

Approche systémique des potentialités de production secondaire pélagique : inférences de fluctuations interannuelles

Aspartate transcarbamylyase
Ecosystème pélagique
Manche
Production
Zooplancton

Aspartate transcarbamylyase
Pelagic ecosystem
English Channel
Production
Zooplankton

Jean-Pierre R. BERGERON

Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer (IFREMER), Centre de Brest, Direction des Ressources Vivantes, Laboratoire Pêche, B.P. 337, 29273 Brest cedex, France.

Reçu le 21/5/85, révisé le 7/2/86, accepté le 12/2/86.

RÉSUMÉ

Une méthode d'estimation des potentialités de production secondaire pélagique est proposée, tirant profit de l'homologie interspécifique de certains processus métaboliques élémentaires. Elle consiste à mesurer l'activité de l'aspartate transcarbamylyase (ATC), enzyme contribuant à la biosynthèse de composants de base des acides nucléiques, sur des échantillons du peuplement mésozooplanctonique total. L'exécution de onze campagnes au cours des périodes printanières de trois années consécutives, de 1978 à 1980, a permis d'appliquer cette approche à un écosystème néritique de région tempérée, situé au large de la côte nord de la Bretagne (Manche occidentale).

Les onze séries de données ainsi acquises prêtent à caractériser les traits essentiels de l'évolution saisonnière de l'activité enzymatique, qui, maximale en mars-avril, montre ensuite une tendance monotone décroissante. En valeurs absolues, des fluctuations interannuelles apparaissent, ainsi qu'une variabilité spatiale et intra-saisonnière qui est analysée en relation avec certains descripteurs de l'environnement hydrobiologique. En mai 1980, une notable perturbation de cette évolution est interprétée comme la manifestation d'un déséquilibre du système mésozooplanctonique qui peut être attribué à une intrusion d'eau en provenance de la Loire.

Les variations de l'activité de l'ATC sont associées à celles de la biomasse protéique du peuplement total par des relations de type allométrique, propriété mise en évidence précédemment pour des organismes. Fondée sur les analogies remarquables que les paramètres de ces relations peuvent présenter avec ceux établis pour des organismes, une argumentation théorique propose une interprétation globale de l'ensemble des résultats présentés, dont la cohérence est étayée par la considération de facteurs susceptibles d'être responsables de la variabilité des potentialités de production secondaire de l'écosystème. Enfin est présenté un bref aperçu des perspectives et limites de la mise en œuvre d'une approche de ce type pour déceler certaines propriétés systémiques du peuplement mésozooplanctonique.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 3, 291-303.

ABSTRACT

Systemic approach of the secondary production potentialities of pelagic ecosystems: inferences from interannual fluctuations

A method for estimating secondary production potentialities of pelagic ecosystems is suggested, on the basis of the interspecific homology of some elementary metabolic processes. This requires measurements, on samples of the mesozooplanktonic community, of the activity of aspartate transcarbamylyase (ATC), an enzyme contributing to the biosynthesis of basic components of nucleic acids. Eleven cruises were carried out during spring periods of three consecutive years, from 1978 to 1980, providing an opportunity to test the suitability of this approach on a temperate neritic ecosystem located along the northern coast of Brittany (western English Channel).

These eleven data sets reveal the main features of the seasonal evolution of enzymatic activity, which shows first a maximum in March-April and then a continuous decreasing trend. In gross values, interannual fluctuations are clearly apparent, as is spatial and intraseasonal variability which is analysed in relation to some properties of the hydrobiological environment. In May 1980, a strong disturbance of the seasonal pattern is interpreted as revealing an interruption of the equilibrium of the mesozooplanktonic system, which may be ascribed to an invasion of the area by a water flow originating from the river Loire.

The variations of both ATC activity and protein biomass of the community are closely related by allometric laws, as has previously been established for organisms. With regard to the variation pattern of the parameters of these relationships, analogies with organisms lead to a theoretical argument which contributes to a comprehensive overview of these results, their coherence being supported in consideration of factors potentially able to originate variability of the secondary production of the ecosystem. Lastly are discussed the main prospects and limitations in using such an approach for the detection of some systemic properties of a mesozooplanktonic community.

Oceanol. Acta, 1986, 9, 3, 291-303.

INTRODUCTION

Sans doute n'est-il déjà plus nécessaire aujourd'hui de souligner l'intérêt essentiel de développer l'approche des aspects dynamiques des processus biologiques en milieu marin, tant l'idée semble admise par la grande majorité de la communauté des océanographes (Ceccaldi, 1981; Legendre, Demers, 1984). Reconnaisant que la compréhension des systèmes biologiques marins est conditionnée par l'acquisition d'au moins autant d'information sur les flux que sur les biomasses, le SCOR Working Group 59 (« Mathematical models in biological oceanography ») a été amené à préconiser, comme une des recommandations majeures issues de ses travaux, l'accentuation de l'effort de recherche en ce sens (Anonyme, 1981). Des réflexions conceptuelles de ce groupe émerge également la conviction qu'une voie heuristique réside dans la recherche des propriétés « holistiques » des écosystèmes (« the meetings were marked by a high degree of intellectual excitement, and the decision to include in the book a major section on holistic approaches, which is something of a novelty in this field, was reached unanimously and pursued with enthusiasm » : Anonyme, 1981). Évoquons succinctement le petit problème de sémantique qui se pose ici. A propos de la démarche proposée dans le présent article, il paraît préférable d'adopter, plutôt que le terme « holistique », celui de « systémique », et ce pour deux raisons principales : la première est que « systémique » est maintenant entré dans l'idiome français (Anonyme, 1984) et assez couramment usité dans certains domaines de recherche, notamment en sciences socio-économiques (De Rosnay, 1975; Durand, 1979); la seconde raison, essentielle, est que le terme « systémique » fait référence sans ambiguïté à la problématique des systèmes. Il est à la fois très général, il s'applique à tous les systèmes, et restrictif, il ne s'applique qu'aux systèmes. Cet aspect n'est pas sans importance du fait de la multiplicité des échelles de perception susceptibles d'être envisagées en écologie (Margalef, 1968), en vertu d'une des propriétés capitales des systèmes dissipatifs, leur divisibilité conceptuelle en sous-

systèmes dissipatifs montrant les mêmes conditions statistiques de stabilité (Frontier, 1977). On pourra en effet chercher à caractériser les propriétés systémiques de diverses sortes de communautés biologiques correspondant à différents niveaux d'organisation des écosystèmes, dès lors qu'une condition, et une seule, sera remplie, à savoir que l'entité définie, que les critères d'identification soient de nature structurale ou fonctionnelle, réponde à la problématique des systèmes. Les taxocénoses, en raison de leur homogénéité écologique assez générale, sont peut-être le modèle le plus trivial des subdivisions auxquelles peuvent se prêter les écosystèmes (Frontier, 1977). Dans le cas du mésozooplankton, il semble légitime de prétendre, en première approximation, cerner une entité fonctionnelle de l'écosystème pélagique (Sieburth *et al.*, 1978). Par ailleurs, si l'on se fixe comme objectif de caractériser qualitativement et quantitativement les flux d'énergie auxquels il contribue, l'homogénéité dimensionnelle de ses principaux composants, restreignant la variabilité de leurs taux métaboliques (Sheldon *et al.*, 1972; Fenchel, 1974), et le concept de « l'unité biochimique des systèmes biologiques » allégué par Schoffeniels (1973; 1984) sont des arguments favorables pour faire appel à la biochimie. Une approche des potentialités de production secondaire pélagique a été proposée récemment (Bergeron, 1983), fondée sur la mesure de l'activité d'une enzyme, l'aspartate transcarbamylase (ATC), impliquée dans la biosynthèse de constituants de base des acides nucléiques. A partir de l'exemple d'un phénomène d'accroissement printanier de biomasse particulièrement remarquable, une évolution caractéristique de cet indice a été mise en évidence et confrontée aux lois générales qui semblent régir ses variations chez des organismes. De nouveaux résultats de mesures de l'activité de l'ATC du système mésozooplanktonique sont présentés ici; ils concernent deux autres périodes printanières et permettent de montrer d'importantes variations du spectre de l'évolution saisonnière et des fluctuations interannuelles de cette évolution.

Tableau 1

Dates de réalisation des campagnes. Valeurs moyennes et écarts-types des activités spécifiques de l'ATC (exprimées en u.ATC/mg de protéines) et des biomasses (exprimées en mg de protéines/m³ d'eau échantillonné).

Dates of the cruises. Mean values and standard deviations of the ATC specific activity (expressed in ATC units/mg protein) and biomass (expressed in mg protein/sampled m³ of water).

