

COMPOSITION CHIMIQUE ÉLÉMENTAIRE
EN CARBONE ET AZOTE
DE *CENTROPAGES TYPICUS* ET *TEMORA STYLIFERA*.
ANALYSE DES VARIATIONS
EN FONCTION DE LA PHYSIOLOGIE
ET DES CONDITIONS ÉCOLOGIQUES (1).

par

Jean Boucher

Centre océanologique de Bretagne - B.P. 337 - 29273 Brest Cedex

et

Claude Razouls et Suzanne Razouls

Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

Résumé

— Les variations de la teneur et de la composition chimique en carbone et azote de deux Copépodes, *Centropages typicus* et *Temora stylifera*, de la région de Banyuls-sur-Mer, sont analysées en fonction des variations physiologiques liées au sexe, aux caractères spécifiques et au cycle annuel. La composition élémentaire apparaît constante et indépendante de ces causes de variation. La comparaison des individus de cet écosystème méditerranéen avec ceux prélevés dans l'écosystème des côtes atlantiques du Maroc permet de mettre en évidence l'adaptation du rapport C/N des organismes à un type donné d'écosystème et ses variations d'un écosystème à l'autre.

1. - Introduction

La composition élémentaire du zooplancton est étudiée depuis que Von Hensen (1887) a pratiqué les premières analyses. Très rapidement l'étude du prélèvement *in toto* a cédé le pas à celle des organismes. Vinogradov (1953) a résumé les résultats des dosages effectués sur diverses espèces zooplanctoniques. Depuis cette date, de nombreux auteurs ont signalé des variations de teneur élémentaire. Une attention particulière a été portée au carbone et à l'azote. Omori (1969) a notamment mis en évidence chez les Copépodes une variation de la teneur et de la composition élémentaire pour ces deux éléments, en fonction de la latitude. Champalbert et al. (1973) soulignent

(1) Contribution n° 333 du Département scientifique du Centre océanologique de Bretagne.

au terme d'une première série de mesures, l'influence possible des conditions écophysiological sur ces variations. Cependant les résultats actuellement disponibles sont très fragmentaires et la résolution de ce problème nécessite d'entreprendre systématiquement un grand nombre d'analyses. Nous avons mesuré périodiquement la teneur et la composition élémentaire en carbone et azote de deux Copépodes *Centropages typicus* et *Temora stylifera* au cours de leur cycle annuel dans le Golfe du Lion en tenant compte des différences physiologiques qui pouvaient être liées aux caractères spécifiques, au sexe et aux stades de développement. Des mesures équivalentes ont été faites pour des individus de ces deux espèces prélevés dans la zone d'upwelling des côtes du Maroc au cours de la campagne Cineca-Charcot IV en juillet 1973 ; ceci permet de réaliser une comparaison entre Atlantique et Méditerranée et de préciser l'influence respective des conditions écologiques et physiologiques sur les variations de la composition élémentaire.

II. - Matériel et méthodes

Les animaux prélevés avec un filet type WP2, sont anesthésiés par addition de quelques centilitres de formol pour un cristalliseur de cinq litres d'eau de mer. *Centropages typicus* et *Temora stylifera* sont isolés, les sexes et les stades de développement séparés jusqu'à concurrence de deux cents individus pour les adultes et de deux à quatre cents pour les divers stades juvéniles. Cette opération est répétée avec une périodicité de l'ordre du mois ; quatorze prélèvements ont ainsi été effectués au cours de l'année 1973. Pour chaque échantillon une vingtaine d'individus sont fixés au formol pour déterminer ultérieurement le biovolume à partir de la mesure des dimensions linéaires des individus (Razouls et Guinness, 1973). Le reste de l'échantillon est rincé à l'eau distillée, desséché à 70 °C pendant 24 heures, pesé et broyé au mortier ; une partie aliquote de l'homogénéat est analysée au micro-analyseur C.H.N. 185B Hewlett-Packard. Un protocole de mesure similaire a été adopté pour les Copépodes prélevés en Atlantique. Cependant, afin de ne pas multiplier les manipulations, le tri des organismes a été limité aux formes adultes de chacune des deux espèces. Par contre, tous les dosages ont été réalisés à bord du navire afin d'éviter toute conservation risquant de dénaturer les échantillons. Ces dosages ont été rendus possibles par la mise au point d'un système de pesée de précision embarquable (Boucher et al., 1974).

III. - RÉSULTATS

Le poids sec, le biovolume, la teneur en carbone et azote et le rapport carbone sur azote mesurés sur les échantillons de Méditerranée sont résumés dans le tableau 1. Les valeurs moyennes sont données pour les adultes mâle et femelle de chacune des deux espèces ; l'ordre de grandeur des variations au cours du cycle annuel est pré-

CARBONE ET AZOTE CHEZ *C. TYPICUS* ET *T. STYLIFERA*

TABLEAU 1

Comparaisons des variations de poids sec, biovolume, teneur en carbone, azote et rapport C/N en fonction du sexe et des caractères spécifiques pour *Centropages typicus* et *Temora stylifera* prélevés dans la région de Banyuls-sur-Mer, au cours d'un cycle annuel.

