ zpk	mzpk	$\mu$ nekt	$\mu$ zpk	mzpk	$\mu$ nekt	$\mu$ zpk	mzpk	$\mu$ nekt
G à O	14,0	13,3	9,0	14,0	14,5	11,3	49	53	67	47	59	85
Q à T	19,3	16,7	10,4	17,1	15,6	13,6	42	59	65	45	56	86

$\mu$ zpk = microzooplancton    mzpk = mésozooplancton     $\mu$ nekt = micronecton

thermique le long de la colonne d'eau est plus faible. Ceci tendrait à montrer que le zooplancton de saison chaude est mieux adapté aux variations importantes de température qu'il rencontre à cette saison dans la couche 0-100 m. Il est probable que la même explication convienne pour la différence que l'on observe entre les  $Q_{10}$  du méso- et du microzooplancton : ce dernier, aux migrations verticales limitées et subissant par conséquent des variations thermiques relativement faibles, a des  $Q_{10}$  supérieurs à ceux des animaux de taille plus élevée, effectuant des migrations de plus grande amplitude.

Les  $Q_{10}$  des taux de respiration et d'excrétion minérale d'azote du mésozooplancton sont significativement plus élevés que ceux des autres taux (les résultats étant différents pour le microzooplancton où seul le  $Q_{10}$  de l'excrétion totale d'azote est inférieur aux autres). En d'autres termes, le taux de respiration ou d'excrétion d'ammonium augmente plus vite avec la température que les deux autres taux, ce qui a pour effet de rendre variables les rapports liant respiration, excrétion azotée et excrétion phosphorée. L'origine de ces variations sera discutée en 6.2.1.

#### (b) Abondance des particules

Elle peut être définie par la concentration de chlorophylle « a » au niveau du maximum profond, seule valeur commune à l'ensemble des points fixes. Combinée au taux respiratoire mesuré à 17 °C, après double transformation logarithmique, elle permet le calcul d'un coefficient de corrélation de 0,667 (fig. 3), impliquant donc que 45 % de la

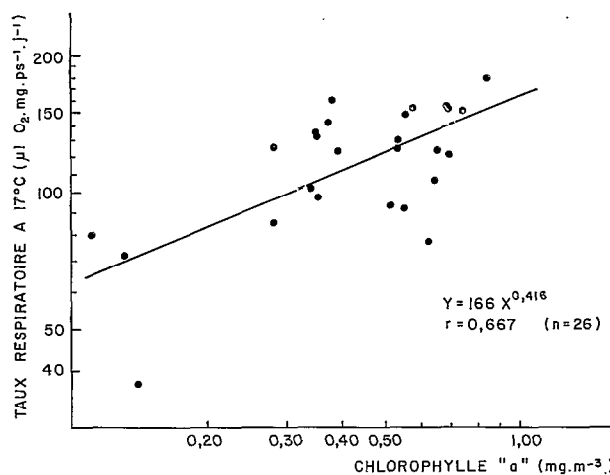


FIG. 3. — Relation entre le logarithme du taux respiratoire du mésozooplancton et celui de la concentration en chlorophylle « a » au niveau du maximum profond (d'après LE BORGNE, 1982 b). La droite est celle de la régression de Y en X, r le coefficient de corrélation simple, n le nombre de stations  
Relationship between logarithms of mesozooplankton respiration rates and chlorophyll « a » concentrations at the DCM (from LE BORGNE, 1982 b). The regression line is that of Y on X, r is the Bravais-Pearson correlation coefficient, n the number of stations

variance du taux respiratoire est expliquée par les variations de la teneur en particules, de 0,11 à 0,84 mg Chlorophylle « a ». $m^{-3}$ . Lorsqu'on associe simultanément la température et la concentration de chlorophylle « a » aux taux respiratoires, on

montre que les deux premiers facteurs expliquent 60 % de sa variance (le coefficient de détermination multiple pour les trois variables étant  $R^2 = 0,596$ ).

### 5.2.2. INFLUENCE DES FACTEURS LIÉS À LA COMPOSITION DES POPULATIONS

Les différents taux métaboliques dépendent de l'activité des animaux et de leur poids sec, ce dernier étant en relation avec la consistance du corps et avec la taille, elle-même fonction de l'âge. L'analyse a donc consisté à mettre en relation le taux de respiration (à 17 °C) avec, successivement, la composition taxonomique (valeurs du tabl. II), la composition chimique (tabl. V) et le poids moyen individuel des petits Copépodes (Annexe II), animaux qui représentent l'essentiel des effectifs du mésozooplancton. Cependant, aucun de ces trois paramètres n'est corrélé de façon significative au taux respiratoire, malgré une gamme de variations du poids individuel de 1 à 4.

On peut voir plusieurs raisons à l'absence de relation entre la composition des populations de mésozooplancton et les valeurs des taux. La première est que le choix des paramètres n'est peut-être pas judicieux : un pourcentage pondéral de Copépodes n'a pas grande signification, sauf à la rigueur, si l'on tient compte du poids moyen individuel (même alors, un poids identique peut correspondre à des taux très différents, à température égale, comme le montrent les résultats d'IKEDA, 1970). La seconde raison est d'ordre méthodologique : les paramètres caractérisant les populations n'ont pas toujours été déterminés sur les échantillons qui ont servi aux mesures de taux métaboliques, de sorte que la variabilité de la composition des peuplements aux points fixes a peut-être pu masquer un effet déjà peu marqué, comparé à la température ou à la concentration en chlorophylle. Cependant, l'influence du poids moyen individuel sur les taux ne s'observe pas non plus sur des résultats où les deux paramètres ont été obtenus sur le même échantillon (LE BORGNE, 1982 b). Enfin, des compensations peuvent se produire dans la composition des populations des différents points fixes, aboutissant ainsi à une certaine homogénéité des taux de respiration ou d'excrétion, à température et nourriture égales. Un exemple de compensation peut être le suivant : des systèmes équilibrés, tels que les eaux oligotrophes, peuvent comporter une proportion importante de Copépodes adultes, ou sub-adultes, de petite taille tandis que des systèmes plus jeunes (upwellings ou dômes) peuvent comporter des individus de même poids, mais de stades de développement plus précoces, d'espèces plus grandes à l'état adulte.

### 5.3. Conclusions

Dans l'état actuel des moyens de mesures des taux métaboliques, il n'est probablement pas faux de considérer le zooplancton hauturier comme un ensemble relativement homogène. En effet, on retrouve au niveau du plancton « total » l'influence des facteurs qui agissent au niveau des espèces étudiées isolément : les taux varient en fonction inverse du poids individuel (pour les trois catégories de tailles considérées) et en fonction directe de la température et de la quantité de nourriture. Une fois encore, le facteur thermique apparaît prépondérant dans la détermination des taux métaboliques ; on perçoit les conséquences que cela peut avoir pour un même organisme effectuant des migrations verticales, ou au niveau de la distribution géographique et saisonnière des taux. Cependant, les cinq taux considérés n'ont pas toujours des réactions identiques vis-à-vis de l'influence des différents facteurs de variation. L'étude qui suit permettra de mieux le préciser et de fournir des explications à ce phénomène.

### 6. LES RAPPORTS O/N, O/P, N/P ET LES POURCENTAGES D'EXCRÉTION MINÉRALE

Alors que les taux caractérisaient l'intensité des flux, les rapports entre les différents produits du catabolisme du carbone, de l'azote et du phosphore, présentent un caractère qualitatif ayant trait à la fois à la nature du substrat oxydé et à l'utilisation qui en est faite par le zooplancton.

Pour illustrer ceci, prenons l'exemple d'un animal — ou d'une population animale — dont la nourriture serait pauvre en azote, élément indispensable à la croissance. On conçoit que dans ce cas, la population utilisera de préférence le carbone et le phosphore pour assurer ses besoins énergétiques et gardera l'azote pour sa croissance et sa reproduction (production). Ceci se traduira donc par une excrétion azotée faible comparée à celle du phosphore ou à la respiration et par un rapport entre la production et l'excrétion plus élevé pour N que pour C et P. L'examen des rapports liant les excrétions d'azote et de phosphore, la respiration et la production, renseignera donc à la fois sur la nature du substrat oxydé (nourriture en général, mais aussi, lors des périodes de disette, réserves propres de l'animal) et sur la part destinée à la production. Ne seront abordées ici que les relations entre la respiration, l'excrétion d'azote et celle du phosphore, les rapports production/excrétion étant étudiés en 7. car ils entrent dans le calcul de la production.

L'essentiel des connaissances actuelles sur les relations pouvant exister entre les différents rapports et les facteurs du milieu, concerne les zones tempérée ou boréale et des espèces séparées. Pour la zone tropicale, il n'existe, à notre connaissance, aucune

étude similaire, les facteurs de variations des rapports ayant pourtant des chances d'être différents de ceux de la zone tempérée, compte tenu des conditions de l'environnement (1). Ce chapitre reprend les principales conclusions de LE BORGNE (1982 *a* et *b*).

### 6.1. Les rapports métaboliques des trois catégories dimensionnelles du zooplancton-micronecton

En comparant les rapports des trois fractions aux points G à O et Q à T et ceux du micro et du mésozooplancton à chaque station (Annexes IV et V), il apparaît que l'importance de la fraction minérale ( $\text{NH}_4/\text{N}_\text{T}$  et  $\text{PO}_4/\text{P}_\text{T}$ ) augmente du microzooplancton au micronecton (tabl. VIII), la différence étant significative entre le micro et le mésozooplancton. L'inverse s'observe pour les rapports  $\text{NH}_4/\text{PO}_4$  et  $\text{N}_\text{T}/\text{P}_\text{T}$ , mais la différence n'est pas significative. Enfin, les rapports  $\text{O}/\text{PO}_4$ ,  $\text{O}/\text{P}_\text{T}$  et  $\text{O}/\text{NH}_4$  sont plus élevés pour le micro que pour le mésozooplancton, de façon significative ( $p < 0,05$ ).

L'existence de ces différences rend compte des rapports variables des taux des trois catégories de tailles et en particulier de l'observation faite en 5.1 : le taux de respiration du microzooplancton est supérieur à celui du mésozooplancton sans que cela ne soit le cas des taux d'excrétion. Le microzooplancton oxyde donc un substrat comprenant plus de carbone et moins d'azote et de phosphore que celui oxydé par le mésozooplancton. En d'autres termes, il présente un catabolisme glucidique plus marqué que celui des animaux de la classe de taille supérieure et cela dénote probablement un régime alimentaire davantage phytophage puisque le phytoplancton comprend plus de glucides par unité de biomasse que les petits hétérotrophes qui sont susceptibles, eux aussi, d'être ingérés par le microzooplancton. Cette tendance phytophage plus accentuée n'est pas étonnante quand on sait que de 40 à 60 % de la chlorophylle « a » active est liée, dans la couche euphotique de l'Atlantique équatorial, à des particules passant à travers un filtre de 3  $\mu\text{m}$  (HERBLAND et LE BOUTELLER, 1981) et ne peut donc être capturée par une partie du mésozooplancton.

L'augmentation du microzooplancton au micronecton de la fraction minérale excrétée, traduit une meilleure utilisation de l'azote et du phosphore par les organismes les plus grands puisque, la minéralisation étant poussée à son terme, le maximum d'énergie a pu en être obtenu. La question que l'on peut se poser est de savoir si cette meilleure utilisation

est liée à la composition des populations (dominées, nous l'avons vu, par les Crustacés) ou s'il s'agit d'un problème de rendement d'utilisation de la fraction assimilée. Cette dernière explication est celle de BUTLER *et al.*, 1970 qui, observant un pourcentage parfois élevé d'excrétion organique chez *Calanus*, pensent que le phosphore assimilé, lorsqu'il est en excès par rapport à d'autres constituants plus importants, pourrait ne pas être dégradé, mais simplement excrété.

### 6.2. Influence des facteurs du milieu

#### 6.2.1. LA TEMPÉRATURE

Le  $Q_{10}$  étant différent pour les cinq taux métaboliques étudiés, il était prévisible que les rapports  $\text{O}/\text{PO}_4$ ,  $\text{O}/\text{P}_\text{T}$ ,  $\text{O}/\text{N}_\text{T}$ ,  $\text{NH}_4/\text{PO}_4$  et  $\text{NH}_4/\text{N}_\text{T}$  soient systématiquement plus élevés à la température plus haute. En revanche, il n'y a pas de différence pour  $\text{O}/\text{NH}_4$ ,  $\text{PO}_4/\text{P}_\text{T}$  et  $\text{N}_\text{T}/\text{P}_\text{T}$ . Cette influence de la température sur certains rapports n'a semble-t-il, été notée que par CONOVER et CORNER (1968) pour  $\text{O}/\text{NH}_4$ , bien qu'elle apparaisse également sur des résultats postérieurs sans pourtant être signalée. Deux explications, développées par LE BORGNE (1982 *a*), peuvent être apportées à cette observation, l'une liée à un artefact méthodologique (influence du jeûne et des bactéries lors des incubations), l'autre à une modification réelle du métabolisme de la population. Dans cette seconde hypothèse, l'augmentation des dépenses métaboliques, consécutive à celle de la température serait assurée par une utilisation du carbone plus marquée (les rapports  $\text{O}/\text{P}$  et  $\text{O}/\text{N}_\text{T}$  augmentent) et une dégradation plus complète de l'azote, éliminé essentiellement sous forme minérale ( $\text{NH}_4/\text{N}_\text{T}$  augmente). Cette modification des voies du catabolisme avec la température, si elle se vérifiait, ne serait pas le seul exemple : la fraction de l'assimilation qui est anabolisée (production) semble également influencée par la température.

