

Amylase et trypsine du zooplancton et surveillance du milieu pélagique en Bretagne

Surveillance des écosystèmes
Enzymes digestives
Successions
Fluctuations
Pelagic ecosystem survey
Digestive enzymes
Successions
Fluctuations

Jean-François Samain, Jeanne Moal, Jean-René Le Coz, Jean-Yves Daniel
Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), Centre Océanologique de
Bretagne, BP 337, 29273 Brest Cedex, France.

RÉSUMÉ

Comme la composition et la physiologie des peuplements zooplanctoniques sont principalement contrôlés par les conditions du milieu, leur mesure *in situ* est une voie possible de surveillance du milieu pélagique. Les activités des enzymes digestives α amylase et trypsine du zooplancton des côtes de Bretagne ont été mesurées pendant trois ans, sachant que leurs taux varient avec la composition faunistique du peuplement et avec la nourriture disponible. Un cycle annuel des activités enzymatiques digestives est mis en évidence. Il correspond aux changements successifs dans la composition taxonomique du zooplancton et dans la nature de la nourriture disponible. Il comporte plusieurs étapes caractéristiques. La variabilité observée est analysée et attribuée à la diversité, à la stabilité et à la différence de maturité des conditions écologiques des régions étudiées.

Oceanol. Acta, 1983. Actes 17^e Symposium Européen de Biologie Marine. Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, 177-182.

ABSTRACT

Amylase and trypsin from zooplankton and survey of the pelagic ecosystem of Brittany

As the composition and physiological activity of zooplankton is mostly controlled by environmental conditions, their measurement *in situ* may be a suitable tool for monitoring the pelagic system. The digestive enzymes, amylase and trypsin, of the zooplankton of coastal waters of Brittany, have been measured during three years as their levels are related to taxonomic composition and feeding patterns of zooplankton. There is evidence of a well-defined annual cycle of these enzymes related to changes in taxonomic composition and feeding patterns with different characterized phases. Observed variability is analysed and associated with the diversity, the stability and the difference in maturity of ecological conditions in the area.

Oceanol. Acta, 1983. Proceedings 17th European Marine Biology Symposium. Brest, France, 27 September-1 October, 1982, 177-182.

INTRODUCTION

Les changements dans la composition taxonomique comme dans la physiologie des peuplements planctoniques sont essentiellement contrôlés par les conditions de l'environnement. Leur mise en évidence est une voie possible pour détecter les variations des facteurs physiques, chimiques ou biologiques du milieu marin, et réaliser ainsi une veille écologique du domaine pélagique. Dans ce sens, nous présentons une approche écophysiologique qui consiste à mesurer l'activité de

deux enzymes digestives, l'amylase et la trypsine du zooplancton, dont les taux sont définis à la fois par la composition faunistique du peuplement et par sa relation avec le milieu trophique (Samain *et al.*, 1980 a). Plusieurs écosystèmes des côtes de Bretagne ont été suivis pendant des périodes de 3 ans, afin de tenter de caractériser par cette approche les phénomènes de successions faunistiques et les réponses du zooplancton aux changements trophiques au cours du cycle annuel. Les causes principales de fluctuations naturelles autour de la moyenne ont été recherchées.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Échantillonnage

Le mésozooplancton est pêché par traits verticaux du fond à la surface au filet triple WP2 de 200 μ de vide de maille. Le contenu d'un collecteur est traité pour les analyses biochimiques. L'échantillon de zooplancton est broyé à 4^o dans de l'eau distillée au potter de Thomas. Les protéines solubles, l'amylase et la trypsine sont analysées selon la méthode de Samain *et al.* (1977). Les prélèvements ont été effectués tous les mois pendant la période productive et de façon plus espacée en hiver, selon un réseau de stations propre à chaque écosystème considéré. Trois secteurs géographiques des côtes bretonnes ont été explorés d'Est en Ouest : la côte Nord-Finistère, de la baie de St-Brieuc jusqu'à Ouessant. L'étude de ce secteur a été réalisée pendant 3 ans de mars 1978 à septembre 1980. Un réseau de 30 stations couvre la zone depuis le fond des baies et des estuaires jusqu'à 30 milles au large. La rade de Brest, sur un réseau de quatre stations, a été suivie de 1978 à 1980. Des prélèvements exploratoires ont été réalisés en Mer d'Iroise de 1979 à 1981 sur un réseau de 20 stations couvrant la région Ouest de la Bretagne, de Ouessant à Audierne, jusqu'à 60 milles au large. Afin de situer cette étude par rapport à des mesures conventionnelles, quelques indications concernant la biomasse moyenne des trois régions et la composition faunistique du Nord-Finistère sont données à titre indicatif. Ces données seront analysées et discutées de façon exhaustive dans un article en préparation.

