

Activité de l'aspartate transcarbamylyase et variations temporelles de biomasses de systèmes mésozooplanctoniques en province néritique tempérée

Jean-Pierre BERGERON

Résumé — Une nouvelle méthode d'approche de la production secondaire pélagique est fondée sur la mesure de l'activité d'une enzyme, l'aspartate transcarbamylyase (ATC), d'échantillons du peuplement mésozooplanctonique total. De 1979 à 1983, de tels échantillons ont été récoltés dans le secteur occidental de la Manche et la zone atlantique adjacente, lors de parcours successifs de réseaux de stations identiques. On a ainsi pu évaluer des variations temporelles de la biomasse mésozooplanctonique et montrer que celles-ci sont fortement corrélées aux niveaux initiaux d'activité de l'ATC. Les raisons probables de la non-conformité au modèle de deux cas particuliers sont exposées.

Aspartate transcarbamylyase activity and changes in biomass with time of mesozooplankton systems in a temperate neritic area

Abstract — A new approach for assessing secondary production in pelagic ecosystems is based on measurement of the activity of an enzyme, aspartate transcarbamylyase (ATC), in samples of the whole mesozooplankton community. From 1979 to 1983, such samples were collected in the western part of the English Channel and the contiguous atlantic zone. Successive visits to the same groups of stations allowed calculation of changes in biomass with time, which were strongly correlated with prior ATC activity levels. Two cases which do not conform to this model are discussed.

Abridged English Version — In spite of the soundness of the opinion stating that "determination of rates of secondary production in the pelagic community is generally a formidable task" [1], some new suggestions ([2], [3]) were made for a tentative approach of this problem with aspartate transcarbamylyase (ATC) activity measurement in samples of the whole mesozooplankton community as a tool. From 1979 to 1983, such samples were collected in the western part of the English Channel and the contiguous Atlantic zone (Fig. 1). Successive visits to the same groups of stations within the same springtime period for 5 years in succession provided a set of data quite consistent with spatial and temporal scales generally considered as significant for major processes involved in the functioning of mesozooplankton systems [4]. Thus changes in biomass with time can be compared with ATC specific activity levels.

Two main grids including varying numbers of stations (Fig. 1, Table) were covered during 18 cruises. Sampling and biochemical analysis were carried out as previously [3]. Changes in biomass with time were obtained by computing differences between means of values recorded in two successive cruises and expressed on a daily percentage basis. It should be observed that temporal scales had to be especially considered for the Satir 83 A cruise (Table).

Changes in biomass with time are strongly correlated with ATC activity levels (Fig. 2). On special grounds that will be stated below, two points are excluded from calculation of the following regression line equation:

$$\frac{\Delta P}{P \cdot \Delta t} = 3.27 \ln \text{ATC}_s + 5.30 \quad (\text{correlation coefficient, } r = 0.97).$$

First attempts at ATC activity measurements in marine biology were made in tissues and organisms ([5], [6]) and allowed to show linear relationships between this enzymatic activity

Note présentée par Lucien LAUBIER.

and specific growth rates. Linearity is obtained here with logarithms of ATC specific activities. This result could possibly be explained by the fact that both somatic growth and sexual products elaboration influence measurements made on samples of the whole community. Although the latter requires high biosynthetic activity [6], it has not the same short term effect as the former on the change in biomass and the superimposition of the two processes may result in that exponential law.

Two cases do not conform with the model (*Fig. 2*) and justify some short comments. One is provided by six stations of the Satir 83 A cruise. It has been shown previously [3] that, as for organisms [6], ATC activity and protein biomass are linked by an allometric relationship which is characterized by an exponent ranging generally from 0 to 1, rarely higher than 1 as in this case for stations B (*Fig. 3*). In this latter case, it has been hypothesized that ATC activity is regulated by positive feedback loops [3] and that an acceleration of the production process occurs. Thus such an assumption suggests that enzymatic activity is rapidly increasing at the sampling time to reach maximum values which will not be recorded and allows explanation that the activity is still small with respect to the actual subsequent biomass increase.

