

Aspartate transcarbamylase
Écosystème pélagique
Manche
Production
Zooplankton

Aspartate transcarbamylase
Pelagic ecosystem
English Channel
Production
Zooplankton

Approche systémique des potentialités de production secondaire pélagique : l'évolution printanière en province néritique

Jean-Pierre R. Bergeron

Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29273 Brest Cedex, France.

RÉSUMÉ

Une argumentation théorique élémentaire est proposée en faveur d'une approche globale de certains aspects du fonctionnement des systèmes mésozooplanctoniques et plus particulièrement de leurs potentialités de production. Dans ce but, l'activité de l'aspartate transcarbamylase (ATC), enzyme contribuant à la biosynthèse des composants de base des acides nucléiques, est mesurée sur des échantillons du peuplement mésozooplanctonique total. La méthode est appliquée au peuplement néritique de la côte Nord de la Bretagne (Manche occidentale) au cours de la période de production printanière.

L'évolution de l'activité de l'ATC durant l'accroissement de la biomasse mésozooplanctonique présente globalement des caractéristiques analogues à celles mises en évidence pour des organismes. La cohérence de ce résultat est analysée en relation avec des données de la littérature.

Oceanol. Acta, 1983. Actes 17^e Symposium Européen de Biologie Marine, Brest, 27 septembre-1^{er} octobre 1982, 15-19.

ABSTRACT

Systemic approach of the secondary production potentialities of pelagic ecosystems : the spring evolution in a neritic area

An elementary theoretical argumentation is advanced in favour of a global approach of some aspects of mesozooplanktonic systems dynamics and specially their production potentialities. For this purpose, measurements of the activity of aspartate transcarbamylase (ATC), an enzyme contributing to biosynthesis of basic components of nucleic acids, are performed on samples of the whole mesozooplankton. The method is applied to the neritic community of the North coast of Brittany (Western English Channel) during the productive period of springtime.

The development of ATC activity during the increase of the mesozooplanktonic biomass shows global characteristics similar to those of organisms. The coherence of this result is analysed in connection with prior data.

Oceanol. Acta, 1983. Proceedings 17th European Marine Biology Symposium, Brest, France, 27 September-1 October, 1982, 15-19.

INTRODUCTION

Le mésozooplancton comprend les plus petits métabolites hétérotrophes des écosystèmes pélagiques et constitue donc le premier maillon du réseau trophique

responsable du transfert, vers les niveaux supérieurs, de la matière organique disponible dans le milieu sous forme de particules en suspension. Il joue là un rôle capital, qui justifie l'immense intérêt que suscite son étude. Fondée sur une analyse descriptive relativement sta-

tique au début, la recherche en ce domaine s'est peu à peu orientée vers la compréhension des processus dynamiques permettant le passage du flux énergétique à travers ce maillon qui, d'un point de vue fonctionnel, forme un compartiment relativement bien individualisé. Appliquant le principe de la divisibilité conceptuelle des écosystèmes énoncé par Margalef (1968), on peut le considérer lui-même comme un système, au sens défini par Fisher et Girard (1975), c'est-à-dire « un ensemble d'éléments ayant des relations mutuelles et se comportant comme un tout à une échelle de perception donnée ». Parmi les propriétés des systèmes, recensées de façon synthétique par Frontier (1977), émerge l'idée de fonctionnement global, que nous allons tenter d'exploiter en définissant une « échelle de perception » pertinente pour parvenir à une évaluation globale d'une fonction essentielle du peuplement mésozooplanctonique au sein de l'écosystème pélagique, sa croissance.

Une méthode d'approche particulière des mécanismes de la production secondaire peut être proposée en considération de deux propriétés, pourtant apparemment antinomiques, des systèmes mésozooplanctoniques : ce sont la remarquable complexité et la relative homogénéité caractérisant à la fois la structure et le fonctionnement de ces peuplements.

Du point de vue de leur structure, ces systèmes sont en effet très complexes si l'on considère simplement leur diversité spécifique ; ils deviennent extrêmement complexes si, au-delà de cet aspect, on envisage les variations possibles des effectifs des différentes espèces et de la distribution des fréquences de tailles dans les populations de chacune de ces espèces. En revanche, l'ensemble des producteurs secondaires au sens de plus en plus couramment admis aujourd'hui, organismes microphages herbivores ou non, présente une relative homogénéité quant à leur situation phylogénétique (prédominance de crustacés et, parmi ceux-ci, de copépodes), leurs dimensions (forte proportion d'individus mesurant 0,2 à 4-5 mm), leurs modes de nutrition (organismes filtreurs essentiellement).

