

Proc. 9th Europ. mar. biol. Symp., 1975, pp. 329-341
Harold Barnes, Editor
Aberdeen University Press

ÉTUDE DE LA NUTRITION DU ZOOPLANCTON EN ZONE D'UPWELLING PAR LA MESURE DES ACTIVITÉS ENZYMATIQUES DIGESTIVES¹

J. BOUCHER et J. F. SAMAIN

Centre Océanologique de Bretagne, Brest, France

Resumé: La nutrition du zooplancton d'un écosystème d'upwelling est étudiée dans les conditions du milieu par la mesure des activités de l'amylase et des protéases. L'hypothèse de la signification d'indice de nutrition de l'activité spécifique de l'amylase est confirmée par une corrélation avec l'indice de broutage de Lorenzen. L'absence de corrélation entre ces deux activités enzymatiques permet de définir le régime alimentaire des principaux composants de la population. Les variations de l'activité trophique de *Calanus*, *Temora*, *Acartia* et *Podon* sont décrites et discutées en fonction des conditions écologiques et trophiques. —

Abstract: The feeding of the zooplankton has been studied in the natural environment of an upwelling ecosystem by measurements of amylase and protease activities. The hypothesis of enzymatic specific activity as a nutritional index is extended by a correlation with Lorenzen's grazing index. There is no correlation between amylase and protease activity so the diet of the populations is described by the ratio of these two enzymatic activities. Variations of relative feeding rate for *Calanus*, *Temora*, *Acartia*, *Podon*, and for the total sample are discussed in relation to the ecological and trophic characteristics of the environment. —

INTRODUCTION

L'étude de la nutrition du zooplancton dans les conditions du milieu par les méthodes de la physiologie, est particulièrement délicate. En effet, la petite taille et la fragilité des organismes jointes à la difficulté de reproduire "in vitro" les conditions naturelles, rendent difficiles l'extrapolation au domaine marin des mesures effectuées en laboratoire. Nous avons mis au point une méthode d'estimation de la nutrition des animaux *in vivo* en nous basant sur le principe des mécanismes de régulations cellulaires, en particulier au niveau des synthèses enzymatiques. La valeur d'indice de nutrition, des activités de l'amylase et des protéases, est déjà établie pour divers organismes, Vertébrés et

¹ Contribution no. 313 du Département Scientifique.

Invertébrés. La relation entre ces deux paramètres est complexe. En effet les activités enzymatiques, régulées par de nombreux facteurs, apparaissent comme une fonction de la biologie des organismes (âge, conditions de développement, état physiologique) aussi bien que des conditions de nutrition: comportement alimentaire, régime, taux d'ingestion. Cependant l'influence des variations de ces conditions trophiques sur l'activité des enzymes digestives a été mise en évidence. Ben Abdeljlil & Desnuelle (1963) et Reboud *et al.*, (1966) mettent en évidence chez le rat, l'adaptation des enzymes pancréatiques à la composition du régime; Lebas, Corring & Courtot (1971) ont montré, chez le lapin, que la synthèse de l'amylase est stimulée par l'alimentation; Barrington (1962) a rassemblé dans un ouvrage de synthèse les connaissances similaires sur les enzymes digestives des Invertébrés.

Nous avons vérifié la valeur d'indice de la nutrition de l'amylase pour les Copépodes (Boucher & Samain, 1974). Deux types de travaux sont entrepris parallèlement: une vérification expérimentale des facteurs internes et externes influençant les sécrétions enzymatiques digestives, et d'autre part une application aux problèmes écologiques. Ce sont les résultats obtenus dans ce deuxième domaine qui font l'objet de l'étude présentée ici.

Les activités de l'amylase et des protéases du zooplancton ont été mesurées au cours des campagnes *Cineca III* et *Cineca V du N.O. Jean Charcot* dans les zones de remontée d'eau profonde du Maroc et de Mauritanie. Ces mesures permettent: de mettre en évidence la corrélation de ce nouvel indice amylassique avec le pourcentage de dégradation des pigments chlorophylliens, d'expliquer et de quantifier l'influence des variations de la composition faunistique. Le régime alimentaire des principaux composants des populations est défini; les variations de ce régime alimentaire et de l'activité trophique des populations ou des individus sont discutées en fonction des conditions écologiques.