#### 6.2.2. L'ABONDANCE DES PARTICULES

À l'instar de ce qui a été fait pour les taux métaboliques, on peut mettre en relation les concentrations de chlorophylle « a » avec les différents rapports. Aucun des coefficients de corrélation calculés n'est significatif, malgré une gamme importante de valeurs de chlorophylle (0,11 à 0,84  $\mu\text{g.l}^{-1}$ ). Pourtant, des variations saisonnières, liées à l'abon-

(1) Les seules données de rapports sont, pour le plancton « total », celles d'EPFLEY *et al.* (1973) et MULLIN *et al.* (1975) dans le vortex du Pacifique Nord, LE BORGNE (1973) et FERNANDEZ (1981) pour les upwellings mauritaniens et LE BORGNE (1977 *b*) pour la zone équatoriale de l'Atlantique oriental, mais l'interprétation des variations n'a pas été faite.

dance du phytoplancton, ont été mises en évidence dans la zone tempérée pour les rapports  $O/NH_4$  (CONOVER et CORNER, 1968; CONOVER et MAYZAUD, 1975; GAUDY *et al.*, 1980),  $N_T/P_T$  et  $PO_4/P_T$  (BUTLER *et al.*, 1970; ces auteurs n'en observant pas pour  $NH_4/N_T$ ). L'absence de corrélation peut provenir de l'utilisation des teneurs en chlorophylle pour exprimer l'abondance des particules, de la prise en considération de populations « totales » (qui peuvent masquer des variations observables au niveau de certains éléments du peuplement) et enfin de la physiologie des espèces hauturières de la zone intertropicale. Contrairement aux espèces de la zone tempérée, habituées à des périodes de jeûne (hiver), d'abondance (printemps) et de stockage des réserves lipidiques, chacune entraînant des changements profonds de la physiologie des animaux et des répercussions au niveau des rapports  $O/NH_4$  ou  $O/PO_4$ , il semble au contraire que les espèces du large, et plus particulièrement celles de la zone intertropicale, aient des conditions de milieu beaucoup plus stables (WALSH, 1976; VOITURIEZ, 1981). Ceci limiterait les phases de jeûne et de mise en réserve et donc des variations importantes de la physiologie d'un même animal.

### 6.2.3. LA NATURE DES PARTICULES

Elle peut être décrite par leur composition chimique, et plus précisément, leurs rapports C/N et N/P dont la valeur dépend de l'état physiologique et de la composition du matériel particulaire (CORNER et DAVIES, 1971; LEMASSON *et al.*, 1977; SLAWYK *et al.*, 1978; MOAL *et al.*, 1978, etc.). Les seuls coefficients de corrélation significatifs sont ceux des relations liant le rapport N/P particulaire, d'une part, et les rapports métaboliques du mésozooplancton où l'excrétion de phosphore intervient, d'autre part :  $O/PO_4$ ,  $O/P_T$ ,  $NH_4/PO_4$  et  $N_T/P_T$  (fig. 4). Les corrélations étant positives, on en conclut que l'excrétion de phosphore est plus faible relativement à celle d'azote ou à la respiration, lorsque la teneur en phosphore des particules diminue (N/P augmente). Intervient également dans la valeur de  $N_T/P_T$  (rapport  $a_2$ ), le rapport de constitution N/P du zooplancton (rapport  $a_3$ ), qui explique avec celui des particules (rapport  $a_1$ ), 76 % de la variance de  $a_2$  (il n'existe pas de corrélation significative entre  $a_1$  et  $a_3$ ). Ce résultat peut s'expliquer par la faculté qu'a la population animale de maintenir un rapport  $a_3$  indépendant de celui des particules par le jeu de son excrétion : si pour un niveau donné de  $a_3$ , la part du phosphore dans les particules diminue ( $a_1$  augmente), la population devra réduire son excrétion de phosphore ( $a_2$  augmente), cette régulation ne se faisant pas automatiquement puisque le rendement net en croissance,  $K_2$ , entre également

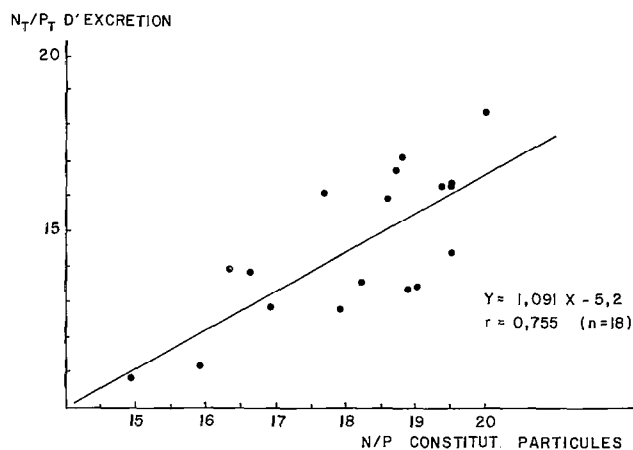


FIG. 4. — Relation entre le rapport d'excrétion totale d'azote et de phosphore ( $N_T/P_T$ ) du mésozooplancton à 17 °C et le rapport N/P de constitution des particules (d'après LE BORGNE, 1982 b)

Relationship between mesozooplankton  $N_T/P_T$  ratio (total nitrogen: total phosphorus excretions) for 17 °C incubations and particulate constituents N/P ratio (from LE BORGNE, 1982 b)

en jeu (LE BORGNE, 1978). L'absence de corrélation entre N/P et O/N peut indiquer que ces régulations se font par l'intermédiaire de l'excrétion de phosphore et non par celle de l'azote. Dans ces conditions, le phosphore n'apparaît pas comme l'élément limitant de la production zooplanctonique dans les zones étudiées.

### 6.3. Influence de la composition des populations

La seule relation qui ait pu être mise en évidence est celle liant le pourcentage d'excrétion minérale d'azote au pourcentage pondéral de Copépodes dans les échantillons (fig. 5), les Copépodes (et probablement d'autres Crustacés) ayant une excrétion azotée davantage ammonotélique que celle des autres groupes. Rappelons que la température intervient également sur la valeur du rapport  $NH_4/N_T$  (cf. 6.2.1.) dont on a longtemps cru qu'elle dépendait des conditions expérimentales (LE BORGNE, 1982 b).

L'absence de corrélation des différents rapports métaboliques avec les rapports C/N et N/P de constitution du zooplancton est probablement due à la stabilité de ces derniers dans les zones du large. Le coefficient de variation du rapport C/N du zooplancton n'est en effet que de 4,3 % pour les 40 stations étudiées (moyenne : C/N = 4,7 en atomes); celui du rapport N/P de 7,5 % (moyenne : 24,1). Ceci est un argument en faveur d'une certaine unité des populations du large en dépit de la variété des situations hydrologiques étudiées.

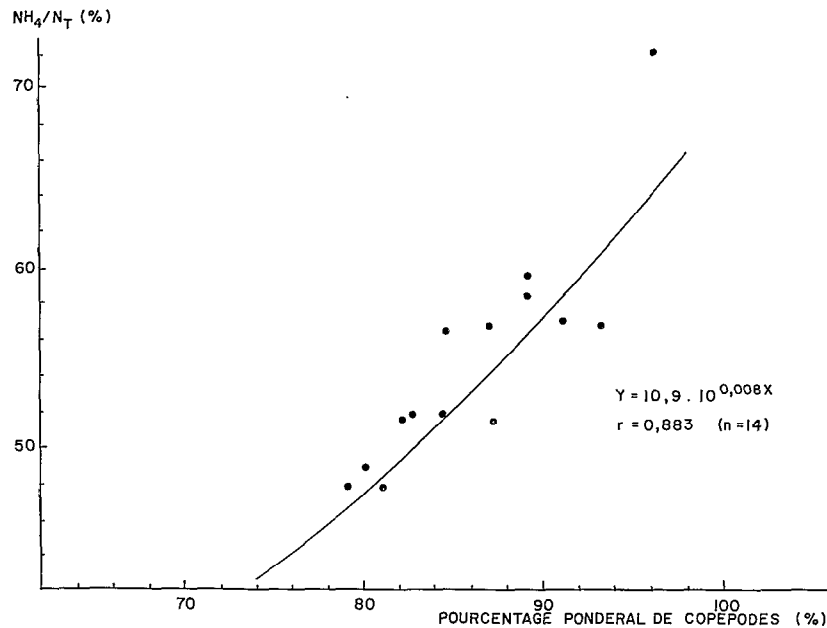


FIG. 5. — Relation entre le pourcentage d'azote minéral excrété à 17° C ( $NH_4/N_T$ ) et le pourcentage pondéral de Copépodes dans les échantillons du mésozooplancton (d'après LE BORGNE, 1982 b)

*Relationship between the percentage of ammonium excreted by mesozooplankton at 17 °C ( $NH_4/N_T$ ) and the percentage of Copepods in total sample weight (from LE BORGNE, 1982 b)*

#### 6.4. Conclusions

De nouveau, il apparaît que les deux facteurs qui affectent le plus la proportion des divers produits terminaux du catabolisme, sont la température et la taille des organismes, cette dernière reflétant en fait des régimes alimentaires différents pour le microzoo-, le mésozoo- et le macrozooplancton-micronecton. En revanche, la composition chimique et faunistique du zooplancton, la concentration en chlorophylle du milieu, ont peu d'action sur les huit rapports et ceci doit être mis sur le compte de la nature des populations planctoniques étudiées : le zooplancton du large de la zone intertropicale présente une certaine homogénéité de sa composition dans les différents systèmes hydrologiques considérés et ne doit pas, contrairement à celui des zones néritiques ou tempérées, affronter des variations fréquentes des paramètres du milieu.

L'étude des huit rapports montre également que l'on peut obtenir des résultats cohérents au niveau du plancton « total », ce qui n'était pas évident au départ en raison de la complexité des mécanismes qui agissent au niveau de chaque élément de la population. Il est apparu, en particulier, qu'un autre critère « global », mais concernant la constitution chimique des particules, le rapport N/P, influait sur celui de l'excrétion du zooplancton.

Il existe ainsi une régulation qui semble affecter la seule excrétion de phosphore.

Enfin, le simple fait que les différents rapports puissent varier avec les facteurs du milieu ou la nature des organismes, implique que les cycles des trois éléments (C, N, P) ne sont pas identiques. En conséquence, une observation valable avec le cycle du carbone ne le sera pas automatiquement avec ceux de l'azote et du phosphore.

#### 7. LES RENDEMENTS NETS EN CROISSANCE ( $K_2$ ) ET LES TAUX DE PRODUCTION

S'il est relativement simple de mesurer l'excrétion ou la respiration du zooplancton, il n'existe pas de solution rapide à la mesure de sa production qui soit applicable aux populations du large, dont la fréquence d'échantillonnage ne peut être que très lâche. Ceci explique la rareté des données de production zooplanctonique, pour le domaine hauturier. Dans le cas du Golfe de Guinée, les seules sont celles de MALOVITSKAIA (1971) sur trois espèces de Copépodes, *Euchaeta marina*, *E. hebes* et *Neocalanus gracilis*, obtenues par la méthode « physiologique ».

Il est possible, cependant, d'estimer la production P, à partir des pertes, T, en respiration (cycle du carbone) et excrétion (cycles de C, N, P) par

TABLEAU IX

Moyennes pour le mésozooplancton de la couche 0-100 m de chaque point fixe et pour le carbone (C), l'azote (N) et le phosphore (P) de : rendement net en croissance,  $K_2$ , taux de production (en  $\mu\text{g. (mg poids sec)}^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$ ), productivité journalière (P/B) et turn-over (en jours) (d'après LE BORGNE, 1982 c)

Mean values for 0-100 m mesozooplankton of each several-day long station and for carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) of the following parameters: net growth efficiency ( $K_2$ ), production rate ( $\mu\text{g. (mg dry wt.)}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ), daily productivity (P/B) and turn-overs (from LE BORGNE, 1982 c)