Traitement des données

Les études sur la régulation de la synthèse des enzymes digestives ont permis d'établir que chaque espèce de copépodes avait un équipement en amylase et en trypsine distinct pour des conditions nutritives données (Moal *et al.*, 1981). Dans ces conditions, l'équipement digestif d'un peuplement, pour un environnement trophique constant, dépend de sa composition faunistique. Par contre, les changements des conditions nutritives se traduisent pour chaque espèce par une modification de l'équipement en amylase et en trypsine probablement en relation avec ses besoins (Samain *et al.*, 1981; 1982). Il en résulte que la variation des conditions nutritives se traduira pour un même peuplement par un changement de l'équipement digestif de l'ensemble des espèces qui le composent. En conclusion, dans le milieu pélagique, l'étude des variations des taux d'amylase et de trypsine des copépodes traduiront les variations de composition faunistique des peuplements, ainsi que les changements dans leur source de nourriture. A chaque station, l'activité spécifique de l'amylase du prélèvement total de zooplancton est reportée graphiquement en fonction de l'activité spécifique de la trypsine (Samain *et al.*, 1980 a). Toute variation de la composition faunistique ou de l'environnement trophique modifie la position des points ainsi obtenus. Les valeurs moyennes et les écarts types de l'activité spécifique de l'amylase et de la trypsine ont été calculés

pour chaque période et pour chaque secteur géographique considérés. Pour la rade de Brest, la moyenne mensuelle est calculée sur trois ans.

RÉSULTATS

Description du cycle annuel moyen

On observe un cycle de variations des activités enzymatiques au cours de l'année (fig. 1 b). Un tel cycle s'observe aussi pour le Nord-Finistère et la Mer d'Iroise (fig. 1 c et 1 a). Il se caractérise par un sens de rotation dont le pas est à droite. Au début du printemps on observe les valeurs les plus élevées des deux activités; à la fin du printemps et l'été, les valeurs les plus basses; le début de l'automne se caractérise par des valeurs élevées en amylase et faibles en trypsine; à la fin de l'automne, les valeurs d'amylase baissent à nouveau.

Il est possible de distinguer cinq phases au cours des cycles enregistrés (fig. 1). Ces phases sont de stabilité différente. Les deux premières phases sont instables : première phase, de la fin de l'automne au début du printemps (octobre-novembre à janvier-février-mars) où les taux enzymatiques deviennent maximaux; deuxième phase : (avril-mai) où ils diminuent; la troisième phase est stable (mai-juin-juillet); les deux dernières phases sont instables : quatrième phase (août-septembre), où les taux de l'amylase montent à leurs valeurs maximales, cinquième phase (septembre-octobre) où la chute d'activité est plus ou moins marquée selon les écosystèmes.

Enfin, la comparaison des trois secteurs géographiques étudiés montre aussi une évolution globale de la position moyenne du cycle observé; centré sur des valeurs élevées en amylase et en trypsine pour le Nord-Finistère, il se déplace progressivement vers des valeurs basses quand on considère la rade de Brest, puis la Mer d'Iroise. Inversement, les biomasses protéiques moyennes annuelles augmentent parallèlement d'un facteur 2 d'Est en Ouest (voir fig. 4).

Les moyennes de chaque période considérée se caractérisent aussi par leur écart type : pour la rade de Brest (fig. 1 b), il est faible pendant l'été, et important de la fin de l'été à l'automne et au début du printemps; comme pour le Nord-Finistère (fig. 1 c) qui présente par contre une variabilité générale plus grande. Pour la Mer d'Iroise (fig. 1 a), les valeurs moyennes mensuelles sont plus rapprochées, notamment de mai à août, et la variabilité est moyenne tout au cours du cycle.