Campagne	Dates de réalisation	Nombre de stations	Large				Côte				
			ATC		Biomasse		Nombre de stations	ATC		Biomasse	
			Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type		Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type
Suroît I	30.3 au 4.4. 1978	34	0,79	0,52	2,67	2,57					
Suroît III	14.4 au 17.4 1978	18	0,47	0,51	1,92	0,87					
Écomanche I	12.5 et 13.5 1978	12	0,26	0,12	6,62	3,68					
Thalia 5	20.3 au 23.3 1979	11	1,71	0,66	0,30	0,14	15	4,16	5,20	0,31	0,24
Thalia 6	03.4 au 06.4 1979	13	2,20	0,57	0,63	0,38	16	5,89	7,05	0,96	1,18
Thalia 7	02.5 au 05.5 1979	6	1,22	0,35	2,12	0,43	6	3,18	3,41	4,18	7,24
Thalia 8	19.6 au 22.6 1979	15	0,59	0,29	8,79	3,40	16	0,41	0,57	4,86	5,13
Thalia 10	25.3 au 29.3 1980	9	0,44	0,06	3,64	2,97	15	0,45	0,37	1,72	1,50
Thalia 11	08.4 au 12.4 1980	17	0,48	0,06	4,85	3,23	16	0,52	0,40	2,29	1,76
Thalia 12	05.5 au 10.5 1980	13	0,12	0,09	4,71	1,73	16	0,28	0,17	5,39	5,26
Thalia 13	19.6 au 23.6 1980	10	0,31	0,10	7,67	4,38	15	0,47	0,51	2,85	2,02

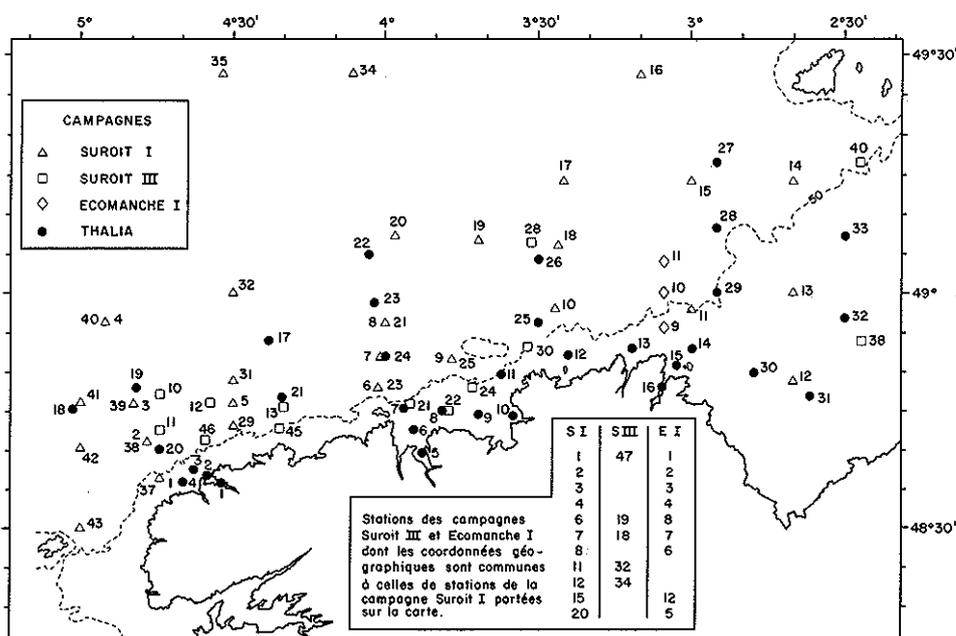
MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les résultats présentés concernent une série de onze campagnes réalisées au cours des périodes printanières de trois années consécutives (tab. 1), sur une zone située au large de la côte nord de la Bretagne (fig. 1). Des échantillons du peuplement mésozooplanctonique sont prélevés par traits verticaux de filet de type WP2, de 200 µ de vide de maille, intégrant la hauteur de la colonne d'eau, de 5 m du fond à la surface.

Après filtration sur tamis de 5 mm de vide de maille pour éliminer le macroplancton éventuellement récolté, l'échantillon est recueilli sur une soie, puis introduit dans un homogénéiseur en verre de type Potter-Elvehjem et broyé en présence d'eau distillée maintenue à la température de la glace fondante. L'extrait obtenu est ensuite immédiatement congelé à -20°C et ainsi conservé jusqu'aux analyses ultérieures pratiquées au laboratoire.

Après décongélation, ce broyat brut est utilisé comme source d'enzyme pour le dosage de l'activité de l'ATC, qui est effectué selon la méthode mise au point par Bergeron et Alayse-Danet (1981). Une adaptation s'impose concernant l'incubation enzymatique, du fait qu'au début de celle-ci se manifeste une augmentation sensible de la vitesse de réaction. Cette propriété particulière, déjà mise en évidence pour l'aspartate transcarbamylase (Cygan, Zak, 1967), a été recherchée sur des échantillons de provenances très diverses et semble commune à tous les extraits de zooplancton total. La cinétique ne devient linéaire qu'au bout de 30 à 40 mn environ et le reste pendant les deux à trois heures suivantes. Deux incubations par échantillon sont donc nécessaires, les temps retenus sont de 50 et 110 mn. La différence entre les quantités de produit formé au bout de ces deux temps d'incubation permet d'obtenir la vitesse de la réaction au cours de sa phase linéaire. Des témoins, dans lesquels l'extrait enzymatique est

Figure 1
Position des stations d'échantillonnage.
Location of sampling stations.



remplacé par un volume égal d'eau distillée, sont incubés dans les mêmes conditions. Cette façon de procéder permet en outre de prendre en compte l'adsorption par le broyat d'une fraction de la radioactivité du milieu réactionnel, phénomène non négligeable lorsque les activités enzymatiques sont faibles. L'unité d'activité enzymatique (u.ATC) est la quantité d'enzyme nécessaire pour produire une nanomole de carbamylaspartate par minute dans les conditions du dosage.

Après centrifugation du broyat (10 mn à 4 000 tours/mn), les protéines solubles sont dosées sur le surnageant à l'aide d'un autoanalyseur Technicon dans les conditions décrites par Samain *et al.* (1977).

RÉSULTATS

On dispose de onze séries de données (tab. 1) pour caractériser la production mésozooplanctonique au cours des périodes printanières de trois années consécutives, de 1978 à 1980. Les valeurs moyennes des biomasses protéiques traduisent le processus et montrent qu'une notable variabilité interannuelle peut se manifester, en particulier entre les années 1979 et 1980 : en effet, les biomasses mesurées au large diffèrent d'un facteur 10 en mars et atteignent des valeurs comparables à la fin du printemps.

L'examen de l'ensemble des valeurs moyennes et écarts-types de l'activité spécifique de l'ATC fait ressortir quelques tendances générales ou d'importantes dissemblances selon les critères considérés. Globalement, l'évolution temporelle apparaît similaire pour les trois années (fig. 2) : les activités spécifiques sont les plus élevées au début du printemps, à la fin de mars ou au début d'avril; elles diminuent ensuite au cours de la saison, seul le mois de juin 1980 échappant à ce schéma. La variabilité interannuelle est considérable, comme en témoignent les valeurs moyennes, beaucoup plus fortes en 1979, et les écarts-types, sensiblement plus faibles en 1980. La comparaison des taux mesurés à la côte et au large (tab. 1) montre d'une part que les valeurs moyennes sont notablement plus élevées à la côte qu'au large en 1979, alors qu'elles sont assez voisines en 1980, d'autre part que la dispersion autour de ces moyennes est de manière générale plus grande à la côte qu'au large, spécialement en 1979. Pour les mesures effectuées en avril 1978 (campagnes Suroît I et III), les écarts-types des activités spécifiques de l'ATC apparaissent particulièrement importants (fig. 2) : l'examen des valeurs individuelles montre qu'il est possible de constituer quatre groupes principaux de prélèvements présentant des activités spécifiques peu dispersées, ce qui permet d'attribuer à chacun de ces groupes des valeurs moyennes caractéristiques et des écarts-types faibles (tab. 2).

Il a été montré précédemment (Bergeron, 1982; 1983) que les variations de l'activité de l'ATC peuvent être liées aux biomasses protéiques par une loi de type allométrique, ce qui se confirme ici (fig. 3). Mais alors que pour les campagnes d'avril à juin 1979 l'ensemble des mesures était régi par une relation unique (Bergeron, 1983), on constate en 1978 que les couples de valeurs se répartissent selon deux relations essentiellement pour la campagne Suroît I (*a* et *b*, fig. 3) et que pour la campagne Suroît III apparaît une troisième relation (*c*, fig. 3), à laquelle se conforme, à une exception près, l'ensemble des mesures effectuées ensuite en mai, au cours de la campagne Ecomanche I. L'existence de ces différentes relations est donc à l'origine de la forte variabilité des activités spécifiques de l'ATC observée en avril 1978. Celles-ci sont en outre distribuées dans l'espace selon un zonage cohérent (fig. 4) : schématiquement, au cours de la campagne Suroît I,

Tableau 2

Distribution spatiale des activités spécifiques de l'ATC au cours des campagnes Suroît I et III : valeurs moyennes (exprimées en u.ATC/mg de protéines) et écarts-types obtenus par la constitution de groupes de stations.

Spatial distribution of the ATC specific activity during the cruises Suroît I and III: mean values (expressed in ATC units/mg protein) and standard deviations computed after grouping of stations.