Stat.	$K_2$ (%)			Taux de production			P/B (%)	t.o. (j)
	C	N	P	C	N	P		
A (1)	29,1	46,1	39,2	97	22,2	2,34	28,2	3,5
B (1)	-	33,1	26,9	68	16,5	1,50	18,7	5,3
C (1)	-	38,7	32,6	92	22,9	2,23	27,0	3,7
D (1)	39,2	62,1	48,6	133	32,6	2,82	38,4	2,6
E (1)	34,3	54,8	40,5	212	53,2	4,53	56,3	1,8
F (1)	43,0	54,0	33,9	101	24,7	2,14	25,7	3,7
(2)	-	-	-	<u>203</u>	<u>40,8</u>	<u>4,39</u>	<u>59,2</u>	<u>1,4</u>
7706-3(1)	-	48,6	29,1	154	38,2	3,37	38,6	2,6
G (1)	43,7	61,7	43,7	146	37,8	3,31	37,5	2,6
(2)	-	<u>56,7</u>	<u>41,2</u>	<u>318</u>	<u>62,8</u>	<u>5,63</u>	<u>108,3</u>	<u>0,9</u>
H (1)	34,9	65,0	51,1	178	46,2	4,12	49,6	2,0
(2)	-	<u>73,9</u>	<u>60,6</u>	<u>472</u>	<u>93,3</u>	<u>9,16</u>	<u>166,6</u>	<u>0,6</u>
I (1)	-	38,2	28,0	87	22,8	2,03	21,8	4,6
(2)	-	<u>57,5</u>	<u>50,0</u>	<u>414</u>	<u>83,3</u>	<u>8,96</u>	<u>141,1</u>	<u>0,7</u>
J (1)	-	45,2	31,2	118	29,8	2,69	27,9	3,6
(2)	-	-	-	<u>237</u>	<u>46,2</u>	<u>7,26</u>	<u>90,5</u>	<u>1,1</u>
K (1)	-	23,5	34,0	91	23,0	2,11	21,9	4,6
(2)	-	<u>44,2</u>	<u>36,4</u>	<u>180</u>	<u>38,2</u>	<u>4,28</u>	<u>50,9</u>	<u>2,0</u>
N (1)	-	28,9	40,9	98	23,2	2,23	27,6	3,6
(2)	-	-	-	<u>354</u>	<u>68,8</u>	<u>8,26</u>	<u>114,7</u>	<u>0,9</u>
O (1)	-	13,9	22,3	51	11,3	1,10	14,5	6,9
(2)	-	-	-	<u>390</u>	<u>73,3</u>	<u>7,86</u>	<u>130,9</u>	<u>0,8</u>
Q (1)	26,5	42,9	33,5	157	40,7	3,81	40,8	2,7
(2)	-	<u>38,9</u>	<u>32,3</u>	<u>117</u>	<u>26,3</u>	<u>2,50</u>	<u>34,2</u>	<u>2,9</u>
R (1)	37,4	46,5	36,3	132	33,1	2,97	32,8	3,0
(2)	-	<u>67,3</u>	<u>58,6</u>	<u>778</u>	<u>156,5</u>	<u>15,80</u>	<u>230,2</u>	<u>0,4</u>
S (1)	47,7	62,6	52,3	244	62,4	5,43	62,2	1,6
(2)	-	-	-	<u>400</u>	<u>77,9</u>	<u>8,98</u>	<u>119,8</u>	<u>0,8</u>
T (1)	22,1	36,8	30,9	124	32,1	2,85	35,3	2,8
(2)	-	<u>35,8</u>	<u>33,3</u>	<u>208</u>	<u>41,8</u>	<u>4,54</u>	<u>65,3</u>	<u>1,5</u>

(1) mésozooplancton

(2) microzooplancton

l'intermédiaire du rendement net en croissance,  $K_2 = P \times (P+T)^{-1}$ . Ce rendement a pu être calculé aux points fixes par la méthode des rapports C/N/P (KETCHUM, 1962; BUTLER *et al.*, 1969; LE BORGNE, 1978) dans le cas du micro- et du mésozooplancton. Combiné aux taux d'excrétion totale d'azote et de phosphore, il a permis le calcul des taux de production, dont les résultats sont discutés par LE BORGNE (1982 c). Le chapitre qui suit en reprend les principales conclusions. Cependant, pour les raisons développées par ROGER (1982 b), la méthode des

rapports C/N/P s'est révélée inopérante dans le cas du macroplankton-micronecton.

### 7.1. Étude des variations de $K_2$ du micro- et du mésozooplancton

Les valeurs moyennes de  $K_{2,C}$ ,  $K_{2,N}$  et  $K_{2,P}$  de chaque point fixe et pour les 100 premiers mètres, sont représentées sur le tableau IX. Le coefficient  $K_2$  moyen du carbone est de 0,358 pour le mésozooplancton, ce qui signifie que ce dernier utilise 35,8 %

TABLEAU X

Valeurs des coefficients de corrélation de rang de Spearman ( $r_{sp}$ ) entre le rendement net en croissance du mésozooplancton  $K_{2,P}$  (pour le phosphore) et un certain nombre de paramètres concernant le milieu et les populations elles-mêmes ( $n$  = nombre de couples)  
*Spearman's rank correlation coefficients ( $r_{sp}$ ) between  $K_{2,P}$  (mesozooplankton phosphorus net growth efficiency) and several environmental and population parameters: 0-100 m mean temperature, particulate N/P ratio ( $a_1$ ), assimilation number (A.N.), integrated chlorophyll « a » (Chla), weight percentage of Copepods and predators in zooplankton samples, mesozooplankton N/P excretion and constitution ratios ( $n$  = number of values)*

Variabes	Gamme	n	$r_{sp}$
Paramètres du milieu			
$K_{2,P}$ - température à 0 m	20 - 29°C	16	-0,013
$K_{2,P}$ - température moyenne de la couche 0-100 m	17,5-22°C	16	0,115
$K_{2,P}$ - chlorophylle "a" (Chla)	6 - 50 mg.m <sup>-2</sup>	16	-0,099
$K_{2,P}$ - $a_1$ (rapport : N/P des particules)	13,8-23,7	42	0,579**
$K_{2,P}$ - A.N. (rapport : production primaire/Chla)	1,5- 6,5	15	-0,730**
Composition du zooplancton			
$K_{2,P}$ - poids individuel moyen des Copépodes	7 - 43 ug.indiv. <sup>-1</sup>	13	-0,224
$K_{2,P}$ - pourcentage pondéral de Copépodes	73 - 96 %	14	-0,433
$K_{2,P}$ - pourcentage pondéral de prédateurs	0,45-4,6 %	13	0,302
$K_{2,P}$ - $a_2$ (rapport : excrétion N/excrétion P)	9,7-21,5	42	0,027
$K_{2,P}$ - $a_3$ (rapport : N/P de constitution)	19,2-26,8	42	0,129

du carbone pour sa croissance et sa reproduction, le reste étant libéré par la voie de la respiration et de l'excrétion. Ce pourcentage, voisin pour le phosphore (36,4 %), est supérieur pour l'azote (44,6 %) (1). Ceci provient de teneurs en protéines, et donc en azote, plus élevées pour le zooplancton que pour les particules qu'il ingère, observation qui a servi de point de départ à la méthode des rapports C/N/P.

Les moyennes de  $K_{2,N}$  (53,5 %) et  $K_{2,P}$  (44,6 %) du microzooplancton, sont supérieures à celles du mésozooplancton, sans pour autant que la différence soit significative avec le test des signes.

Les sources de variation de  $K_2$  sont celles qui agissent au niveau individuel d'une part et celles

qui proviennent de la composition des populations, de l'autre. Les premières commencent à être bien connues à présent (CONOVER, 1978 et VIDAL, 1980) : ce sont l'âge et le poids de l'animal, la température, la nature et l'abondance de la nourriture. Ces différents paramètres et ceux de la composition faunistique et chimique du zooplancton, ont été mis en relation avec le rendement net en croissance du phosphore,  $K_{2,P}$  (tabl. X) pour l'ensemble des 42 stations ou pour les 13 à 16 points fixes. Les coefficients de corrélation de Spearman ( $r_{sp}$ ) ainsi obtenus, ne sont significatifs que pour les paramètres qui caractérisent la nature des particules ( $a_1$  et A.N.) et non leur abondance : plus le nombre d'assimila-

(1) Les valeurs moyennes de  $K_2$ , calculées sur les valeurs du Tableau IX, sont légèrement inférieures à celles de LE BORGNE (1982 c), calculées sur l'ensemble des stations des différents points fixes :  $K_{2,C} = 37,2$ ,  $K_{2,N} = 48,9$ ,  $K_{2,P} = 36,4$  pour le mésozooplancton ;  $K_{2,N} = 56,8$  et  $K_{2,P} = 48,0$  pour le microzooplancton.



tion, A.N. (rapport entre la production autotrophe de carbone et la chlorophylle), est faible et plus le rapport  $a_1$  est élevé au contraire (entre A.N. et  $a_1$ , la corrélation n'est pas significative :  $r_{sp} = -0,442$ ,  $n = 14$ ), plus le rendement  $K_{2,P}$  est élevé. La valeur de ces trois rapports, qui caractérisent des populations « totales » de particules ou de zooplancton, n'est pas d'une interprétation immédiate. On peut toutefois avancer l'hypothèse explicative suivante. Des rapports  $a_1$  élevés peuvent dénoter la présence de petits hétérotrophes et de détritus en proportion plus grande dans la biomasse particulière en raison de la teneur élevée en protéine et en azote des premiers et de la teneur plus faible en phosphore des seconds, cet élément étant libéré plus rapidement que l'azote lors de la dégradation. Or, ces deux caractéristiques sont propres aux systèmes équilibrés, les zones d'upwelling ayant une proportion plus importante de phytoplancton. De la même façon, des nombres d'assimilation modestes caractérisent des zones de faible productivité primaire sans que cela ne coïncide toujours avec les zones de rapport  $a_1$  élevé; d'où l'absence de corrélation significative observée entre  $a_1$  et A.N. Si l'on admet que l'alimentation du zooplancton est « opportuniste » (selon la définition de POULET, 1978 et les observations de POULET, 1973; GAMBLE, 1978 et CHERVIN, 1978), on peut penser que le régime omnivore des systèmes équilibrés où  $a_1$  est élevé, aboutit à des rendements  $K_{2,P}$  supérieurs à ceux des zones d'upwelling ( $a_1$  faible, A.N. élevé) où le régime phytophage est plus marqué. Ceci confirmerait les observations de WELCH (1968) et CORNER *et al.* (1976), à savoir que le régime carnivore entraîne une augmentation du rendement  $K_2$ . Le fait que BANSE (1979) n'observe pas de différences significatives entre les  $K_2$  des herbivores, des omnivores et des carnivores et que KOZLOVSKY (1968) observe même que ce coefficient diminue lorsqu'on s'élève dans la chaîne alimentaire, provient probablement de l'inadaptation de cette classification au zooplancton : un animal phytophage à un moment, pourra être carnivore à un autre, si la composition du matériel particulière a varié.

L'absence de corrélation observée entre  $K_{2,P}$  et le poids individuel des Copépodes confirme l'opinion de BANSE (1979) sur l'indépendance de  $K_2$  vis-à-vis du poids dans le cas des populations naturelles : « Dans le milieu, la situation a toute chance d'être complexe : pour des espèces de poids voisins à l'état adulte, l'équilibre entre la succession des éclosions, le taux de croissance et la prédation peut entraîner la formation de distributions d'âges, et donc de poids, différentes (...). Ainsi, les taux de croissance et de respiration de la population qui sont fonctions du poids, de même que le rendement net en croissance, peuvent varier pour des espèces de même

poids à l'état adulte (...). De plus, lorsqu'on compare des espèces de poids très différents pour des conditions variables du milieu, la dépendance des taux de croissance et de respiration vis-à-vis du poids pourra être affectée de multiples façons par la quantité de nourriture disponible, la température, l'humidité, etc. » (BANSE, 1979).

Certains auteurs pensent que le rendement en croissance peut diminuer lorsque la température augmente, soit parce que la nourriture est en quantité insuffisante pour subvenir à l'augmentation des dépenses métaboliques (WURSTBAUCH et DAVIS, 1977; VIDAL, 1980), soit parce que les proies des eaux chaudes sont plus petites que celles des eaux froides, entraînant donc une dépense d'énergie plus importante pour la recherche de la nourriture (CONOVER et LALLI, 1974). Ces résultats sont valables au niveau individuel, mais probablement pas au niveau d'une population « totale », où des compensations peuvent se produire d'une zone à l'autre (la structure des âges peut être différente, par exemple) et où les conditions thermiques sont relativement homogènes (la température moyenne de la couche 0-100 m s'échelonne de 17,5° à 22 °C aux points fixes considérés). Et même la comparaison faite avec les données de la littérature (LE BORGNE, 1982 *c*), ne montre pas de différence évidente entre les rendements nets en croissance calculés pour le Golfe de Guinée et ceux des zones plus froides.

Enfin, la dépendance de  $K_{2,P}$  vis-à-vis de  $a_1$  ne s'observe pas avec les autres rapports entrant dans le calcul de  $K_2$  ( $a_2$  et  $a_3$ ). Il est également intéressant de constater que le coefficient de corrélation obtenu avec  $a_1$  et  $K_{2,N}$  ( $r_{sp} = 0,398$ ;  $n = 40$ ) est inférieur à celui de  $a_1$  et  $K_{2,P}$ . Ceci montre que  $K_{2,N}$  est moins influencé que  $K_{2,P}$  par les variations du rapport N/P des particules et dénote le caractère limitant de l'azote (remarque à rapprocher de celle de 6.2.3), pour reprendre la conclusion de CHECKLEY (1980). En comparant les rendements bruts en croissance,  $K_1$ , du carbone et de l'azote chez le Copépode *Paracalanus* en phase de reproduction, cet auteur observe en effet que  $K_{1,C}$  est corrélé négativement avec le rapport C/N des particules alors que le coefficient  $K_{1,N}$  ne l'est pas.

En conclusion, une observation rapide des valeurs de  $K_2$  du tableau IX montre qu'il n'est pas réaliste d'utiliser une valeur moyenne de ce coefficient, ni pour les zones du large étudiées, ni pour l'ensemble de la matière organique puisque l'azote ne suit pas les mêmes voies métaboliques que le carbone ou le phosphore. Les facteurs de variation qui ont été identifiés concernent la nature des particules, proies du zooplancton et se distinguent donc de ceux que l'on reconnaît généralement au niveau individuel (poids de l'animal, âge, etc.). Cela provient probable-

ment de la prise en considération de populations « totales », mais également de moyennes pour les 100 premiers mètres. Il est vraisemblable qu'une étude plus fine pourrait mettre en évidence des variations de  $K_2$  le long de la colonne d'eau, en relation avec la composition des populations ou les paramètres hydrologiques ou de la production primaire. Le rapport N/P particulière ou le nombre d'assimilation, A.N., caractéristiques de populations mélangées de particules, sont liés au rendement net en croissance du zooplancton pour une raison qui restera du domaine de la spéculation tant que l'on connaîtra mal leur signification exacte. L'existence de ces relations montre cependant une certaine cohérence des valeurs de  $K_2$ .