L'étude détaillée des résultats obtenus pour le secteur du Nord-Finistère montre que l'ensemble des stations considérées à une même période regroupe en fait plusieurs situations différentes qui correspondent à des aires géographiques identifiées (fig. 2). Cependant, cette différence est relative, car elle peut varier aussi selon la période considérée : si au mois de mars, les valeurs aux stations sont très dispersées, au mois de juin elles sont très regroupées. Nos données de biomasse montrent qu'en mars, la production commence à la côte de façon indépendante dans chaque écosystème

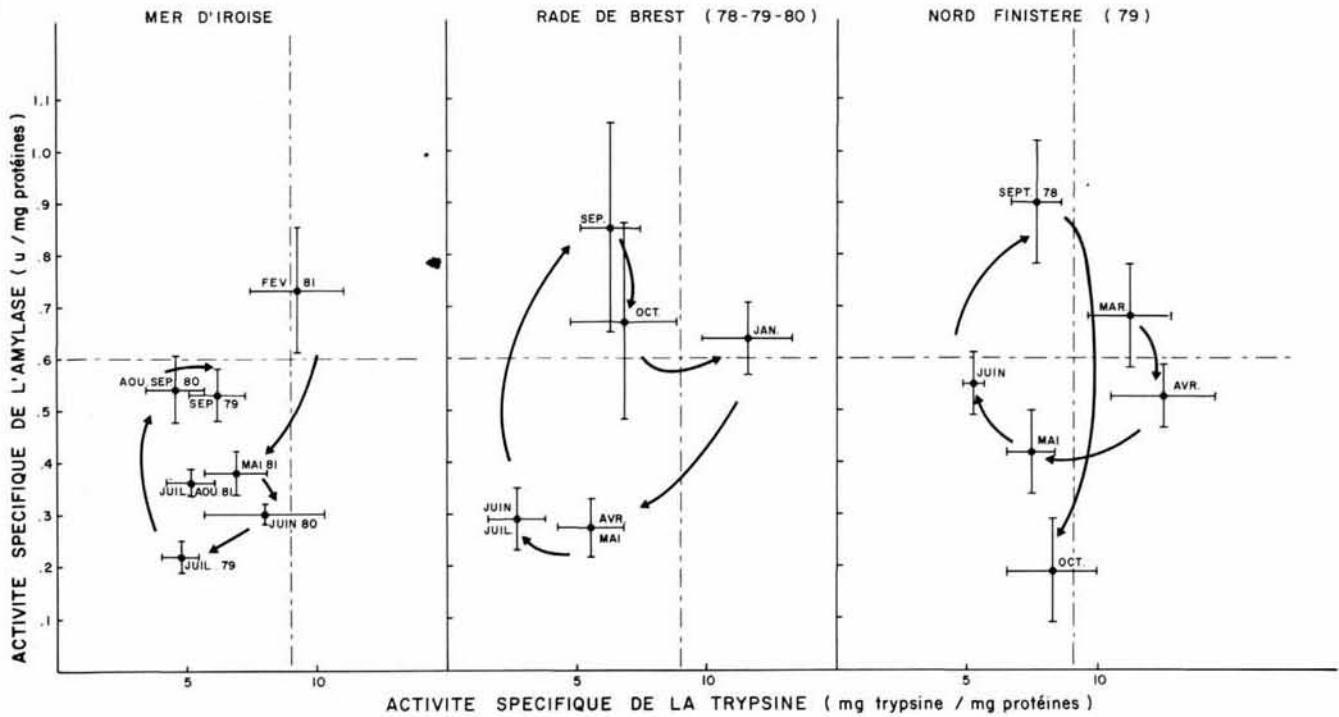


Figure 1

Évolution des activités spécifiques de l'amylase et de la trypsine du zooplancton (moyenne des données mensuelles et intervalle de confiance au seuil de 95 %) : a) Iroise ; b) rade de Brest ; c) côte Nord de Bretagne (Nord-Finistère).

Amylase and trypsin specific activity changes in zooplankton (mean and standard deviation of monthly data 95% confidence) : a) Iroise ; b) Bay of Brest ; c) North coast of Brittany (North Finistere).