Groupes de stations	Nombre de mesures	Moyenne	Écart-type
<i>Suroît I</i>			
Stations n° 1, 5, 8, 9, 10, 18, 23, 25, 29, 31, 37	11	1,37	0,51
Autres stations du large	16	0,62	0,09
Stations n° 3, 14, 17, 32	4	0,30	0,06
Stations n° 12, 13, 15	3	0,05	0,02
<i>Suroît III</i>			
Station n° 38	1	2,14	
Stations n° 28 à 47	8	0,66	0,13
Stations n° 10 à 24	9	0,10	0,07

ron, 1983), on constate en 1978 que les couples de valeurs se répartissent selon deux relations essentiellement pour la campagne Suroît I (*a* et *b*, fig. 3) et que pour la campagne Suroît III apparaît une troisième relation (*c*, fig. 3), à laquelle se conforme, à une exception près, l'ensemble des mesures effectuées ensuite en mai, au cours de la campagne Ecomanche I. L'existence de ces différentes relations est donc à l'origine de la forte variabilité des activités spécifiques de l'ATC observée en avril 1978. Celles-ci sont en outre distribuées dans l'espace selon un zonage cohérent (fig. 4) : schématiquement, au cours de la campagne Suroît I,

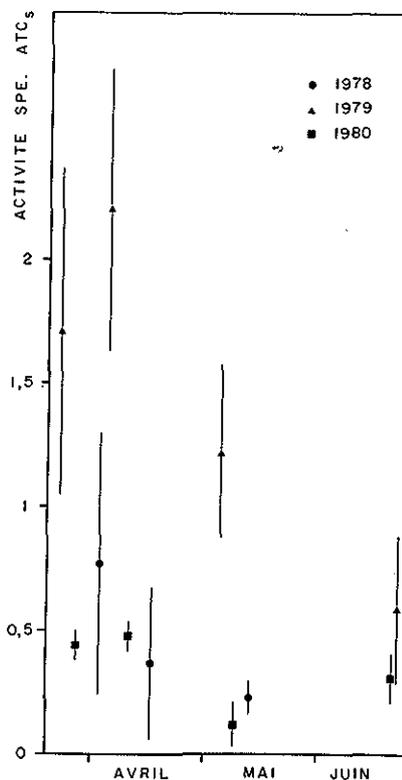


Figure 2
Évolution saisonnière de l'activité spécifique de l'ATC mesurée sur les échantillons récoltés au large : valeurs moyennes (calculées pour chaque campagne et exprimées en u.ATC/mg de protéines) et écarts-types.

Seasonal variation of the ATC specific activity measured on the off-shore samples: mean values (computed for each cruise and expressed in ATC units/mg protein) and standard deviations.

les plus fortes valeurs, en particulier toutes celles obéissant à la relation (a), se cantonnent dans une étroite bande de largeur inférieure à 10 milles et longeant la côte jusqu'à la longitude 3°30'W; les plus faibles

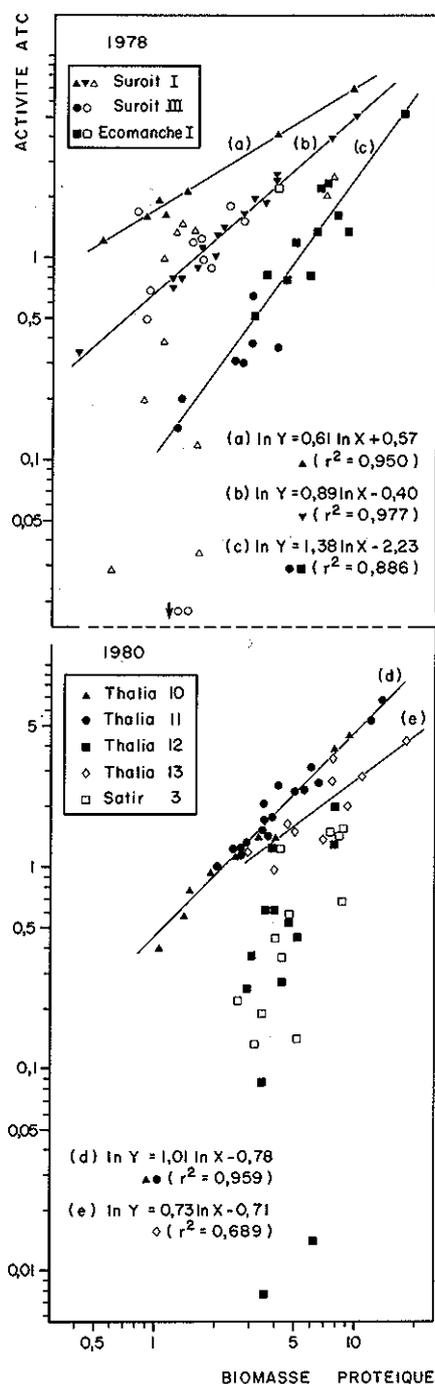


Figure 3

Échantillons récoltés au large :

Variations en coordonnées ln-ln (népérien) de l'activité de l'ATC (exprimée en u.ATC) en fonction de la biomasse protéique (exprimée en mg) au cours des périodes printanières de 1978 et 1980. Les deux variables sont rapportées au m³ d'eau échantillonné. Les calculs des paramètres des droites de régression et des coefficients de corrélation ont été effectués à l'aide des couples de valeurs représentés par les symboles figurant respectivement auprès de chacune des équations.

Off-shore samples:

Variation in napierian ln-ln coordinates of the ATC activity (expressed in ATC units) in relation to protein biomass (expressed in mg) during spring periods in 1978 and 1980. The two variables are expressed for one sampled m³ of water. Computations of the regression line parameters and correlation coefficients were performed with paired values represented by the signs respectively marked by each of the equations.

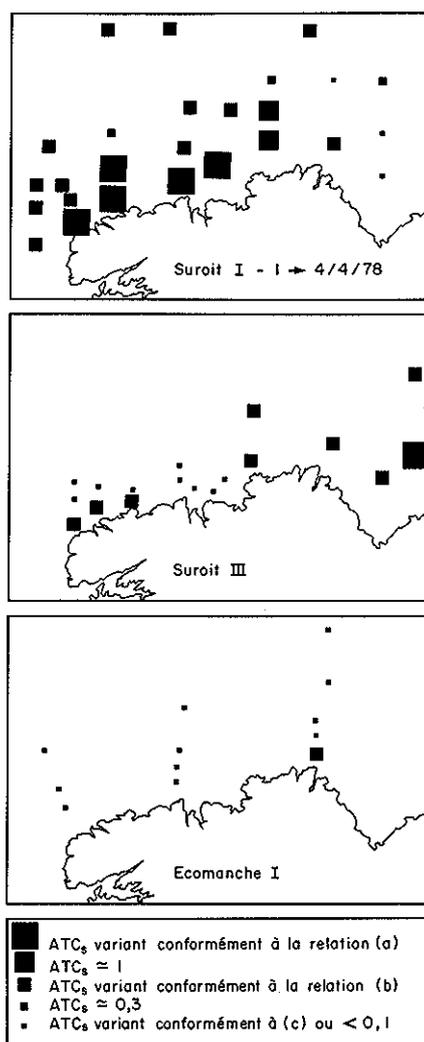


Figure 4

Évolution de la distribution spatiale des valeurs d'activité spécifique de l'ATC (exprimées en u.ATC/mg de protéines) au cours du printemps 1978.

Evolution of the spatial distribution of the ATC specific activity values (expressed in ATC units/mg protein) during spring 1978.

valeurs sont enregistrées dans le secteur est de la zone étudiée; enfin le groupe, numériquement le plus important, des activités spécifiques variant conformément à la relation (b) comprend toutes les stations situées au large, à partir d'une dizaine de milles de la côte, et à l'ouest de la longitude 3°W; les mesures effectuées au cours de la campagne Suroit III permettent d'identifier deux types de stations caractérisées par des taux d'ATC gouvernés soit par la relation (b), à l'est de la longitude 3°40'W et en trois stations proches de la côte à l'ouest, soit par la relation (c), ce qui se traduit par une notable diminution des activités spécifiques; au mois de mai, cette diminution s'est généralisée à l'ensemble de la zone, excepté à la station 9 où l'activité reste plus élevée.

En 1980, comme cela a été souligné précédemment, les écarts-types des activités spécifiques de l'ATC sont faibles (tab. 1), notamment en mars et avril (campagnes Thalia 10 et 11) où une étroite relation (d) apparaît (fig. 3). Au mois de mai (campagne Thalia 12) se manifeste un phénomène remarquable : les taux d'ATC ont

considérablement diminué et aucune loi simple ne peut ici décrire leurs variations en fonction de la biomasse. Notons cependant qu'il existe un gradient décroissant des activités spécifiques de l'ouest vers l'est, les trois plus fortes valeurs (cf. fig. 3) correspondant aux trois stations les plus occidentales (numéros 18 à 20). Au mois de juin (campagnes Thalia 13), les taux d'ATC retrouvent des valeurs plus élevées qui, bien que de façon moins assurée, semblent associées aux biomasses protéiques par une nouvelle relation allométrique (e), de pente inférieure à celle définie en mars et avril.

Pour les stations côtières, la dispersion des activités spécifiques est très importante. On peut cependant remarquer que la variabilité interannuelle entre 1979 et 1980 est analogue à celle observée au large, à savoir des valeurs moyennes et des écarts-types plus élevés en 1979 qu'en 1980 (fig. 5). De plus, la notable diminution des taux d'ATC enregistrée en mai 1980 (campagne Thalia 12) au large existe également, bien que moins marquée, à la côte.