## 7.2. Valeurs des taux de production, de la productivité journalière et du temps de renouvellement de la biomasse (tabl. IX)

Ces trois paramètres expriment, à peu de chose près, l'intensité de la production : selon que l'on voudra calculer la production totale dans la masse d'eau, comparer les rendements ou les vitesses caractérisant la production, on utilisera le taux, la productivité (P/B) ou le temps de renouvellement, respectivement.

Les calculs ont été faits pour chaque cycle de 24 h des points fixes par LE BORGNE (1982 c) et les moyennes correspondant à ces derniers figurent sur le tabl. IX. En conséquence, en utilisant, non pas les valeurs de taux de production, P/B et turn-over de chaque cycle, mais les moyennes de  $K_2$  et de taux d'excrétion des tabl. IX et VII pour chaque point fixe, on obtiendrait des résultats légèrement différents.

La productivité journalière (P/B) du mésozooplancton varie de 14,5 à 62,2 % (tabl. IX), ce qui signifie aussi qu'il faut de 6,9 à 1,6 jours pour que la biomasse initiale double. Ce temps de renouvellement est encore plus court pour le microzooplancton où il est de 0,4 à 2,9 jours (soient des P/B de 230 et 34 %, respectivement), confirmant ainsi l'influence de la taille sur les taux de production et le « turn-over » (FENCHEL, 1974; BANSE et MOSHER, 1980). Le rapport moyen des P/B du micro- et du mésozooplancton est de 3,8.

Les variations de P/B sont liées à celles du  $K_2$ , elles-mêmes en relation avec  $a_1$  et le nombre d'assimilation A.N. et ceci souligne l'importance de la détermination de  $K_2$  à chaque station. En revanche, il n'y a pas de relations avec l'autre composante du calcul de la productivité, les taux métaboliques. L'utilisation de valeurs moyennes pour la couche 0-100 m réduit fortement l'effet de la température, facteur principal de variation des taux et explique cette absence de relation. La comparaison des valeurs de P/B obtenues pour le Golfe de Guinée

avec celles de la littérature (LE BORGNE, 1982 c) amène à faire deux remarques.

1. Comme celles des autres zones tropicales, ces valeurs de P/B sont supérieures à celles des zones tempérée et boréale, ce qui fait intervenir la température comme facteur explicatif. Cette dernière a un effet bien connu au niveau individuel (BANSE et MOSHER, 1980) et indirectement sur la taille des organismes de chaque espèce (Mc LAREN, 1963; RAZOULS et GUINNESS, 1973; BINET et SUISSE DE SAINTE CLAIRE, 1975) ou de l'ensemble de la population (TANIGUCHI, 1973; IKEDA et MOTODA, 1977), en parallèle avec l'action de l'abondance et de la taille des particules. La taille diminuant sous l'effet de la température, le taux de production augmente.

2. La productivité d'une population « totale » a toute chance d'être supérieure à celle d'une espèce dont on considère l'ensemble du cycle de développement (et *a fortiori*, les derniers stades de développement (CV et adultes de Copépodes) comme cela se fait souvent, puisqu'une population « totale » comprend une forte proportion de petits individus (petites espèces ou stades juvéniles de plus grandes) dont les taux de croissance sont les plus élevés (VIDAL, 1980; BANSE et MOSHER, 1980). Ainsi, aux points C et F, peut-on estimer que la part des individus passant à travers une maille de 500  $\mu\text{m}$ , représente 60 % du poids sec de l'ensemble du mésozooplancton (LE BORGNE, 1977 a). Également, les structures des populations des Copépodes *Temora* et *Centropages* de RAZOULS (1974) ou *Calanus* de MULLIN et BROOKS (1976) font apparaître la dominance des stades juvéniles du simple fait de la mortalité (naturelle ou par prédation) exercée tout au long du cycle vital. Une illustration de cette différence entre les taux de croissance d'une population mélangée et ceux d'espèces considérées séparément peut être fournie par les résultats de MALOVITSKAIA (1971) pour le Golfe de Guinée : la productivité de trois espèces de Copépodes de grande taille (comparée aux autres espèces), *Neocalanus gracilis*, *Euchaeta hebes* et *E. marina* n'est en effet que de 2 à 8 %, ce qui est très différent de la gamme de 14,5 à 62,2 % du tableau IX. En dehors de causes d'ordre méthodologique discutées dans LE BORGNE (1982 c), il faut surtout y voir l'effet de la taille des animaux sur le taux de production.

En conclusion, le microzooplancton et le mésozooplancton du Golfe de Guinée présentent des valeurs élevées de productivité, la biomasse étant renouvelée en 2 à 7 jours dans le cas du mésozooplancton. En conséquence, une simple mesure de poids sec ne peut suffire à rendre compte de la richesse de ces eaux. Il n'apparaît pas, d'ailleurs, que la productivité du mésozooplancton soit différente dans les eaux riches et dans les eaux pauvres.

L'explication ne doit pas être recherchée dans l'influence du facteur thermique sur les taux, en raison de l'écart assez faible des températures moyennes de la couche 0-100 m, mais a trait probablement à la proportion plus élevée de petits individus dans les eaux pauvres. Dans ces conditions, une éventuelle diminution de la productivité au niveau individuel, pourrait très bien être compensée par la présence de petits individus, de taux de production élevé, en plus grand nombre, dans les eaux oligotrophes. Ceci n'apparaît pas lorsqu'on considère la relation entre le poids individuel moyen des Copépodes et la richesse de la zone, exprimée en poids sec de zooplancton par mètre carré, mais est visible pour le pourcentage pondéral de gros Copépodes par rapport à l'ensemble (fig. 6), aux points fixes où ce problème a été étudié. Un phénomène analogue se passe pour les Chaetognathes, mais de façon moins nette (fig. 6) et tendrait à montrer une diminution de la taille des individus du mésozooplancton lorsque la zone s'appauvrit. Ces observations doivent être rapprochées de celles de GRUZOV (1971) sur la taille des Copépodes *Neocalanus*, *Euchaeta*, *Undinula* et *Nannocalanus*, plus grande dans la zone d'enrichissement équatorial que dans celles, plus pauvres, situées au nord ou au sud.

#### 8. ESSAI DE CLASSEMENT DES POINTS FIXES

L'étude qui vient d'être faite a cherché à relier entre eux différents paramètres de la composition et de la physiologie du zooplancton ou d'en expliquer les variations par un certain nombre de facteurs du milieu, indépendamment des points fixes, représentatifs de structures hydrologiques diverses (2.2). Il est à présent utile de considérer le problème des associations de ces points fixes en fonction des paramètres utilisés précédemment pour le plancton « total », au moyen de l'analyse en composantes principales (ACP). Il sera intéressant, en particulier, de savoir si l'on peut mettre en opposition des peuplements de zones riches et pauvres, de situation d'upwelling et de situation tropicale typique, où la couche homogène superficielle est dépourvue de nitrate.

L'analyse a été réalisée sur 16 des 21 points fixes (observations) où l'on disposait de l'ensemble des 26 paramètres (variables) qui ont été retenus : les pourcentages pondéraux des principaux taxons (10 variables), les teneurs du poids sec en matière organique (% pssc), carbone (% C), azote (% N), phosphore (% P), le rapport PS/V<sub>D</sub>, le poids sec par mètre carré (PS), les taux de respiration (Resp.) et d'excrétion totale d'azote (exc. N), les rapports O/PO<sub>4</sub>, O/NH<sub>4</sub>, PO<sub>4</sub>/P<sub>T</sub>, NH<sub>4</sub>/N<sub>T</sub>, NH<sub>4</sub>/PO<sub>4</sub> et

N<sub>T</sub>/P<sub>T</sub>, le rapport a<sub>1</sub> (N/P de constitution des particules) et la valeur du gradient thermique maximum le long de la colonne 0-100 m, ΔT max (voir liste des variables sur fig. 7 et 8). Le tableau initial des mesures a été préalablement transformé en un tableau de classements, c'est-à-dire que les 16 observations de chaque variable ont été remplacées par les rangs; puis l'analyse a été faite à partir de la

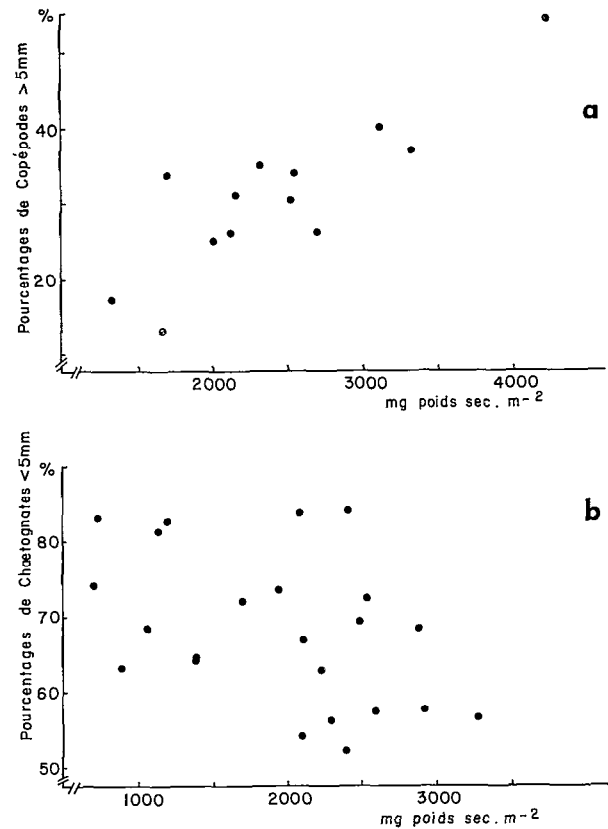


FIG. 6. — a : Relation entre le pourcentage pondéral de Copépodes de longueur (céphalothorax + abdomen) supérieure à 5 mm par rapport à l'ensemble des Copépodes et la richesse de la zone en zooplancton aux points G à T (colonne 0-100 m). Coefficient de corrélation de Spearman,  $r_{sp} = 0,661$  ( $n = 13$ )

b : Relation entre le pourcentage numérique de Chaetognathes de longueur inférieure à 5 mm par rapport à l'ensemble des Chaetognathes et la richesse de la zone en zooplancton lors de la radiale de CAP 7506 (juillet 1975).  
 $r_{sp} = -0,448$  ( $n = 23$ )

a : Relationship between the weight percentage of Copepods greater than 5 mm and 0-100 m zooplankton dry weights at stations G to T. Spearman's correlation coefficient,  $r_{sp} = 0.661$  ( $n = 13$ )

b : Relationship between the numerical percentage of smaller than 5 mm Chaetognaths and 0-200 m zooplankton dry weights during CAP 7506 transequatorial transect (July 1975).  
 $r_{sp} = -0.448$  ( $n = 23$ )

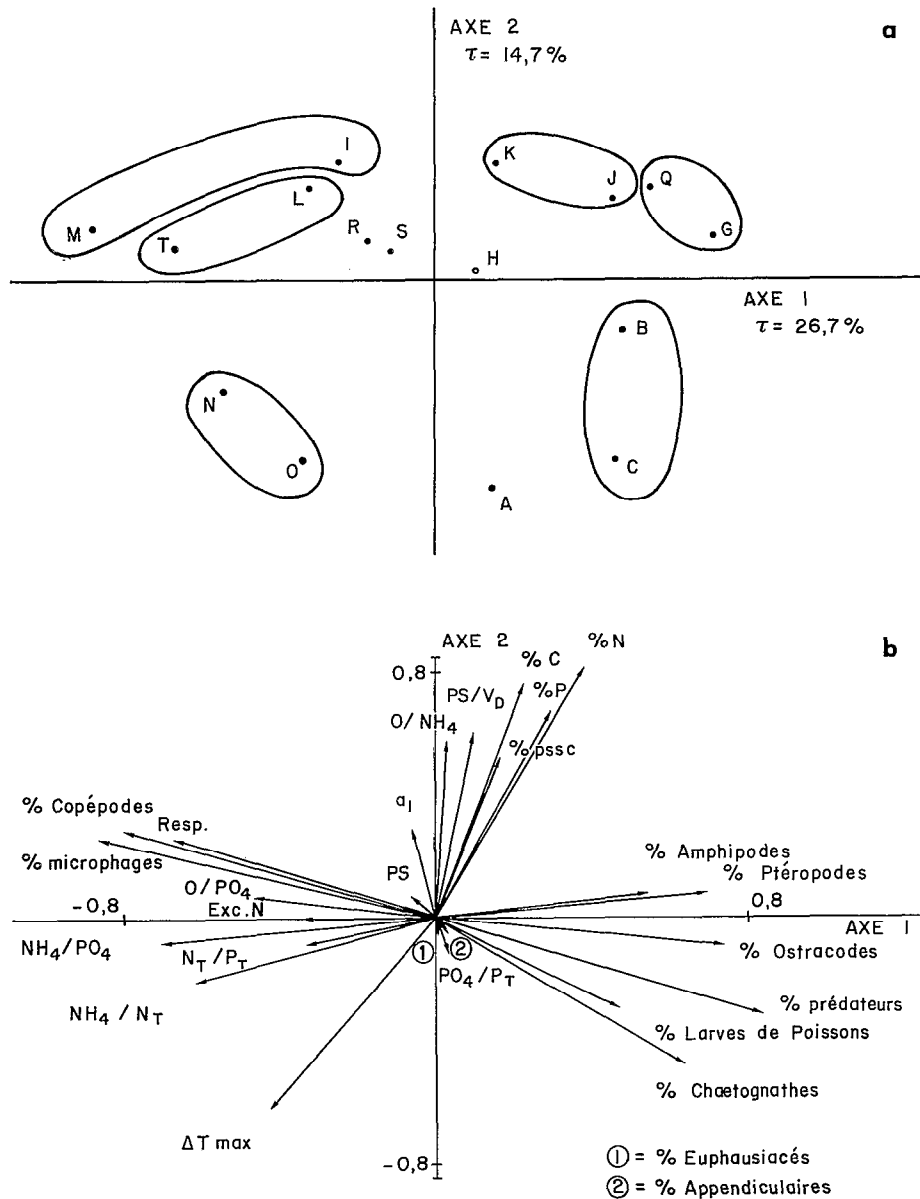


FIG. 7. — a : projection des 16 points observations dans le plan des deux premiers axes d'inertie de l'analyse en composantes principales

b : projection des 26 variables (voir détails dans le texte)

a : projection of the 16 observations (stations) on the plane of the two first principal components

b : projection of the 26 variates (parameters of planktonic populations and their environment) on the dual space

matrice des coefficients de corrélation de Spearman entre les différentes variables (1).