The second special case coincides with an abrupt change in meteorological conditions (*Fig. 4*), which occurred just at the beginning of the Satir 8 cruise. The subsequent biomass increase was greater than prior ATC activity could predict with the model. If a possible immigration in the area resulting from an alteration of advection cannot be discarded, it is also quite obvious that springtime conditions highly favourable to a pelagic productivity outburst happened suddenly and early in the season, but had not yet influenced the mesozooplankton community at the sampling time. This latter case illustrates a limitation of the method owing to the fact that it is based on an instantaneous measurement of a current metabolic process.

These results are obtained with a very simple method which conforms to the following opinion: "we need to measure something in the organism in the environment that relates to past history and predicts future performance" [1]. According to previously stated concepts ([2], [3]), leave must be taken to apply it to samples of the whole mesozooplankton community.

Si l'on peut considérer que la production primaire pélagique est, en dépit de certaines critiques, estimée de façon plutôt satisfaisante depuis de nombreuses années, force est de constater la justesse et l'actualité de l'assertion de Conover et Poulet [1] : « Determination of rates of secondary production in the pelagic community is generally a formidable task. »

Le problème posé par l'estimation de la production secondaire pélagique a été le thème de suggestions nouvelles ([2], [3]), qui préconisent la mesure de l'activité d'une enzyme, l'aspartate transcarbamylase (ATC). L'exécution de cette mesure sur des échantillons du peuplement mésozooplanctonique total doit permettre, par l'évaluation d'une activité métabolique directement impliquée dans les processus de production de matière vivante, d'intégrer les influences extrêmement complexes des divers facteurs environnementaux et d'en scruter la résultante.

De 1979 à 1983, de nombreuses campagnes ont été menées dans le secteur occidental de la Manche et la zone atlantique adjacente, favorisant l'acquisition de séries temporelles d'échantillons du peuplement mésozooplanctonique récoltés sur une même zone et à

plusieurs reprises au cours d'une même phase du cycle saisonnier. On dispose ainsi, au terme de ces 5 années de prospection, d'une collection d'observations effectuées à des échelles spatio-temporelles variables le plus souvent, mais compatibles avec celles généralement considérées comme significatives des processus majeurs impliqués dans le fonctionnement des systèmes mésozooplanctoniques [4]. Les variations temporelles de la biomasse peuvent alors être évaluées et confrontées avec les valeurs de l'activité de l'aspartate transcarbamylyase.

MÉTHODES. — Les résultats présentés proviennent de 18 campagnes, au cours desquelles un réseau d'un nombre variable de stations a été couvert (*fig. 1*, tableau). La procédure de récolte et de préparation des échantillons et les méthodes d'analyses biochimiques sont en tous points conformes à celles décrites précédemment [3]. L'activité spécifique ATC_s est le rapport du nombre d'unités d'activité enzymatique (*cf.* [2] pour définition) au poids de protéines; elle s'exprime en $u. ATC. mg\ prot.^{-1}$.

Les variations temporelles des biomasses mésozooplanctoniques (exprimées en $mg\ prot. m^{-3}$) ont été estimées à l'aide des valeurs moyennes caractérisant chaque zone (tableau). La différence de ces biomasses moyennes entre deux campagnes successives a été rapportée à l'unité de temps, la journée, et à la biomasse moyenne initiale. Ces variations journalières de biomasse sont donc obtenues par le rapport :

$$\frac{P_{t+\Delta t} - P_t}{P_t \cdot \Delta t},$$

noté $\Delta P/P \cdot \Delta t$, et exprimées en pourcentage.

Une subdivision de l'ensemble des données récoltées au cours de la campagne Satir 83 A est apparue indispensable au respect des échelles temporelles (tableau).

RÉSULTATS. — La valeur moyenne de l'activité spécifique de l'ATC et la variation temporelle de la biomasse du peuplement mésozooplanctonique présentent une étroite relation, qui devient linéaire après transformation logarithmique du descripteur métabolique (*fig. 2*).