De l'ensemble des mesures effectuées au cours de ces trois périodes printanières se dégagent globalement trois principaux aspects des variations de l'activité de l'ATC des peuplements mésozooplanctoniques :

— elles entretiennent une relation allométrique avec la biomasse protéique;

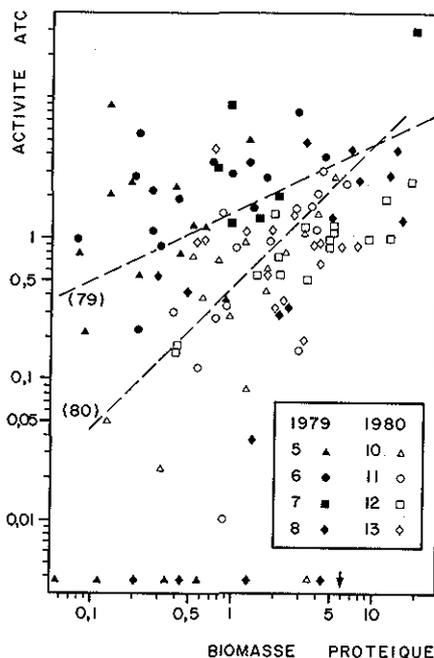


Figure 5

Échantillons récoltés près de la côte (stations 1 à 16) : Variations en coordonnées ln-ln (néperien) de l'activité de l'ATC (exprimée en u.ATC) en fonction de la biomasse protéique (exprimée en mg) au cours des périodes printanières de 1979 et 1980. Les deux variables sont rapportées au m^3 d'eau échantillonné. En pointillé apparaissent les droites de régression établies à partir des mesures effectuées sur les échantillons récoltés au large (1979 : cf. Bergeron, 1983; 1980 : fig. 3 d).

In-shore samples (stations 1 to 16):

Variation in napierian ln-ln coordinates of the ATC activity (expressed in ATC units) in relation to protein biomass (expressed in mg) during spring periods in 1979 and 1980. The two variables are expressed for one sampled m^3 of water. In dotted lines are shown the regressions computed from measurements performed on off-shore samples (1979: cf. Bergeron, 1983; 1980: cf. fig. 3 d).

- cette relation peut ne pas être unique pour une zone donnée à un instant donné;
- elle peut même ne pas exister.

INTERPRÉTATION ET DISCUSSION

Les résultats obtenus pour cette même zone en 1979 (Bergeron, 1983) ont montré que l'évolution de l'activité de l'ATC d'un système mésozooplanctonique au cours de sa maturation peut être analogue à celle que l'on observe aux divers stades de la croissance d'un organisme (Bergeron, 1982). La production secondaire a été durant ce printemps d'une ampleur remarquable et s'est déroulée, à l'échelle de perception choisie, selon un processus harmonieux, précisément de manière comparable à un organisme en équilibre avec son milieu. Or l'évolution des caractéristiques majeures du biotope s'est elle-même manifestée conforme à ce que l'on peut classiquement observer au printemps pour un écosystème néritique de région tempérée : augmentations de température et salinité, diminution des concentrations en éléments nutritifs notamment ont été progressives tout au long de cette période. En 1978 et 1980, les variations des activités spécifiques de l'ATC ont présenté des aspects différents de celles de 1979, ce qui conduit à examiner rapidement quelques caractéristiques hydrobiologiques de l'écosystème susceptibles d'élucider ces dissemblances.

Variabilité spatio-temporelle des activités spécifiques de l'ATC en relation avec les conditions de l'environnement hydrobiologique

La structure hydrobiologique de la zone en avril 1978 et son évolution entre les deux campagnes Suroît I et III ont été analysées par Aminot et Kerouel (1978). La considération globale des différents descripteurs du milieu durant la campagne Suroît I permet de mettre en évidence deux phénomènes remarquables. Un front thermique très marqué (gradient horizontal de 0,8 à 1°C en moins de 15 milles) situé entre 3° et 3°30'W scinde la zone étudiée en deux portions, l'une à l'ouest où la température de l'eau est généralement comprise entre 9,5 et 10°C, l'autre à l'est où l'on relève des températures plus faibles, inférieures à 8,5°C. Ce front coïncide avec un fort gradient des teneurs en chlorophylle, pour la plupart supérieures à 1,5 mg/m^3 à l'ouest et toutes très inférieures à 1 mg/m^3 à l'est. Le second phénomène est indiqué par les isohalines qui révèlent l'existence d'une masse d'eau de faible salinité, inférieure à 34,7-34,8 : celle-ci longe la côte et son extrémité ouest forme une langue située entre 5 et 15 milles de la côte et entourée d'eau dont la plus forte salinité dénote l'influence atlantique. A cette structure hydrologique est associée une distribution spatiale particulière des concentrations de chlorophylle, qui globalement sont comprises entre 1 et 2 mg/m^3 dans l'eau d'origine océanique et sensiblement supérieures à

2 mg/m³ (jusque 3,7 mg/m³) dans la masse d'eau de plus faible salinité. On peut schématiquement synthétiser cette situation et la rapprocher de la variabilité des activités de l'ATC du mésozooplancton décrite précédemment pour la campagne Suroît I (tab. 2, fig. 3). Les caractéristiques hydrobiologiques de la zone permettent en effet de définir trois types principaux de masses d'eaux : 1) le secteur est s'individualise essentiellement par ses basses températures et sa pauvreté en phytoplancton, le processus de production printanière n'y semble qu'à peine engagé et c'est précisément là que sont mesurées les plus faibles activités enzymatiques ; à l'ouest en revanche, les teneurs en chlorophylle et températures plus élevées montrent que le milieu est plus propice à la production planctonique, les activités de l'ATC y sont notablement plus fortes et varient conformément à deux relations allométriques selon qu'elles sont mesurées sur des échantillons prélevés ; 2) dans l'eau d'origine atlantique (relation b) ; ou 3) dans la masse d'eau de plus faible salinité et la plus riche en phytoplancton (relation a). Pour l'ensemble de cette campagne Suroît I, les activités spécifiques de l'ATC présentent des variations étroitement associées à celles de la quantité de phytoplancton disponible, exprimée par le taux de chlorophylle par unité de biomasse protéique du mésozooplancton (par régression linéaire, on obtient un coefficient de corrélation $r = 0,47$ pour 31 couples d'observations, ce qui donne $P < 0,01$) ; on peut raisonnablement interpréter ce résultat comme la manifestation de l'effet bénéfique potentiel d'enrichissements localisés de l'environnement trophique sur la stimulation de la production printanière.

En Manche occidentale, la masse d'eau subit un transfert d'ouest en est selon une dérive résiduelle normale, qui peut être renforcée sous l'influence de vents de sud-ouest (Cooper, 1967 ; Pingree, Griffiths, 1980). Or les deux semaines précédant la campagne Suroît I ont été marquées par de violents coups de vents de ce secteur et Aminot et Kerouel (1978) ont montré que le phénomène de floraison phytoplanctonique progressait vers l'est au début du mois d'avril. De plus, selon ces auteurs, cette floraison s'est développée dans la portion est de la zone entre les deux campagnes Suroît I et III. Les activités enzymatiques mesurées à la mi-avril sont conformes à ce schéma puisque, pour tous les prélèvements effectués à l'est à partir de 3°30'W, elles obéissent à la relation (b) qui caractérisait la majorité du peuplement du large deux semaines auparavant (fig. 3). Par contre, à l'ouest, elles ont considérablement diminué et varient selon la relation (c), phénomène que l'on peut très probablement attribuer à l'évolution des caractéristiques thermiques de la masse d'eau : sous l'effet de forts vents d'est-nord-est ayant soufflé entre les deux campagnes, la température a notablement baissé, de l'ordre de 0,5°C à l'ouest, alors que le secteur est, sans doute abrité de cette influence par le Cotentin et les îles anglo-normandes, montre au contraire un léger réchauffement (Aminot, Kerouel, 1978). La persistance, le long de la côte à l'ouest, d'une petite fraction du peuplement présentant encore des valeurs plus élevées (fig. 4) suggère que le processus est en cours de réalisa-

tion au moment de la campagne Suroît III. Cette hypothèse semble confirmée par la situation observée ensuite au mois de mai (fig. 3 et 4) : les taux d'ATC mesurés pour l'ensemble de la zone présentent, à une station près, une remarquable homogénéité. En résumé, au cours du printemps 1978, la dynamique spatio-temporelle du peuplement mésozooplanctonique transparait au travers de ses activités enzymatiques, dont les variations sont cohérentes au regard des propriétés de l'environnement hydrobiologique. La structure du milieu était suffisamment caractéristique au début d'avril pour que l'on puisse supposer que la variabilité spatiale des taux d'ATC correspondant à l'apparition des trois principaux groupes de valeurs manifeste une subdivision de la communauté en trois entités fonctionnelles différentes et, compte tenu de la distribution des points du diagramme ATC-biomasse protéique, relativement bien individualisées.

