

LES INDICES BIOCHIMIQUES EN PLANCTOLOGIE

par

Robert LE BORGNE

Antenne de l'O.R.S.T.O.M. au Centre Océanologique de Bretagne
BP 337 - 29273 BREST Cédex

Les cinq articles qui suivent concernent, au moins en partie, le zooplancton marin dont l'étude bénéficie elle aussi des progrès de la biochimie marine, à la fois dans le domaine des techniques (application au zooplancton de méthodes de dosages biochimiques) et dans celui de la connaissance des mécanismes de fonctionnement de cet élément du réseau trophique pélagique.

Pendant longtemps, en effet, l'essentiel de nos connaissances sur le zooplancton est venu de l'examen de la composition faunistique des échantillons. Cela était justifié par notre ignorance de la faune marine et du pélagos en particulier. Cette approche est encore utilisée, tant pour estimer l'abondance du zooplancton que pour définir ses différents peuplements, leur évolution dans le temps et l'impact des perturbations du milieu sur ces peuplements. Toutefois, cette façon d'étudier le zooplancton, si elle est indispensable au départ pour décrire les différents constituants d'un écosystème, se révèle rapidement limitée pour deux raisons au moins. La première est que l'examen d'une population est long et de ce fait, incompatible avec le suivi en continu de systèmes en évolution, tels que les upwellings par exemple. L'alternative consiste à ne considérer que quelques critères rapides à obtenir, tels la présence d'espèces caractéristiques facilement identifiables ou le pourcentage de stades juvéniles par rapport aux adultes. Mais peu a été fait dans ce sens. L'autre inconvénient de l'examen faunistique est qu'il est mal adapté aux études des relations trophiques existant entre le zooplancton et les différents éléments de l'écosystème. Tout d'abord, et c'est le plus gros handicap de l'examen faunistique, il ne fournit aucune donnée quantitative sur les flux de matière ou d'énergie qui circulent entre le zooplancton d'une part et ses proies et prédateurs, de l'autre. En second lieu, il ne permet pas de situer les différentes espèces dans le réseau trophique d'après la nature des proies qu'elles ingèrent. Celle-ci, en effet, dépend du système de capture, qui peut varier au cours du développement de l'animal (MAZZA 1966) de sorte qu'une détermination au niveau spécifique n'est pas suffisante si elle n'est accompagnée de celle du stade de développement de l'animal. Enfin, un régime alimentaire observé dans certaines conditions n'est pas le même dans d'autres conditions en raison du caractère "opportuniste" (POULET 1978) de l'alimentation des microphages qui constituent l'essentiel du zooplancton et qui ingèrent les particules les plus abondantes dans le milieu pourvu qu'elles puissent être capturées. Il en résulte qu'une espèce zooplanctonique pourra être phytophage à un moment et détritivore ou carnivore à un autre. En raison de ces deux handicaps, la lenteur d'obtention des données et leur inadaptation aux études sur le rôle du zooplancton dans le réseau trophique, deux solutions ont été adoptées. La première consiste à adjoindre à la composition faunistique des paramètres biochimiques qui caractérisent la constitution et la physiologie des différentes espèces. La seconde solution, plus radicale, est de se détacher totalement de la composition faunistique et de rechercher des paramètres "globaux" qui caractérisent à la fois les différentes populations planctoniques étudiées et leurs relations avec le reste de l'écosystème.



Les articles qui suivent concernent les deux modes d'approche, celui des espèces considérées séparément et celui des populations "totales".

Pour définir le rôle du zooplancton dans un écosystème, on doit mesurer (1) la biomasse des différentes espèces du peuplement ou de l'ensemble, (2) les quantités de matière ou d'énergie qu'ils ingèrent par unité de temps, (3) celles qu'ils produisent et (4) éliminent par la voie de la respiration et de l'excrétion. On doit également déterminer un certain nombre de critères qualitatifs qui ont trait à la nature respective du zooplancton et de ses proies.