Deux couples de valeurs, l'un correspondant au groupe de stations de la radiale B des deux quadrillages de Satir 83 A et l'autre aux campagnes Satir 8 et 9, s'écartent sensiblement de cette relation; les raisons probables en seront discutées plus loin, mais elles légitiment de les exclure *a priori* du calcul d'une équation de régression. Restent donc quatorze couples de valeurs, qui sont ajustés au modèle :

$$\frac{\Delta P}{P \cdot \Delta t} = 3,27 \ln ATC_s + 5,30 \quad (\text{coefficient de corrélation, } r = 0,97).$$

DISCUSSION. — Les premiers travaux consacrés aux applications des mesures d'activité de l'ATC en biologie marine ont porté sur des tissus ou des organismes ([5], [6]). On a ainsi pu montrer l'existence de relations linéaires entre cette activité enzymatique et les taux de croissance relative estimés. A un niveau de perception différent, celui du peuplement mésozooplanctonique, apparaît aussi une relation linéaire, mais après transformation logarithmique des valeurs moyennes de l'activité spécifique de l'ATC (*fig. 2*). Sans chercher à être exhaustif, on peut actuellement proposer une interprétation de ce résultat. La mesure de l'activité de l'ATC effectuée sur des échantillons du peuplement mésozooplanctonique total rend théoriquement compte de tous les processus métaboliques impliquant la biosynthèse de bases pyrimidiques, en particulier elle intègre croissance somatique et production germinale. Or l'élaboration des produits génitaux requiert une activité

TABLEAU

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

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

Campagne	Dates de réalisation	Biomasse		ATC		Nombre de stations	Stations concernées
		Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type		
Thalia 5.	20-23/3/1979	0,30	0,14	1,71	0,66	10	1-10
Thalia 6.	3-6/4/1979	0,63	0,38	2,20	0,57	13	1-13
Thalia 7.	2-5/5/1979	2,12	0,43	1,22	0,35	6	2-5, 7, 8
Thalia 8.	19-22/6/1979	8,44	3,43	—	—	13	1-13
Thalia 10.	25-29/3/1980	3,64	2,97	0,44	0,06	9	1-8, 13
Thalia 11.	8-12/4/1980	5,30	3,52	—	—	13	1-13
Satir 1.	23-26/7/1979	8,26	2,92	0,37	0,03	7	B 8, 10, 11;
Satir 2.	18-20/9/1979	17,20	3,05	—	—	7	C 3, 9-11
Satir 5.	24-26/2/1981	2,25	1,43	0,98	0,65	13	A 3-6; B 3-5, 10, 11;
Satir 6.	11-14/5/1981	11,11	4,34	—	—	13	C 3, 9-11
Satir 8.	22-24/3/1982	4,09	2,09	0,39	0,21	19	A 1-6; B 1-6; C 1-7
Satir 9.	14-16/4/1982	10,57	5,22	0,10	0,07	17	A 1, 2, 5, 6; B 1-6; C 1-7
Satir 10.	11-13/5/1982	9,00	4,03	0,18	0,09	17	A 3-6; B 1-6; C 1-7
Satir 11.	15-17/6/1982	6,79	1,92	0,35	0,18	16	A 1-6; B 1-6; C 1-3, 7
Satir-Dynatlant 82.	28/8-1/9/1982	10,53	4,69	—	—	19	A 1-6; B 1-6; C 2-8
Satir-Dynatlant 82.	31/8/1982	13,36	4,36	0,08	0,07	5	B 2, 4, 6, 7, 9
	18/9/1982	5,46	1,76	—	—	5	
Satir 13.	7-9/3/1983	2,63	1,68	0,39	0,22	12	A 1-6; B 1-6
Satir 83 A-1 ^{er} q.	3-7/4/1983	3,34	1,08	—	—	12	A 1-6; B 1-5, 7
Satir 83 A-1 ^{er} q.	3/4/1983	3,57	1,42	0,41	0,15	6	A 1-6
	7/4/1983	3,12	0,66	0,35	0,13	6	
Satir 83 A-2 ^e q.	5-6/4/1983	6,76	3,34	0,05	0,04	6	C 12-14; D 1, 3, 4
	15/4/1983	5,03	1,97	—	—	6	
	14/4/1983	5,88	1,05	—	—	6	
Satir 83 A-2 ^e q.	13-14/4/1983	4,75	2,27	—	—	6	C 12-14; D 1, 3, 4
	13-15/4/1983	4,92	1,76	0,34	0,17	23	
Satir 83 B.	16-19/6/1983	4,64	2,63	—	—	23	C 3-5, 9, 10, 12-14; D 1-4

Fig. 1. — Positions des stations d'échantillonnage.

