

L'ACTIVITÉ AMYLASIQUE INDICE DE LA NUTRITION DU ZOOPLANCTON; MISE EN ÉVIDENCE D'UN RYTHME QUOTIDIEN EN ZONE D'UPWELLING ⁽¹⁾

Jean BOUCHER et Jean-François SAMAIN

Centre Océanologique de Bretagne, Brest. FRANCE.

Summary : Specific amylase activity was measured during the CINECA III cruise in the moroccan upwelling area. In this region the population is homogeneous and in a steady state during the study. The hypothesis of enzymatic activity rate as a nutrition index is enlarged by a relation with diet, fast and feeding stock.

A mathematical expression is given of the relationship between zooplankton digestive activity and phytoplankton biomass. Analysis of this equation shows a daily physiological rhythm of the amylase activity. —

Résumé : L'activité spécifique de l'amylase du zooplancton est mesurée au cours de la campagne CINECA III en zone marocaine d'upwelling. La population est homogène, en état d'équilibre physiologique, pour toute cette zone durant la période étudiée. La liaison entre les variations du taux d'activité enzymatique et le régime alimentaire, le jeûne, et la quantité de nourriture disponible, démontre la valeur d'indice de nutrition de ce taux d'activité. Une relation mathématique entre l'activité digestive du zooplancton et la biomasse phytoplanctonique est établie. L'analyse de cette relation permet de démontrer l'existence d'un rythme physiologique quotidien de l'activité spécifique amylasique. —

INTRODUCTION

Quelques dosages enzymatiques ont déjà été utilisés comme indices biologiques dans le domaine marin, notamment pour la détermination de la biomasse (Aleem, 1955) ou de la respiration (Packard, 1969) du phytoplancton, et de quelques animaux (Curl et Sandberg, 1961). De tels indices constituent une mesure instantanée "in situ" de paramètres écologiques. Ils permettent de résoudre deux difficultés de l'étude de la production et de l'écologie pélagique : la faible valeur absolue des taux physiologiques et le temps de latence entre les variations des facteurs du milieu et leur répercussion sur l'abondance des populations.

Nous proposons d'utiliser l'activité amylasique comme indice de la nutrition du zooplancton. La présence d'amylase parmi les enzymes digestives du zooplancton, connue depuis Bond (1934) est mise en évidence chez divers organismes. Les relations entre l'activité de l'enzyme et le régime alimentaire, le comportement trophique et la quantité de nourriture disponible pour ces organismes, sont analysées. Ces divers points ont en commun de pouvoir être mesurés *in situ*, par opposition à une expérimentation *in vitro* qui modifie conditions d'environnement et réponse des organismes.

Cette étude a été réalisée dans la zone marocaine de remontée d'eau profonde, en juillet 1972, au cours de la campagne CINECA III du N.O. "Jean Charcot".

MATERIEL ET METHODES

Le zooplancton est prélevé par pêches verticales et horizontales au filet triple WP 2. Ces prélèvements sont fractionnés par tranche de profondeurs susceptibles de correspondre à la distribution des planctontes. Soixante quinze pêches verticales, trente et une horizontales ont été récoltées en quarante stations. Celles-ci quadrillent la zone d'upwelling et le large de manière à définir les influences océaniques.

Chaque prélèvement est divisé en sous-échantillons, par fractionnement (Fulsom *et al.*, 1954) ou par pêches simultanées au filet triple WP 2. Deux des sous-échantillons sont conservés pour la numération des

individus et la mesure du poids sec. Les dosages de l'activité enzymatique de l'amylase, du carbone et de l'azote total sont effectués à bord du navire.

Le zooplancton prélevé est filtré sur une soie de 200 microns de vide de maille, rincé à l'eau distillée, récupéré et broyé dans un Potter en milieu tamponné (tampon phosphate 0.025 M; pH 6,8) à une température inférieure à 5 °C. Le volume du broyat est mesuré ; les analyses sont effectuées sur des aliquotes du broyat homogénéisé.

Le carbone et l'azote sont dosés suivant une méthode dérivée de celle de Pregl et Dumas, à l'aide d'un microanalyseur Hewlett-Packard 187 B ; 100 microlitres du broyat sont desséchés 24 heures à l'étuve à 60 °C puis analysés. Chaque dosage est répété trois fois. L'analyseur est étalonné quotidiennement par dosage de poids déterminés (Bouchet *et al.*, 1974) d'un standard (2-4 Dinitro cyclohexanone).