Pour ce qui concerne le fonctionnement des peuplements mésozooplanctoniques, les interrelations, trophiques en particulier, non seulement entre espèces, mais encore entre individus de stades de développement différents au sein d'une même espèce sont d'une telle complexité que les mécanismes cybernétiques résultants aboutissent à l'émergence de propriétés systémiques imprévisibles dans l'état actuel de nos connaissances : cette complexité rend illusoire la formulation exhaustive, par une approche analytique classique, de l'influence des facteurs de l'environnement physico-chimique et trophique sur le fonctionnement global du système. Envisagé à une autre échelle, le mésozooplancton peut apparaître comme un ensemble très homogène : en effet, entre ses nombreux constituants, les similitudes biochimiques, structurales et métaboliques, sont sans doute considérablement prépondérantes par rapport aux distinctions morphologiques liées aux différences taxonomiques. Ce sont d'ailleurs les propriétés des séquences métaboliques de l'espèce qui expliquent les propriétés de cette espèce et le type

d'interrelations qu'elle établit avec son environnement (Schoffeniels, 1973).

A la suite d'une analyse pertinente des attributs fondamentaux de la cellule communs à l'ensemble des organismes vivants, Schoffeniels (1973) propose une dissection conceptuelle de l'écosystème jusqu'au niveau de la séquence métabolique. C'est en effet dans la cellule que se réalisent les processus biochimiques gouvernés à la fois par le génotype de l'individu et les régulations imposées par l'ensemble des conditions physiques, chimiques, trophiques, mais aussi faunistiques du milieu, qui peuvent avoir des influences inductrices ou répressives, synergiques ou antagonistes. Chaque réaction métabolique peut être considérée comme une entité fonctionnelle élémentaire dont les effets, se propageant à travers les divers niveaux d'organisation de la matière vivante, se répercutent sur les échelons hiérarchiques supérieurs, c'est-à-dire, au-delà des organismes, sur les caractéristiques des populations et des biocénoses (Ceccaldi, 1981). A une échelle suffisamment large pour intégrer la variabilité spatio-temporelle de la structure et du fonctionnement du peuplement mésozooplanctonique, le taux d'activité d'une séquence métabolique contributive d'une fonction donnée sera donc significatif du niveau global d'exécution, à l'échelon cellulaire, de la fonction au sein du système. Le problème se réduit alors à estimer l'émanation de ce processus élémentaire au niveau du fonctionnement systémique du peuplement, souci concret de l'écologiste. Ce type d'approche permet de mettre à profit l'homogénéité des processus cellulaires pour prendre en compte, en n'en mesurant que l'effet global, la complexité des innombrables mécanismes entrant en jeu dans la production secondaire.

Dans une revue récente des diverses méthodes biochimiques utilisées en océanographie biologique, Ceccaldi (1981) a souligné l'intérêt que présenterait une méthode de mesure des potentialités de croissance des organismes marins, et posé le problème de l'évaluation de fonctions physiologiques au niveau d'une communauté prise dans son ensemble. L'association de ces deux propositions évoque un problème majeur en océanographie biologique, l'estimation *in situ* de la production secondaire pélagique. Le Borgne (1978), après une mise au point sur l'avancement des travaux dans ce domaine, a lui-même proposé une approche très prometteuse, qui présente le triple intérêt de fournir une estimation instantanée, quantitative et applicable au peuplement total (Le Borgne, 1982 a). Sa mise en oeuvre nécessite cependant un assez grand nombre de mesures, en outre pour partie réalisées *in vitro*, ce qui pose une fois de plus la question de la validité de l'extrapolation de telles mesures à la réalité du milieu naturel. L'argumentation théorique succinctement présentée ci-dessus conduit à rechercher, pour tenter d'estimer une fonction donnée, une séquence métabolique prenant une part active et directe dans la réalisation de cette fonction, et ceci selon un processus spécifique de la fonction et unique pour les différents constituants du peuplement. Les mécanismes élémentaires essentiellement contributifs de la croissance et de la multiplication des organismes zooplanctoniques sont la synthèse protéique et la division