Fig. 1. — Location of sampling stations.

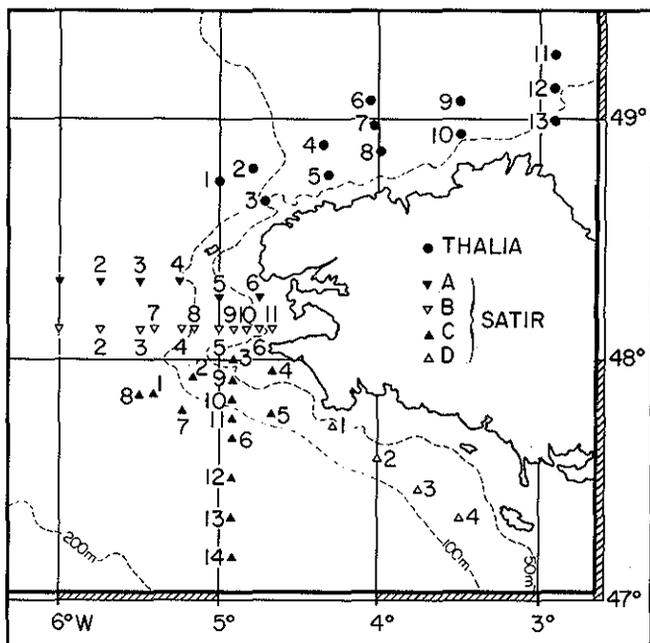


Fig. 2. — Relation entre les valeurs moyennes des activités spécifiques de l'ATC (exprimées en u. ATC/mg de protéines) et les variations temporelles des biomasses des systèmes mésozooplanktoniques, exprimées en pourcentages de variation journalière. Les symboles vides indiquent les couples de valeurs obtenus par subdivision de l'ensemble des données récoltées au cours de la campagne Satir 83 A, les astérisques indiquent les couples de valeurs exclus du calcul des paramètres de la droite de régression (cf. texte et tableau).

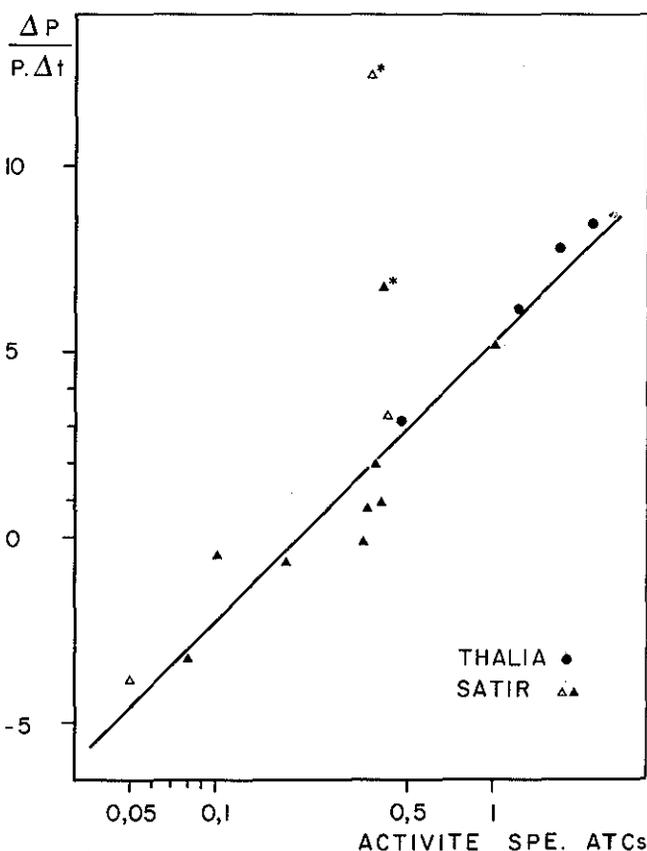


Fig. 2. — Relationship between mean values of ATC specific activity (expressed in ATC units/mg protein) and changes in biomass with time of mesozooplankton systems, expressed in percentage of daily change. Open signs indicate pairs of values given by subdivision of the whole of data collected during the Satir 83 A cruise, the asterisks indicate pairs of values excluded from the calculation of the regression line parameters (see text and table).