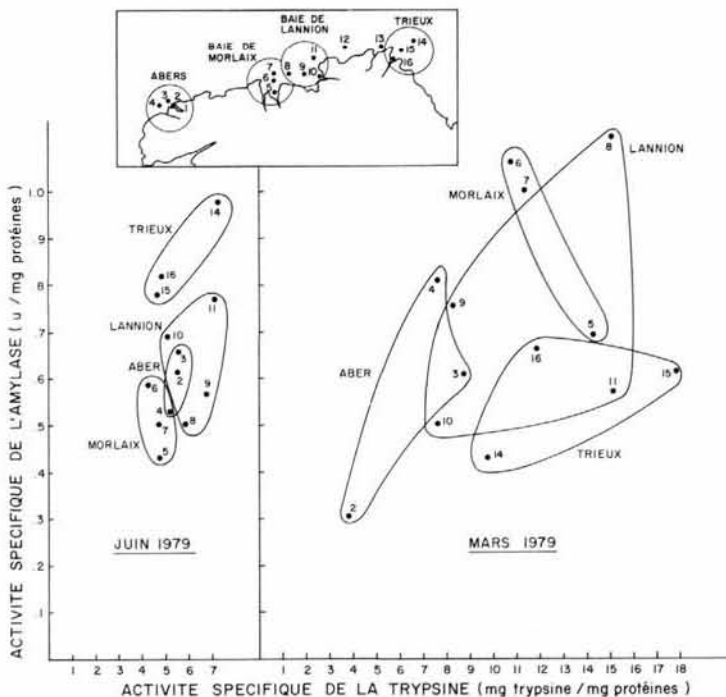


Figure 2

Évolution des activités spécifiques de l'amylase et de la trypsine du zooplancton dans différents secteurs côtiers du Nord-Finistère (mars et juin 1979).

Amylase and trypsin specific activity changes in zooplankton on different coastal areas of the Northern coast of Brittany (March and June 1979).

côtier, alors qu'en juin, ces écosystèmes sont contaminés par la production du large qui les rend très homogènes.

De même, le traitement séparé des données de deux années successives d'un secteur géographique définissant un même écosystème (baies de Morlaix et de Lannion) montre des situations notablement différentes qui introduisent une grande variabilité lorsque l'on

procède au calcul des moyennes pluriannuelles (fig. 3) : en 1979, une progression peut être observée de mars à juin, alors qu'en 1980, les mois de mars, avril et mai ne peuvent être significativement distingués.

La comparaison des biomasses protéiques du zooplancton au mois de mars de ces deux années (fig. 4) montre que la biomasse en 1979 est en moyenne infé-

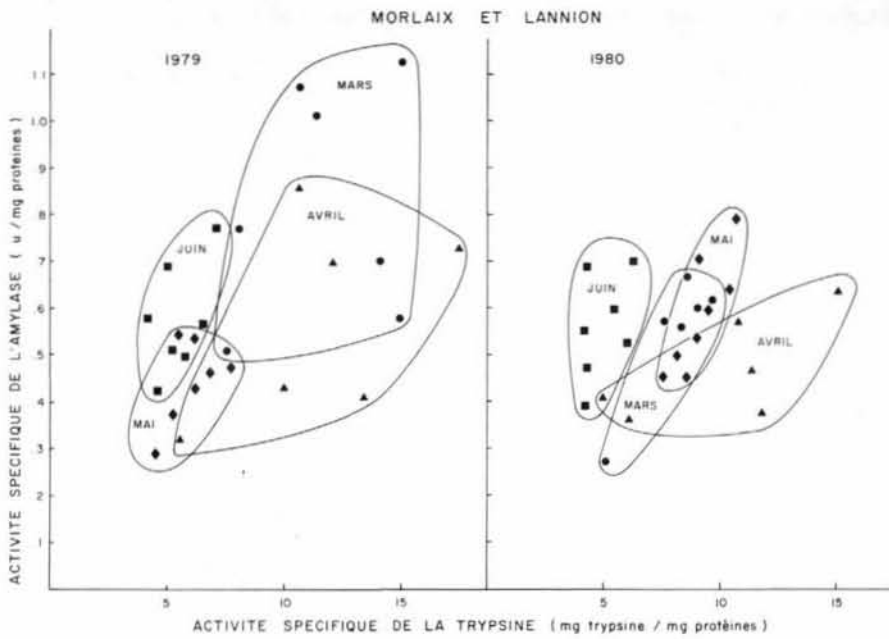


Figure 3

Comparaison des activités spécifiques de l'amylase et de la trypsin du zooplancton en baies de Morlaix et de Lannion entre 1979 et 1980.

Comparison of amylase and trypsin activity changes in zooplankton on the Morlaix and Lannion Bays on 1979 and 1980.