L'activité amylasique est dosée selon la méthode iodométrique de Street et Close (1956). Les conditions optimales du dosage ont été déterminées au laboratoire sur du zooplancton prélevé à différentes époques de l'année en rade de Brest (Samain et Boucher, 1974). Ces conditions (pH 6,8, température 35 °C) ne sont pas influencées par la composition spécifique de la population ; par contre les propriétés cinétiques de l'enzyme y sont sensibles. L'étude des variations du taux d'activité enzymatique doit donc tenir compte de la composition spécifique de l'échantillon étudié. Le pH optimal d'activité (6,8) confirme le fait que nous sommes en présence d'amylase α d'origine animale. A ce pH, il n'a pas été possible de mettre en évidence une activité amylasique chez des algues planctoniques (*Monochrysis* et *Tetraselmis*) cultivées au laboratoire.

Le dosage a été effectué manuellement au cours de la campagne. Sa sensibilité permet de doser, suivant leur taille et leur activité enzymatique, de 5 à 10 *Calanus*, de 20 à 30 *Centropages*, 1/3 d'*Euphausiacé* soit une quantité d'azote de 20 à 200 microgrammes environ. L'unité enzymatique est par convention la quantité d'enzyme nécessaire à l'hydrolyse d'un milligramme de substrat (amidon) par minute dans les conditions du dosage. En fait, les résultats sont exprimés en différence d'absorption par minute par millilitre, valeurs à multiplier par 3.10^{-3} pour passer en unité enzymatique. Nous appellerons activité spécifique amylasique, le rapport du nombre d'unités enzymatiques à la quantité d'azote total de l'échantillon exprimée en milligramme.

Les dosages sur le prélèvement total sont complétés par des mesures au niveau spécifique. Dix espèces ont été isolées ; trois d'entre elles, représentées par un grand nombre d'individus, ont donné lieu à une expérimentation. Les individus d'une même catégorie sont répartis en lots de 10 à 50 suivant leur taille. Ils sont conservés à jeun dans de l'eau de mer filtrée, pendant une période de 48 à 96 heures, à une température voisine de celle de la masse d'eau où ils ont été capturés.

La quantité de nourriture à la disposition du zooplancton peut être définie comme la quantité de particules organiques en suspension, d'une dimension correspondant aux pièces buccales des zooplanc-tontes. En l'absence de cette mesure, nous avons utilisé la biomasse phytoplanctonique exprimée en chlorophylle *a* (ces valeurs nous ont été communiquées par J. Neveux responsable des mesures durant la campagne). Le choix de l'expression en microgramme par litre ou en milligramme par mètre carré sera discuté ultérieurement. Cette approximation de la quantité de nourriture peut être considérée comme satisfaisante en zone d'upwelling où la très forte biomasse et la production primaire élevée masquent les autres sources de nourriture.

Le dénombrement des individus de chaque genre a été réalisé au laboratoire après fractionnement de l'échantillon (méthode des dilutions). Pour chaque prélèvement, les résultats sont exprimés en nombre total d'individus et en pourcentage appartenant à chaque catégorie.

RESULTATS

Biologie de la population zooplanctonique

Le zooplancton échantillonné est constitué de Chaetognathes, Salpes, Doliolés, Siphonophores, Appendiculaires, Euphausiacés et pour 95 % de Copépodes. Pour cette dernière catégorie les genres les plus abondants sont *Acartia*, *Temora*, *Centropages* et *Pleuromamma* qui représentent 60 à 90 % des Copépodes capturés. L'observation des échantillons montre que la plupart des individus d'un même genre appartiennent à la même espèce ; on ne doit donc pas s'attendre à des variations importantes de la composition spécifique.

Tableau 1 : Pourcentage du nombre d'individus de chaque genre pour 21 stations réparties sur toute la zone.