Fig. 3. — Variations en coordonnées $\ln-\ln$ de l'activité de l'ATC (exprimée en u. ATC) en fonction de la biomasse protéique (exprimée en milligrammes) pour les deux groupes de stations A et B du premier quadrillage de la campagne Satir 83 A. Les deux variables sont rapportées au mètre cube d'eau échantillonné.

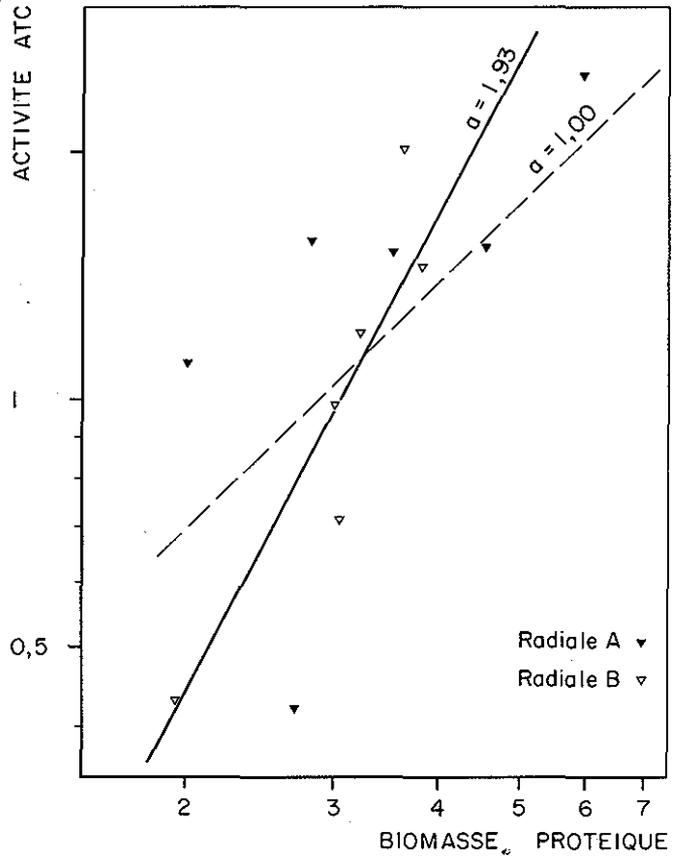


Fig. 3. — Variations in $\ln-\ln$ coordinates of the ATC activity (expressed in ATC units) as a function of protein biomass (expressed in mg) for two groups of stations (A and B) of the first grid of the Satir 83 A cruise. The two variables are expressed for one sampled m^3 of water.

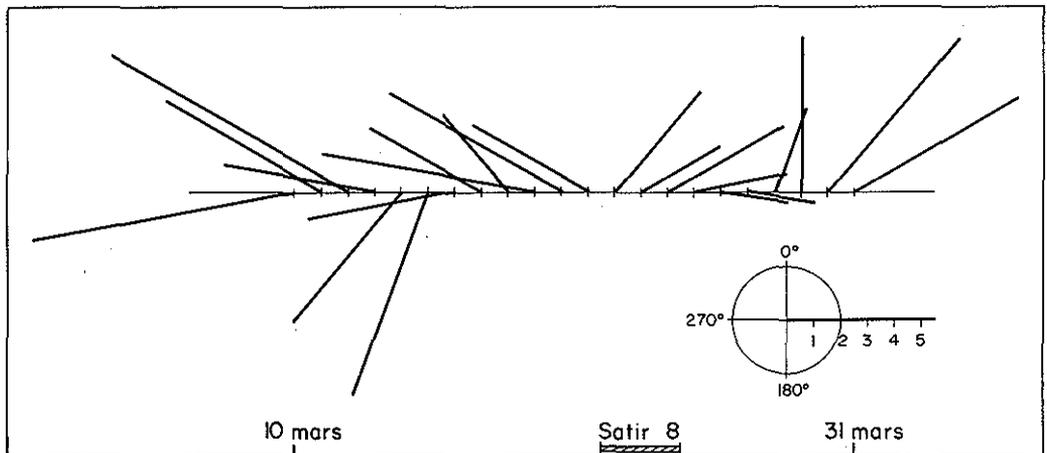


Fig. 4. — Régimes quotidiens des vents (direction et vitesse moyenne exprimée en m/s) dans la zone étudiée en mars 1982 (données fournies par Centre Départemental de Brest-Guipavas de la Direction de la Météorologie Nationale).