En 1980, les activités enzymatiques mesurées au cours des deux premières campagnes de mars et avril (Thalia 10 et 11) semblent refléter une très grande homogénéité du peuplement mésozooplanctonique. La relation allométrique (fig. 3) présente d'ailleurs ici une particularité : sa pente est égale à 1, ce qui signifie que l'activité spécifique de l'ATC est invariable sur l'ensemble de la zone pendant toute cette période. Au mois de mai (campagne Thalia 12) apparaît une profonde perturbation de cette situation, que l'on peut rapprocher d'un événement hydrologique particulier mis en évidence par les valeurs de salinité. Celles-ci, comme cela a été indiqué précédemment, présentent normalement une évolution caractéristique de ce type de système, consistant en une augmentation progressive au cours de la période printanière : inférieures à 35 à la fin de l'hiver, les valeurs moyennes pour l'ensemble de la zone franchissent généralement ce seuil au cours du mois d'avril ou au début de mai. Or, en 1980, une dessalure se manifeste au large en avril, particulièrement notable pour les stations les plus occidentales (fig. 6), alors qu'au niveau des stations côtières, les plus sensibles aux éventuels apports d'eau douce d'origine continentale, on n'observe pas de salinités anormales pour la période considérée. Simultanément apparaît au large une importante augmentation des teneurs en éléments nutritifs, qui n'est pas accompagnée de changement notable à l'embouchure des estuaires. La dessalure persiste durant tout le printemps, la salinité moyenne est encore inférieure à 35 à la fin du mois de juin (campagne Thalia 13). Le maintien de ces faibles valeurs de salinité doit très probablement être imputé à un transfert d'eaux de la Loire dans la Manche occidentale (Le Corre, comm. pers.). C'est un phénomène qui, s'il est peu fréquent, a cependant été maintes fois rapporté (Cooper, 1960 ; Taylor *et al.*, 1981) et n'est pas exceptionnel. Cette hypothèse est renforcée par l'aspect caractéristique de l'évolution des valeurs de salinité enregistrées en une station située en amont sur le parcours normal effectué par cette eau en provenance de la Loire et qui a fait l'objet d'un suivi temporel assez serré (Arzul, en prép.) : la comparaison avec les mesures réalisées en ce même point en 1979 met clairement en évidence le phénomène de dessalure

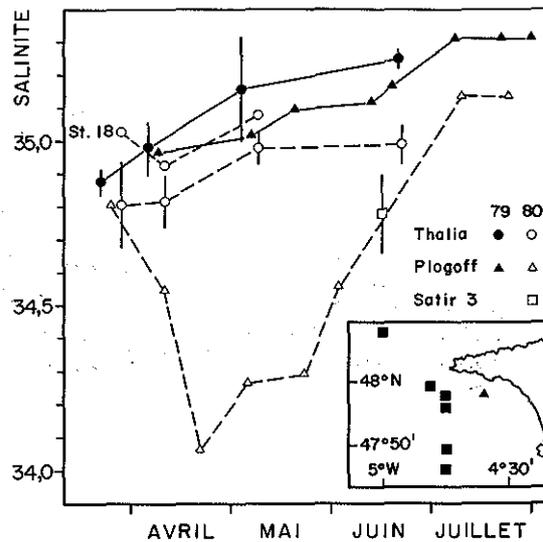


Figure 6

Évolutions saisonnières de la salinité en 1979 et 1980 : Valeurs moyennes et écarts-types pour l'ensemble des stations du large. Comparaison avec des valeurs (12 mesures pour Satir 3) enregistrées durant les mêmes périodes au niveau de la pointe Sud de la Bretagne (positions des stations précisées en cartouche).

Seasonal evolutions of salinity in 1979 and 1980: Mean values and standard deviations for all off-shore stations. Comparison with values (12 measurements for Satir 3) measured during the same periods close to the southern cape of Brittany (locations of stations are shown in insert).

(fig. 6). En outre, une campagne menée en juin 1980 (Satir 3, 11-18/6/80) sur une zone proche de cette station (fig. 6) fournit une confirmation supplémentaire non seulement de la perturbation que connaît l'hydrologie normale de la zone, mais également des répercussions potentielles de celle-ci sur le fonctionnement du système mésozooplanctonique : la dispersion des activités de l'ATC mesurées au cours de cette campagne présente en effet, pour des biomasses analogues, le même aspect que pour la campagne Thalia 12 (fig. 3). Ici deux remarques s'imposent. Tout d'abord, la dessalure et la forte chute des activités enzymatiques ne se manifestent pas simultanément : la première apparaît en avril, la seconde n'est perçue qu'au cours de la campagne suivante ; il y aurait donc, dans l'hypothèse où les deux phénomènes sont bien liés, un délai entre la cause environnementale et son effet sur le peuplement, un temps de latence nécessaire à l'intégration des nouvelles conditions du milieu par le système, ce qui semble cohérent du point de vue métabolique à un tel niveau d'organisation de la matière vivante. En second lieu, un autre aspect de la dynamique du phénomène mérite d'être souligné : le gradient décroissant, de l'ouest vers l'est, des activités enzymatiques mesurées en mai indique que le système mésozooplanctonique, à « l'instant » de la campagne, est plus profondément perturbé à l'est et a déjà recouvré, à l'ouest (où par ailleurs la salinité a de nouveau sensiblement augmenté), des valeurs proches de celles qui le caractériseront au cours de la campagne suivante ; eu égard à la dérive résiduelle évoquée précédemment pour ce secteur, cette image est conforme au schéma probable et logique du cheminement à travers la région étudiée de cette masse d'eau dessalée, apparaissant à l'ouest en

avril mais n'ayant pas encore exercé son influence sur le peuplement, en voie d'amenuisement en mai notamment au niveau des stations les plus occidentales ; il est ainsi permis de supposer qu'une dépression plus générale des activités enzymatiques ait pu se produire sur l'ensemble de la zone durant le laps de temps écoulé entre les deux campagnes d'avril et mai ; la nouvelle relation allométrique se dessinant en juin (fig. 3) semble révéler la persistance de l'empreinte de cet événement hydrologique sur le système mésozooplanctonique.

Variations des activités de l'ATC en fonction de la biomasse protéique : observation d'analogies et conception d'hypothèses

Les caractéristiques des variations de l'activité de l'ATC mesurée sur des échantillons d'un peuplement mésozooplanctonique montrent de remarquables similitudes avec celles observées pour des organismes. Une analyse succincte en a été faite récemment à propos des résultats obtenus dans ce même secteur en 1979 (Bergeron, 1983). Les nouvelles données présentées ici viennent étayer cette constatation, notamment par la mise en évidence de deux propriétés essentielles.

La première est la confirmation de l'existence de lois de type allométrique liant les variations de l'activité de l'ATC à celles de la biomasse protéique, en tous points conforme à ce que l'on observe chez des organismes (Bergeron, 1982). Cette propriété semble montrer que, à un instant donné, la biomasse est le facteur essentiel de régulation des potentialités de production d'un peuplement mésozooplanctonique donné face à un environnement donné. On peut sans doute y voir la manifestation, à cette échelle « macroscopique » selon l'expression de Margalef (1968), de mécanismes cybernétiques garantissant l'homéostasie du système (Patten, Odum, 1981). En règle générale, l'activité spécifique diminue quand la biomasse augmente, ce qui semble logique si l'on considère simplement l'environnement trophique qui est limité et par conséquent, exprimé en ration disponible par unité de biomasse, tend à diminuer en valeur relative. Ce fut tout particulièrement évident pour les stations du large au cours du printemps de 1979 et l'effet direct sur le métabolisme du peuplement s'est d'ailleurs traduit par une diminution progressive des activités des enzymes digestives (Moal *et al.*, 1981). Ces relations allométriques suggèrent que le contrôle de la production mésozooplanctonique est essentiellement assuré par des boucles de rétroaction négative selon des processus analogues à ceux intervenant chez des organismes (Stebbing, Heath, 1984). On constate cependant en 1978 que, consécutivement à une importante diminution dont la cause probable a pu être identifiée, l'activité spécifique et la biomasse sont susceptibles d'augmenter simultanément. L'explication la plus vraisemblable en est que les conditions d'environnement sont dans ce cas devenues très favorables et induisent une accélération des processus de production, hypothèse corroborée par une forte augmentation corrélative des activités spécifiques d'enzymes digestives mesurées sur les mêmes échantillons (Samain *et al.*,

1978), particulièrement considérable pour la trypsine dont la valeur moyenne passe de $2,3 \pm 0,4$ en avril à $13,0 \pm 3,0$ u./mg prot. en mai. L'activité de l'ATC du peuplement serait donc ici régulée selon des mécanismes de rétroaction positive. Un schéma analogue a pu être mis en évidence expérimentalement sur des larves de poissons, bien que, hormis une courte phase initiale d'augmentation, la diminution progressive des activités spécifiques de l'ATC soit la règle au cours de la croissance d'individus en équilibre avec leur milieu (Bergeron, 1982).