Stations	2	6	10	11	13	15	17	18	21	24	28	36	36	39	41	42	42	42	48	52	53	
<i>Acartia</i>	64.91	1.18	5.29	2.82	36.48	57.67	72.45	56.19	36.19	54.36	78.59	83.93	83.95	63.70	44.94	48.00	69.23	20.05	43.69	38.28	58.72	
<i>Temora</i>	1.05	5.29	2.88	18.30	0.41	0.46	1.32	.	.	11.15	6.07	1.54	0.49	12.86	0.60	1.09	1.54	0.36	0.24	9.38	2.38	
<i>Centropages</i>	1.20	7.06	0.96	7.04	1.24	0.46	0.55	0.67	0.81	0.11	0.96	1.75	1.48	1.22	2.40	1.82	0.77	0.61	0.24	1.56	4.77	
<i>Oithona</i>	3.01	.	11.06	.	0.83	4.65	10.10	22.75	.	3.24	1.28	3.60	6.42	8.69	8.99	2.91	11.54	0.49	1.29	8.59	3.58	
<i>Oncaea</i>	0.45	28.23	12.02	29.57	0.83	2.71	0.44	.	2.58	22.45	5.75	0.08	.	5.52	8.40	13.09	7.69	7.82	0.32	3.91	4.77	
<i>Clausocalanus</i>	.	21.17	30.29	15.49	2.07	2.79	1.32	6.69	0.16	0.42	0.96	5.76	0.99	2.76	16.19	2.91	0.77	9.78	1.62	0.78	.	
<i>Copépodites</i>	24.39	30.58	13.94	16.90	1.66	19.53	10.98	13.37	42.00	7.20	4.47	2.88	4.94	2.76	17.39	24.73	4.62	4.45	51.46	0.32	15.50	
<i>Pleuromamma</i>	.	.	4.81	.	0.41	8.14	0.11	1.09	0.19	
<i>Calocalanus</i>	.	0.59	3.36	1.41	.	1.16	1.21	0.12	.	0.30	1.46	1.35	0.73	.	.	.	
<i>Lucicutia</i>	.	.	0.48	.	.	0.93	.	.	0.32	0.73	0.19	.	0.16	.	.	
<i>Euchaeta</i>	.	.	1.92	0.46	
<i>Candacia</i>	0.12	.	0.30	0.37	0.19	.	0.08	.	0.30	
<i>Eucalanus</i>	.	0.59	0.48	
<i>Calanus</i>	0.30	.	1.44	.	.	0.23	0.11	.	.	0.18	0.64	0.28	1.11	2.76	.	.	0.19	.	.	.	2.38	
<i>Calanoides</i>	3.02	
<i>Corycaeus</i>	.	.	2.40	2.82	.	.	.	0.33	.	0.14	.	.	.	0.08	0.15	.	0.19	0.12	.	.	.	
<i>Euterpina</i>	0.60	1.28	0.03	.	0.08	0.08	.	.	
<i>Scolecithricides</i>	.	.	0.48	0.04	0.19	.	.	.	0.30	
<i>Chaetognates</i>	.	1.18	3.85	2.82	.	0.23	0.88	.	.	0.10	.	0.15	0.24	0.54	0.15	.	0.57	.	.	.	0.60	
<i>Appendiculaires</i>	0.45	4.12	1.92	.	.	0.46	0.44	0.12	.	.	1.46	0.76	3.30	0.80	5.47	6.00	
<i>Doliolés</i>	0.23	0.74
<i>Ostracodes</i>	.	.	2.40	1.41	.	0.23	0.37	
<i>Cladocères</i>	1.20	0.11	.	.	0.04	
Total des individus	106.240	6.800	16.640	2.840	38.600	17.200	36.440	11.960	24.760	113.320	50.080	155.560	32.400	52.240	26.680	11.000	20.800	32.720	49.440	10.240	13.420	

La composition générique des populations est identique à chaque station (tableau 1). La distribution géographique des organismes est semblable pour toute la zone étudiée. Cette homogénéité est confirmée par l'étude du rapport carbone-azote (C/N).

Omori (1969) a mis en évidence que le rapport C/N varie pour différentes espèces de 3,5 à 11,6 et que des variations de 1 à 10 de ce rapport peuvent être attribuées, pour la population, à la composition spécifique, au sex ratio, à l'âge des organismes et aux conditions écologiques.

Nous avons mesuré un rapport C/N moyen de 4,23 avec des variations de 10 % suivant les stations. Le coefficient de corrélation entre le carbone et l'azote est de 0,98 ; la droite de régression passe par l'origine (fig. 1). Ce rapport peut être considéré comme constant pour tous les prélèvements.

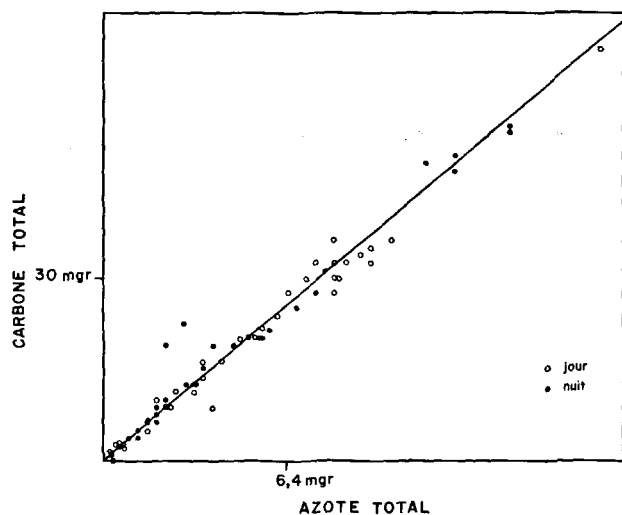


Figure 1 - Droite de régression des mesures de carbone total du zooplancton en fonction de l'azote : $C = 4,61 N$; coefficient de corrélation 0,99.