		CENTROPAGES TYPICUS				TEMORA STYLIFERA			
		14 mesures				14 mesures			
		Moy.	Intervalle de confiance	Ecart type	Coefficient de variation	Moy.	Intervalle de confiance	Ecart type	Coefficient de variation
Biovolume en mm ³	♀	0,108	0,011	0,019	17,59	0,18	0,024	0,04	21,23
	♂	0,076	0,021	0,035	46,05	0,13	0,012	0,02	17,29
Poids sec en mg	♀	0,039	0,012	0,020	50,25	0,042	0,013	0,022	52,38
	♂	0,040	0,013	0,022	55,00	0,038	0,010	0,017	44,74
Teneur en carbone (en pourcentage)	♀	26,31	5,50	9,19	34,93	28,24	7,70	12,86	45,54
	♂	27,96	7,34	12,25	43,81	28,69	5,87	9,80	34,16
Teneur en azote (en pourcentage)	♀	6,34	1,63	2,73	43,06	6,09	3,65	2,39	39,24
	♂	7,11	1,56	2,60	36,57	6,36	3,81	2,95	46,38
Rapport carbone/azote	♀	4,19	0,17	0,28	6,68	4,31	0,18	0,31	7,19
	♂	4,00	0,18	0,30	7,50	4,30	0,11	0,17	3,95

cisé par l'intervalle de confiance et la dispersion des mesures par l'écart-type et le coefficient de variation.

Les teneurs en carbone (26,31 à 28,69 p. 100) et en azote (6,30 à 7,11 p. 100) sont légèrement plus faibles que celles déjà décrites en Méditerranée pour ces deux mêmes espèces (38 à 45 p. 100 et 7,66 à 11 p. 100) par Champalbert (1973) ; cependant, les rapports C/N sont identiques ($\approx 4,20$).

Il n'apparaît pas de différences significatives entre les valeurs moyennes de ces paramètres suivant le sexe ou l'espèce. Par contre, la dispersion des mesures au cours du cycle annuel est importante ; elle est très élevée pour le poids sec et les teneurs élémentaires, tandis que le rapport C/N apparaît beaucoup moins variable.

1. Analyse des variations de la composition élémentaire en carbone et azote

a) Individus capturés en Méditerranée.

La constance de la composition élémentaire en carbone et azote est confirmée par une étude statistique. Une analyse de variance à trois niveaux sans réplication (méthode de Lison) ne permet pas de mettre en évidence de différences significatives entre les variances des trois catégories de variations considérées. La composition élémentaire en carbone et azote de *Centropages typicus* et *Temora stylifera* est constante ; elle est indépendante des causes de variations liées au cycle annuel, au sexe et aux caractères spécifiques.

Cette relation est schématisée sur un diagramme de dispersion (Fig. 1). Le poids d'azote par individu de chaque catégorie est indiqué en fonction du poids de carbone. Nous avons porté sur ce graphique

les résultats des mesures pour les adultes et pour les stades copépodites. Une relation linéaire très significative lie ces deux grandeurs. Pour toutes ces catégories, la composition élémentaire en carbone et azote est constante. Elle peut se formuler par la relation $C = 4,20 N$.

