

Epaminondas CHRISTOU

S. DALLOT (1) et G. SEGUIN (2)

National Centre for Marine Research, Ag. Kosmas, HELLENIKO (Greece)

(1) Université Pierre et Marie Curie, Station Zoologique, VILLEFRANCHE-SUR-MER (France)
(2) Université de Nice-Sophia-Antipolis, 28 av de Valrose, NICE (France)

Among zooplankton excretions, special interest has been given to ammonia and inorganic phosphorus because of their importance as nutrients for phytoplankton. It is also well documented that ammonia is the major form of dissolved nitrogen excreted by zooplankton; in most cases the inorganic fraction of the dissolved phosphorus compounds dominates especially during low food conditions. Investigations of the mechanisms for nutrient regeneration are of primary importance in the study of productivity in the oligotrophic waters of Eastern Mediterranean.

This study was carried out fortnightly from January 1989 to January 1990. Living zooplankton were collected by oblique net (200 µm) tows from a shallow coastal area of the Inner Saronikos Gulf where the dominant species are the copepod *Acartia clausi* during winter and spring and the cladoceran *Penilia avirostris* during the warm period (CHRISTOU, 1992). Within two hours from the collection 7-8 subsamples of concentrated mixed zooplankton were introduced into 600ml beakers filled with filtered (GF/C glass fiber filters) sea water collected from the same area. For every two bottles there was one control (without animals) whereas all bottles (the controls and these with the incubated animals) were placed at *in situ* temperature and in darkness for 20-24 hours. Ammonia was determined after LIDDICOAT *et al.* (1975) and phosphates according to STRICKLAND and PARSONS (1972). Excretion rates (µg-at µgdrwt⁻¹ d⁻¹) were calculated from the difference between concentrations of test and control bottles. The daily zooplankton contribution to the nutrients was estimated taking into account the *in situ* zooplankton biomass (excretion rate x biomass).

The nutrient measurements in the study area showed that ammonia concentrations ranged from 0.16 to 1.25 µg-at l⁻¹ whereas the phosphate concentrations - fluctuated between 0 and 0.38 µg-at l⁻¹ were low for a coastal area especially during the summer months (Fig. 1 a). The daily ammonia excretion was calculated to range from negligible amounts to 0.049 µg-at l⁻¹ while the daily phosphates excretion was calculated to fluctuate from negligible levels just to µg-at l⁻¹ (Fig. 1 b). The excretion rates corresponding to ammonia and phosphates showed similar trends. The latter has also been found in the Western Mediterranean by ALCARAZ (1988). The higher values were recorded from June to October with a maximum in July while in the rest of the year extremely low values prevailed.

Estimates by many workers have shown that ammonia and phosphate excretions by zooplankton meet 40-90% of the nitrogen and 52-140% of the phosphorus demands of phytoplankton in various marine waters (IKEDA *et al.*, 1982). Thus zooplankton not only reduce phytoplankton biomass through their grazing activity but also contribute to phytoplankton growth. The nutrient cycling between phytoplankton and zooplankton is a possible mechanism for maintaining a high growth rate of phytoplankton in nutrient-poor waters (GOLDMAN *et al.*, 1979).

For the present study the daily zooplankton excretions seem to contribute a considerable amount for nutrients in the sea only during the warm period (Fig. 1). The daily ammonia excretion supplies 6.6% to the water column concentrations in July.

In this month, when phosphates were almost depleted from the sea, the phosphate excretion of zooplankton seems to be the only available source for phytoplankton.

In a Mediterranean lagoon (near Marseilles) the nitrogen excretion of zooplankton, attained higher values in summer, represented a large percentage of the total water column stock and the nitrogen regeneration was considered as an important phenomenon (GAUDY, 1989).

Apparently the importance of zooplankton excretion as a nutrient regeneration mechanism varies from one system to another depending on the environmental conditions and contributions of other biological and non-biological nutrient supply mechanisms.