Dans l'espace défini par les trois premiers axes d'inertie, on peut observer les regroupements de points fixes suivants (fig. 7 a et 8 a). (1) M, I, T et L,

correspondent à des systèmes peu évolués, à gradient thermique faible, dominés fortement par les Copépodes. Leurs populations présentent des teneurs élevées en C, N, pssc, des rapports PS/V<sub>D</sub> et O/NH<sub>4</sub>, élevés également. (2) K, J, Q, G ont des caracté-

(1) Les auteurs remercient D. BINEZ et P. GROS pour l'aide apportée dans l'interprétation des résultats de l'ACP.

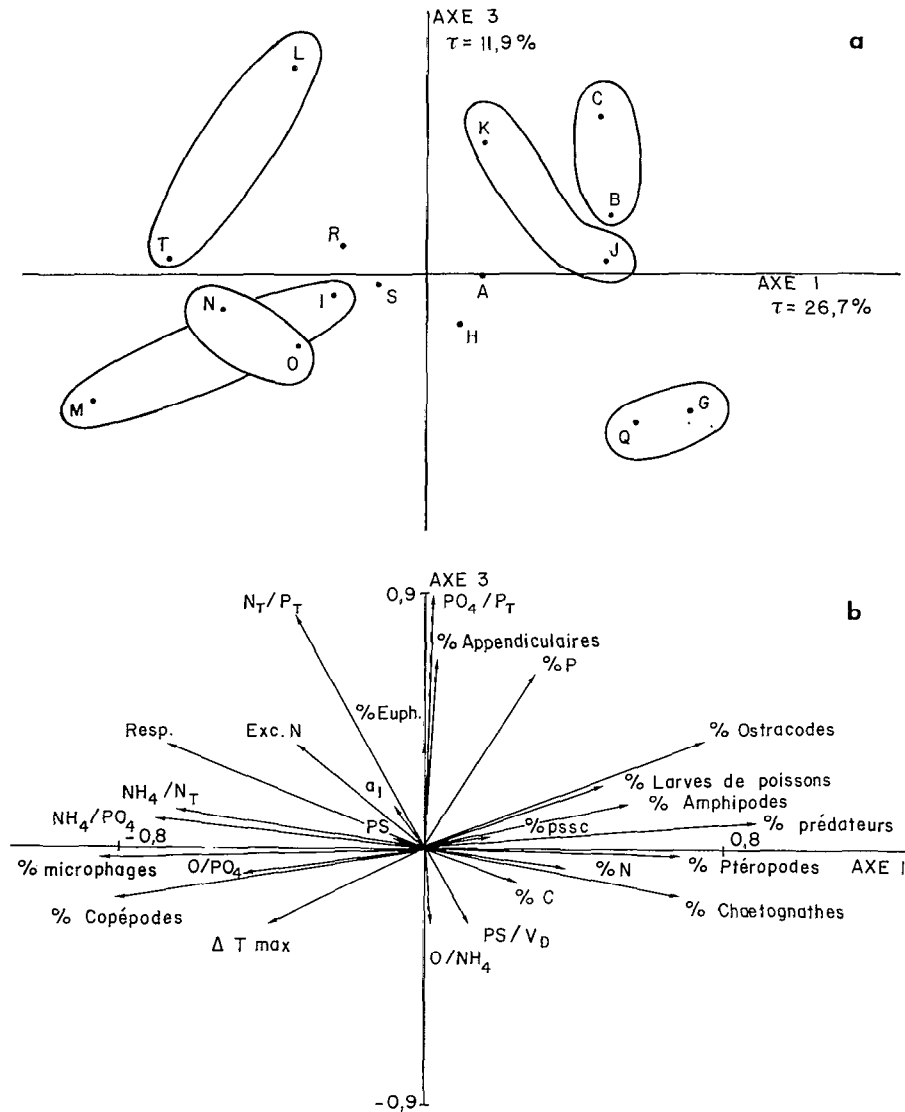


FIG. 8. — Même légende que pour la fig. 6, mais avec les axes d'inertie 1 et 3  
Same legend as that of Fig. 6, but for the first and third principal components

ristiques analogues, mais l'importance des Copépodes y est moindre, ce qui peut faire penser qu'ils sont à un stade d'évolution plus avancé que les précédents. De fait, K, J et G se trouvent au Sud de l'upwelling équatorial et l'on admet généralement (GRUZOV, 1971; HERBLAND *et al.*, 1983) une évolution méridienne de part et d'autre de  $2^\circ S$ . (3) B et C correspondent aux systèmes les plus évolués de cette étude, avec une thermocline marquée, des pourcentages plus élevés de prédateurs, des valeurs faibles des teneurs en C, N, pssc et des rapports  $PS/V_D$  et  $O/NH_4$ . (4) enfin, N et O sont des points fixes particuliers : bien qu'ayant des gradients thermiques

nets, ils présentent des pourcentages élevés en Copépodes. Il s'agit de points fixes recevant des apports de la divergence équatoriale (N est à la convergence nord) et des upwellings côtiers du Golfe de Guinée (point O).

Dans cette classification, n'apparaît ni la distinction entre situations tropicales typiques (STT) et upwelling, ni celle entre zones riches et zones pauvres. L'opposition s'observe entre N et O (STT), d'une part, et J et K (upwelling), de l'autre, mais I et M, G et L et T se retrouvent associés, alors qu'ils appartiennent chacun à un type différent de structure. Ceci n'est pas étonnant car l'apparition de

l'upwelling équatorial ne semble avoir aucune incidence sur l'ensemble des paramètres biologiques (HERBLAND *et al.*, 1983). La richesse de la zone (PS), quant à elle, est mal exprimée par les trois premiers axes (de même que  $a_1$ , le taux d'excrétion totale d'azote et le pourcentage en Euphausiacés). En fait, elle représente un piètre critère des peuplements, car elle caractérise aussi bien des écosystèmes jeunes, avec présence de sels nutritifs en surface et des biomasses faibles, que des systèmes évolués, tels les eaux oligotrophes, à biomasse modeste également.

Par ailleurs, l'analyse a mis en évidence des associations, ou des oppositions de variables, intéressantes (fig. 7 b et 8 b). L'axe 1 oppose le pourcentage de Copépodes et les indices métaboliques  $O/PO_4$ ,  $NH_4/N_T$ ,  $NH_4/PO_4$  et le taux de respiration aux pourcentages de prédateurs (Chaetognathes, Amphipodes, larves de Poissons), mais également d'autres microphages (Ostracodes et Ptéropodes thécosomes). L'association des Ostracodes et des Ptéropodes avec les prédateurs avait déjà été observée par LE BORGNE (1977 a) sur d'autres données (effectifs pour la radiale Abidjan - Sainte-Hélène de juillet 1975) et montre que la diminution des Copépodes dans la biomasse totale ne se fait pas au seul profit des Chaetognathes, mais également d'autres microphages. L'axe 2 permet d'opposer le rapport  $O/NH_4$ , la composition chimique et le rapport  $PS/V_D$ , à  $\Delta T$  max. Une explication possible à cette opposition est la suivante : les zones de gradient thermique faible sont des zones d'upwelling où le phytoplancton représente une part plus importante dans la biomasse particulière que dans les zones évoluées. Le régime alimentaire est donc davantage phytophage, ce qui se traduit par un rapport  $O/NH_4$  plus élevé (cf. 6.1.). Il apparaît également que les zones à  $\Delta T$  max présentent des teneurs élevées en matière organique, C, N, P et un rapport  $PS/V_D$  élevé (LE BORGNE, 1975 b, 1977 a), ceci étant indépendant de la composition faunistique. Enfin, l'axe 3 associe la présence des Appendiculaires aux paramètres où le phosphore intervient : % P,  $PO_4/P_T$ ,  $N_T/P_T$ .

## 9. CONCLUSIONS

Le but principal de cette étude était de décrire à la fois la composition et la physiologie des peuplements zooplanctoniques du Golfe de Guinée à partir d'observations réalisées en une série de points fixes. Les traits suivants sont apparus :

1. Les valeurs de taux de respiration, d'excrétion et de production du mésozooplancton « total »

varient avec un certain nombre de paramètres caractérisant à la fois le milieu et les populations planctoniques. Cette constatation permet de penser que ces variations ne sont pas totalement anarchiques et de justifier *a posteriori* la prise en considération de populations mélangées, au moins dans le cas du large et des animaux de petite taille (micro- et mésozooplancton). L'existence de relations entre la taille des organismes et l'intensité (taux de respiration et d'excrétion) et les caractéristiques (rapports d'excrétion-respiration, coefficient  $K_2$ ) de leur métabolisme, exige cependant que l'on considère plusieurs classes de tailles d'animaux.

2. Les corrélations ne sont possibles que si les populations mésozooplanctoniques présentent une certaine homogénéité d'un point fixe à l'autre. Cette homogénéité concerne la composition faunistique marquée par la forte dominance des Copépodes et des microphages et la composition chimique. Elle est rendue possible par la relative stabilité des facteurs du milieu (température, nature et abondance de la nourriture) à court (la semaine) et moyen (le mois) terme, au large (selon WALSH, 1976), ainsi que par des mécanismes de compensation qui agissent probablement au sein des populations, atténuant l'effet des variations au niveau individuel. L'un des effets de ces compensations peut être illustré par l'absence de relations entre les taux d'excrétion ou de production et le poids moyen individuel des Copépodes, malgré une gamme de variations de 1 à 4 pour ce dernier.

3. Cette homogénéité des populations du large n'est valable qu'à l'échelle d'observation utilisée. On a vu en effet qu'il existait des variations nycthémérales légères de la composition du mésozooplancton de la couche 0-100 m, mais très marquées, en revanche, pour le macroplancton-micronecton. Au niveau de la composition spécifique, il est probable que l'on observerait également des variations significatives d'un point fixe à l'autre.

4. Si l'on excepte l'influence de la taille des individus, sensible pour les trois catégories dimensionnelles retenues, la source principale de variation des taux et des rapports du métabolisme est représentée par la température. Ce dernier paramètre influe directement sur les caractéristiques du métabolisme et indirectement par le biais de la taille des individus. La température peut expliquer les valeurs élevées de taux de respiration, excrétion ou production que l'on a mesurés dans le Golfe de Guinée. Plus qu'ailleurs, il est donc indispensable d'adjoindre aux valeurs de biomasses, des valeurs de production. Le rôle de l'abondance et de la nature des particules, proies du zooplancton, est secondaire par rapport à celui de la température.

5. Enfin, il est apparu que les cycles de l'azote, du carbone et du phosphore étaient disjoints et que l'azote semblait l'élément limitant, comparé au carbone et au phosphore, dans le cas du méso-zooplankton. L'existence de ces différences pour les trois éléments exige que l'on se garde d'extrapoler

des observations sur l'un des éléments (le carbone, généralement) aux deux autres.

*Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.  
le 1<sup>er</sup> juillet 1983*

## BIBLIOGRAPHIE

\* L'astérisque indique qu'il s'agit d'un article traitant du Golfe de Guinée.

ARASHKEVICH (Ye. G.), 1968. — The food and feeding of Copepods in the Northwestern Pacific. *Oceanology*, 9 (5) : 695-709.

BANSE (K.), 1979. — On weight dependence of net growth efficiency and specific respiration rates among field populations of Invertebrates. *Oecologia*, 38 : 111-126.

BANSE (K.) and MOSHER (S.), 1980. — Adult body mass and annual production/biomass relationship of field populations. *Ecol. Monogr.*, 50 : 355-379.

BEERS (J. R.), 1966. — Studies on the chemical composition of the major zooplankton groups in the Sargasso Sea off Bermuda. *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 520-528.