Une deuxième propriété des variations de l'activité de l'ATC permet de renforcer encore les analogies entre le peuplement mésozooplanctonique et l'organisme, il s'agit de la convergence de certaines des droites représentant les relations allométriques (fig. 7). Le phénomène est particulièrement notable pour les mesures réalisées en 1978 (fig. 3) : malgré la variabilité des activités de l'ATC, probablement due, comme on l'a vu précédemment, à la diversité des conditions de l'environnement, les droites de régression concourent approximativement vers un même lieu. En outre, la relation établie pour les mois de mars et avril 1980 se traduit par une droite passant également par ce point. Les variations de l'activité de l'ATC tendent donc vers une valeur identique de l'activité spécifique, de 0,45 u./mg prot. environ, pour une biomasse protéique comprise entre 30 et 40 mg/m³. Un schéma analogue a déjà été mis en évidence à partir de mesures réalisées sur différents stades ontogéniques de populations d'une même espèce d'euphausiacés et une argumentation élémentaire a permis de proposer une interprétation cohérente de ce résultat (Bergeron, 1982). L'extrapolation au peuplement mésozooplanctonique apparaît conforme au concept de la prééminence de lois déterministes gouvernant l'évolution des écosystèmes, c'est-à-dire, à l'instar de systèmes téléologiques, de contraintes relativement invariantes guidant la réalisation des principaux « objectifs » assignés à l'écosystème (Patten, Odum, 1981) : dans les régions tempérées, et plus spécialement en province néritique où les fluctuations des conditions climatiques impriment profondément leur influence sur le domaine pélagique, on assiste chaque année à une maturation de l'écosystème caractéristique de la région considérée; à l'évolution de l'environnement abiotique correspond une succession des espèces au sein du peuplement mésozooplanctonique; celui-ci peut-être globalement caractérisé par sa biomasse qui présente, elle aussi, des variations approximativement reproductibles d'une année à l'autre; dès lors, de la même façon que la croissance de tout organisme est régie par des paramètres propres à l'espèce, la biomasse mésozooplanctonique est susceptible de tendre vers une valeur maximale caractéristique de la biocénose et de la région considérée. Cette valeur est théorique; évoquant le W_{∞} que l'écologiste cherche à définir pour modéliser la croissance d'une espèce donnée dans un biotope donné, elle correspond à une sorte de climax que la communauté pourrait atteindre dans l'idéal pour un ensemble de conditions de milieu données. Le lieu de convergence des différentes droites de régression représenterait donc cette valeur de la biomasse vers laquelle, selon différen-

tes relations allométriques, par conséquent à différentes vitesses, tendrait la production du peuplement mésozooplanctonique. Ce serait le stade ultime de l'évolution du système, le stade où, selon le schéma classique proposé par certains auteurs et notamment Odum (1969), la production brute a diminué au point d'équilibrer la respiration et où la production nette devient nulle. L'activité spécifique de l'ATC vaut alors approximativement 0,45 u./mg protéines, ce qui correspondrait, dans l'hypothèse proposée, à la valeur minimale nécessaire à l'entretien du métabolisme de base du système, c'est-à-dire pour le maintien du renouvellement de la biomasse.

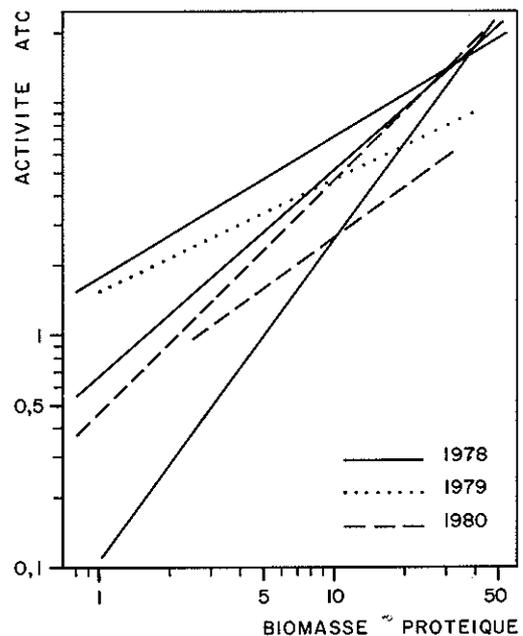


Figure 7

Synopsis des différentes droites de régression caractérisant les relations établies entre l'activité de l'ATC et la biomasse protéique du mésozooplancton.

Synopsis of the different regression lines depicting the relationships between ATC activity and protein biomass of mesozooplankton.

De la même façon que les caractéristiques de la croissance d'une espèce donnée peuvent être sensiblement variables d'un biotope à l'autre, la production mésozooplanctonique d'une région donnée est susceptible de présenter des fluctuations temporelles, interannuelles notamment, répondant à des différences qualitatives du milieu, elles-mêmes apparues sous l'influence de conditions météorologiques particulières. Dans ce cas, on peut s'attendre logiquement à ce que l'évolution de l'activité de l'ATC du peuplement ne soit pas conforme au schéma qui vient d'être proposé. Il semble précisément que le printemps 1979 soit une illustration de cette éventualité. En effet, non seulement les activités spécifiques moyennes enregistrées en mars-avril sont considérablement plus élevées que les autres années (fig. 2), mais la relation allométrique obtenue pour cette période présente une pente beaucoup plus faible, ce qui signifie que l'activité de l'ATC diminue plus rapidement à mesure que la biomasse augmente : le prolongement

de la droite ne passe pas par le point d'intersection défini pour les mesures de 1978 et de mars et avril 1980 (fig. 7). Or, en 1979, le processus de production biologique a montré un retard considérable par rapport aux deux autres années : à la même période (fin mars), la biomasse protéique moyenne sur l'ensemble de la zone est en effet cette année-là de $0,3 \text{ mg/m}^3$, alors qu'elle atteint 2,7 et 3,6 respectivement en 1978 et 1980 (tab. 1). Ceci est très vraisemblablement imputable au décalage thermique que l'on peut observer parallèlement, puisque la température moyenne de l'eau en mars est sensiblement plus faible en 1979 ($8,9^\circ\text{C}$ au lieu de 9,7 et $10,0$). Or on sait qu'en zone tempérée le réchauffement du milieu est un facteur jouant un rôle primordial dans la réactivation de la vie planctonique au printemps. Un tel retard dans l'évolution printanière des caractéristiques hydrobiologiques du milieu peut avoir des répercussions profondes sur la structure et le fonctionnement du système mésozooplanctonique : favorisant une dominance plus tardive d'espèces normalement inféodées aux eaux froides et différant la prolifération des espèces typiquement printanières, il modifie l'équilibre de la composition faunistique du peuplement ; influant sur certains processus physiologiques, notamment la croissance (augmentation de la taille des adultes des générations hivernales) et la reproduction (dates et caractéristiques qualitatives et quantitatives), il transforme les modalités des interactions individuelles au sein du système et les potentialités d'exploitation de l'environnement trophique. Dans la mesure où ce retard de l'évolution normale des caractéristiques du milieu est la conséquence d'un hiver spécialement rigoureux, il est légitime de s'attendre à en observer l'incidence sur une assez vaste échelle et, effectivement, des études de surveillance écologique de différents sites de la Manche orientale ont permis de mettre en évidence de telles particularités au cours du printemps 1979 concernant tant le maillon primaire (Gros, 1981 ; Grossel, 1981) que la communauté zooplanctonique (Le Fèvre-Lehoëff, 1981 a ; 1981 b ; 1982).

Les paramètres des relations allométriques gouvernant l'évolution de l'activité de l'ATC sont donc susceptibles de traduire des différences de caractéristiques structurales et fonctionnelles du système mésozooplanctonique. Entre 1978 et 1979, la dissemblance des conditions du milieu au début de la période printanière apparaît logiquement à l'origine de cette variabilité. Les résultats obtenus en 1980 montrent qu'une telle variabilité peut se manifester au cours d'une même phase de production (fig. 3). Le changement intervient à la suite d'un événement hydrologique peu fréquent, à l'échelle pluriannuelle, dans la région considérée et dont par conséquent le système ne peut pas garder la mémoire d'une année sur l'autre. Il apparaît dès lors normal que la prévisibilité d'une telle fluctuation de l'environnement ne soit pas inscrite dans le stock d'information que, selon la théorie de Margalef (1957 ; 1968), le système acquiert au cours de sa maturation printanière. Il s'ensuit que les mécanismes homéostatiques deviennent inopérants et l'on assiste à la rupture de l'équilibre et à la désorganisation du peuplement mésozooplanctonique. Celui-ci tend ensuite vers un nouvel équilibre (un autre

« domaine d'attraction » selon Holling, 1973), réalisé par une organisation structurale différente de la précédente. C'est vraisemblablement ce que traduit la nouvelle relation allométrique apparaissant en juin 1980 ; notons que les paramètres de cette relation suggèrent une sensible diminution des potentialités de production secondaire par rapport à celles préexistant à la perturbation. Même en l'absence de toute donnée concernant la composition faunistique du peuplement aux différentes périodes d'échantillonnage, on peut raisonnablement inférer que les deux relations allométriques établies en 1979 et juin 1980, qui ne concourent pas vers le lieu défini par les autres relations, révèlent des particularités structurales et fonctionnelles, d'origines différentes mais identifiables, du système mésozooplanctonique. En revanche, la convergence des droites d'allométrie observée en 1978 et mars-avril 1980 semble indiquer que le déterminisme du processus de maturation du système mésozooplanctonique est contraint par le maintien des caractéristiques qualitatives majeures de la structure du réseau d'interrelations fonctionnelles à chacun des stades de l'évolution du système, et ceci en dépit de fluctuations de la dynamique de cette évolution. Il s'agit probablement de la manifestation d'une certaine stabilité du système conforme à la définition du concept de résilience telle qu'elle a été proposée par Holling (1973).