Although the study area is coastal with external nutrient enrichment sources, the phosphate excretion of zooplankton, particularly in summer, seems to be a significant nutrient regeneration process in the area. This point supports the hypothesis that in the Saronikos Gulf mainly phosphates limit the phytoplankton growth.

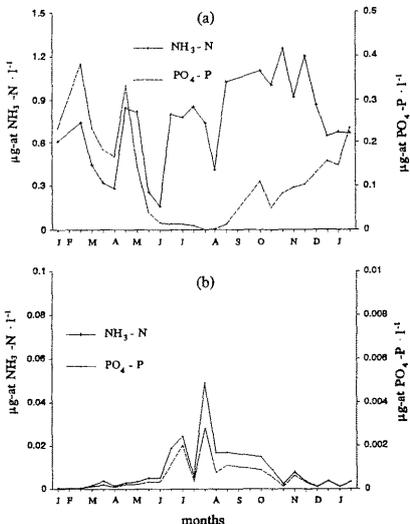


Figure 1. (a) Nutrient (ammonia, phosphates) fluctuations in the sampling area. (b) Daily mesozooplankton contribution to the nutrients through excretions for each sampling date.

However for an overall consideration of the regenerated primary production in the area, the regeneration due to the bacterial activity upon faecal pellets and corpses as well as the microzooplankton contribution should be taken into account.

REFERENCES

ALCARAZ M., 1988. - *Oceanol. Acta*, 185-191.
CHRISTOU E., 1992. - Proceedings of the III Hellenic Symposium of Oceanography and Fisheries, May 1990, Athens, (in press).
GAUDY R. 1989. - Topics in Marine Biology. Ros. J. D. Scient. Mar. 53(2-3), 609-616.
GOLDMAN J.C., MCCARTHY J.J. & PEAVERY D.G., 1979. - *Nature*, 279: 210-215.
IKEDA T., CARLETON H., MITCHELL A.W. & DIXON P., 1982. - *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 33: 683-698.
LIDDICOAT M.L., TIBBITTS S. & BUTLER E.I., 1975. - *Limnol. Oceanogr.*, 20: 131-133.
STRICKLAND J.D.H. & PARSONS T.R., 1972. - *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 167.

Le front de mer Ligurien sépare les eaux côtières (zone péripériphérique) des eaux marginales et centrales plus denses. On y observe des concentrations importantes de sels nutritifs dans la couche euphotique, accompagnées de maximums de biomasses phyto- et zooplanctoniques (PRIEUR, 1986, BOUCHER *et al.*, 1987, SOURNIA *et al.*, 1990). L'existence d'une circulation verticale secondaire impliquant un système de divergences et de convergences, permet un transfert rapide en profondeur de la matière organique produite en surface. La chlorophylle et ses produits de dégradation constituent des traceurs convenables des phénomènes de mélange ou d'entraînement qui affectent les eaux subsurfaceelles. L'observation par NIVAL *et al.*, 1975, d'un second maximum chlorophyllien profond disposé parallèlement aux isopycnés qui plongent sous le courant Ligurien a fourni une première évidence du transfert de la matière organique depuis la surface du front vers la côte en profondeur, en dessous du courant Ligurien (subduction). Par comparaison avec un milieu océanique oligotrophe, des anomalies de répartition verticale de substances organiques particulières et dissoutes (BARILLIER, 1988, MOMZIKOFF *et al.*, 1992), ainsi que d'indices du métabolisme plus actif des hétérotrophes microbiens de la zone apotique (SAVENKOFF *et al.*, 1992), ont été interprétées en fonction de ce transfert. Ce phénomène lié au front, expliquerait aussi la présence à environ 400 m. de profondeur de populations denses de filtreurs macroplanktoniques (salpes et appendiculaires) qui utilisent le phytoplancton transféré rapidement depuis la zone euphotique (GORSKY *et al.*, 1991, LAVAL *et al.*, 1992). On constate aussi, en utilisant la détection acoustique pour localiser les peuplements néctoniques et macroplanktoniques, que la répartition en profondeur des couches diffusantes est très modifiée dans le front: les couches diffusantes intermédiaire et principale remontent de plus de 100 m dans les régions frontale et marginale où se produit un transfert descendant, -vertical ou oblique, de biomasse phytoplanktonique (BAUSSANT *et al.*, 1992). Comme ces couches sont attribuées à la présence de poissons planctonophages, ou d'autres carnivores comme les physocentes, on peut supposer que l'entraînement affecte aussi les organismes zooplanctoniques qui constituent leurs proies, principalement des copépodes. C'est cette hypothèse que nous avons voulu éprouver lors de la campagne Tomofront-1 (14-28 avril 1988, programme FRONTAL) au large de Villefranche-sur-Mer.