cellulaire, qui requièrent l'élaboration des unités fondamentales de constitution des acides nucléiques, les bases puriques et pyrimidiques. La première réaction métabolique de la voie de biosynthèse *de novo* des bases pyrimidiques est spécifiquement catalysée par l'aspartate transcarbamylase (ATC). Diverses applications du dosage de cette activité enzymatique ont été envisagées, et ont montré l'aptitude de la méthode à estimer les potentialités de croissance de tissus (Bergeron, Alayse-Danet, 1981; Mathieu *et al.*, 1982) ou d'organismes marins (Bergeron, 1982). L'activité de l'ATC est mesurée ici sur des échantillons du peuplement mésozooplanctonique total, dans le but de tenter une approche systémique des potentialités de production secondaire d'un écosystème pélagique. Cette méthode a été mise en œuvre en province néritique au cours de la période de forte production printanière.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les résultats présentés concernent une série de quatre campagnes réalisées au cours du printemps 1979, de la fin de mars à la mi-juin, sur une zone située au large de la côte Nord de la Bretagne (fig. 1). Le zooplancton a été prélevé par traits verticaux de filet de type WP 2, de 200 µ de vide de maille, intégrant toute la hauteur de la colonne d'eau (de 5 m du fond à la surface).

L'activité de l'ATC est mesurée selon la méthode mise au point par Bergeron et Alayse-Danet (1981), les conditions de l'incubation enzymatique étant légèrement modifiées eu égard aux propriétés particulières des extraits de zooplancton (Bergeron, en prép.). 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.

Les protéines solubles sont dosées dans les conditions décrites par Samain *et al.* (1977).

RÉSULTATS

Au cours du printemps 1979, le processus de production mésozooplanctonique s'est déroulé, ou pour le moins est apparu à l'observation, de façon intéressante du fait de son ampleur : la biomasse protéique moyenne sur l'ensemble de la zone est en effet passée de 0,3 à 8,8 mg/m³ de la fin du mois de mars à la mi-juin. Les quatre séries de mesures réalisées durant cette période mettent en évidence une faible augmentation de l'activité spécifique de l'ATC entre les deux premières campagnes, suivie d'une diminution progressive d'avril à juin (fig. 2). L'activité enzymatique est donc la plus forte au début du printemps, lorsque la productivité est apparemment maximale ; elle décroît ensuite selon une allure asymptotique à mesure que croît la biomasse.

Le principe de l'utilisation de l'ATC comme indice systémique des potentialités de production secondaire conduit à analyser les variations de son activité en fonction de la biomasse mésozooplanctonique considérée comme une estimation globale du stade de l'évolution printanière du peuplement. Exprimées par rapport à la même unité de volume du milieu, les deux variables apparaissent liées, en coordonnées Log-Log, par deux relations linéaires successives (fig. 3), dont l'expression générale peut s'écrire de la façon suivante :

$$\text{Log ATC} = a \text{ Log P} + b .$$

Les variations respectives de l'activité de l'ATC et de la biomasse sont donc gouvernées par une loi allométrique de la forme :

$$\text{ATC} = \beta P^a \quad (\text{où } \text{Log } \beta = b) .$$

L'activité spécifique (ATC_s) de l'enzyme est l'activité rapportée à une unité pondérale, elle équivaut donc au rapport des deux variables :

$$\text{ATC}_s = \frac{\text{ATC}}{P} = \beta P^{a-1} .$$

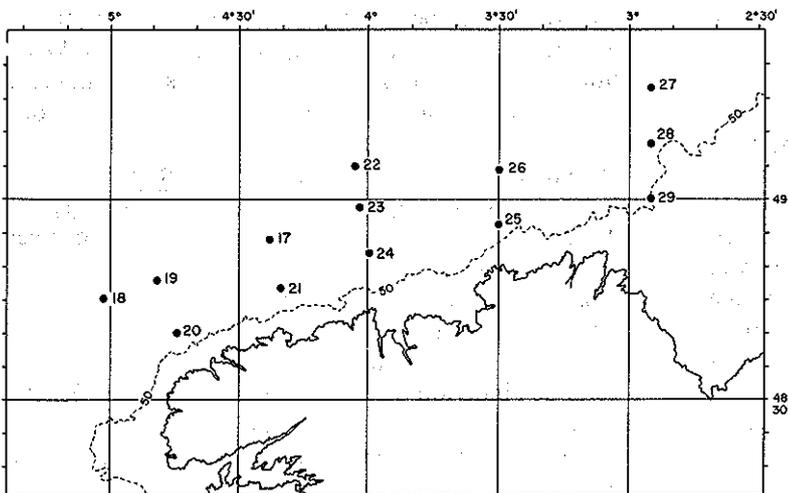


Figure 1
Situations géographiques des stations d'échantillonnage.
Location map of the sampling stations.