MATERIEL ET METHODES

PRÉLÈVEMENTS

Le filet W.P.2. et le filet à larve type F.A.O., respectivement de 200 et 500 μm de vide de maille, ont été utilisés pour prélever les échantillons. Nous les désignerons par les initiales W.P. et F.L. Les traits de pêches sont horizontaux, à des profondeurs échelonnées entre la surface et le fond. Les stations ont été choisies suivant leurs caractéristiques physicochimiques et biologiques pour décrire les divers stades d'évolution des processus d'enrichissement par remontée d'eau profonde

NUTRITION DU ZOOPLANCTON

(Fig. 1). Une expérience pour suivre l'évolution dans le temps d'une même masse d'eau marquée par une bouée dérivante, a été réalisée par des prélèvements périodiques. En station les prélèvements ont été répétés périodiquement toutes les quatre heures pendant 48 à 70 heures pour s'affranchir de la variabilité due aux rythmes à courtes périodes du type circadien.

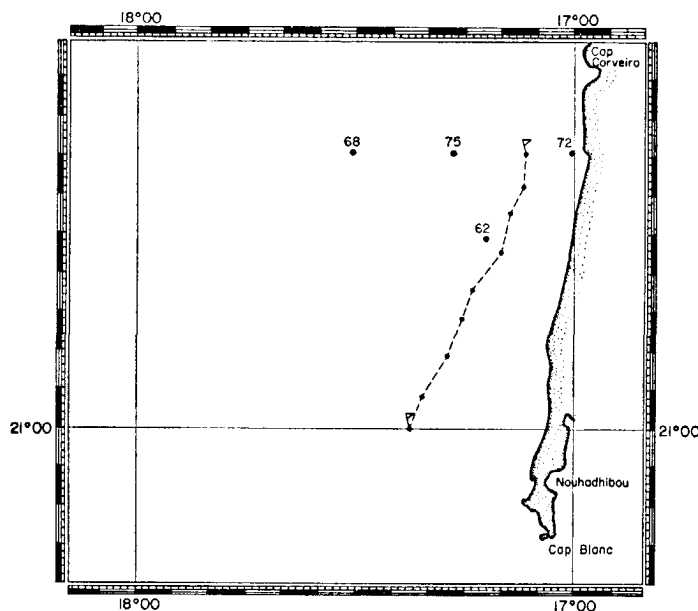


Fig. 1. Disposition des stations et points de prélèvements suivant le trajet de la bouée laboratoire au cours de la campagne *Cineca V*.

MÉTHODES DE DOSAGE

Les pêches sont fractionnées en trois aliquotes respectivement utilisées pour l'inventaire faunistique, le tri d'organismes, les mesures biochimiques. Les activités enzymatiques sont dosées sur le broyat d'une aliquote de la pêche et sur des individus triés par catégories spécifiques. L'activité des protéases est mesurée par le dosage des acides aminés libérés à partir de la caséine. L'amylase est dosée par une méthode iodométrique. Les protéines sont dosées par la méthode de Lowry. L'ensemble des techniques utilisées a fait l'objet d'une mise au point adaptée aux propriétés physico-chimiques des enzymes ainsi qu' à la nature du matériel biologique (Samain & Boucher, 1974). Les activités enzymatiques de l'échantillon sont rapportées à son poids de protéines solubles. Les valeurs d'activités peuvent ainsi être comparées entre elles indépendamment des variations de biomasse. Nous désignerons cette valeur par le terme activité spécifique de l'amylase ou des protéases.

RESULTATS

COMPOSITION FAUNISTIQUE

Les échantillons prélevés au filet W.P.2 sont essentiellement constitués, pour la région mauritanienne, de Copépodes, de Cladocères et de Chaethognathes. Les Copépodes représentent 80 à 95% du nombre d'individus. Les genres rencontrés sont: *Calanus* sp.¹, *Clausocalanus*, *Euchaeta*, *Temora*, *Centropages*, *Pleuromamma*, *Candacia*, *Acartia*, *Oithona*, *Oncaea*, *Corycaeus* et *Euterpina*. Ils sont présents dans toutes les pêches et les grosses biomasses sont dues aux abondances de *Calanus*, d'*Acartia* ou d'*Oncaea*. Ces genres sont généralement représentés par une seule espèce² par exemple: *Calanoïdes carinatus* (Krøyer), *Temora stylifera* (Dana), *Acartia clausi* Giesbrecht. Les Cladocères appartiennent à l'espèce *Podon intermedius* Lillejborg. A ce niveau systématique détermination, la composition qualitative des prélèvements est homogène pour toutes les stations. Par contre des variations de biomasse et de rapports entre les différents composants des populations ont été observé. Les pourcentages moyens d'abondance des principaux genres sont résumés dans le Tableau I. On enregistre des variations de l'ordre de 1 à 5 suivant les stations. Toutefois la variabilité de l'échantillonnage dans une même station est d'un ordre de grandeur voisin. L'influence sur ces variations de l'hétérogénéité des distributions verticales des organismes, et des conditions écologiques, ainsi que des comparaisons avec d'autres zones d'upwelling font l'objet d'une autre étude (Boucher, en prep.). Les pêches au filet à larve F.L. complètent cette description de la faune par la capture d'individus de tailles plus importantes. Ce sont quelques larves de Crustacés et de Poissons et un grand nombre de Siphonophores.