Fig. 4. — Daily features of winds (direction and mean speed expressed in m/s) in the studied area in March 1982 (data from Centre Départemental de Brest-Guipavas of the Direction de la Météorologie Nationale).

biosynthétique très élevée [6], qui contribue de manière fondamentale à la production secondaire, mais dont l'effet à court terme peut être pratiquement insignifiant sur l'évolution pondérale du peuplement. Ainsi cette loi exponentielle pourrait être l'expression, à l'échelle d'observation adoptée, de l'intime intrication des deux processus, croissance et activité sexuelle, gouvernant l'évolution intrinsèque globale de la biomasse mésozooplanctonique. L'hypothèse apparaît d'autant plus vraisemblable que les plus forts taux d'ATC sont en règle générale mesurés au début du printemps, période privilégiée en nos contrées tempérées pour la reproduction d'un grand nombre d'espèces de copépodes.

Dans les résultats présentés ci-dessus, deux couples de valeurs montrent un écart à la relation générale (*fig. 2*) et chacun mérite un bref commentaire pour justifier son exclusion du modèle. Le plus distinct d'entre eux est fourni par un groupe de stations (B 1 à B 5 et B 7) de la campagne Satir 83 A. Ici il faut faire appel à quelques concepts développés précédemment [3] à partir de la mise en évidence d'une loi de type allométrique liant les variations de l'activité de l'ATC à celles des biomasses protéiques du mésozooplancton et s'exprimant sous la forme $ATC = \beta \cdot P^a$. Il a été montré à ce sujet que l'exposant a de l'équation, qui définit la pente de la relation allométrique, est en règle générale compris entre 0 et 1, ce qui signifie que l'activité spécifique de l'ATC ($ATC_s = ATC/P = \beta \cdot P^{a-1}$) diminue à mesure que la biomasse augmente. Quelquefois, cependant, ce paramètre a peut être supérieur à 1; une interprétation en est proposée [3]: l'activité de l'ATC est alors régulée selon des boucles de rétroaction positive et l'on assiste à une accélération du processus de production secondaire. Des régulations analogues ont été observées chez des individus et dans ce cas les activités spécifiques de l'ATC ne sont pas liées par la même loi aux variations des taux de croissance [6]. Or précisément les pentes des relations allométriques diffèrent selon les groupes de stations individualisés pour le premier quadrillage de la campagne Satir 83 A: inférieure à 1 pour la radiale A, cette pente apparaît notablement supérieure pour la radiale B (*fig. 3*; équation de la droite de régression: $\ln y = 1,93 \ln x - 2,14$; coefficient de corrélation: $r = 0,88$). Ceci suggère que les taux d'ATC sont en cours d'augmentation rapide à « l'instant » du prélèvement pour atteindre des valeurs maximales qui vont échapper à l'observation et permet d'expliquer que la valeur moyenne de l'activité spécifique de l'ATC soit encore faible par rapport à l'accroissement de biomasse enregistré ultérieurement.

Le deuxième couple de valeurs s'écartant de la relation (*fig. 2*) correspond aux campagnes Satir 8 et 9, entre lesquelles s'est produit un accroissement de biomasse ici aussi plus élevé que ne l'aurait laissé prévoir la valeur initiale de l'activité spécifique de l'ATC. L'explication en est très probablement d'ordre climatique: partant d'une situation fréquente en cette saison en Bretagne (flux atmosphérique d'ouest avec pluies et vents modérés à forts), au matin même de l'appareillage pour la campagne Satir 8 survint un changement remarquable des conditions météorologiques résultant d'une inversion soudaine du régime des vents dominants (*fig. 4*), qui persista jusqu'à la campagne Satir 9. Si l'on ne peut exclure l'éventualité d'une immigration de biomasse dans la zone consécutive à une modification de l'advection, il est indéniable que, subitement et précocement, se sont établies les conditions de type printanier les plus propices à une explosion de la productivité pélagique (intense brassage des eaux avant la campagne n'ayant pu que favoriser un enrichissement superficiel en éléments nutritifs, embellie soudaine et durable accompagnée d'une importante augmentation de l'insolation). Il apparaît donc fort plausible que le peuplement échantillonné lors de Satir 8, exécutée en 3 jours seulement, présente encore une activité métabolique caractéristique des conditions environnementales