On doit, par ailleurs, remarquer le régime alimentaire commun de ces espèces. Exceptés les Chaetognathes et les Siphonophores, le seul carnivore *sensu stricto* est le Copépode *Euchirella* qui a été pêché uniquement en profondeur dans les stations du large, éloignées de la zone d'upwelling. Pour les autres zooplanctontes, le régime omnivore est généralement reconnu ; certains présentent des tendances herbivores ou carnivores suivant la quantité et la qualité de la nourriture rencontrée (Boucher, 1970).

Les variations de la composition générique, de la distribution, du rapport C/N et du régime alimentaire du zooplancton sont de trop faible amplitude pour influencer sur la réponse de l'activité enzymatique. Ceci permet de considérer la population comme un "individu moyen", somme des organismes qui la composent, et de comparer les mesures effectuées sur le zooplancton total pour chacune des stations avec les autres paramètres écologiques.

Relations entre activité amylasique et comportement alimentaire

Dix espèces différentes ont pu être isolées à partir des prélèvements ; une activité amylasique est décelée pour chacune d'entre elles. Les valeurs absolues de l'activité spécifique de l'amylase (1) et les amplitudes les plus grandes ont été mesurées pour les espèces à tendance herbivore, les plus faibles pour les espèces carnivores (fig. 2).

Cependant, la comparaison des valeurs d'activité spécifique entre les espèces doit être interprétée avec prudence. En effet, le nombre de mesures est inégal pour chaque catégorie, les espèces les plus fréquemment et les plus abondamment capturées ont permis un nombre supérieur de mesures ; les captures ne sont pas réparties régulièrement sur la journée ; il n'a pas toujours été possible de pêcher simultanément des espèces herbivores et des espèces carnivores.

L'activité spécifique des individus conservés à bord pour expérimentation, décroît en fonction de la durée du jeûne (fig. 3). La courbe est semblable pour les cinq expériences : forte activité enzymatique lors de la capture, qui persiste durant 12 heures parfois, puis décroissance rapide jusqu'à un niveau stationnaire probablement équivalent au métabolisme basal.

(1) La quantité d'amylase synthétisée est proportionnelle au nombre d'individus (cette relation sera vérifiée dans l'étude statistique). Ce sont donc les variations de l'activité spécifique amylasique qui peuvent présenter un intérêt écologique.

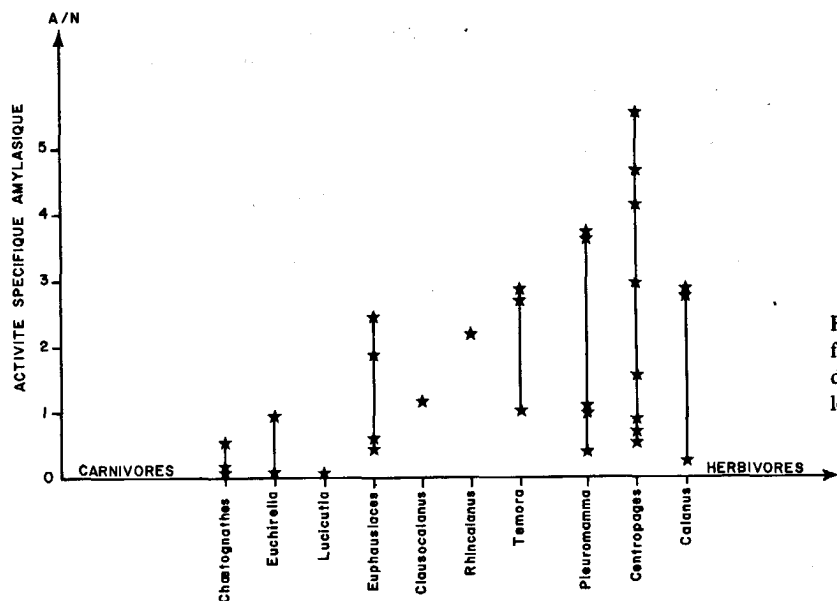


Figure 2 – Variations de l'activité spécifique de l'amylase mesurée *in situ* pour divers organismes zooplanctoniques, prélevés sur différentes stations.

Pour une même espèce les valeurs initiales de l'activité spécifique de l'amylase varient. Ceci peut être expliqué par les différences de localisation et d'heure des captures. Les individus prélevés dans des zones à forte biomasse phytoplanctonique ont une activité plus élevée que ceux prélevés dans une zone pauvre.