La mesure de la biomasse planctonique est certainement la plus ancienne des mesures quantitatives et elle a permis de comparer des zones de richesses différentes ou de suivre les variations saisonnières ou interannuelles de l'abondance du zooplancton. Toutefois, les premières mesures de volume ou de poids sec ont rapidement montré leurs limites car elles étaient par trop dépendantes de la nature des populations planctoniques (un poids sec de gélatine n'a pas la même signification que celui de Crustacés ou de Mollusques) et se raccordaient mal aux autres éléments de l'écosystème dont les biomasses étaient exprimées dans des unités différentes. Un progrès a été réalisé lorsqu'on a exprimé la biomasse en quantités d'énergie ou de matière organique ou en éléments de celle-ci : carbone, ou azote organique, protides, lipides, glucides, etc... De plus, en associant deux éléments de la biomasse, on a pu décrire les variations dans le temps ou l'espace de la constitution d'un animal ou d'une population, variations qui sont dues aux modifications de leur physiologie. Ainsi, en combinant au poids sec, le carbone, l'azote, les glucides, lipides, protides, BAMSTEDT (1978) peut-il observer des variations saisonnières de la constitution de trois espèces planctoniques, en relation avec leur nutrition. Von MARTENS (1976) associe les variations du pourcentage du poids sec en carbone et azote à la production des oeufs et à la part respective des nauplii et des copépodites dans la population d'une espèce de copépode. De la même façon, on peut comparer le rapport C/N (carbone : azote) d'une même espèce vivant dans deux milieux différents (BOUCHER *et al.* 1976). Enfin, au niveau des populations "totales", on observe des variations géographiques des rapports Poids/Volume, Matière organique/Poids sec et C/N, en relation avec la richesse de la zone et la composition des peuplements (LE BORGNE 1975). L'article d'ARNAL montrera également que la considération simultanée du carbone et de l'azote (par le rapport C/N) permet de dépasser le stade de la simple mesure de biomasse et servir d'indice caractéristique des populations "totales" de zooplancton en Manche. A côté de l'utilisation qui peut être faite de la composition biochimique du zooplancton pour caractériser les peuplements ou l'influence des facteurs du milieu sur ses différents constituants, se situe une voie encore assez peu explorée, celle des traceurs de chaînes trophiques. MAYZAUD *et al.* (1976) ont ainsi montré que la présence d'acide octadécapentaénoïque chez un certain nombre d'animaux planctoniques pouvait caractériser une chaîne trophique à base de Dinoflagellés.

L'étude des différents flux suit la même évolution que celle des biomasses : de purement quantitatifs au départ, les paramètres ou l'association de paramètres, se révèlent être de bons indices écologiques. L'effort a surtout porté sur les relations qui existent entre le zooplancton et sa nourriture, assez peu encore sur les problèmes de production qui seront abordés par BERGERON.

La relation entre le zooplancton et ses proies peut être étudiée sous divers aspects. Comme il a été dit précédemment, on peut s'intéresser à la nature des particules ingérées par le zooplancton, du phytoplancton presque exclusivement dans les "blooms" (printemps, upwellings), un mélange de phytoplancton, de petits hétérotrophes et de tripton dans les écosystèmes plus évolués. La nature des proies ingérées situe alors le zooplancton dans le réseau trophique. Le second aspect concerne la valeur de cette nourriture pour le zooplancton, ou encore les rendements avec lesquels il l'assimile et l'utilise pour sa production. Les deux aspects ont souvent été considérés simultanément sur des animaux en incubation avec les techniques classiques de la physiologie (analyses chimiques et éléments

marqués) et, depuis une quinzaine d'années avec celles des dosages enzymatiques : succinodéshydrogénase par PEARRE (1964) et PACKARD et TAYLOR (1968), puis du complexe coenzyme Q - cytochrome B par PACKARD (1969) pour la respiration, de l'amylase (BOUCHER et SAMAIN 1974), trypsine (BOUCHER et al. 1975, MAYZAUD et CONOVER 1975), etc... pour l'ingestion. La liste n'est pas exhaustive comme le montreront les articles de BERGERON et MAYZAUD et MAYZAUD. Dans un premier temps, le but de ces mesures a été de fournir des valeurs de flux aussi proches que possible de celles du milieu. A l'usage, il s'est avéré que la combinaison de plusieurs paramètres pouvait définir le régime alimentaire de l'animal ou de la population et ses réponses face aux variations du milieu (nature et abondance de la nourriture, température, etc...), constituant ainsi des indices écologiques. C'est le cas, entre autres, des rapports O/N (respiration : excrétion azotée) et des activités spécifiques de l'amylase et de la trypsine, dont la signification et l'intérêt en tant qu'indices écologiques, seront étudiés par SAMAIN et MOAL et LE BORGNE.