BEERS (J. R.) and STEWART (G. L.), 1970. — The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September 1967-VI-Numerical abundance and estimated biomass of microzooplankton. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 17 : 67-87.

BINET\* (D.), 1975. — Notes sur l'écologie de quelques taxons du zooplankton de Côte d'Ivoire. I. Ostracodes, Cladocères et Cirripèdes. *Doc. Scient. Centre Recherches Océanogr. Abidjan*, 6 (2) : 19-39.

BINET\* (D.) et DESSIER (A.), 1971. — Copépodes pélagiques de la région congolaise. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. IX, n° 4 : 411-457.

BINET\* (D.), 1983 a. — Phytoplankton et production primaire des régions côtières à upwelling saisonnier dans le Golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18 (2) : 331-335.

BINET\* (D.), 1983 b. — Zooplankton des régions côtières à upwellings saisonniers du Golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18 (2) : 357-380.

BINET\* (D.) et SUISSE DE SAINTE CLAIRE (E.), 1975. — Contribution à l'étude du Copépode planctonique *Calanoides carinatus* : répartition et cycle biologique au large de la Côte d'Ivoire. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIII, n° 1 : 15-30.

BOUCHER (J.), 1982. — Peuplement de Copépodes des upwellings côtiers nord-ouest africains. I. Composition faunistique et structure démographique. *Oceanol. Acta*, 5 (1) : 49-62.

BUTLER (E. I.), CORNER (E. D. S.) and MARSHALL (S. M.),

1969. — On the nutrition and metabolism of zooplankton -- VI — Feeding efficiency of *Calanus* in terms of nitrogen and phosphorus. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 49 : 977-1001.

BUTLER (E. I.), CORNER (E. D. S.) and MARSHALL (S. M.), 1970. — On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde sea-area. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 50 : 525-560.

CHAHSAVAR-ARCHAD\* (V.), 1979. — Taxonomie et écologie des Copépodes pélagiques récoltés dans une zone océanique tropicale -- « Campagne Guidome ». *Thèse Doct. 3<sup>e</sup> cycle*, Université de Paris, 239 p.

CHECKLEY (D. M.), 1980. — The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply : laboratory studies. *Limnol. Oceanogr.*, 25 : 430-446.

CHEVIN (M. B.), 1978. — Assimilation of particulate organic carbon by estuarine and coastal copepods. *Mar. Biol.*, 49 : 265-275.

CONOVER (R. J.), 1978. — Transformation of organic matter. *In: Marine Ecology IV*, O. KINNE (Ed.), Wiley-Interscience, London : 221-499.

CONOVER (R. J.) and CORNER (E. D. S.), 1968. — Respiration and nitrogen excretion of some marine zooplankton organisms in relation to their life cycles. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 48 : 49-75.

CONOVER (R. J.) and LALLI (C. M.), 1974. — Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps), a Pteropod mollusc. II. Assimilation, metabolism and growth efficiency. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 16 : 131-154.

CONOVER (R. J.) and MAYZAUD (P.), 1975. — Respiration and nitrogen excretion of neritic zooplankton in relation to potential food supply. *10th European Symposium on Marine Ecology*, Ostend, Belgium, Sept. 17-23, 2 : 151-163.

CORNER (E. D. S.) and DAVIES (A. G.), 1971. — Plankton as a factor in the Nitrogen and Phosphorus cycles in the sea. *Adv. Mar. Biol.*, 9 : 101-204.

CORNER (E. D. S.), HEAD (R. N.), KILVINGTON (C. C.), PENNYCUK (I.), 1976. — On the nutrition and metabolism of zooplankton. X. Quantitative aspects of *Calanus helgolandicus* feeding as a carnivore. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 56 : 354-358.

- CURL (H.), 1962. — Standing crops of Carbon, Nitrogen and Phosphorus and transfer between trophic levels in Continental Shelf waters south of New York. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 153 : 99-107.
- DAGNELIE (P.), 1969-1970. — Théorie et méthodes statistiques. Applications agronomiques. 1 : 541 p.; 2 : 378 p. J. Duculot S.A., Gembloux (Belgique).
- DUFOUR\* (P.) et STRETTA (J. M.), 1973. — Production primaire, biomasses du phytoplancton et du zooplancton dans l'Atlantique tropical Sud, le long du méridien 4° W. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 4 : 419-429.
- DUFOUR\* (P.) et STRETTA (J. M.), 1974. — Fronts thermiques et thermohalins dans la région du Cap Lopez (Golfe de Guinée). Juin-juillet 1972 : phytoplancton, zooplancton, micronecton et pêche thonière. *Doc. Scient. Centre Recherches Océanogr. Abidjan*, 4 (3) : 99-142.
- DUVAL (W. S.) and GEEN (G. H.), 1976. — Diel Feeding and respiration rhythms in zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (6) : 823-829.
- EPPLEY (R. W.), 1972. — Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.*, 70 : 1063-1085.
- EPPLEY (R. W.), RENGER (E. H.), VENRICK (E. L.) and MULLIN (M. M.), 1973. — A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 18 (4) : 534-551.
- FENCHEL (T.), 1974. — Intrinsic rate of natural increase : the relationship with body size. *Oecologia*, 14 : 317-326.
- FERNANDEZ (F.), 1981. — Nutrient regeneration and particulate organic matter consumption by crustacean mesozooplankton in the upwelling region of N.W. Africa, with some notes on the community structure. *J. exp. mar. biol. Ecol.*, 51 : 187-206.
- FRONTIER (S.), 1972. — Calcul de l'erreur sur un comptage de zooplancton. *J. exp. mar. biol. Ecol.*, 8 (2) : 121-132.
- GAMBLE (J. C.), 1978. — Copepod grazing during a declining spring phytoplankton bloom in the northern North sea. *Mar. Biol.*, 49 : 303-316.
- GANF (G. G.) and BLAZKA, 1974. — Oxygen uptake, ammonia and phosphate excretion by zooplankton of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). *Limnol. Oceanogr.*, 19 : 313-325.
- GAUDY (R.), GUÉRIN (J. P.) et PAGANO (M.), 1980. — Écophysiologie comparée des Mysidacés *hemimysis speluncola* Ledoyer (cavernicole) et *Leptomysis linguva* G.O. Sars. (non cavernicole) — Respiration et excrétion. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 44 : 29-46.
- GERBER (R. P.) and 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.
- GERLOTTO\* (F.), LE BORGNE (R.), MARGHAL (E.), ROGER (C.) et STEQUERT (B.), 1979. — Application au micronecton des méthodes d'estimation de biomasse par écho-intégration. *Doc. multigr. Centre Recherches Océanogr. Dakar*, 28 p.
- GREZE\* (V. N.), GORDEJAVA (K. T.) and SHMELEVA (A. A.), 1969. — Distribution of zooplankton and biological structure in the tropical Atlantic. *Act. Sympos. Océanogr. et Ressources halieut. Atlant. tropic., Abidjan, oct. 1968*, UNESCO Paris : 85-90.
- GRUZOV\* (L. N.), 1967. — Composition et distribution du zooplancton dans la partie équatoriale de l'Océan Atlantique au printemps 1963. *Tryd. Atlant. NIRO*, 18 : 167-183 (en russe).
- GRUZOV\* (L. N.), 1971. — La formation des accumulations de zooplancton dans la zone pélagique du Golfe de Guinée. *Tryd. Atlant. NIRO*, 37 : 406-428 (trad. P. HISARD).
- GUEREDRAT (J. A.), GRANDPERRIN (R.) et ROGER (C.), 1972. — Diversité spécifique dans le Pacifique équatorial : évolution de l'écosystème. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. X, n° 1 : 57-69.
- GUNDERSEN (K. R.), CORBIN (J. S.), HANSON (C. L.), HANSON (M. L.), HANSON (R. B.), RUSSELL (D. J.), STOLAR (A.) and YAMADA (O.), 1976. — Structure and biological dynamics of the oligotrophic ocean photic zone off the Hawaiian islands : *Pacific Science*, 30 : 45-68.
- HERBLAND\* (A.) et STRETTA (J. M.), 1973. — Zooplancton et micronecton dans la région du dôme d'Angola en février-mars 1971 et relation avec les thons. *Doc. Scient. Centre Recherches Océanogr. Abidjan*, 4 (2) : 45-70.
- HERBLAND\* (A.) and LE BOUTELLER (A.), 1981. — The size-distribution of phytoplankton and particulate organic matter in the equatorial Atlantic ocean : importance of ultrastolon and consequence. *J. plankton Res.*, 3 : 659-673.
- HERBLAND\* (A.), LE BORGNE (R.) et VOITURIEZ (B.), 1983. — Structure hydrologique et production planctonique dans l'Atlantique tropical oriental : essai de synthèse. Thèse Doctorat d'État, Univ. Aix-Marseille II, t. 1, 98 p.
- IKEDA (T.), 1970. — Relationship between respiration rate and body size in marine plankton animals as a function of the temperature of habitat. *Bull. Fac. Fish Hokkaido Univ.*, 21 : 91-112.
- IKEDA (T.) and MOTODA (S.), 1977. — Estimated zooplankton production and their ammonia excretion in the Kuroshio and adjacent seas. *Fish. Bull.*, 76 (2) : 357-367.
- KETCHUM (B. H.), 1962. — Regeneration of nutrients by zooplankton. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 153 : 142-147.
- KINZER\* (J.), 1969. — Quantitative distribution of zooplankton in surface waters of the Gulf of Guinea during August and September 1963. *Act. Sympos. Océanogr. et Ressources halieut. Atlant. tropic., Abidjan, oct. 1968*, UNESCO Paris : 231-240.
- KOZLOVSKY (D. G.), 1968. — A critical evaluation of the trophic level concept. I. Ecological efficiencies. *Ecology*, 49 : 48-60.
- LAMPITT (R. S.), 1978. — Carnivorous Feeding by a small copepod. *Limnol. Oceanogr.*, 23 (6) : 1228-1231.
- LE BORGNE (R. P.), 1973. — Étude de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore des populations



- zooplanctoniques de l'upwelling mauritanien (mars-avril, 1972). *Mar. Biol.*, 19 : 249-257.
- LE BORGNE (R.), 1975 a. — Méthodes de mesures des biovolumes, poids secs, poids secs sans cendre et des éléments C. N. P. du mésozooplancton utilisées au C.R.O. d'Abidjan. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 6 (2) : 165-176.
- LE BORGNE\* (R.), 1975 b. — Équivalences entre les mesures de biovolumes, poids secs, poids secs sans cendre, carbone, azote et phosphore du mésozooplancton de l'Atlantique tropical. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XIII, n° 3 : 179-196.
- LE BORGNE\* (R.), 1977 a. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. II — Biomasse et éléments du zooplancton. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 333-349.
- LE BORGNE\* (R.), 1977 b. — Étude de la production pélagique de la zone équatoriale de l'Atlantique à 4° W. III. Respiration et excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XV, n° 4 : 349-362.
- LE BORGNE\* (R.), 1978. — Évaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. *Oceanol. Acta.*, 1 (1) : 107-118.
- LE BORGNE\* (R.), 1982 a. — Les facteurs de variation de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton de l'Atlantique intertropical oriental. I. — Les conditions expérimentales et la température. *Océanogr. trop.*, 17 (1) : 27-44.
- LE BORGNE\* (R.), 1982 b. — Les facteurs de variation de la respiration et de l'excrétion d'azote et de phosphore du zooplancton de l'Atlantique intertropical oriental. II — Nature des populations et facteurs du milieu. *Océanogr. trop.*, 17 (2) : 187-201.
- LE BORGNE\* (R.), 1982 c. — Zooplankton production in the eastern tropical Atlantic ocean : net growth efficiency and P:B in terms of carbon, nitrogen and phosphorus. *Limnol. Oceanogr.*, 27 (4) : 681-698.
- LE BORGNE\* (R.), 1982 d. — Les indices biochimiques en planctologie — Introduction. In: Journées du GABIM, Brest 18-20 nov. 1981 : « Indices biochimiques et milieu marin », *Publ. Sci. Tech. CNEXO, Actes Colloq.*, 14 : 157-162.
- LE BORGNE\* (R.), 1982 e. — Note sur les proliférations de Thaliacés dans le Golfe de Guinée. *Océanogr. trop.*, 18 (1) : 49-54.
- LE BORGNE\* (R.), HERBLAND (A.), LE BOUTEILLER (A.) et ROGER (C.), 1983. — Biomasse, excrétion et production du zooplancton-micronecton hauturier du Golfe de Guinée. Relations avec le phytoplancton et les particules. *Océanogr. trop.*, 18 (2) : 419-460.
- LEGAND (M.), BOURRET (P.), FOURMANOIR (P.), GRAND-PERRIN (R.), GUEREDRAT (J. A.), MICHEL (A.), RANCUREL (P.), REPELIN (R.) et ROGER (C.), 1972. — Relations trophiques et distributions verticales en milieu pélagique dans l'océan Pacifique intertropical. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. X, n° 4 : 303-393.
- LEMASSON\* (L.), CREMOUX (J. L.) et MONTEL (Y.), 1977. — Analyse des rapports C/N/P du seston dans la partie orientale de l'Atlantique équatorial. *Mar. Chem.*, 5 : 171-181.
- MALOVITSKAIA\* (L. M.), 1971. — La production des espèces les plus grosses de Copépodes du Golfe de Guinée. *Tryd. Atl. NIRO*, 37 : 401-405 (Trad. P. HISARD).
- MAUCLINE (J.) and FISHER (L. R.), 1969. — The biology of Euphausiids. *Adv. Mar. Biol.*, 7 : 454 p.
- MAZZA (J.), 1966. — Évolution de l'appareil buccal au cours du développement post-larvaire des *Aetidae* et des *Euchaetidae* (Cop. pélagique). Ses incidences sur le sex-ratio des adultes. *Vie et Milieu*, A17 (2A) : 1027-1044.
- MC GOWAN (J. A.) and BROWN (D. M.), 1966. — A new opening-closing paired zooplankton net. *Scripps Inst. Oceanogr. Rep.*, 66-23.
- MENSAH\* (M. A.), 1969. — Zooplankton occurrence over the shelf of Ghana. *Act. Sympos. Océanogr. et Ressources halieut. Atl. tropic. Abidjan, oct. 1968*, UNESCO Paris : 241-254.
- MC LAREN (I. A.), 1963. — Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptative value of vertical migration. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 20 : 685-727.
- MOAL (J.), SAMAIN (J. F.) et LE COZ (J. R.), 1978. — C/N et contrôle de la physiologie des cultures de phytoplancton. In: Physioly and behaviour of marine organisms. *Proceedings 12th European Symposium on Marine Biology*, D.S. MC LUSKY and J. A. BERRY (Eds), Pergamon : 141-148.
- MULLIN (M. M.), 1966. — Selective Feeding by Calanoid Copepods from the Indian Ocean. In: *Some contemporary studies in marine Science*, H. BARNES (Ed.), Allen & Unwin, London : 545-554.
- MULLIN (M. M.), PERRY (M. J.), RENGER (E. H.) and EVANS (P. M.), 1975. — Nutrient regeneration by oceanic zooplankton : a comparison of methods. *Mar. Sc. Communications*, 1 (1) : 1-13.
- MULLIN (M. M.) and BROOKS (E. R.), 1976. — Some consequences of distributional heterogeneity of phytoplankton and zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21 (6) : 784-796.
- NAGASAWA (S.) and MARUMO (R.), 1975. — Distribution of a Chaetognath, *Sagitta nage* Alvarinho in Suruga Bay, Central Japan with notes on the zooplankton biomass. *Bull. Plankton Soc. Japan*, 21 (2) : 23-40.
- NIVAL\* (P.), NIVAL (S.), CELLARIO (C.), CHARRA (R.) et MALLARA (G.), 1980. — Résultats des mesures sur le zooplancton. In: Campagne Ciproa. L'upwelling équatorial du Golfe de Guinée. Juin-septembre 1978, B. VOITURIEZ (Éd.), *Publ. CNEXO, sér. Résult. Campagnes Mer*, 19 : 168-184.
- OMORI (M.), 1965. — A 160 cm opening-closing plankton net. I. Description of the gear. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 21 (5) : 212-218.
- ORTNER (B. B.), WIEBE (P. H.) and COX (J. L.), 1980. — Relationships between oceanic epizooplankton distributions and the seasonal deep chlorophyll maximum in