CORRÉLATION AVEC L'INDICE DE GRAZING

Lorenzen (1967) considère que la principale source de phaeopigments est due au broutage des Copépodes sur le phytoplancton. Le rapport de la quantité de pigments dégradés à la somme des pigments chlorophylliens dégradés et non dégradés constitue donc un indice de grazing. Cette théorie est étayée par des observations sur la distribution relative du phyto- et du zooplancton et par une corrélation positive avec la biomasse zooplanctonique. Il était nécessaire de comparer cet indice avec l'activité enzymatique comme estimation de la nutrition. Au cours

¹ Ce genre a été récemment révisé et nous engloberons sous le terme *Calanus* les anciennes et nouvelles dénominations.

² Le résultat des mesures sur les individus triés au niveau spécifique sur le bateau, sont désignés par le nom du genre sur les illustrations et le texte.

NUTRITION DU ZOOPLANCTON

de la campagne *Cineca-Charcot III* l'activité spécifique amyliasique du zooplancton et les pourcentages de phaeophytine dans les pigments phytoplanctoniques ont été mesurés simultanément.¹ Cette comparaison montre que l'activité spécifique de l'amylase croît avec le pourcentage de pigments chlorophylliens dégradés (Fig. 2). La corrélation est significative au seuil 5%, coefficient de corrélation $r = 0,50$.

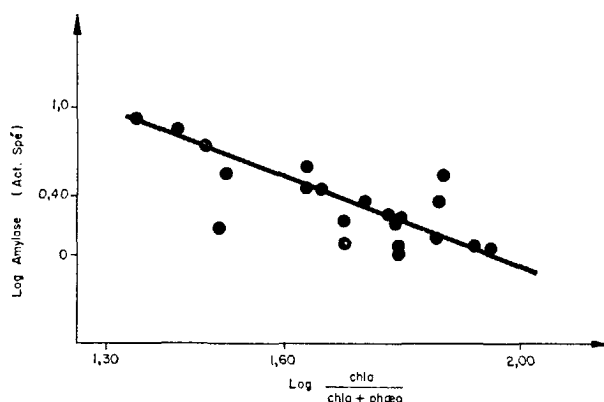


Fig. 2. Corrélation de l'activité spécifique amyliasique (en ordonnée) avec l'indice de grazing de Lorenzen après transformation logarithmique des valeurs; $r = 0,50$: mesures faites lors de la campagne *Cineca V*.

LA RÉGIME ALIMENTAIRE ET SES VARIATIONS

Une activité amyliasique et une activité protéasique ont été mises en évidence pour tous les Copépodes et le Cladocère étudiés. Ces organismes sont donc susceptibles de digérer des particules d'origine animale ou végétale. Pour préciser le régime alimentaire de ces omnivores, nous avons comparé les mesures de deux séries d'échantillons prélevés simultanément avec les filets W.P.2. et F.L. en deux stations (Stn 72 et 75). Les échantillons prélevés au filet à larves sont composés de 30 à 80% de Siphonophores et pour le reste de Copépodes et de Cladocères. Les Copépodes de petite taille, *Corycaeus*, *Oithona*, *Oncaea* et les formes juvéniles ne sont pas capturés. La comparaison des courbes (Fig. 3) montre une bonne corrélation entre les activités spécifiques de l'amylase des deux types d'échantillons. Par contre les variations de l'activité protéasique sont indépendantes pour les deux échantillons dans les deux stations. L'activité amyliasique correspond à l'activité des *Calanus*, *Clausocalanus*, *Candacia*, *Temora*, *Acartia*, *Pleuromamma* et *Podon*, seuls organismes capturés par les deux types de filet.

La différence qui se situe au niveau des Siphonophores très abondants

¹ Les mesures de pigments chlorophylliens nous ont été communiquées par J. Neveux.