Nous avons montré l'influence du régime alimentaire, du jeûne et des conditions du milieu sur les variations de l'activité spécifique amylasique. Les deux premiers points constituent un argument biologique

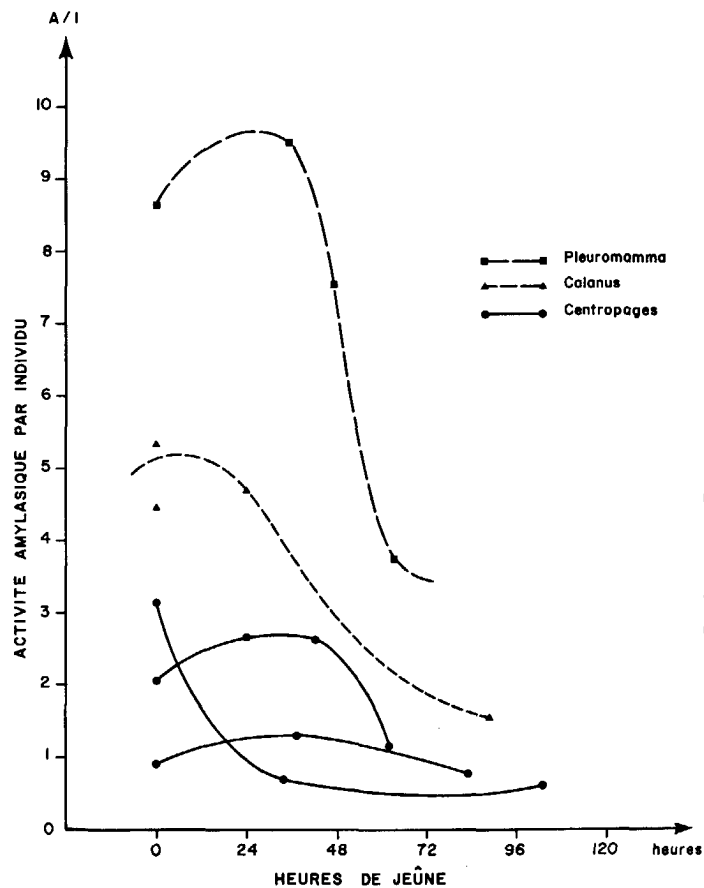


Figure 3 – Décroissance du taux d'activité amylasique par individu en fonction du nombre de jours de jeûne.

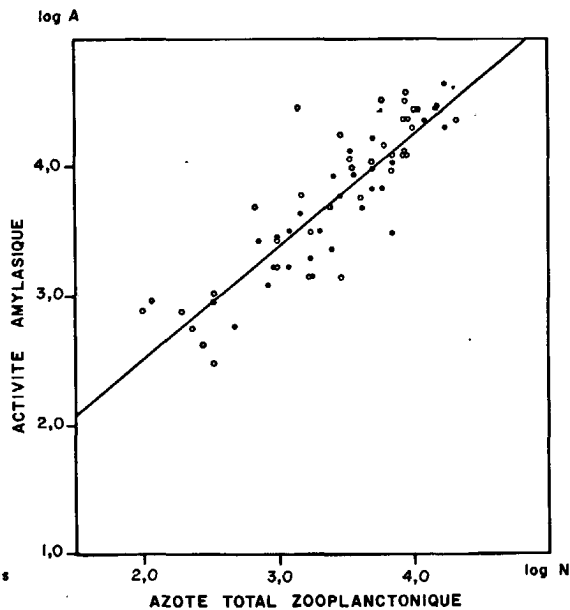


Figure 4 – Droite de régression $\log A = f \log N$. Prélèvements de jour \circ et la nuit \bullet . (Coefficient de corrélation 0,87).

de la relation entre la nutrition et cette activité enzymatique. Nous pouvons vérifier, sur l'ensemble des prélèvements, que la biomasse phytoplanctonique, représentative de la nourriture disponible, est le facteur écologique lié aux variations du taux d'activité spécifique de cet enzyme.

Etude des corrélations entre activité amylasique et facteurs écologiques

L'étude statistique des prélèvements montre la liaison entre l'activité amylasique A et la biomasse zooplanctonique N exprimée en quantité d'azote. Le coefficient de corrélation est de 0,66 significatif au seuil 2,5 %. Cette corrélation est améliorée après une transformation logarithmique des données (fig. 4). Le coefficient de corrélation est alors de 0,87 significatif au seuil 1 %. La pente de la droite de régression $\log A = f(\log N)$ est égale à 1,1. Ce coefficient n'est pas significativement différent de 1 (test T sur coefficient de régression non significatif). La transformation logarithmique des données permet une normalisation de la distribution des mesures, condition nécessaire à l'application des tests statistiques. Elle permet également une linéarisation des relations multiplicatives avant corrélation. Nous pouvons proposer les modèles suivants :

- 1) $A = kN$
- 2) $A = kN.R$
 $R =$ variable résiduelle inconnue.

Rien ne permet d'éliminer avec certitude l'une des deux causes d'amélioration et de choisir entre les deux modèles proposés. Toutefois nous avons montré précédemment l'influence des facteurs externes sur l'activité spécifique. Ceci nous conduit à expliciter A/N en fonction du résidu R que l'on identifie aux paramètres suivants :

- φ_2 : valeur maximale de la quantité de chlorophylle a en microgrammes par litre pour la tranche d'eau échantillonnée pour le zooplancton.
- φ_3 : quantité de chlorophylle a en milligramme par mètre carré pour cette même tranche d'eau.
- P : quantité de protéines en milligramme par mètre carré des particules de taille inférieure à 50 microns.
- N : azote total du zooplancton en milligramme par mètre carré.