préexistant à cette campagne; et il semble également quasi incontestable que, quelles que soient les parts respectives prises par les deux principaux phénomènes évoqués, le brusque bouleversement de ces conditions soit à l'origine de la forte augmentation de biomasse (6,9 % par jour) enregistrée entre Satir 8 et 9. Notons en outre que la valeur moyenne de la biomasse estimée lors de la campagne Satir 9 est exceptionnellement élevée eu égard à la date (mi-avril) par comparaison avec les autres années (tableau), ce qui est conforme à l'hypothèse de la conséquence d'une véritable anomalie climatique.

Ce dernier cas illustre une limite de la méthode proposée, liée au fait qu'elle repose sur l'évaluation instantanée d'un processus métabolique en cours de réalisation. Il vient d'être constaté (campagne Satir 8), il a été constaté précédemment (avril 1980 : cf. [3]) que peut survenir un événement environnemental, exceptionnel par la soudaineté de son apparition ou la rareté de sa manifestation, susceptible d'exercer à terme sur le fonctionnement d'un peuplement mésozooplanctonique une influence non négligeable, mais dont la répercussion au niveau métabolique ne se révèle pas immédiatement. Un certain temps de latence s'avère nécessaire pour que le système réagisse, intègre les nouvelles conditions du milieu et s'y adapte. En conséquence l'activité spécifique de l'ATC ne peut être, par essence, qu'un indice des potentialités de production secondaire pélagique à « l'instant » de la récolte de l'échantillon.

Cet ensemble de résultats a pu être obtenu selon une méthode extrêmement simple et répondant au souci formulé récemment encore par Conover et Poulet [1] : « we need to measure something in the organism in the environment that relates to past history and predicts future performance ». La licence que l'on se permet vis-à-vis de cette suggestion consiste à proposer de réaliser l'approche sur des échantillons du système mésozooplanctonique total, conformément à l'esprit de quelques principes énoncés antérieurement ([2], [3]). Certes, la mesure de l'activité de l'ATC dans ces conditions n'est actuellement qu'une méthode semi-quantitative qui, pour permettre l'estimation de masses de carbone produites par mètre carré et par jour, aura besoin d'être calibrée. Mais d'ores et déjà l'écologie marine dispose, avec l'unité d'activité de l'ATC, d'un nouvel outil, même si le niveau et certaines limites des performances de celui-ci restent encore à explorer.

Note remise le 23 février 1990, acceptée le 19 mars 1990.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] R. J. CONOVER et S. A. POULET, in G. SCHRIEVER, H. K. SCHMINKE et C. T. SHIH éd., *Proceedings of the Second International Conference on Copepoda, Syllogeus*, 58, 1986, p. 85-99.
- [2] J. P. BERGERON, In *Fluctuation et Succession dans les Écosystèmes marins*, *Oceanol. Acta*, vol. sp. n° 4, 1983, p. 15-19.
- [3] J. P. BERGERON, *Oceanol. Acta*, 9, 1986, p. 291-303.
- [4] J. H. STEELE, in J. H. STEELE éd., *Spatial pattern in plankton communities*, *N.A.T.O. Conference Series*, IV, Plenum Press, New York, 1978, p. 1-20.
- [5] J. P. BERGERON et D. BUESTEL, in E. NAYLOR et R. G. HARTNOLL éd., *Cyclic phenomena in marine plants and animals*, Pergamon Press, Oxford, 1979, p. 301-308.
- [6] J. P. BERGERON, In *Actualités de Biochimie marine : Indices biochimiques et Milieux marins*, Publ. CNEXO, Actes Colloq., 14, 1982, p. 177-192.