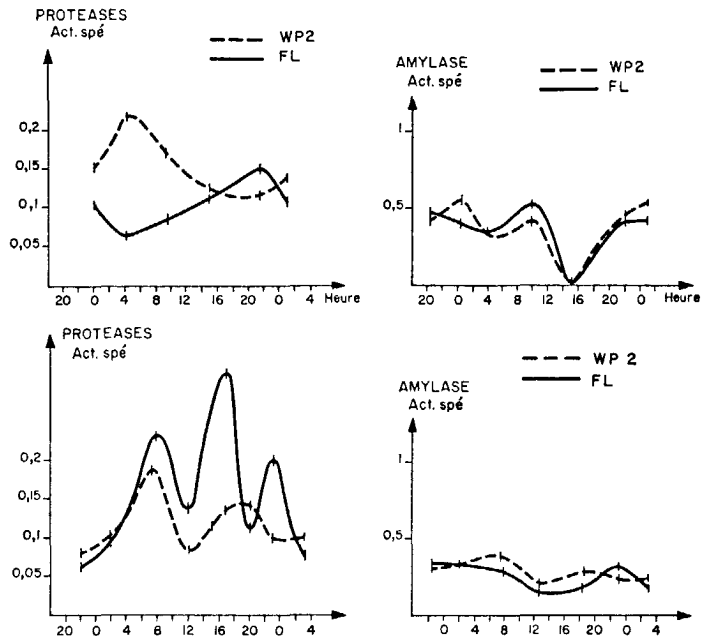


Fig. 3. Comparaison des activités spécifiques de l'amylase et des protéases pour deux séries d'échantillons prélevés au filet W.P.2. et au filet à larve en deux stations (72 et 75) de la campagne *Cineca V*.

dans les pêches prélevées au filet à larves n'affecte pas l'activité amylasique. Par contre elle affecte l'activité protéasique qui montre une grande variabilité d'une station à l'autre. Ceci tend à confirmer le régime carnivore des Siphonophores.

L'expérience réalisée en suivant la bouée dérivante permet de préciser ces premiers résultats. L'activité spécifique de l'amylase est tracée en fonction de la succession dans le temps des prélèvements (Fig. 4). Il n'y

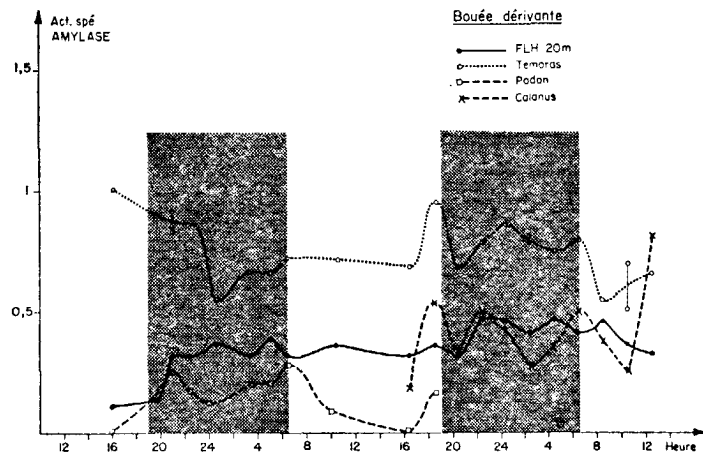


Fig. 4. Variations de l'activité spécifique de l'amylase du prélèvement et de trois espèces triées à partir d'une aliquote, suivant le parcours d'une bouée dérivante marquant une masse d'eau.

NUTRITION DU ZOOPLANCTON

a pas d'augmentation nette de cette activité. Sur la même courbe nous avons porté l'activité spécifique mesurée pour *Temora*, *Calanus* et *Podon*. Ces trois genres sont classés par ordre d'activité décroissante et leur activité moyenne apparaît également constante.