Les prélèvements ont été scindés en trois groupes : de nuit (n), de jour (j), global (g). Les limites horaires du jour et de la nuit ont été choisies à partir des résultats de mesure d'activité amylasique sur les filets horizontaux périodiques et des heures du lever et du coucher du soleil pour la campagne. La nuit ainsi délimitée commence à 21 heures pour se terminer à 7 heures 30.

Les résultats des corrélations entre ces paramètres et l'activité enzymatique spécifique sont énumérés dans le tableau 2.

Tableau 2.

	$\log \varphi_2$	$\log \varphi_3$	$\log P$	$\log N$	$\log \text{ prof.}$
$\log \frac{A}{N}$ global	0.193	0.195	- 0.002	0.163	- 0.173
$\log \frac{A}{N}$ jour	- 0.011	0.000	- 0.263	0.173	- 0.114
$\log \frac{A}{N}$ nuit	0.356	0.333	0.247	0.162	- 0.104

L'examen des résultats présentés dans le tableau 2 met en évidence que :

- la biomasse phytoplanctonique seule est liée à l'activité spécifique amylasique. Les coefficients de corrélation pour ce paramètre sont les plus grands en valeur absolue, ils approchent la significativité au seuil de 10 %.
- cette relation n'est mise en évidence que pour les mesures effectuées la nuit.

La faible valeur des coefficients de corrélations peut être attribuée à l'expression de la biomasse phytoplanctonique. φ_2 représente la valeur de concentration maximale de chlorophylle a généralement localisée en surface ; φ_3 représente la valeur moyenne sur la profondeur de pêche zooplanctonique. Nous devons de même tenir compte de la profondeur dans les prélèvements zooplanctoniques. On distingue les prélèvements de surface (0-10 m) de ceux de profondeur (> 100 m).

Les résultats des corrélations montrent une augmentation des coefficients qui deviennent significatifs (tableau 3). De plus l'amélioration des corrélations nocturnes par rapport aux corrélations diurnes est significative au seuil 10 % (testées suivant les variables auxiliaires de Fisher).

Tableau 3.

		$\log \varphi_2$	$\log \varphi_3$
$\log \frac{A}{N}$	Jour	Prof.	0.18
		Surf.	- 0.09
	Nuit	Prof.	0.38
		Surf.	0.42

Ce phénomène montre les limites de l'utilisation de la quantité de chlorophylle *a* comme mesure de la quantité de nourriture ; son expression doit tenir compte de la distribution verticale comparée du zooplancton et de la nourriture. Ces problèmes seront discutés ultérieurement.

La relation entre activité enzymatique digestive et quantité de nourriture, ne peut être mise en évidence que pour les prélèvements de nuit (tableaux 2 et 3). La biomasse phytoplanctonique n'ayant pas de rythme nyctéméral, on peut en conclure que l'activité digestive ne se manifeste que la nuit. Ce raisonnement est confirmé par les mesures périodiques en points fixes de l'activité spécifique de l'amylase sur des pêches horizontales (fig. 5). La courbe de variations d'activité en fonction de l'heure fait apparaître ce même rythme journalier avec un maximum nocturne suivi d'un minimum diurne.

L'étude statistique nous a permis de mettre en évidence une corrélation significative entre les logarithmes de l'activité spécifique et de la biomasse phytoplanctonique.

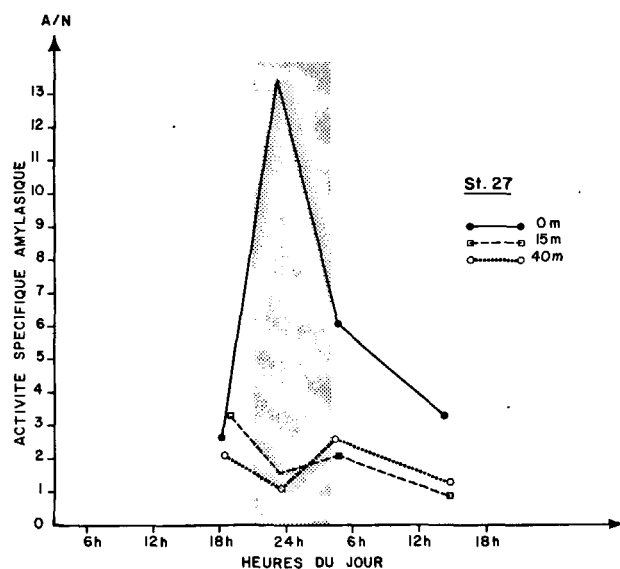


Figure 5 - Variations périodiques de l'activité spécifique de l'amylase en fonction de l'heure mesurées sur des prélèvements horizontaux en point fixe.