Les recherches ont été menées le plus souvent sur des espèces isolées et non sur des associations d'espèces. Cette façon de procéder est l'héritage des études antérieures sur la composition faunistique : si l'on voulait estimer la biomasse et les différents flux d'une population définie par un certain nombre d'espèces que l'on avait dénombrées, il était logique d'affecter à chacune d'elle un poids et un flux qui lui soient propres. Ajoutons également que l'on a souvent associé à une espèce zooplanctonique une seule ou quelques espèces d'algues, ramenant ainsi la relation du zooplancton et de sa nourriture à une relation d'herbivore à phytoplancton. Le principal intérêt de l'approche des problèmes espèce par espèce, approche que l'on pourrait qualifier d'"analytique", est de réduire le nombre de facteurs de variation, ce qui facilite la compréhension et l'élaboration de modèles ; le mélange des espèces rend difficile au contraire l'interprétation car on a du mal à distinguer la variance due aux facteurs du milieu de celle introduite par le mélange d'espèces différentes. Mais le principal problème de la méthode analytique est celui de l'extrapolation des résultats obtenus en laboratoire à la population naturelle. D'une part se pose la question de la réalité des mesures obtenues en milieu artificiel, de l'autre la difficulté d'appliquer les résultats concernant quelques espèces seulement à une population naturelle où leur nombre est généralement important, ce qui est le cas de tous les systèmes "évolués" à diversité spécifique élevée. Si l'on ajoute à cela le fait que chaque espèce est constituée d'un ensemble de stades de développement différents, provenant d'une ou plusieurs cohortes, on se rend vite compte que le problème de l'extrapolation à la population naturelle est insoluble si l'on n'a pas recours à des schématisations, telles la réunion de plusieurs espèces de taille voisine et les modèles mathématiques. La complexité de la tâche et l'incertitude de l'estimation ont conduit certains océanographes à ne plus considérer des espèces séparées mais un mélange d'espèces, de taille et de régime alimentaire voisins et à utiliser des techniques qui ont fait leurs preuves sur des animaux isolés. Cette façon d'appréhender les problèmes est utilisée depuis longtemps pour le phytoplancton et les particules, mais a longtemps rebuté les zooplanctologistes qui manipulaient un matériel qu'ils voyaient à l'oeil nu. Pourtant, la considération de populations mélangées se défend sur un plan théorique pour des raisons qui ont déjà été évoquées : la relation proie-prédateur étant déterminée par l'abondance des proies plus que par leur nature dans la mesure où elles sont de taille capturable, il est erroné d'associer à une espèce zooplanctonique un type unique de proies, et inversement de n'associer qu'une seule espèce à un groupe de proies ; la logique de ce raisonnement aboutit à mesurer des biomasses ou des flux d'énergie sur des ensembles d'animaux ou de particules planctoniques. Cette approche "globale" suppose d'une part que l'on maîtrise la méthodologie, afin de s'assurer que les variations des paramètres que l'on mesure soient bien réelles et d'autre part que l'on possède une bonne connaissance de la physiologie des espèces planctoniques afin d'être en mesure d'interpréter ces mêmes variations. Autrement dit, l'approche "globale" et l'approche "analytique" sont complémentaires et ne s'excluent nullement.

Les cinq articles qui suivent représentent un bon échantillon des diverses orientations et stades d'évolution de l'étude de la physiologie et de la

biochimie du zooplancton marin. Ils montrent le passage de mesures à but quantitatif au départ à des mesures qualitatives, indices de la composition des populations, de leur place dans l'écosystème ou de leur réaction face aux variations de cet écosystème.

BIBLIOGRAPHIE

- BAMSTEDT U. - 1978 - Studies of the deep-water pelagic community of Kørsfjorden, Western Norway. Seasonal variations and biochemical composition of Chiridijs armatus (Copepoda), Boreomysis arctica (Mysidacea), and Eukrohnia hamata (Chaetognatha) in relation to their biology. Sarsia 63 : 145-154.
- BOUCHER J. & SAMAIN J.F. - 1974 - L'activité amylasique, indice de la nutrition du zooplancton ; mise en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling. Tethys 6 (1-2) : 179-188.
- BOUCHER J., LAUREC A., SAMAIN J.F. & SMITH S.L. - 1975 - Etude de la nutrition, du régime et du rythme alimentaire du zooplancton dans les conditions naturelles par la mesure des activités enzymatiques digestives. Proceedings 10th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgique, Septemb. 17-23, vol. 2 ; 85-110.
- BOUCHER J., RAZOULS C. & S. RAZOULS - 1976 - Composition chimique élémentaire en carbone et azote de Centropages typicus et Temora stylifera. Analyse des variations en fonction de la physiologie et des conditions écologiques. Cah. Biol. marine, XVII : 37-43.
- LE BORGNE R. - 1975 - Equivalences 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., XIII (3) : 179-196.
- MARTENS P. Von - 1976 - Die planktischen Sekundär - und Tertiärproduzenten im Flachwasserökosystem der Westlichen Ostsee. Kiel Meeresforschungen 3 : 60-71.
- MAYZAUD P. & CONOVER R.J. - 1976 - Influence of potential food supply on the activity of digestive enzymes of neritic zooplankton. Proceedings 10th European on Marine Biology, Ostend, Belgique, Septemb. 17-23 : 415-427.
- MAYZAUD P., EATON C.A. & ACKMAN R.G. - 1976 - The occurrence and distribution of octadecapentaenoic acid in a natural plankton population. A possible food chain index. Lipids, 11(12) : 858-862.
- MAZZA J. - 1966 - Evolution de l'appareil buccal au cours du développement post-larvaire des Aetidae et des Euchaetidae (Cop. pélagiques). Ses incidences sur le sex-ratio des adultes. Vie et Milieu, A, 17 (2-A) : 1027-1044.
- PACKARD T.T. & TAYLOR P.B. - 1968 - The relationship between succinate dehydrogenase activity and oxygen consumption in the brine shrimp, Artemia salina. Limnol. Oceanogr. 13 : 552-555.

- PACKARD T.T. - 1969 - The estimation of the oxygen utilization rate in seawater from the activity of the respiratory electron transport system in plankton. Ph. D. Thesis, Univ. of Washington, 116 p.
- PEARRE S. - 1964 - Metabolic activity as an indicator of zooplankton abundance. M. S. Thesis, Dalhousie University, Halifax, 78 p.
- POULET S.A. - 1978 - Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. Limnol. Oceanogr., 23 (6) : 1126-1143.