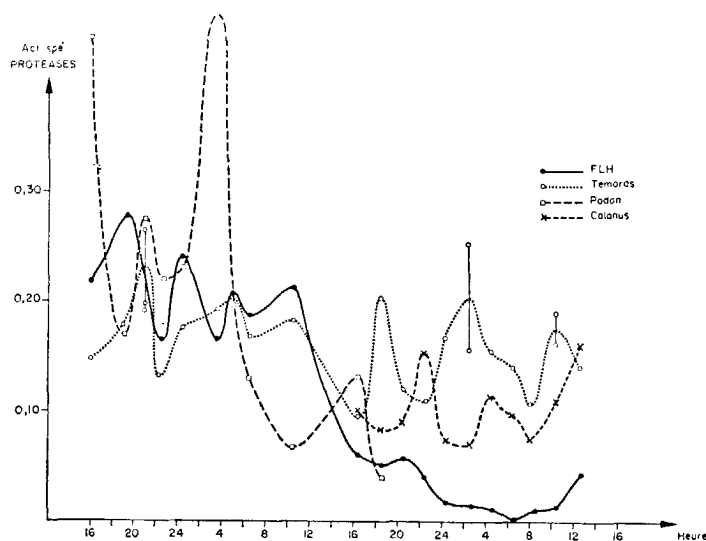


Fig. 5. Variations de l'activité spécifique des protéases du prélèvement et de trois espèces triées à partir d'une aliquote, suivant le parcours d'une bouée dérivante marquant une masse d'eau.

La même représentation est adoptée pour l'activité spécifique des protéases (Fig. 5). On remarque une décroissance de l'activité protéasique du prélèvement qui correspond à la décroissance d'activité des *Podon*. Là encore, *Temora* et *Calanus* ont une activité moyenne constante. Ceci confirme les résultats obtenus pour la comparaison des deux types de prélèvements: pour un même individu il n'y a pas de corrélation entre les activités enzymatiques amylasiques et protéasiques. Ceci est en accord avec la stimulation spécifique des synthèses d'enzymes digestives, par la nature des aliments ingérés montrée chez le rat par Marchis-Mouren, Pasero & Desnuelle (1963). Du rapport entre ces deux activités enzymatiques nous pouvons déduire la constitution du régime alimentaire:

Au niveau spécifique *Podon intermedius* apparaît comme un omnivore à forte tendance carnivore (amylase faible et constante, protéases très variables à forte amplitude), *Calanus* et *Temora* comme des omnivores. *Podon* montre une variation des caractéristiques de la nutrition au cours de l'expérience.

Au niveau des peuplements cette variation peut être attribuée à deux causes: disparition des Siphonophores dans les prélèvements et

diminution de l'activité carnivore de *Podon*. Il est difficile de préciser la part due à chacune de ces causes; de plus il peut s'agir d'une variation du régime alimentaire. Nous avons pu mettre en évidence un tel changement de régime pour *Calanus* et *Temora*. Ces deux genres sont triés dans les prélèvements effectués en deux stations choisies l'une dans la tache de remontée en surface d'eau profonde (Stn. 72) et l'autre en dehors, au-delà du front thermique (Stn. 75). Elles sont distantes de 10 milles nautiques. Les prélèvements y sont effectués successivement avec une périodicité de 4 heures et répétés pendant soixante heures. Les valeurs des activités amylasique et protéasiques sont tracées en fonction du temps (Fig. 6) pour chacun des deux genres *Temora* et *Calanus* à chacune des deux stations.

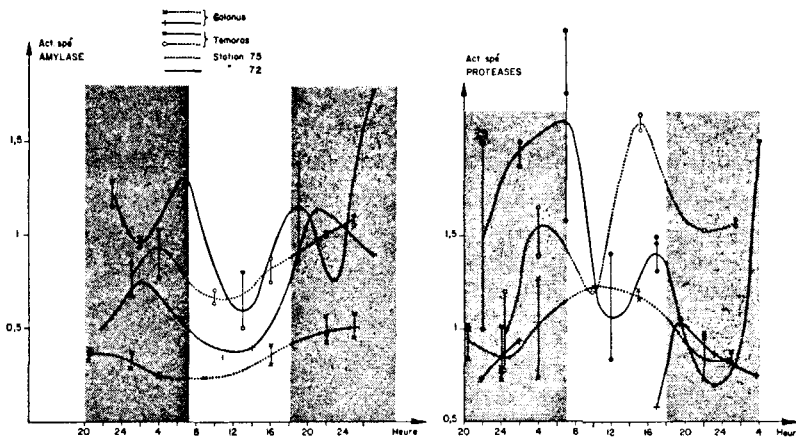


Fig. 6. Comparaisons de l'activité spécifique de l'amylase et des protéases de *Temora* et de *Calanus* pour les Stations 27 et 75.

On remarque une nouvelle fois l'absence de corrélation entre l'activité amylasique et l'activité protéasique. L'activité spécifique des protéases présente une grande variabilité mais les niveaux moyens sont confondus pour les deux stations. Au contraire l'amylase montre une augmentation d'activité à la Station 72 pour *Calanus* et *Temora*. Nous sommes en présence d'une accentuation du caractère herbivore de ces deux Copépodes.