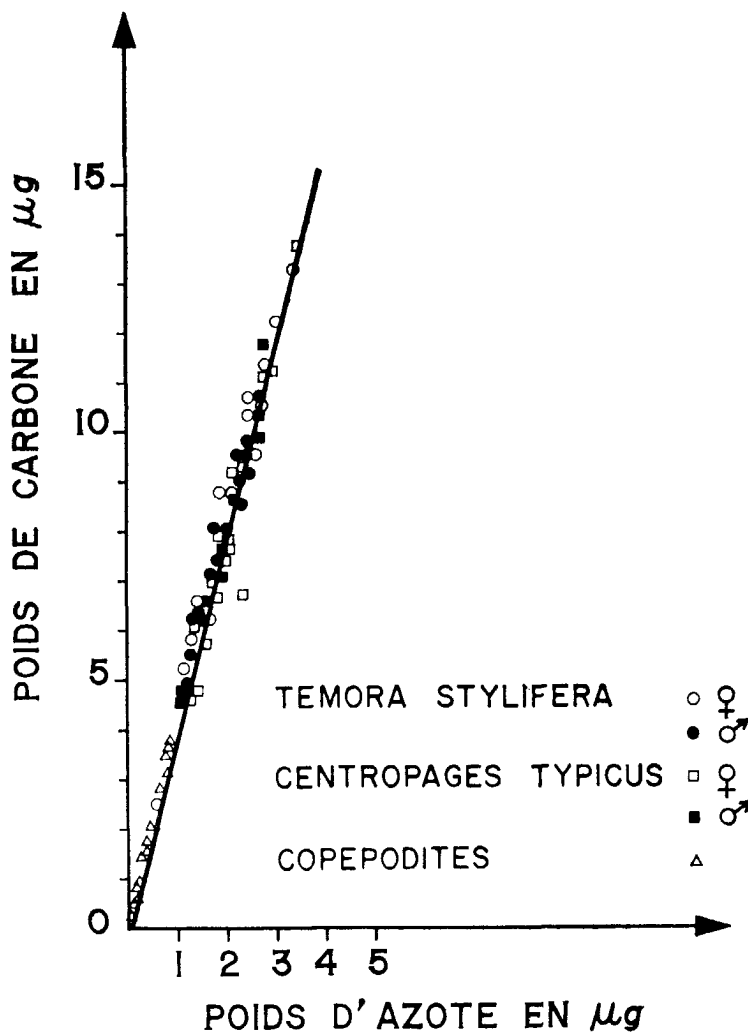


FIG. 1

Diagramme de dispersion des poids de carbone et d'azote d'un même individu pour les différentes sources de variations liées à l'espèce, au sexe et au stade de développement.

b) Comparaison avec les individus prélevés sur les côtes atlantiques du Maroc.

Ces Copépodes ont été prélevés au cours d'une même période ; nous n'avons pas séparé les sexes, les premiers résultats obtenus en Méditerranée n'ayant pas montré de différences à ce niveau. Les valeurs moyennes du rapport C/N et la comparaison des résultats pour les deux zones géographiques prospectées sont résumées dans le tableau 2. Comme pour la Méditerranée, il n'y a pas de différence de composition élémentaire entre les deux espèces. Par contre, la différence entre les deux régions est significative. Les poids de carbone des

CARBONE ET AZOTE CHEZ *C. TYPICUS* ET *T. STYLIFERA*

espèces atlantiques sont deux fois plus grands que ceux des espèces méditerranéennes et les poids d'azote trois fois supérieurs. Le rapport C/N est, par conséquent, plus élevé en Méditerranée. Il existe donc un changement de composition élémentaire en carbone et azote entre ces deux régions. Bien que le poids des individus méditerranéens soit plus faible, leur rapport C/N traduit une valeur calorifique potentielle plus forte que celle des individus des côtes atlantiques.

TABLEAU 2

Comparaisons des poids de carbone, d'azote et du rapport carbone/azote de deux espèces de Copépodes *Centropages typicus* et *Temora stylifera* prélevés dans la région de Banyuls-sur-Mer et l'upwelling des côtes atlantiques du Maroc.

	CENTROPAGES TYPICUS		TEMORA STYLIFERA	
	Atlantique	Méditerranée	Atlantique	Méditerranée
Poids moyen de C par individu en μg	17,59	8,27	15,90	7,85
Poids moyen de N par individu en μg	4,83	1,95	4,93	1,94
Rapport C/N moyen	3,32	4,30	3,13	4,10
Intervalle de confiance C/N	0,050	0,063	0,14	0,085
Ecart type C/N	0,22	0,33	0,40	0,32
Nombre de mesures	20	18	9	28

2. Analyse des variations de poids et de teneur en carbone et azote

Les proportions de ces deux éléments sont liées par une relation constante et les variations de teneur sont étroitement corrélées pour les deux espèces étudiées. En conséquence, nous n'analyserons que les variations du carbone chez *Centropages typicus*.

L'analyse statistique (analyse de variance) met en évidence une variation hautement significative du poids et de la teneur en carbone au cours de l'année. Poids sec et poids de carbone varient parallèlement. La teneur en carbone, au contraire, varie en sens inverse de ces deux paramètres (Fig. 2). Cela traduit que le poids sec des organismes varie plus vite que leur poids de carbone. A quelles substances ces variations pondérales peuvent-elles être attribuées ? Tous les individus analysés dans la région de Banyuls-sur-Mer ont un poids sec minimal et une teneur en carbone maximale en juillet. A cette période de l'année, le métabolisme est le plus actif et les temps de génération sont les plus courts : 30 jours environ au lieu de 75 à 100 en période hivernale (Razouls, 1974).

Dans ces conditions de vie, les individus n'accumulent pratiquement pas de réserves et ne peuvent pas fixer beaucoup de substances minérales. Curl (1962) a mesuré une teneur en matière minérale de 22 p. 100 du poids sec pour *Centropages typicus*. Si l'on admet

que cette partie minérale est responsable de 25 p. 100 des variations du poids sec cela n'explique que 18 p. 100 des 33 p. 100 des variations de la teneur en carbone. Il faut donc envisager également la variation d'autres substances organiques dans la composition chimique des individus. Toutefois, pour respecter la composition constante en carbone et en azote, cette variation de teneur ne peut pas être expliquée par l'accumulation de substances de réserves (lipides, etc.).