Figure 4

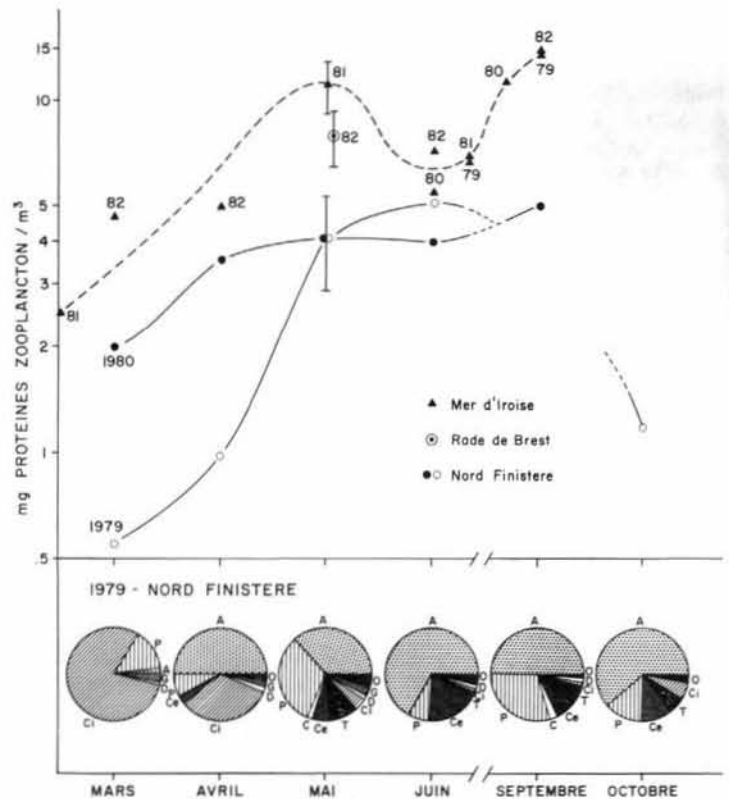
Haut : biomasse protéique moyenne du zooplancton (mg/m^3 ; échelle logarithmique) en fonction des mois : en Mer d'Iroise (données de 1979 à 1982), sur la côte Nord de Bretagne (Nord-Finistère) (1979 et 1980); les intervalles de confiance au seuil de 95 % sont figurés au mois de mai, où l'on dispose de données de la rade de Brest (1983).

Bas : distribution relative des principales espèces du zooplancton de la côte Nord de Bretagne en 1979 : moyenne de 3 à 9 échantillons par mois pris au hasard dans les groupes définis par l'analyse enzymatique.

C : *Calanus helgolandicus*; P : *Paracalanus parvus* + *Pseudocalanus minutus*; A : *Acartia* sp.; Ci : larves de cirripèdes; O : *Oikopleura* sp.; T : *Temora longicornis*; Ce : *Centropages typicus* + *hamatus*; D : larves de décapodes; G : larves de gastéropodes.

Up : mean proteic zooplankton biomass (mg/m^3 logarithmic scale) versus months : Iroise Sea (1979-1982 data), North coasts of Brittany (North Finistère; 1979-1980); standard deviation is reported on May (95 % confidence) where data from Bay of Brest are available.

Down : percentage of major zooplankton species from the North coasts of Brittany (North Finistère) in 1979 : mean for 3 to 9 random samples from groups of stations identified by the enzymatic analysis.



rieure à celle de 1980, traduisant une différence de maturité. Les températures moyennes de mars 1979 sont inférieures de 1 degré C à celles de 1980. Au mois de mai et juin, l'écart de biomasse est comblé et la température moyenne est semblable pour les deux années.

DISCUSSION

Le cycle enzymatique

Les premières observations faites en rade de Brest et sur le secteur Nord-Finistère permettaient de mettre en

évidence l'existence d'un cycle par la mesure des activités spécifiques de l'amylase et de la trypsin (Samain *et al.*, 1980 a). Ce cycle correspondrait aux successions annuelles des espèces des peuplements de zooplancton et à l'adaptation de chacune des espèces aux variations des caractéristiques de leur environnement trophique (Moal *et al.*, 1981). L'extension des observations à plusieurs années d'étude et plusieurs secteurs géographiques permet de confirmer la reproductibilité du phénomène et d'en définir les constantes : un sens de rotation de pas à droite avec une dynamique saisonnière aux phases caractéristiques du cycle annuel.