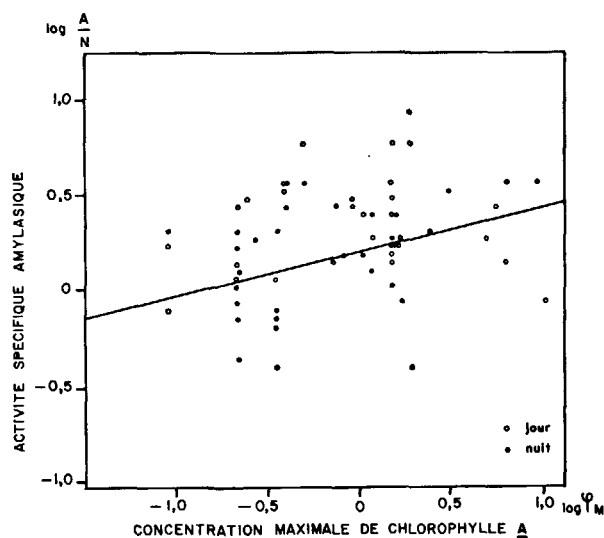


Figure 6 - Droite de régression de l'activité spécifique en fonction de la biomasse chlorophyllienne après transformation logarithmique.

La droite de régression $\log \frac{A}{N} = \alpha \log \varphi + \log \lambda$ (fig. 6) traduit une relation de la forme :

$$\frac{A}{N} = \lambda \varphi^\alpha$$

(α = pente, λ = résidu, de la droite de régression $\log A/N = f(\log \varphi)$).

L'ensemble de ces résultats montre que la quantité d'amylase synthétisée est proportionnelle à la quantité de nourriture présente. C'est un nouvel argument de la valeur de l'activité spécifique amylasique en tant qu'indice de la nutrition.

DISCUSSION

L'existence d'un rythme physiologique journalier de la nutrition, chez les Crustacés, n'a été que très rarement mise en évidence. Les rythmes digestifs connus concernent le crabe *Thalamita* (Van Weel, 1960) et la crevette *Penaeus kerathurus* (Van Wormhoudt *et al.*, 1972).

Cette étude constitue la première vérification d'une activité digestive périodique chez les Copépodes. Un tel rythme n'avait jamais été mis en évidence *in situ*.

Ce rythme enzymatique quotidien conduit à rechercher un comportement nutritif périodique des zooplanctons. Une telle hypothèse a été formulée de nombreuses fois depuis Esterly (1919). Mac Alister (1966) démontre mathématiquement que le grazing nocturne aurait un meilleur rendement que le grazing continu. Il est logique de penser qu'un rythme digestif doit se traduire par un rythme de l'alimentation et qu'il existe des rapports entre le comportement alimentaire et les migrations nyctémérales. Les organismes pourraient migrer, pour se nourrir, vers les zones à quantité, ou qualité, optimale de nourriture. En ce qui concerne les consommateurs de phytoplancton, cette migration doit se faire vers la surface.

Ceci pose le problème de la distribution verticale des animaux et de ses variations dans le temps. Les prélèvements verticaux qui intègrent la distribution spatiale ne conviennent pas pour une telle étude ; les quelques prélèvements horizontaux effectués n'ont pas permis de mettre en évidence une migration nyctémérale.

L'amélioration des corrélations entre l'activité digestive et le phytoplancton après fractionnement des mesures en catégories de profondeurs, peut être discutée. Cette amélioration montre que le phytoplancton n'exerce pas la même influence sur les animaux de surface et ceux de profondeur. C'est la quantité maximale de chlorophylle *a* qui intervient pour les animaux des couches superficielles ; la quantité totale disponible sur la tranche d'eau donne une meilleure corrélation pour les animaux de profondeur. Ceci pourrait s'expliquer par une tendance des animaux de surface à se concentrer au niveau le plus riche en nourriture. Ceci traduit peut-être également la prépondérance en surface des animaux à régime alimentaire plus franchement herbivore.

Ces résultats montrent la limite de la méthodologie choisie et permettent de définir une stratégie pour une prochaine étude. L'échantillonnage du zooplancton doit rendre compte des variations dues aux phénomènes mis en évidence : rythme journalier de la nutrition et son influence sur la distribution spatiale. De même la nourriture disponible doit être traduite par une mesure tenant compte de sa qualité, de sa quantité et de sa distribution. Une telle méthodologie nous permettrait peut-être de distinguer dans le zooplancton les animaux à tendance herbivore de ceux à tendance carnivore.