La simple considération des variations respectives de l'activité enzymatique et de la biomasse au cours de ces trois années d'observation permet de montrer qu'une notable variabilité interannuelle peut se manifester selon deux critères essentiellement. Le premier est, pour une biomasse protéique donnée, le niveau de l'activité spécifique de l'ATC du peuplement mésozooplanctonique et sa variation spatio-temporelle potentielle traduits par les valeurs des paramètres des différentes relations allométriques, dont l'expression générale peut s'écrire : $\text{ATC} = \beta \cdot P^a$. Une méthode commode de comparaison des situations rencontrées est d'examiner, calculées d'après les équations correspondantes, les valeurs que prennent les taux d'ATC lorsque la biomasse est égale à 1. On a alors : $\text{ATC} = \beta$. A titre d'exemple, on obtient pour 1979 et 1980 respectivement 1,54 et 0,46, soit une activité trois fois supérieure en 1979 qu'en 1980. La pente de la droite d'allométrie, le paramètre a , est significative, quant à elle, de l'évolution de l'activité spécifique à mesure que la biomasse augmente, que l'échelle de variation soit spatiale ou temporelle. La diminution de l'activité est d'autant plus rapide que a est petit, et inversement jusqu'à la valeur limite 1 indiquant que l'activité reste constante. On a vu que a peut être supérieur à 1, c'était le cas par exemple en mars 1979 : on assiste alors à une augmentation de l'activité spécifique de l'ATC du peuplement mésozooplanctonique. Le deuxième critère de la variabilité interannuelle est la dispersion résiduelle des points par rapport à leurs droites de régression. En comparant les résultats obtenus en 1979 et aux mois de mars et avril 1980, il apparaît que, malgré la robustesse des relations mises en évidence, la dispersion est sensiblement plus importante en 1979 qu'en 1980.

Perspectives et limites d'application d'une approche systémique du fonctionnement du compartiment mésozooplanctonique

La mise en œuvre d'une méthode telle que celle proposée ici est inféodée à deux conditions élémentaires, l'identification d'un niveau d'apparition de propriétés systémiques et la possibilité d'obtention d'un échantillon du système qui, par définition, doit en être représentatif. Il est communément admis à propos des systèmes que de la coexistence d'un grand nombre de types d'éléments présentant des caractéristiques différentes, de la multiplicité de leurs interrelations fonctionnelles, de l'organisation hiérarchique de leur structure d'ensemble émergent des propriétés globales non discernables par l'analyse réductionniste cartésienne (De Rosnay, 1975). Si l'approche systémique apparaît à l'heure actuelle comme une voie heuristique pour l'étude du fonctionnement de systèmes aussi divers que les groupes sociaux, les entreprises industrielles ou les biocénoses, la définition d'outils aptes à sa mise en œuvre demeure souvent un obstacle majeur. Il s'agit en fait d'identifier des niveaux de perception descripteurs de propriétés émergeant de la complexité des systèmes. Dans la démarche proposée ici, il peut sembler *a priori* paradoxal de descendre au niveau moléculaire et de scruter le taux d'activité d'une réaction métabolique pour décrire une propriété fonctionnelle d'un peuplement global. Une argumentation théorique élémentaire a tenté de justifier cette attitude (Bergeron, 1983).

La seconde étape consiste à identifier le système, c'est-à-dire, appliquant le principe de la divisibilité conceptuelle des écosystèmes proposé par Margalef (1968), déterminer dans quelles conditions il s'individualise en une entité structurale et fonctionnelle, de manière à définir les critères d'un échantillonnage représentatif. Dans cette optique, deux aspects sont à considérer, le système lui-même et son environnement, point particulièrement essentiel s'agissant du milieu pélagique dont les discontinuités spatiales et fluctuations temporelles jouent un rôle considérable sur la composition et l'équilibre des peuplements mésozooplanctoniques. On définit le système auquel on s'intéresse ici comme l'ensemble des métazoaires consommateurs de matériel particulaire pélagique, ce qui fournit un critère dimensionnel pour le délimiter et permet d'identifier ses principaux éléments constitutifs. Le caractère heuristique de cette démarche réside dans le fait que l'on cerne un compartiment fonctionnel de l'écosystème (Sieburth *et al.*, 1978) dont, par ailleurs, l'homogénéité dimensionnelle des composants peut lui conférer des propriétés globales comparables à celles que l'on observe pour des organismes (Le Borgne, 1982). Ce dernier point est conforme à un concept devenu classique selon lequel les taux métaboliques des organismes varient globalement en fonction de leur taille, ce qui est tout spécialement vrai pour les processus de croissance (Sheldon *et al.*, 1972; Fenchel, 1974). Comme le soulignent Sieburth *et al.* (1978), et Le Borgne (1982) insiste sur cet aspect capital, le fractionnement en classes de tailles n'est pas seulement nécessaire à la simplification de la méthodologie d'échantillonnage : dans le cas du méso-

zooplancton, l'utilisation pour son prélèvement d'un filet classique de vide de maille de 200 μ opère en partie ce fractionnement, qui doit être complété par l'élimination des organismes de taille supérieure à 4 ou 5 mm, quelquefois plus, selon l'écosystème considéré, sa latitude en particulier.

L'incidence des propriétés dynamiques du milieu sur la cohésion du système pose sans conteste le problème majeur pour l'application d'une approche systémique. Les concepts de stabilité et d'équilibre présentent une part de subjectivité hautement dépendante du choix des échelles de perception, dont les composantes spatiales et temporelles sont étroitement imbriquées. Une région de dimensions restreintes, telle que celle faisant l'objet du présent article, peut se subdiviser, à l'échelle adoptée, en trois zones principales, correspondant à trois masses d'eaux de caractéristiques hydrobiologiques typées et faisant apparaître des potentialités de production mésozooplanctonique différentes (avril 1978), ou au contraire montrer une remarquable homogénéité (mars et avril 1980). A une échelle spatiale comparable, des travaux menés sur la zone de remontées d'eaux de la côte du Portugal (Groupe Médiproduct, 1983) ont permis de mettre en évidence, de la même façon que ci-dessus, trois systèmes principaux : le peuplement côtier situé dans la remontée d'eau froide proprement dite est séparé par un front hydrologique marqué de la zone océanique où l'on distingue nettement, de part et d'autre d'une thermocline, le peuplement de la couche superficielle du peuplement sous-jacent (Bergeron, Boucher, en prép.). En zones littorales, notamment du fait des faibles profondeurs, les marées, selon une période rigoureuse, les vents, de façon aléatoire, les interactions avec les eaux d'origine continentale génèrent d'importantes turbulences susceptibles de rendre beaucoup plus précaire la cohésion du système mésozooplanctonique : les mesures présentées ci-dessus, effectuées sur les échantillons récoltés au niveau des stations les plus côtières, en milieu estuarien pour certains, en témoignent de façon probante (fig. 5). En province océanique existent de telles conditions d'hétérogénéité spatio-temporelle du milieu, dont un exemple particulièrement caractéristique se situe dans le bassin liguro-provençal (nord-est de la Mer Méditerranée occidentale), siège d'une circulation cyclonique de grande échelle qui engendre sur sa périphérie de notables fronts halins (Prieur, 1979; 1981); une hydrodynamique de haute complexité, liée à la contiguïté de phénomènes de convergence et divergence, est à l'origine d'enrichissements superficiels très localisés, qui jouent un rôle considérable sur la structure et le fonctionnement du peuplement mésozooplanctonique : l'organisation structurale du système et en conséquence les interrelations fonctionnelles entre ses éléments composants présentent d'importantes fluctuations à échelle fine (Boucher, 1984), qui expliquent vraisemblablement l'aspect « aléatoire » que montrent les variations des descripteurs métaboliques mesurés sur des échantillons du mésozooplancton total (Bergeron, résultats non publiés). Il est tout à fait compréhensible en effet que dans de telles conditions il soit difficile de cerner spa-

tialement une entité systémique. On voit là une limite évidente à l'approche proposée, il s'agit d'un obstacle d'ordre essentiellement méthodologique. A n'en pas douter, car le contraire serait théoriquement irrecevable, le système, en tant que peuplement organisé, existe, mais il n'est pas accessible aux engins et à la stratégie d'échantillonnage utilisés. Selon le problème posé et l'échelle de perception choisie, il devrait être cependant possible d'aborder l'étude d'un tel système selon deux attitudes radicalement différentes : ou bien on le considère comme la juxtaposition de nombreux microsystèmes inféodés aux différents types de processus hydrodynamiques et le problème majeur est alors la mise en œuvre de modes d'échantillonnage de résolution suffisamment fine, ou bien on l'envisage comme un système de plus vaste dimension, de structure hétérogène dans certaines de ses portions, et dans ce cas un effort essentiellement conceptuel doit chercher à en identifier les limites, c'est-à-dire définir à quelle échelle spatiale il constitue un « tout », un compartiment fonctionnel de l'écosystème. Quoi qu'il en soit, il paraît assuré qu'il existe, dans de tels systèmes, un déterminisme de l'hétérogénéité spatiale du peuplement : il n'est pas concevable que chaque stade de développement ontogénique de chaque espèce de copépodes n'ait pas d'interrelations fonctionnelles avec d'autres composants biotiques de l'écosystème ; la difficulté essentielle est de les identifier, car, dans de tels milieux hautement fluctuants, il est probable que les coïncidences spatiales permettant que s'établissent ces interrelations soient fugaces et discontinues. La problématique est transposable aux zones littorales fortement soumises aux courants de marées, tout particulièrement aux milieux estuariens qui sont souvent le siège d'écoulements à deux couches propices à des phénomènes de cette sorte.