En terme de physiologie de la nutrition, ces différentes

phases correspondraient, selon nos résultats sur la régulation de la synthèse des enzymes digestives (Samain *et al.*, 1980 b; 1981; Samain, Moal, 1982), à différentes situations de saturation des besoins des organismes par le milieu nutritif. Ces besoins seraient variables selon les espèces et la période considérée. Au cours du cycle annuel on distingue :

— *La phase 1 — fin de l'hiver* : réveil physiologique, activation des synthèses d'enzymes digestives, augmentation de la nourriture disponible, besoins de production non couverts par le milieu, production dépendante de la nourriture disponible.

— *La phase 2 — printemps* : répression des synthèses des enzymes digestives et augmentation de la nourriture disponible, besoins de production couverts par un milieu devenant saturant, adaptation du niveau d'assimilation aux besoins.

— *La phase 3 — été* : répression maximum des enzymes digestives, besoins de production couverts par un milieu très saturant (pour les phases 2 et 3, la vitesse de production serait maximum en l'absence de facteur limitant autre que trophique; Samain *et al.*, 1983).

— *La phase 4 — fin d'été* : activation de la synthèse de l'amylase, la nourriture redeviendrait limitante, conséquence de l'apparition d'une compétition pour une biomasse abondante de prédateurs herbivores.

— *La phase 5 — automne* : chute générale du métabolisme, dormance physiologique, métabolisme minimum correspondant au métabolisme basal de maintien.

Variabilité

Ce cycle annuel se trouve soumis à plusieurs sources de variabilité exprimées par l'écart type à la moyenne. Le premier facteur de variabilité est l'hétérogénéité de l'écosystème. Les données de la côte Nord-Finistère (fig. 1 c) présentent la variabilité la plus grande car elles résultent du regroupement de plusieurs situations qui se distinguent surtout au printemps (fig. 2). Les écarts types diminuent généralement en été quand la production se développe et que les secteurs géographiques initialement isolés se contaminent mutuellement. Les fluctuations de la moyenne, liées au regroupement de situations écologiques différentes, peuvent être diminuées en compartimentant le secteur étudié en zones fonctionnant indépendamment, que nous qualifierons d'écosystèmes homogènes. Ce critère est à considérer en premier pour rendre possible la comparaison de diverses années ou de divers secteurs géographiques.

La seconde source de variabilité est liée à la dynamique de l'écosystème. Des observations pendant la période où la situation évolue le plus vite présenteront des valeurs dispersées rendant la comparaison des différentes situations difficile. Cependant, ces périodes instables auront l'avantage d'être très sensibles à de petites modifications du milieu. Des prélèvements

effectués en phase stable (phase 3) permettront de comparer des régions ou des années, mais la stabilité a pour conséquences que seules des fluctuations importantes du milieu pourront être enregistrées pendant cette phase.

Une troisième source possible de fluctuation résulte des variations annuelles de maturité du système. Elles se traduisent par un décalage des phases par rapport à l'époque habituelle d'observation. Ainsi l'année 1979 apparaît comme une année tardive par rapport à 1980 si l'on considère les biomasses du zooplancton en mars (fig. 4). Ceci se traduit au printemps dans l'analyse écophysologique par l'observation de l'écosystème dans des phases (2 et 3) en 1979 et phase 3 en 1980. De même, la comparaison des biomasses des trois secteurs géographiques Nord-Finistère, rade de Brest et Mer d'Iroise (fig. 4), fait apparaître un gradient croissant de maturité, que paraît traduire la différence de centrage des cycles sur le diagramme des enzymes digestives. En effet, l'abaissement moyen des taux enzymatiques reflèterait des conditions moyennes croissantes de saturation des espèces par l'environnement trophique depuis l'Est jusqu'à l'Ouest. Ce résultat est conforme aux données générales concernant cette région : la structure hydrodynamique de cette zone est fortement marquée par l'hydrodynamisme local qui contribue à la mise en place d'un front thermique saisonnier en Iroise (Dietrich, 1950; Le Magueresse, 1974; Raillard, 1975; 1976; Pingree *et al.*, 1975). Les conséquences sur l'écosystème pélagique vont effectivement dans le sens de plus fortes concentrations en chlorophylle dans le secteur Ouest que dans le secteur Est (Lefevre, Grall, 1970; Grall *et al.*, 1971; Pingree *et al.*, 1978). La rade de Brest, qui se caractérise par un régime de baie avec apports de fertilisants par les rivières, présente des teneurs en chlorophylle *a* intermédiaires (Ricard, comm. pers.).