VARIATIONS DE L'ACTIVITÉ NUTRITIVE

Nous avons ensuite comparé l'activité amylasique des prélèvements effectués au filet W.P.2. aux différentes stations (Figs 7 et 8). L'amplitude des variations croît avec le niveau moyen de l'activité. On remarque un gradient d'activité qui permet un classement des stations, soit par ordre décroissant d'activité: Stations 68, 62, 75 et 72. Ce classement

NUTRITION DU ZOOPLANCTON

correspond à l'éloignement de la côte. La radiale ainsi définie, perpendiculaire à la côte, recoupe les gradients de paramètres hydrologiques et biologiques. Schématiquement en effet, on peut distinguer parallèlement à la côte au niveau de la Station 72 une tache de remontée d'eau profonde à faible température et riche en phytoplancton, puis vers le large une élévation de la température accompagnée d'une augmentation de la teneur en oxygène dissous et de la stabilité hydrologique. La biomasse phytoplanctonique diminue légèrement et sa distribution verticale est très homogène. La production phytoplanctonique et la biomasse zooplanctonique s'accroissent également vers le large. L'ensemble de ces caractéristiques écologiques sont résumées dans le Tableau II (Nival & Gostan, 1975). Il apparaît ainsi une augmentation de l'activité trophique de la population mésozooplanctonique en fonction de l'amélioration des conditions écologiques. Nous pouvons préciser quels sont les organismes responsables de cette augmentation.

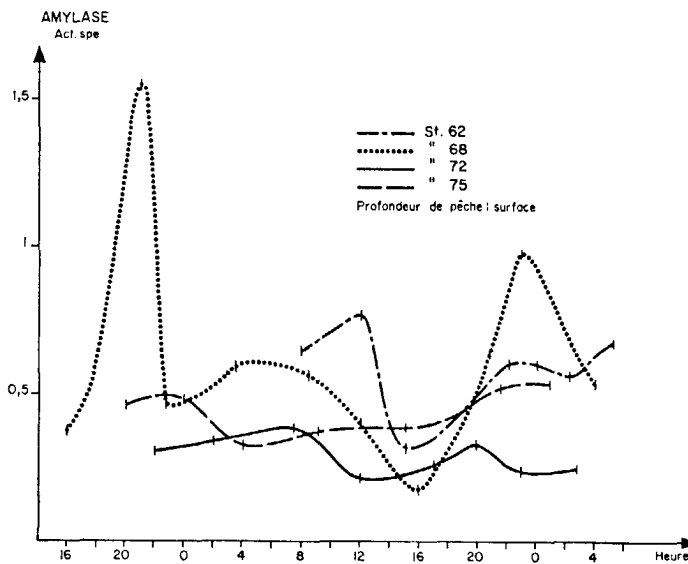


Fig. 7. Variations de l'activité spécifique de l'amylase du prélèvement en fonction de l'éloignement de la côte: pêches effectuées en surface au filet W.P.2.

En effet les variations d'activité amylasique de *Calanus* et *Temora* traduisent une augmentation de l'activité nutritive de ces deux Copépodes. *Temora* a toujours une activité trophique supérieure à celle de *Calanus*. Ces deux genres marquent une augmentation de leur activité trophique de la Station 75 à la Station 72 avec un accroissement plus rapide pour *Calanus*. Ceci correspond à l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique. Dans ce cas la température plus froide et les conditions hydrologiques plus instables à la Station 72, zone côtière de remontée d'eau, qu'à la Station 75 n'ont pas d'effet inhibant.

Nous enregistrons le phénomène inverse au niveau des peuplements. C'est donc parmi les autres genres composant les échantillons que nous devons rechercher les responsables de l'augmentation d'activité mesurée de la côte vers le large. Ce genre doit être abondamment représenté