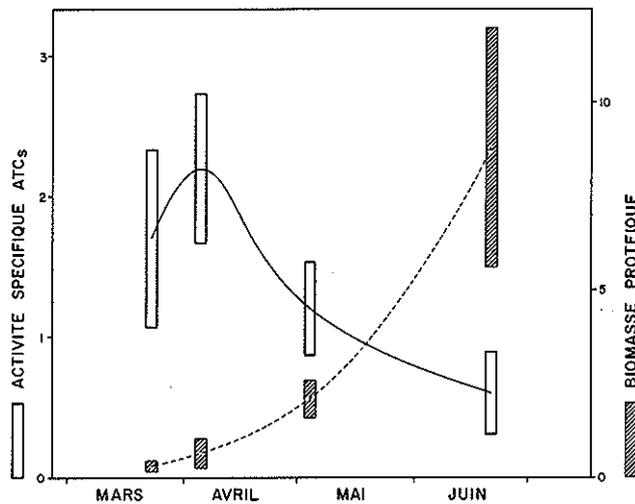


Figure 2

Évolution de l'activité spécifique moyenne de l'ATC (exprimée en u. ATC/mg de protéines) et de son écart-type et accroissement de la biomasse protéique moyenne (exprimée en mg de protéines/m³ d'eau de mer) et de son écart-type au cours du printemps 1979.

Development of the average value of the ATC specific activity (expressed in ATC units/mg of proteins) and its standard deviation and increase of the average value of the proteinic biomass (expressed in proteins mg/m³ of sea water) and its standard deviation during spring.

On voit que, si l'exposant a est égal à 1, ATC_s devient constante. La première relation établie pour la campagne Thalia 5 présente un exposant a supérieur à 1, ce qui signifie que l'activité spécifique et la biomasse augmentent simultanément. Pour les trois campagnes suivantes, le paramètre a devient inférieur à 1, conformément à la diminution subséquente de l'activité spécifique de l'ATC décrite précédemment.

DISCUSSION

De travaux réalisés antérieurement ont pu être tirés les enseignements majeurs concernant l'activité de l'ATC d'un tissu ou d'un organisme marin : son évolution au cours de la croissance, ses variations en fonction du poids ont été décrites et certaines de ses possibilités d'application ont été mises en évidence (Bergeron, Buestel, 1979 ; Bergeron, Alayse-Danet, 1981 ; Bergeron, 1982). Il apparaît indéniable que de fortes similitudes se dégagent de la comparaison des propriétés de l'ATC d'un peuplement mésozooplanctonique avec celles observées sur des individus. En particulier, le spectre des variations de l'activité spécifique au cours de l'évolution pondérale est analogue à celui décrit pour la gonade de coquille St-Jacques (Bergeron, Alayse-Danet, 1981) ou des larves de poissons en élevage (Bergeron, 1982) : il est caractérisé par une augmentation initiale très rapide, puis par une longue pente monotone décroissante qui semble significative de la majeure partie de la maturation du peuplement. Ce résultat est en bon accord avec les grandes lois qui gouvernent l'évolution des écosystèmes telles que synthétisées en particulier par Margalef (1968) et Odum (1969).