CONCLUSION

Pour l'interprétation des résultats obtenus, il est largement fait appel à l'analogie, forme de pensée qui est loin de faire l'unanimité du milieu scientifique. Toutefois ce type de raisonnement, auquel on peut reprocher un certain manque de rigueur, stimule l'imagination et la

découverte grâce à son pouvoir suggestif (Durand, 1979). Rappelons, à titre d'exemple, le rôle déterminant qu'a joué le raisonnement analogique, grâce à la fructueuse interfécondation de la neurophysiologie et des mathématiques appliquées à l'ingénierie, dans l'éclosion de la cybernétique au cours des années 40 (Wiener, 1948). D'accord avec Margalef (1968) et Patten et Odum (1981), les écosystèmes ne sont pas des superorganismes, les sous-systèmes que, dans une démarche qui se veut heuristique, on peut chercher à en extraire conceptuellement, non plus. Les mécanismes cybernétiques qui gouvernent leur fonctionnement sont analogues, et non homologues, à ceux des autres systèmes cybernétiques (Patten, Odum, 1981) : « Analogy, and the willingness to accept it, are the keys to identifying the cybernetic machinery of the ecosystem » (Patten, Odum, 1981). Il vient d'être montré que les variations des activités de l'ATC du peuplement mésozooplanctonique, outre leur cohérence globale avec les fluctuations des caractéristiques qualitatives majeures du milieu pélagique, sont gouvernées par des lois présentant de remarquables analogies avec celles mises en évidence chez des organismes. Sans commettre l'imprudence d'en inférer la validité de l'indice pour l'estimation de la production secondaire pélagique, il paraît néanmoins fondé de considérer l'approche proposée comme une « clé » prometteuse pour emprunter certaines voies de recherche en océanographie biologique.

Remerciements

J. Boucher et Ph. Gros n'ont pas été avares d'encouragements, ni de critiques pertinentes, durant la rédaction du présent article ; de même que deux arbitres anonymes, ils se sont montrés parfois enclins à modérer la hardiesse de certaines inférences et n'ont pas toujours été écoutés ; que les premiers veuillent bien trouver ici l'expression d'une amicale gratitude, que les seconds soient assurés de sentiments respectueux et reconnaissants. La tâche ingrate de dactylographie du manuscrit a été diligemment exécutée par F. Even, la qualité des figures est due à S. Gros, toutes deux en sont bien cordialement remerciées.

RÉFÉRENCES

- Aminot A., Kerouel R., 1978. Premiers résultats sur l'hydrologie, l'oxygène dissous et les pigments photosynthétiques en Manche occidentale après l'échouage de l'Amoco Cadiz, in: *Amoco Cadiz*, Publ. CNEXO, Actes Colloq., 6, 51-68.
- Anonyme, 1981. *Mathematical models in biological oceanography*, édité par T. Platt, K.H. Mann et R.E. Ulanowicz, Unesco Press, Paris, 157 p.
- Anonyme, 1984. *Le petit Robert*, S.N.L. Dictionnaire Le Robert, Paris, 2 172 p.
- Arzul G., en prép. Hydrologie, in : Étude écologique d'avant-projet. Site de Plogoff, IFREMER-DERO/EL pour EDF, Brest.
- Bergeron J.P., 1982. L'aspartate transcarbamylase, indice de croissance des organismes marins : perspectives et limites, in : *Actualités de biochimie marine : indices biochimiques et milieux marins*, Publ. CNEXO, Actes Colloq., 14, 177-192.
- Bergeron J.P., 1983. Approche systémique des potentialités de production secondaire pélagique : l'évolution printanière en province néritique, *Actes 17^e Symp. Européen de Biologie Marine, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, Oceanol. Acta, vol. sp., n° 4, 15-19.*
- Bergeron J.P., Alayse-Danet A.M., 1981. Aspartate transcarbamylase de la coquille Saint-Jacques, *Pecten maximus* L. (mollusque lamellibranche) : méthode de dosage et variations de l'activité dans le manteau et la gonade, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 50, 99-117.
- Boucher J., 1984. Localization of zooplankton populations in the ligurian marine front: role of ontogenic migration, *Deep-Sea Res.*, 31, 469-484.
- Ceccaldi H.J., 1981. Évolution des concepts concernant l'utilisation des méthodes de la physiologie et de la biochimie en océanographie et en biologie marine, *Oceanis*, 7, 489-509.
- Cooper L.H.N., 1960. The water flow into the English Channel from the south-west, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 39, 173-208.
- Cooper L.H.N., 1967. The physical oceanography of the Celtic Sea, *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 5, 99-110.
- Cygan Z., Zak T., 1967. The latent activities of aspartate transcarbamylase in beef liver homogenates, *Biochim. Biophys. Acta*, 134, 289-300.
- De Rosnay J., 1975. *Le microscope*, Ed. Seuil, Paris, 298 p.
- Durand D., 1979. *La systémique*, Presses Universitaires de France, Paris, 125 p.
- Fenchel T., 1974. Intrinsic rate of natural increase: the relationship with body size, *Oecologia*, 14, 317-326.
- Frontier S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes, *Bull. Ecol.*, 8, 445-464.
- Gros P., 1981. Gravelines : première étude de surveillance du site. Description statistique des données et interprétation écologique, CNEXO-COB-ELGMM pour EDF, Brest.
- Grossel H., 1981. Phytoplankton, in : Étude de surveillance écologique. Site de Paluel. Rapport final, 2^e cycle, CNEXO-COB-ELGMM pour EDF, Brest.
- Groupe Médiprod, 1983. *Remontées d'eaux sur les côtes atlantiques du Portugal*, Publ. CNEXO, Rés. Camp. Mer, 25, 115 p.
- Holling C.S., 1973. Resilience and stability of ecological systems, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4, 1-23.
- Le Borgne R., 1982. 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 zooplanctoniques et facteurs du milieu, *Océanogr. Trop.*, 17, 187-201.
- Le Fèvre-Lehoërff G., 1981 a. Zooplancton, in : Étude de surveillance écologique. Site de Paluel. Rapport final. 2^e cycle, CNEXO-COB-ELGMM pour EDF, Brest.
- Le Fèvre-Lehoërff G., 1981 b. Zooplancton, in : Étude de surveillance écologique. Site de Gravelines. Rapport final. 1^{er} cycle, CNEXO-COB-ELGMM pour EDF, Brest.
- Le Fèvre-Lehoërff G., 1982. Zooplancton, in : Étude de surveillance écologique. Site de Gravelines. Rapport final. 2^e cycle, CNEXO-COB-ELGMM pour EDF, Brest.
- Legendre L., Demers S., 1984. Towards dynamic biological oceanography and limnology, *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 2-19.
- Margalef R., 1957. La teoria de la informacion en ecologia, *Mem. R. Acad. Ci. Artes Barcelona*, 32, 373-449.
- Margalef R., 1968. *Perspectives in ecological theory*, Chicago series in Biology, The University of Chicago Press, Chicago, 111 p.
- Moal J., Samain J.F., Le Coz J.R., Daniel J.Y., 1981. Relations entre la composition chimique du seston et l'équipement enzymatique digestif du zooplancton au cours du cycle saisonnier, *Oceanis*, 7, 633-646.
- Odum E.P., 1969. The strategy of ecosystem development, *Science*, 164, 262-270.
- Patten B.C., Odum E.P., 1981. The cybernetic nature of ecosystems, *Am. Nat.*, 118, 886-895.
- Pingree R.D., Griffiths D.K., 1980. Currents driven by a steady uniform wind stress on the shelf seas around the British Isles, *Oceanol. Acta*, 3, 2, 227-236.
- Prieur L., 1979. Structures hydrologiques, chimiques, biologiques dans le bassin liguro-provençal, *Rapp. PV Comm. Int. Mer Médit.*, 25/26, 75-76.
- Prieur L., 1981. Hétérogénéité spatio-temporelle dans le bassin liguro-provençal, *Rapp. PV Comm. Int. Mer Médit.*, 27, 177-179.
- Samain J.F., Daniel J.Y., Le Coz J.R., 1977. Trypsine, amylase et protéines du zooplancton : dosage automatique et manuel, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 29, 279-289.
- Samain J.F., Le Fèvre J., Moal J., Daniel J.Y., Boucher J., 1978. Évolution de la biomasse et de la physiologie du zooplancton sur la côte nord de Bretagne en relation avec l'échouage de l'Amoco Cadiz : résultats préliminaires pour la période du 16 mars au 20 mai 1978, in : *Amoco Cadiz*, Publ. CNEXO, Actes Colloq., 6, 193-208.
- Schoffeniels E., 1973. *L'anti-hasard*, Gauthier-Villars, Paris, 137 p.
- Schoffeniels E., 1984. *Biochimie comparée*, Masson, Paris, 205 p.
- Sheldon R.W., Prakash A., Sutcliffe Jr. W.H., 1972. The size distribution of particles in the ocean, *Limnol. Oceanogr.*, 17, 327-340.
- Sieburth J. McN., Smetacek V., Lenz J., 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions, *Limnol. Oceanogr.*, 23, 1256-1263.
- Stebbing A.R.D., Heath G.W., 1984. Is growth controlled by a hierarchical system?, *Zool. J. Linn. Soc.*, 80, 345-367.
- Taylor A.H., Reid P.C., Marsh T.J., Jonas T.D., Stephens J.A., 1981. Year-to-year changes in the salinity of the eastern English Channel, 1948-1973: a budget, *J. Mar. Biol. Assoc. UK*, 61, 489-507.
- Wiener N., 1948. *Cybernetics, or control and communication in the animal and the machine*, Hermann, Paris.