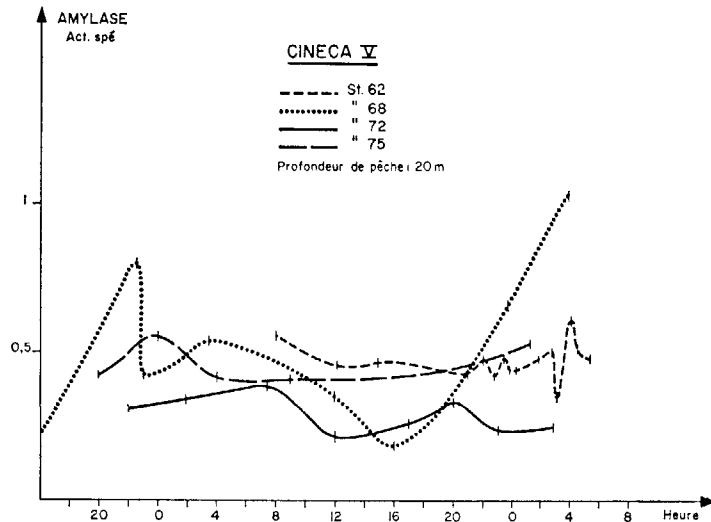


Fig. 8. Variations de l'activité spécifique de l'amylase du prélèvement en fonction de l'éloignement de la côte: pêches effectuées à 20 m de profondeur au filet W.P.2.

pour compenser la variation d'activité de *Calanus* et *Temora*. Nous avons déjà noté que *Podon* avait une activité amylasique inférieure à celle de ces deux Copépodes. La comparaison des pourcentages d'abondance des différentes catégories de la population (Tableau I) fait apparaître la faible représentation de *Calanus* et *Temora* de 1 à 9% ainsi que des *Podon* qui disparaissent vers le large. Ce sont les *Acartia* (35 à 40%) qui dominent en abondance et à un degré moindre les *Onacea* et les *Oithona*. C'est aux *Acartia* que nous attribuons l'augmentation de l'activité trophique herbivore. Pour cette espèce l'influence

TABLEAU I

Comparaisons des pourcentages moyens d'abondance des principaux genres composants les populations mésozooplanctoniques pour trois stations de la campagne *Cineca V*.

<i>Cineca V</i>									
Station	<i>Calanus</i>	<i>Clausocalanus</i>	<i>Temora</i>	<i>Acartia</i>	<i>Oithona</i>	<i>Oncaea</i>	Copépo dites	<i>Euterpina</i>	<i>Podon</i>
72	0,5	8	9	31	6	14	13	9	4
75	1	2	1	45	0,7	4	7	5	25
68	9	9	1	35	11	15	11	1	4

NUTRITION DU ZOOPLANCTON

des conditions écologiques apparaît prépondérante par rapport à la biomasse phytoplanctonique.

DISCUSSION

Cette étude sur le comportement nutritif du zooplancton dans son écosystème au moyen d'indices biochimiques spécifiques de l'équipement digestif des animaux comporte deux aspects: la nature des informations obtenues d'une part et les modifications à apporter dans la stratégie de l'étude d'autre part. Nous confirmons des régimes alimentaires connus, notamment pour *Podon intermedius*, *Calanus* et d'une façon plus générale le caractère omnivore du zooplancton introduisant des comportements particuliers d'*Acartia* et de *Temora* qui se révèlent herbivores dans cette étude et pour lesquelles on signale plus généralement des comportements carnivores. Ce caractère omnivore est confirmé par la mise en évidence de possibilités d'adaptation du régime alimentaire des Copépodes aux conditions du milieu. Cette adaptation peut être induite par les conditions trophiques comme c'est le cas pour *Temora* et *Calanus* qui ont une activité amylasique croissante avec la biomasse, ou par d'autres facteurs, les conditions nutritives ne permettant pas toujours d'expliquer les résultats obtenus.

TABLEAU II

Schématisation de la distribution des gradients des paramètres physico-chimiques et biologiques pour quatre stations de la campagne *Cineca V*.

<i>Cineca V</i> / Stat.	Grad. temp. (°C)	Grad. O ₂ (ml O ₂ dis)	Chloroph. <i>a</i> (µg/l) max. et. moy.	Phaeophyt. %	Product. intégs (mgc./m ²)	Biomass. zooplant. (mg prot/ coup fil.)
68	16.87 17.08	5.40 5.57	— 7.5 M=3.20	72 89	2 984	184
62	14.54 16.26	3.13 4.47	— 4 M=3.62	78 86	1 065	450
75	14.9 18.00	4.20 5.61	— 7.5 M=2.8	68 100	2 538	150
72	15.62 16.00	3.80 5.66	— 16 M=3.80	75 87	663	108