- the Northwestern Atlantic ocean. *J. mar. Res.*, 38 : 507-531.
- POULET (S. A.), 1973. — Grazing on *Pseudocalanus minutus* on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 564-573.
- POULET (S. A.), 1978. — Comparison between five coexisting species of marine Copepods feeding on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.*, 23 : 1126-1143.
- RAZOULS (C.), 1974. — Variations annuelles de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimation de la production. III. Dynamique des populations et calculs de leur production. *Cah. Biol. mar.*, 15 (1) : 51-88.
- RAZOULS (C.) et GUINNESS (C.), 1973. — Variations annuelles de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls : cycles biologiques et estimation de la production. II. Variations dimensionnelles et mesures de la croissance. *Cah. Biol. mar.*, 16 (4) : 413-427.
- RAZOULS (C.) et RAZOULS (S.), 1978-1979. — Valeur énergétique de l'échelon secondaire pélagique dans différentes aires marines. *Vie Milieu*, 18-19 (1, AB) : 39-50.
- RAZOULS (S.), 1981. — Étude écophysiological de deux Copépodes pélagiques. Essai d'application au méso-zooplankton des principes relatifs aux systèmes. Thèse Doct. d'État, Paris VI : 286 p.
- ROE (H. S. J.), 1972. — The vertical distributions and diurnal migrations of Calanoid copepods collected on the SONDA cruise, 1965. I. The total population and general discussion. *J. mar. Biol. Ass. U.K.*, 52 : 277-314.
- ROGER (C.), 1978. — Azote et phosphore chez un crustacé macroplanctonique, *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) (Euphausiacea) : excrétion minérale et constitution. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 33 (1) : 57-84.
- ROGER\* (C.), 1982 a. — Macroplankton et micronecton de l'Atlantique tropical. I. Biomasses et composition taxonomique. *Océanogr. trop.*, 17 (1) : 85-96.
- ROGER\* (C.), 1982 b. — Macroplankton et micronecton de l'Atlantique tropical. II. Cycles de l'azote et du phosphore ; remarques sur la mesure de la production. *Océanogr. trop.*, 17 (2) : 177-185.
- SAMICHEV\* (E. Z.), 1971. — Composition biochimique et énergétique du plancton du Golfe de Guinée. *Tryd. Atlant. NIRO*, 37 : 272-351 (en russe).
- SIEGEL (S.), 1956. — Non-parametric statistics. Mc Graw Hill, New York : 312 p.
- SLAWYK (G.), COLLOS (Y.), MINAS (M.) and GRALL (J. R.), 1978. — On the relationship between carbon-to-nitrogen composition ratios of the particulate matter and growth rate of marine phytoplankton from Northwest African upwelling area. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 33 : 119-131.
- STRETTA\* (J. M.), 1975. — Biomasses du phytoplancton et du zooplankton dans l'Atlantique tropical le long du méridien 10° W. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 6 : 83-96.
- SULLIVAN (B. K.), 1980. — In situ feeding behaviour of *Sagitta elegans* and *Eukrohnia hamata* (Chaetognatha) in relation to the vertical distribution and abundance of prey at ocean station « P ». *Limnol. Oceanogr.*, 25 (2) : 317-326.
- TANIGUCHI (A.), 1973. — Phytoplankton-zooplankton relationships in the western Pacific Ocean and adjacent seas. *Mar. Biol.*, 21 : 115-121.
- THIRIOT\* (A.), 1977. — Peuplements zooplanktoniques dans les régions de remontées d'eau du littoral atlantique africain. *Doc. scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*, 8 (1) : 1-72.
- TIMONIN (A. G.), 1971. — The structure of plankton communities of the Indian Ocean. *Mar. Biol.*, 9 : 281-289.
- UNESCO, 1968. — Zooplankton sampling. Monogr. Oceanogr., 2, UNESCO Paris : 174 pp.
- VIDAL (J.), 1980. — Physioecology of zooplankton. IV. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the net production efficiency of *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.*, 56 : 203-211.
- VOITURIEZ\* (B.), 1981. — Equatorial upwelling in the eastern Atlantic : problems and paradoxes. In: Coastal Upwelling, F. A. RICHARDS (Ed.), *Coastal and Estuarine Sciences*, 1 : 95-106.
- VOITURIEZ\* (B.), VERSTRAETE (J. M.) et LE BORGNE (R.), 1973. — Conditions hydrologiques de la zone frontale du Cap Lopez pendant la campagne thonière de juin-juillet 1971. *Cah. O.R.S.T.O.M., sér. Océanogr.*, vol. XI, n° 2 : 229-249.
- Voss\* (G. I.), 1969. — The pelagic mid-fauna of the eastern tropical Atlantic with special reference to the Gulf of Guinea. *Act. Sympos. Océanogr. et Ressources halieut. Atlant. tropic., Abidjan, oct. 1968*, UNESCO, Paris : 91-99.
- WALSH (J. J.), 1976. — Herbivory as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 21 : 1-13.
- WELCH (H. E.), 1968. — Relationships between assimilation efficiencies and growth efficiencies for aquatic consumers. *Ecology*, 49 : 755-759.
- WURTSBAUCH (W. A.) and DAVIES (G. E.), 1977. — Effects of temperature and ration level on the growth and food conversion efficiency of *Salmo gairneri*, Richardson. *J. Fish. Biol.*, 11 : 87-98.
- ZETSCHEL\* (B.), 1969. — Productivity and microbiomass in the tropical Atlantic in relation to the hydrographical conditions (with emphasis on the eastern area). *Act. Sympos. Océanogr. et Ressources halieut. Atlant. tropic., Abidjan, oct. 1968*, UNESCO Paris : 68-84.

## ANNEXE I

Pourcentage du poids sec initial de quelques taxons du mésozooplancton prélevé à la station côtière d'Abidjan, observé après une durée variable de fixation au formol à 5 % neutralisé

Percentage of the initial dry weight of several mesozooplankton taxa, caught at Abidjan station, after variable length of 5 % neutral formalin preservation

Taxons	Durée de fixation				
	0	20 h	1 mois	4 mois	11 mois
Copépodes	100 %	53,7	38,7	30,1	37,0
Chaetognathes	100	-	51,6	32,1	30,7
Appendiculaires	100	74,5	-	27,8	-
Zoés de Brachyours	100	54,1	-	-	-

## ANNEXE II

Poids moyen des individus des principaux taxons ( $\mu\text{g}$  poids sec. indiv.<sup>-1</sup>) après 4 (points A à G et Q à T) ou 6 (G à P) mois de fixation au formol 5 % neutralisé

Individual dry weight of the main taxa ( $\mu\text{g}$ .indiv.<sup>-1</sup>) on 4- (Sta. A to G and Q to T) and 6- (Sta. G to P) month preserved samples (5 % formalin)

Station	Copépodes		Ostrac.	Append. Penilia	Ptéropodes		Euphausiacés		Thaliacés		Leucifer	Chaeto.	Amphip.	Polych.	Larves		Atlanta	Hydroméd.
	<5mm	>5mm			Divers	Creseis	Larves	Adult.	Doliol.	Salp.					Poissons			
A	8	33	-	-	-	-	-	-	-	-	120	-	-	-	-	-	-	454
	11	22	9.5	4.6	-	-	43	446	-	-	424	72	-	393	-	-	-	189
	9	16	8.1	4.3	-	-	-	-	-	-	-	-	70	42	136	-	-	121
	9	13	10.6	5.3	-	-	-	-	-	-	-	-	48	61	210	-	-	95
24	9	9.3	3.9	-	10.7	11.9	20	20	-	-	96	-	-	42	-	-	6	140
25	10	18	9.0	-	10.7	11.9	30	148	-	-	71	96	62	58	-	18	152	
26	8	18	9.0	-	10.7	11.9	27	27	-	-	86	96	62	58	-	18	152	
27	8	18	9.0	-	10.7	11.9	60	60	-	-	112	96	62	58	-	18	152	
B	16	8.5	3.1	-	20	22	50	131	4.7	-	53	100	63	49	648	-	-	48
C	15	28	17	-	69	654	42	172	-	84	124	100	230	46	71	388	117	
	12	54	17	-	80	359	59	690	-	-	80	100	158	63	210	84	274	
G	12	103	16	5	13	258	27	343	-	-	150	115	113	58	1405	170	-	
H	8	84	32	12	44	103	55	-	11	65	160	100	100	59	89	-	234	
I	11	132	28	11	-	-	60	-	-	-	-	75	164	61	-	263	-	
J	17	91	27	7	-	-	78	982	21	-	146	246	155	452	254	-	-	
K	7	118	22	-	-	-	46	-	10	-	-	104	202	40	-	-	-	
L	30	194	34	13	-	-	116	71	232	53	-	39	109	177	68	281	-	
M	-	123	20	9	-	-	28	-	38	-	-	112	115	53	-	-	-	
N	23	136	36	-	-	-	42	1443	-	-	-	121	193	37	-	-	-	
O	16	113	25	12	-	62	-	87	336	19	109	369	70	215	172	642	-	
P	43	111	41	11	-	-	-	305	-	-	-	45	-	-	4122	-	-	
Q	-	135	-	9	-	-	-	48	-	-	-	116	429	26	-	-	-	
R	11	123	37	8	-	-	26	3010	29	-	219	61	1888	219	-	550	-	
S	14	117	64	43	-	-	256	100	736	-	-	134	203	413	256	-	-	
T	27	116	36	37	-	32	-	95	1062	-	-	303	67	210	-	-	-	

## ANNEXE III

Valeurs de pourcentages numériques obtenues avec un filet Bongo (505  $\mu\text{m}$ ) et un filet WP-2 (200  $\mu\text{m}$ ) aux mêmes stations (mêmes abréviations qu'au Tableau I)

*Percentage of number of individuals got with a Bongo (505  $\mu\text{m}$ ) and a WP-2 (200  $\mu\text{m}$ ) net at identical stations (same abbreviations as on Table I)*