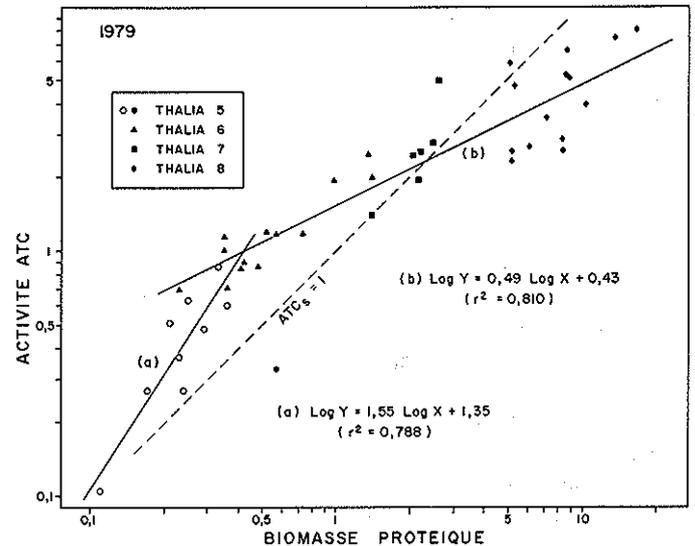


Figure 3

Variations en coordonnées Log-Log (népérien) de l'activité de l'ATC (exprimée en u. ATC) en fonction de la biomasse protéique (exprimée en mg) au cours du printemps 1979. Les deux variables sont rapportées au m³ d'eau de mer. Le calcul des paramètres des droites de régression et des coefficients de corrélation a été effectué à l'aide des couples de valeurs représentés par les symboles circulaires vides pour le segment de droite (a) et par les trois autres types de symboles pleins pour le segment de droite (b).

Variation in napierian Log-Log coordinates of the ATC activity (expressed in ATC units) in relation with the proteinic biomass (expressed in mg) during spring of 1979. The two variables are expressed for one m³ of sea water. The calculation of the regression lines parameters and correlation coefficients was performed with couples of values represented by open circles for the line segment (a) and by the three other designs for the line segment (b).

L'assujettissement des variations de l'activité enzymatique à celles de la biomasse protéique, c'est-à-dire globalement au stade de maturation du peuplement mésozooplanctonique, selon une loi de type allométrique, est manifeste et des travaux récents (Bergeron, en prép.) tendent à confirmer qu'il s'agit d'un phénomène assez général dans le milieu naturel. C'est également une propriété mise en évidence précédemment sur d'autres systèmes vivants (Bergeron, 1982). L'existence de relations allométriques régissant des processus physiologiques (divers aspects sont abordés par Bougis, 1974) ou la variabilité de descripteurs biochimiques (citons entre autres Båmstedt et Skjoldal, 1980 ; van Wormhoudt et Sellos, 1980) ne présente pas un caractère de nouveauté, elle a maintes fois été démontrée pour des organismes. L'intérêt réside surtout ici dans le fait que l'on se place à une échelle différente, « macroscopique » selon l'expression employée, entre autres, par Margalef (1968). Les suggestions heuristiques proposées par cet auteur peuvent s'appliquer à la biomasse mésozooplanctonique considérée comme une entité biologique, complexe et organisée, qui se situe dans l'écosystème à un niveau d'organisation hiérarchiquement supérieur à celui de l'individu ou de la population. A cette échelle d'observation, il est ainsi possible de faire apparaître certaines propriétés systémiques du fonctionnement de cette entité permettant de l'assimiler à un organisme,

ce que semble corroborer l'existence d'une loi allométrique liant l'activité de l'ATC et la biomasse. Peu nombreux sont les travaux susceptibles d'asseoir de tels concepts : notons que Sutcliffe *et al.* (1970) mettent en évidence une relation comparable entre la productivité primaire et la biomasse phytoplanctonique ; par ailleurs, après analyse des variations de taux physiologiques mesurés globalement sur des échantillons d'un peuplement océanique de composition peu variable, Le Borgne (1982 *b*) montre que les réactions du mésozooplancton à la température et à l'abondance des particules sont analogues à celles d'individus d'une même espèce ; enfin, l'estimation de certaines fonctions, en particulier la nutrition, au niveau du peuplement mésozooplanctonique total par la mesure d'activités enzymatiques a déjà fourni quelques résultats démontrant l'intérêt de l'approche, et permettant en outre de souligner l'importance des échelles de perception spatiales et surtout temporelles envisagées (Mayzaud, Conover, 1976 ; Mayzaud, Poulet, 1978 ; Cox *et al.*, 1982).

La méthode d'approche globale proposée ici, fondée sur une argumentation essentiellement théorique, a produit un premier ensemble de résultats dont la validité est surtout étayée par la constatation d'analogies remarquables avec des phénomènes mis en évidence précédemment pour des organismes. Il est certain que l'extension du modèle au peuplement mésozooplanctonique total est à considérer et à manier avec circonspection. Néanmoins, la disponibilité d'un indice capable d'une estimation instantanée des potentialités de production secondaire d'un écosystème pélagique permettrait d'obtenir des informations précieuses sur le fonctionnement du système et d'offrir des possibilités d'applications importantes en océanographie biologique.