Le zooplankton a été récolté par un filet WP II triple (3 filets associés de 50, 200 et 500 µm de vide de maille) par traits verticaux fermants découpant la couche des 500 à 400 m en tranches successives. Les niveaux d'immersion maximale et de fermeture ont été choisis à bord en fonction de la répartition verticale locale de la fluorescence *in-vivo* de la chlorophylle 'a' (chl a) jusqu'à -200 m et, au-dessous, de la profondeur des couches diffusantes (BAUSSANT *et al.*, 1992). On a réalisé 34 pêches diurnes à 9 stations situées dans les 3 zones hydrologiques principales du front. Par ailleurs les caractéristiques physiques et chimiques (sels nutritifs, chl a, phaeopigments, matière organique dissoute et particulaire, ETS) ont été déterminées aux mêmes stations par des mesures à la bathysonde ou après échantillonnage à la bouteille Niskin (BARILLIER, 1988).

Dans les échantillons obtenus avec le filet à maille de 2 µm le nombre des copépodes par m³ décroît exponentiellement avec la profondeur moyenne des pêches. Cependant la répartition verticale des taxons principaux diffère beaucoup suivant les zones (Fig. 1). En zone marginale (station B14, à 26 milles nautiques de la côte) les copépodes sont concentrés dans la couche superficielle qui contient plus de 4,5 mg m⁻³ de chl a au pic. Ce contraste est moins accentué en zone péripériphérique plus oligotrophe (station B18 à 12 milles) et disparaît en zone frontale (station B17 à 14 milles) où des maximums subsurfaceels d'abondance de *Clausocalanus* spp. qui représente près de 75% du nombre de copépodes), d'*Oithona* spp. et de *Centropages* spp. observent dans la colonne d'eau. Encore abondant en surface, *Calanus helgolandicus* y est aussi moins concentré. Les stations de la zone frontale contiennent des maximums secondaires de chlorophylle riche en phaeopigments, parfois supérieurs à 1 mg m⁻³, situés entre 100 et 200 m, et qui traduisent l'influence de la convergence frontale. Les effectifs de *Clausocalanus*, *Oithona* et *Chelodactylus* sont significativement corrélés à la concentration de chlorophylle totale dans l'ensemble des zones hydrologiques, y compris dans les tranches d'eau situées sous le maximum phytoplanktonique superficiel. Ce n'est pas le cas pour d'autres taxons abondants en surface comme *Centropages*. Manifestement le comportement des différentes espèces n'est pas identique vis-à-vis de la convergence. Ceci est en accord avec les conclusions de BOUCHER, 1984 et 1987, BOUCHER *et al.*, 1987 et IBANEZ et BOUCHER, 1987, sur la répartition différentielle des copépodes en surface à travers le gradient frontal. Bien que peu nombreuses et peu détaillées sur la verticale nos observations suggèrent que les populations (plurispécifiques) de *Clausocalanus* de *Centropages* et d'*Oithona*, sont passives vis-à-vis de l'entraînement en profondeur; une partie seulement des populations de *Calanus helgolandicus* subtraient le même sort.