Dans la zone d'upwelling présentée ici les seules causes de variations perceptibles, sont liées aux conditions trophiques. Cette caractéristique nous a permis de montrer la relation entre quantité de nourriture et activité spécifique. Avec une méthodologie mieux adaptée, en s'affranchissant des conditions d'homogénéité et d'équilibre des populations, il devient possible de comparer des régions géographiques ou des périodes de cycles distincts.

Les arguments présentés (régime alimentaire, jeûne, influence de la nourriture) ne constituent qu'un ensemble de conditions nécessaires pour démontrer la valeur d'indice de nutrition de l'activité spécifique de l'amylase. Une justification plus directe est recherchée au laboratoire par l'étude de la corrélation avec la quantité de nourriture ingérée. Cependant de nombreux auteurs admettent que la quantité de nourriture ingérée est une fonction de la nourriture disponible. L'activité spécifique de l'amylase devient une mesure potentielle de la nourriture ingérée ; après étalonnage, elle serait une estimation de la mortalité du phytoplancton par grazing. L'équation proposée est momentanément celle qui traduit le mieux le phénomène observé. Nous ne discuterons pas dans cet article l'adéquation de l'expression mathématique à la relation entre l'activité spécifique de l'amylase et la concentration de chlorophylle.

CONCLUSIONS

1) L'activité spécifique amyliasique est étudiée comme indice de mesure de la nutrition zooplanctonique. 75 prélèvements verticaux, 31 horizontaux, 5 expérimentations à bord et 10 espèces différentes sont analysées.

2) L'étude systématique des populations montre la présence prépondérante des Copépodes (95 %), l'homogénéité spécifique et le régime alimentaire général omnivore de ces populations.

3) L'expérimentation sur des espèces isolées montre que l'activité spécifique amylasique varie avec le type du régime alimentaire des espèces testées et décroît avec la durée du jeûne.

4) Un rythme journalier de l'activité digestive est observé *in situ*.

5) L'étude statistique des corrélations met en évidence que cet indice est lié à la quantité de chlorophylle *a* par une relation de la forme :

$$\frac{A}{N} = \lambda \varphi^\alpha$$

6) Les relations entre l'activité spécifique amylasique, la quantité de nourriture et le comportement alimentaire confirment sa valeur d'indice de nutrition.

REFERENCES

- Aleem A.A., 1955. Measurement of plankton populations by triphenyltetrazolium chloride. *Kieler Meeresforsch.*, 11 : 160-173.
- Bond R.M., 1934. Digestive enzymes of the pelagic copepods *Calanus finmarchicus*. *Biol. Bull. Wood's Hole*, 67 : 461-465.
- Boucher J., 1970. Ecologie et relations trophiques du zooplancton en Méditerranée nord occidentale. *Thèse spéc. Fac. Sci. Paris*, Ronéo : 109 pp.
- Boucher J., Bougault H., Martinais J., 1974. Ship-board precision weighing. *Deep-Sea Res.*, 21 : 683-687.
- Curl H.Jr., Sandberg J., 1961. The measurement of dehydrogenase activity in marine organisms. *J. mar. Res.*, 19 : 123-138.
- Esterly C.O., 1919. Reactions of various plankton animals with reference to the diurnal migrations. *Univ. Calif., Publ. Zool.*, 26 : 81-129.
- Fulsom T.R., Mc Ewen G.F., Johnson M.W., 1954. A statistical analysis of the performance of the Fulsom plankton splitter based upon tests observations. *Arch. Met. Geophys. u. Klimatol (Ser. A.)*, 7 : 502-527.
- Mc Allister C.D., 1969. Aspects of estimating zooplankton production from phytoplankton production. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 26 : 199-220.
- Omori M., 1969. Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, 3 (1) : 4-10.
- Packard T.T., 1969. The estimation of the oxygen utilization rate in sea water from the activity of the respiratory electron transport system in plankton. Ph. D. thesis, Univ. Wash., Seattle.
- Samain J.F., Boucher J., 1974. Dosage automatique et simultané de l'amylase et des protéines du zooplancton. *Ann. Inst. océanogr.*, Paris, 50(2) (sous presse).
- Street H.V., Bergmeyer H.U., 1965. *Methods of enzymatic analysis*. Academic Press : 854-858.
- Van Weel P.B., 1960. On the secretion of digestive enzymes by the marine crab *Thalamita crenata*. *Zeit. Vergl. Physiol.*, 43 : 567-577.
- Van Wormhoudt A., Ceccaldi H.J., Le Gal Y., 1972. Activité des protéases et amylases chez *Penaeus kerathurus* : existence d'un rythme circadien. *C.R. Acad. Sci. Paris*, (Sér. D) 274 : 1208-1211.

REMERCIEMENTS

Ce manuscrit est inscrit sous le n° de contribution 176 au Département Scientifique du Centre Océanologique de Bretagne.