CONCLUSION

La succession des espèces et des peuplements en liaison avec le cycle saisonnier peut être suivie par la méthode écophysologique. Les caractéristiques moyennes des successions intervenant dans divers écosystèmes pélagiques peuvent être définies rapidement par cette méthode, ainsi que leurs fluctuations. Les fluctuations de l'écosystème se traduisent au niveau de son homogénéité, de sa dynamique ou de sa maturité. Leur causalité reste à déterminer. La méthode écophysologique, dans la mesure où elle permet d'enregistrer successions et fluctuations de l'écosystème pélagique avec une relative facilité de mise en œuvre comparée à des études pluriannuelles exhaustives, peut contribuer efficacement à la réalisation d'états de référence dans le cadre de programmes pluriannuels pour la veille écologique du milieu pélagique.

RÉFÉRENCES

- Dietrich G.**, 1950. Die anomale jahreschwankung der wärmeinhalt in englischen kanal, ihre ursachen und auswirkung, *Dtsch. Hydrogr. Z.*, **3**, 184-201.
- Grall J. R., Le Fèvre-Le Hoerff G., Le Fèvre J.**, 1971. Observations sur la distribution du plancton à proximité d'Ouessant en juin 1969 et ses relations avec le milieu physique, *Cah. Océanogr.*, **23**, 2, 145-170.
- Le Fèvre J., Grall J.-R.**, 1970. On the relationships of *Noctiluca* swarming off the Western coast of Brittany with hydrological features and plankton characteristics of the environment, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, **4**, 287-306.
- Le Magueresse A.**, 1974. La structure thermique sur le plateau continental Ouest Bretagne, son évolution annuelle et quelques aspects de sa variabilité dans une zone frontale, *Thèse Doct. 3^e cycle, Univ. Bretagne Occidentale*, 138 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**, 6, 633-646.
- Pingree R. D., Pugh P. R., Holligan P. M., Forster G. R.**, 1975. Summer phytoplankton blooms and red tides along tidal front in the approaches to the English Channel, *Nature*, **258**, 5537, 672-677.
- Pingree R. D., Holligan P. M., Mardell G. F.**, 1978. The effects of vertical stability on phytoplankton distribution in the summer and the Northwest European shelf, *Deep-Sea Res.*, **25**, 1011-1028.
- Raillard J.**, 1975. Les zones frontales dans le nord du Golfe de Gascogne et en Mer Celtique. Laboratoire d'Océanographie Physique, Univ. Bretagne Occidentale, Rapport Scientifique n° 7, Convention DRME.
- Raillard J.**, 1976. Nouvelles recherches sur quelques aspects de la structure thermique marine sur le plateau continental breton. Laboratoire d'Océanographie Physique, Univ. Bretagne Occidentale, Rapport Scientifique n° 9, Convention DRME.
- Samain J.-F., Moal J.**, 1982. Activités amylasique et trypsique du zooplancton, indices de nutrition ? Perspectives et limites, *Actualités de Biochimie Marine, GABIM, Série « Actes de Colloques » CNEXO*, Vol. 5.
- 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. Écol.*, **29**, 279-289.
- Samain J.-F., Moal J., Coum A., Le Coz J.-R., Daniel J.-Y.**, 1980 a. Effects of the « Amoco Cadiz » oil spill on zooplancton. A new possibility of ecophysiological survey, *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, **33**, 225-235.
- Samain J.-F., Moal J., Daniel J.-Y., Le Coz J.-R., Jezequel M.**, 1980 b. The digestive enzymes amylase and trypsin during the development of *Artemia*. Effect of food conditions, in : *The brine shrimp Artemia*, Vol. 2, edited by G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels and E. Jaspers, Universa Press, Wetteren, Belgium.
- Samain J.-F., Moal J., Daniel J.-Y., Le Coz J.-R.**, 1981. Possible processes of nutritive adaptations for zooplankton : a demonstration on *Artemia*. *Kiel. Meeresforschung. Sonderh. J.*, **5**, 218-228.
- Samain J.-F., Hernandorena A., Van Wormhoudt A., Daniel J.-Y., Jestin O., Le Coz J.-R.**, 1983. L'activité amylasique du zooplancton et son substrat : conséquences écologiques. *Actualités de Biochimie Marine, GABIM, Océanis*, **9**, 3, 257-263.