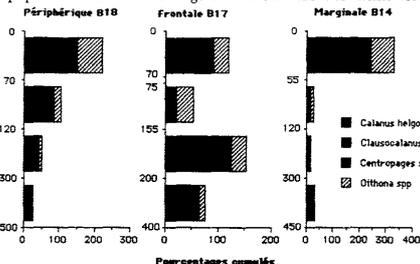


Fig. 1. Répartition verticale relative des abondances par unité de volume de 4 taxons dominants dans des stations typiques des 3 zones hydrologiques. Ordonnées: profondeurs extrêmes en m des tranches d'eau. Abscisses: abondances relatives dans les tranches d'eau (pour chaque taxon le 100% est l'abondance, en nombre d'individus par m³ d'eau filtrée, cumulée entre l'immersion maximale et la surface). La station frontale B17 comporte un maximum profond de chl a = 0,76 mg.m⁻³ à 180 m de profondeur, caractéristique de la convergence frontale.

La subduction d'une partie du peuplement de copépodes herbivores ou omnivores accompagnant le phytoplancton entraîné dans la zone apotique est susceptible d'avoir d'importantes conséquences sur le devenir de la matière organique produite en surface dans les zones frontale et marginale. Nous pouvons supposer que le broyage des copépodes se poursuit dans l'entraînement (bien qu'il n'existe pour l'instant aucune évidence directe de ce phénomène en dehors des teneurs non négligeables en phéorbides; (CLAUSTRE, communication personnelle), le phytoplancton y restant en bon état physiologique (BRICAUT, communication personnelle). On peut donc conclure que la production nouvelle est efficacement exportée vers les niveaux trophiques supérieurs et n'est pas totalement dégradée dans la boucle microbienne, ou utilisée plus en profondeur par les filtreurs gélatineux mésopélagiques. L'influence du broyage des copépodes peut contribuer à la décroissance rapide de la biomasse chlorophyllienne dans la couche plongeante et à la régénération des sels nutritifs observée en zone frontale dans la partie supérieure de la zone apotique (MOMZIKOFF *et al.*, 1992).

REFERENCES

BARILLIER A., 1988. - DEA océanographie biologique. Univ P. et M. Curie Paris. 2 vol., 36 p. et annexe 37 p.
BAUSSANT T., IBANEZ F., DALLOT S. et ETIENNE M., 1992. - *Oceanol. Acta*, 15(1): 15-11, sous presse.
BOUCHER J., 1984. - *Deep-Sea Res.*, 31(5): 469-484.
BOUCHER J., 1987. - Thèse de doctorat d'état. Univ P. et M. Curie, Paris VI, vol 1, 185 pp.
BOUCHER J., IBANEZ F. et PRIEUR L., 1987. - *J. Mar. Res.*, 45(1): 133-173.
GORSKY C., LINS da SILVA N., DALLOT S., LAVAL Ph., BRACONNOT J.C. et PRIEUR L., 1991. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 74: 195-204.
IBANEZ F. et BOUCHER J., 1987. - *Oceanol. Acta*, 10(2): 205-216.
LAVAL Ph., BRACONNOT J.C. et LINS da SILVA N., 1992. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 79: 235-241.
MOMZIKOFF A., DALLOT S. et PIZAY M.D., 1992. - *Deep-Sea Res.* (in press).
NIVAL P., NIVAL S. et THIRIOT A., 1975. - *Mar. Biol.*, 31(3): 249-270.
PRIEUR L., 1986. - *Ecos. Trans. amer. geophys. Union*, 67: 981.
PRIEUR L., BOUCHER J., REYSS J.P., LEFEBVRE D., DALLOT S. et DENIS M., 1992. - *Deep-Sea Res.* (sous presse).
SAVENKOFF C., PRIEUR L., REYSS J.P., LEFEBVRE D., DALLOT S. et FROGET C., 1990. - *Oceanol. Acta*, 13(4): 413-428.