Stat.	Cop.	Ost.	App.	Pt.th.	Euph.	Thal.	Div. micro	Total	Chaet.Amph.	Poly.	Pois.	Hét.	Div. prédat.	Total	Nbr. traits		
A	94,8	0,48	0,06	0,04	0,33	0,00	1,83	97,5	0,61	0,35	0,11	0,08	0,09	0,06	1,30	2	B
B	93,6	2,70	0,00	0,27	0,47	0,00	0,22	97,3	1,22	0,91	0,23	0,24	0,07	0,11	2,78	2	O
C	94,7	1,65	0,10	0,08	0,59	0,00	-	97,2	1,20	0,76	0,16	0,25	0,03	0,23	2,63	2	N
D	89,2	1,81	0,37	0,85	2,02	0,21	0,46	94,9	3,24	0,77	0,27	0,39	0,16	0,17	5,00	3	G
E	93,3	3,07	0,00	0,15	1,05	0,01	0,12	97,7	0,93	0,90	0,18	0,13	0,03	0,10	2,27	2	O
F	85,0	1,46	0,53	0,38	4,47	0,44	-	96,8	0,95	1,11	0,18	0,46	0,06	0,30	3,06	2	
A	92,2	1,01	1,20	0,19	0,15	0,01	2,29	97,2	1,88	0,17	0,14	0,05	0,07	0,42	2,73	12	
B	93,6	2,53	0,26	0,95	0,46	0,01	0,08	97,8	1,25	0,20	0,29	0,07	0,03	0,17	2,01	8	W
C	94,7	1,22	1,03	0,14	0,36	0,01	-	97,5	1,69	0,20	0,25	0,12	0,02	0,18	2,47	10	P
D	94,5	1,18	0,96	0,53	0,42	0,08	0,14	97,8	1,72	0,10	0,16	0,07	0,04	0,07	2,26	11	-
E	94,1	2,86	0,60	0,24	0,49	0,01	0,02	98,3	1,28	0,11	0,19	0,04	0,01	0,05	1,68	7	2
F	95,6	1,27	0,80	0,61	0,44	0,09	-	98,8	0,56	0,23	0,18	0,07	0,05	0,04	1,25	13	

## ANNEXE IV

Valeurs moyennes des taux métaboliques du microzooplancton mesurés lors d'incubation de 19-23 h ; moyennes des rapports atomiques entre respiration (O), excrétiions totales et minérales d'azote ( $N_T$ ,  $NH_4$ ) et de phosphore ( $P_T$ ,  $PO_4$ ) ; pourcentages d'excrétion minérale ( $NH_4/N_T$  et  $PO_4/P_T$ ) et d'urée permettant de déduire ces dernières de l'excrétion totale ( $N_T$ ,  $P_T$ )

*Microzooplankton metabolic rates mean values for 19-23 h-long incubations ; mean atomic ratios between respiration (O), total and inorganic nitrogen ( $N_T$ ,  $NH_4$ ) and phosphorus ( $P_T$ ,  $PO_4$ ) excretions ; percentages of inorganic excretion ( $NH_4/N_T$  and  $PO_4/P_T$ ) and urea excretion make it possible to infer the latter from total excretions ( $N_T$ ,  $P_T$ )*

Stat.	T°C	n	Respirat.	Excr. $N_T$	Excr. $P_T$	O/ $NH_4$	O/ $N_T$	O/ $PO_4$	O/ $P_T$	$NH_4/PO_4$	$N_T/P_T$	$NH_4/N_T$	$PO_4/P_T$	urée/ $N_T$
D	20	13	178	2,48	0,165	12,7	6,4	195	95	15,3	15,1	50,6	49,0	-
E	16	6	114	1,56	0,105	15,5	6,5	201	98	13,3	14,9	43,3	49,0	-
	23	2	291	4,40	0,239	10,7	5,9	185	107	10,0	18,4	31,6	57,9	-
F	17	16	179	3,35	0,177	11,8	5,7	165	108	14,0	18,9	48,3	65,3	-
C	14	1	85	1,22	0,068	13,7	6,2	357	111	26,1	18,0	45,2	31,1	-
	16	2	160	2,13	0,082	20,4	6,7	417	173	20,4	26,0	32,6	41,5	-
	17	2	131	3,26	0,197	8,9	3,6	152	60	16,9	16,5	40,4	39,5	-
	22	6	299	3,66	0,287	16,6	7,3	208	93	12,5	13,0	43,9	45,5	-
H	17	4	240	2,00	0,182	15,9	10,7	238	105	10,6	11,1	61,8	47,2	-
	18	2	246	2,29	0,168	15,6	9,6	214	131	13,7	13,6	61,5	61,0	-
	22	6	278	2,61	0,209	15,3	9,5	187	133	11,9	12,5	66,5	71,2	-
I	17	5	203	3,02	0,197	14,2	6,0	206	97	14,4	16,1	44,6	42,2	-
	22	6	437	5,42	0,359	14,8	7,2	227	105	15,9	15,6	46,4	48,7	-
J	17	2	77	0,87	0,127	15,9	7,9	156	54	9,8	6,8	49,7	34,6	8,7
	21	2	165	1,87	0,242	19,2	7,9	161	61	8,4	7,7	41,4	38,1	10,1
K	17	2	172	1,81	0,115	14,0	8,7	182	138	13,0	15,9	61,9	76,0	-
	21	2	273	3,11	0,246	13,4	7,9	156	100	11,7	12,7	59,1	64,2	-
L	17	2	193	2,56	0,172	12,2	6,7	153	100	12,6	14,9	55,2	65,3	11,5
	21	2	396	4,61	0,326	13,3	7,7	176	109	13,2	14,2	57,5	61,5	14,8
H	17	2	145	1,74	0,102	18,8	7,5	269	126	14,3	13,8	39,5	47,1	-
	22	2	281	2,85	0,206	16,6	8,7	243	120	14,4	13,9	53,2	50,0	-
N	17	2	136	1,12	0,096	21,1	10,8	311	127	14,7	11,8	51,3	40,6	5,0
	23	2	293	2,18	0,185	23,4	12,0	304	142	13,0	11,8	51,3	46,4	5,7
O	17	2	198	4,40	0,301	10,2	4,0	141	59	13,8	14,7	39,3	41,7	5,5
	24	2	517	7,83	0,563	10,5	6,2	160	82	15,2	13,9	56,1	51,7	3,7
Q	17	2	139	1,82	0,089	21,3	6,8	395	138	18,6	20,5	31,7	35,0	5,7
	25	2	399	3,75	0,230	22,7	9,5	421	155	18,6	16,3	41,9	36,8	5,8
R	17	4	250	3,72	0,247	14,3	6,0	236	90	16,3	15,1	38,5	42,1	6,2
	28	4	905	10,36	0,666	13,0	7,8	232	124	17,2	15,7	55,7	60,5	7,6
S	17	6	201	1,99	0,123	16,0	9,0	353	148	21,5	16,3	53,9	44,8	13,3
	28	6	943	7,32	0,494	16,0	11,5	326	172	20,3	15,0	71,6	54,7	7,9
T	17	2	172	1,79	0,087	18,6	8,6	401	174	20,6	20,6	45,9	43,4	-
	28	2	816	7,36	0,413	16,1	9,9	408	177	25,2	17,9	61,0	43,4	-

## ANNEXE V

Même légende que celle de l'Annexe IV, mais pour le mésozooplancton  
Same legend as that of Appendix IV, but for mesozooplankton

Stat.	Position	T°C	n	Respirat.	Excr. N <sub>T</sub>	Excr. P <sub>T</sub>	O/NH <sub>4</sub>	O/N <sub>T</sub>	O/PO <sub>4</sub>	O/P <sub>T</sub>	NH <sub>4</sub> /PO <sub>4</sub>	N <sub>T</sub> /P <sub>T</sub>	NH <sub>4</sub> /N <sub>T</sub>	PO <sub>4</sub> /P <sub>T</sub>	urée/N
7316-3	2°30S-3°56W	17	3	74	1,44	0,083	10,9	4,6	92	80	8,5	17,3	42,4	86,7	-
		17	3	144	2,63	0,176	10,0	4,9	143	74	14,2	14,9	49,0	51,9	-
7316-4	2°30S-3°56W	17	3	67	1,20	0,106	12,3	5,0	171	57	14,0	11,3	40,9	33,0	-
		27	3	144	2,14	0,143	10,4	6,0	147	90	14,5	15,0	52,8	61,5	-
7316-6	2°59N-4°08W	15	3	50	0,82	0,091	12,3	5,4	127	49	10,8	9,0	44,0	38,5	-
		28	3	161	2,76	0,184	13,3	5,2	-	142	-	15,0	38,8	-	-
A	9°20S-9°30E	17	11	134	1,55	0,085	11,6	7,7	202	121	14,4	14,9	51,5	60,6	-
		27	13	217	3,08	0,191	12,9	6,3	174	105	16,4	16,0	50,2	52,1	-
B	11°10S-5°30W	20	8	97	1,58	0,090	9,5	5,5	139	96	14,7	17,0	58,7	69,3	-
		25	8	154	1,83	0,115	9,4	7,5	195	118	20,6	16,1	79,5	54,6	-
C	0°30S-4°30W	20	12	123	1,80	0,110	10,3	6,0	140	97	14,0	16,5	58,2	69,3	-
		28	12	205	3,34	0,192	11,2	6,8	283	121	25,0	17,7	60,9	43,8	-
D	15°00S-5°40W	20	16	122	1,70	0,118	11,3	6,4	160	93	14,2	14,6	56,4	57,8	6,5
E	12°00S-5°24W	16	6	64	1,00	0,081	13,5	5,7	162	74	12,0	13,0	42,2	46,8	7,0
		23	7	174	2,47	0,180	13,4	6,3	153	86	11,8	13,6	47,7	55,8	11,5
F	0°20S-4°30W	17	16	113	1,53	0,133	11,4	6,8	144	77	12,8	11,4	59,9	54,2	8,2
7706-1	0°11N-4°12W	20	2	135	1,92	0,192	8,8	6,3	123	63	14,0	10,0	71,4	51,0	-
7706-3	0°02N-3°05W	20	2	251	3,00	0,277	9,7	7,5	143	81	14,8	10,8	77,5	56,6	-
7706-15	2°36S-4°19W	23	2	146	1,96	0,160	8,0	6,6	141	81	17,6	12,8	82,7	57,5	-
G	6°00S-4°00W	14	2	57	0,88	0,075	11,7	5,8	160	68	13,6	12,2	49,0	44,0	-
		16	2	94	1,22	0,097	13,8	7,0	171	87	12,4	12,6	50,2	50,8	-
		17	2	79	1,25	0,103	12,6	5,6	128	68	10,1	12,2	44,4	53,8	-
		22	6	166	1,89	0,145	14,9	8,0	197	102	13,3	13,0	53,9	52,7	-
H	2°30S-4°00W	17	6	158	2,02	0,152	14,4	7,0	176	95	12,3	13,6	48,9	54,0	-
		22	6	233	2,60	0,196	13,8	8,0	196	105	14,4	13,2	58,0	53,4	-
I	0°30S-4°00W	17	6	157	1,80	0,127	13,8	7,8	185	111	14,7	14,2	59,9	-	-
		22	6	249	2,81	0,171	12,5	7,9	200	124	16,2	16,4	62,1	-	-
J	5°00S-4°00W	17	2	94	1,55	0,132	11,6	5,3	96	66	8,3	13,2	47,8	68,1	4,9
		21	2	156	2,56	0,191	10,2	5,4	124	76	12,3	13,4	53,1	60,9	5,0
K	3°35S-4°00W	17	2	153	2,09	0,117	12,7	6,6	166	117	13,0	17,3	51,5	71,1	-
		21	2	243	3,21	0,231	11,2	6,9	172	95	15,5	13,9	61,4	55,1	-
L	1°20S-4°00W	17	2	158	2,25	0,127	11,1	6,3	139	112	12,6	17,7	56,7	80,3	6,1
		21	2	251	2,92	0,206	13,0	7,8	188	110	14,5	14,2	59,7	58,4	9,4
M	0°09S-4°00W	17	2	157	1,74	0,121	11,3	8,2	236	117	20,9	14,4	72,0	49,5	-
		22	2	276	2,81	0,220	10,9	8,8	229	113	21,1	12,8	81,0	49,4	-
N	2°00N-4°00W	17	2	113	1,73	0,104	10,4	5,9	157	97	15,2	16,6	56,6	61,8	3,5
		24	2	245	3,03	0,243	9,8	7,3	184	92	18,9	12,5	74,3	49,4	4,5
O	3°50N-4°00W	17	2	128	2,73	0,212	7,2	4,2	93	54	13,1	12,9	58,4	58,4	3,4
Q	10°15S-5°10W	17	4	107	1,65	0,153	13,8	4,7	103	50	7,5	13,9	34,2	46,9	6,4
		25	4	319	4,67	0,281	14,1	6,1	208	102	14,9	15,9	44,0	49,2	5,8
R	3°00S-4°24W	17	6	150	2,12	0,149	12,3	6,3	188	97	15,5	15,6	51,8	53,1	6,2
		28	6	396	4,11	0,352	12,5	8,6	210	142	16,9	16,7	68,1	68,6	7,6
S	0°00 -4°00W	17	6	130	1,55	0,103	11,9	7,5	200	113	16,8	15,1	63,5	58,9	13,3
		28	6	405	4,29	0,248	11,9	8,5	320	168	27,0	17,2	71,6	45,0	8,2
T	2°00N-4°05W	17	2	157	1,55	0,089	15,3	9,1	261	157	17,0	17,3	59,6	61,0	-
		28	2	413	4,40	0,230	12,9	8,4	329	162	25,6	19,3	65,6	49,3	-

T°C : Température d'incubation n = nombre de mesures Respirat.: taux de respiration en  $\mu\text{LO}_2 \cdot (\text{mgp.s.})^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$   
Excr.: taux d'excrétion en  $\mu\text{atgN}$  ou  $\text{P} \cdot (\text{mg p.s.})^{-1} \cdot \text{j}^{-1}$