Remerciements

J. Boucher, P. Gros et A. Ménesguen ont bien voulu apporter leurs critiques et suggestions à propos de ce manuscrit, qui a parfois suscité de vifs et intéressants débats. Qu'ils en soient ici bien cordialement remerciés.

RÉFÉRENCES

- Båmstedt U., Skjoldal H. R., 1980. RNA concentration of zooplankton : relationship with size and growth, *Limnol. Oceanogr.*, **25**, 304-316.
- Bergeron J.-P., 1982. L'aspartate transcarbamylyase, indice de croissance des organismes marins : perspectives et limites, in : *Actualités de biochimie marine : indices biochimiques et milieu marin*, Centre National pour l'Exploitation des Océans (CNEXO), Actes de Colloques, **14**, 177-192.
- Bergeron J.-P., 1984. *Approche systémique des potentialités de production secondaire pélagique : la variabilité spatiale et les fluctuations interannuelles*, en préparation.
- Bergeron J.-P., Buestel D., 1979. L'aspartate transcarbamylyase, indice de l'activité sexuelle de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.). Premiers résultats, in : *Cyclic phenomena in marine plants and animals*, édité par E. Naylor et R. G. Hartnoll, Pergamon Press, Oxford and New York, 301-308.
- Bergeron J.-P., Alayse-Danet A.-M., 1981. Aspartate transcarbamylyase 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.
- Bougis P., 1974. *Écologie du plancton marin. II - Le zooplancton*, Masson et Cie, Paris, 200 p.
- 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, *Océanis*, **7**, 489-509.
- Cox J. L., Haury L. R., Simpson J. J., 1982. Spatial patterns of grazing-related parameters in California coastal surface waters, July 1979, *J. Mar. Res.*, **40**, 1127-1153.
- Fischer J. C., Girard C. M., 1975. Étude et cartographie intégrées du milieu naturel pour l'aménagement du territoire. Première partie : rapport des groupes de travail « Analyse globale des écosystèmes » et « Études intégrées », *Informatique et Biosphère*, doc. multigr., 5-28.
- Frontier S., 1977. Réflexions pour une théorie des écosystèmes. *Bull. Écol.*, **8**, 4, 445-464.
- Le Borgne R., 1978. Évaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P, *Oceanol. Acta*, **1**, 1, 107-118.
- Le Borgne R., 1982a. Zooplankton production in the eastern tropical Atlantic Ocean : net growth efficiency and P : B in terms of carbon, nitrogen and phosphorus, *Limnol. Oceanogr.*, **27**, 681-698.
- Le Borgne R., 1982 b. 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 et facteurs du milieu, *Océanogr. Trop.*, **17**, 187-201.
- Margalef R., 1968. *Perspectives in ecological theory*, Chicago Series in Biology, Univ. Chicago Press, Chicago, 111 p.
- Mathieu M., Bergeron J.-P., Alayse-Danet A.-M., 1982. L'aspartate transcarbamylyase, indice de l'activité gamétogénétique chez la moule *Mytilus edulis* L., *Int. J. Invertebr. Reprod.*, **5**, 337-343.
- Mayzaud P., Conover R. J., 1976. Influence of potential food supply on the activity of digestive enzymes of neritic zooplankton, in : *Proc. 10th Eur. Mar. Biol. Symp., Ostend, Belgium, vol. 2*, édité par G. Persoone et E. Jaspers, Universa Press, Wetteren, Belgium, 415-427.
- Mayzaud P., Poulet S. A., 1978. The importance of the time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter, *Limnol. Oceanogr.*, **23**, 1144-1154.
- Odum E. P., 1969. The strategy of ecosystem development, *Science*, **164**, 262-270.
- 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.
- Schoffeniels E., 1973. *L'anti-hasard*, Gauthier-Villars, Paris, 137 p.
- Sutcliffe W. H. Jr., Sheldon R. W., Prakash A., 1970. Certain aspects of production and standing stock of particulate matter in the surface waters of the Northwest Atlantic Ocean, *J. Fish. Res. Bd. Canada*, **27**, 1917-1926.
- Van Wormhoudt A., Sellos D., 1980. Aspects biochimiques de la croissance : acides nucléiques et enzymes digestives chez *Palaemon serratus* (Crustacea, Natantia), *Oceanol. Acta*, **3**, 1, 97-105.