En effet, sur la radiale perpendiculaire à la côte nous avons montré que *Temora* et *Calanus* avaient une activité amylasique décroissante de la côte vers le large en relation avec la diminution de la biomasse

phytoplanctonique (Fig. 6) en opposition avec l'activité croissante d'*Acartia*. Ce comportement particulier pourrait être attribué à la distribution des tailles et particules. La fréquence des petites tailles de particules diminue vers le large tandis que celle des particules de 30 μm augmente¹ (Gostan, comm. pers.). Or l'efficacité de filtration d'*Acartia* est maximale pour des particules de petites tailles (5–10 μm) alors que *Calanus* et *Temora* ont une efficacité optimale pour de plus grandes particules (35–45 μm) (Nival & Nival, 1974). Dans ce contexte le comportement nutritif de ces trois genres ne peut être expliqué par les conditions trophiques que s'il y a simultanément une augmentation de la teneur en phytoplancton des particules de 5–10 μm et une diminution de cette teneur pour la catégorie 45 μm de la côte vers le large. Une telle explication paraît peu vraisemblable dans cette zone mauritanienne d'upwelling où les algues phytoplanctoniques en floraison sont des espèces coloniales. Il faut donc accorder une part d'influence au complexe des conditions écologiques dans les variations du régime alimentaire des individus zooplanctoniques.

Au niveau de la stratégie cette étude montre qu'il est nécessaire de trier et de mesurer toutes les espèces sur toute la zone étudiée. Ceci nous permettrait de vérifier des résultats obtenus de façon indirecte. On sait enfin que l'activité protéasique mesurée représente en fait l'activité globale des protéases, uniquement sélectionnées par les conditions physico-chimiques de la méthode de dosage et que des informations plus sélectives seront obtenues par des mesures spécifiques des différentes protéases. Nous avons aussi montré que les différents constituants des peuplements étudiés ne répondent pas de manière uniforme aux conditions écologiques et trophiques; un faible gradient de condition suffit à diversifier leur réponse sur une zone apparemment aussi homogène du point de vue des processus biologiques que l'écosystème d'un upwelling. En particulier la classe des herbivores perd son unité. Ceci augmentera sans doute la difficulté d'estimer la mortalité du phytoplancton par broutage du zooplancton.

BIBLIOGRAPHIE

- BARRINGTON, E. J. W., 1962. Digestive enzymes. *Advances in comparative physiology and biochemistry*, Vol. 1, pp. 1–65.
- BEN ABDELJILIL, A. & P. DESNUELLE, 1963. Sur l'adaptation des enzymes exocrines du pancréas à la composition du régime. *Biochim. Biophys. Acta*, Vol. 81, pp. 136–149.

¹ J. R. Grall a montré que les variations d'abondance des Diatomées et du nanoplancton confirment ce gradient (comm. pers.).

NUTRITION DU ZOOPLANCTON

- BOUCHER, J. & J. F. SAMAIN, 1974. L'activité amylasique indice de la nutrition du zooplancton; mise en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling. *Téthys*, T. 6, pp. 179-188
- LEBAS, F., T. CORRING & D. COURTOT, 1971. Equipement enzymatique du pancreas exocrine chez le lapin. Mise en place et évolution de la naissance du sevrage. Relation avec la composition du régime alimentaire. *Annls Biol. anim. Bioch. Biophys.*, T. 11, pp. 393-413.
- LORENZEN, C. J., 1967. Vertical distribution of chlorophyll and phaeopigments: Baja California. *Deep Sea Res.*, Vol. 14, pp. 735-747.
- MARCHIS-MOUREN, G., L. PASERO, & P. DESNUELLE, 1963. Further studies on amylase biosynthesis by pancreas of rats fed on a starch-rich or a casein-rich diet. *Biochim. Biophysic. Res. Comm.*, Vol. 13, pp. 262-266.
- NIVAL, P. & S. NIVAL, 1974. Efficacité de filtration des Copépodes planctoniques, *Annls. Inst. Océanogr.*, Paris, T. 49, pp. 135-144.
- NIVAL, P. & J. GOSTAN, 1975. Résultats de la campagne "Cineca-Charcot V" (1er mars-20 avril 1974). *Résultats des campagnes à la mer, Cnexo* (sous presse).
- REBOUD, J. P., G. MARCHIS-MOUREN, L. PASERO, A. COZZONE & P. DESNUELLE, 1966. Adaptation de la vitesse de biosynthèse de l'amylase pancréatique et du chymotrypsinogène à des régimes riches en amidon ou en protéines. *Biochim. Biophys. Acta*, Vol. 117, pp. 351-367.
- SAMAIN, J. F. & J. BOUCHER, 1974. Dosage automatique et simultané de l'amylase et des protéines du zooplancton. *Annls. Inst. Océanogr.*, Paris, T. 50, pp. 199-205.