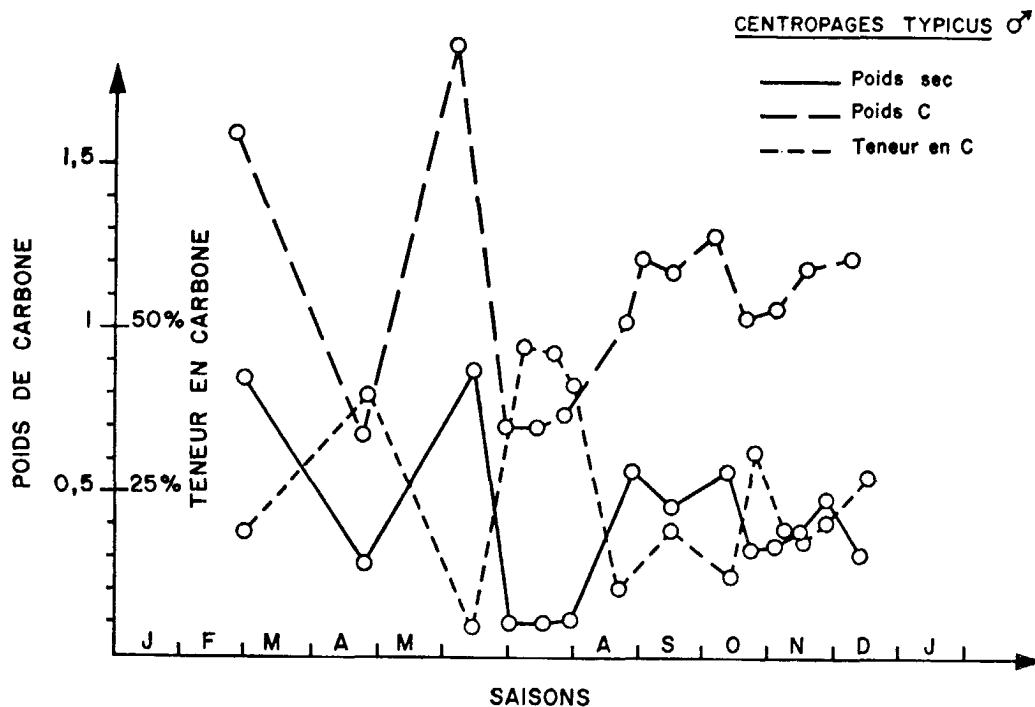


FIG. 2

Variations du poids sec, du poids de carbone et de la teneur en carbone au cours de l'année chez *Centropages typicus* mâle.

De plus, il faut certainement tenir compte d'erreurs méthodologiques sur la mesure du poids sec. Le degré de rinçage par l'eau distillée, de même que la réhydratation au cours des pesées sont difficilement contrôlables.

IV. - CONCLUSIONS

La composition élémentaire en carbone et azote de *Centropages typicus* et *Temora stylifera* est identique. Aucune différence n'a été mise en évidence entre ces deux espèces pour les individus prélevés en Méditerranée ni pour ceux prélevés en Atlantique. Pour les espèces méditerranéennes, la composition élémentaire en carbone et azote est constante. Elle ne varie ni avec le sexe de chacune de ces deux espèces ni avec le changement des conditions écologiques au cours du cycle annuel. Cela traduit le fait que ces deux espèces de Copépodes n'accu-

CARBONE ET AZOTE CHEZ *C. TYPICUS* ET *T. STYLIFERA*

mulent pas de substances de réserves au cours de leurs cycles annuels et aussi la stabilité de l'écosystème de la région de Banyuls-sur-Mer.

Le rapport C/N mesuré pour les individus prélevés dans l'écosystème de la zone d'upwelling de l'Atlantique marocain est significativement différent de celui des individus prélevés dans l'écosystème méditerranéen. Il faut donc un changement radical des conditions écologiques pour entraîner une variation de la composition élémentaire. Carbone et azote sont liés par une relation constante mais leur teneur dans les organismes présente une variation de grande amplitude au cours du cycle annuel. Elle est maximale pendant la période estivale alors que les organismes ont le niveau métabolique le plus élevé et les temps de génération les plus courts.

Ces deux espèces présentent une adaptation de la composition élémentaire en carbone et azote à des conditions écologiques données. Elle permet de caractériser la réponse physiologique des organismes aux changements de conditions écologiques lorsque l'on passe de l'un à l'autre des deux écosystèmes étudiés.

Summary

Variations of the amount and of the chemical composition in terms of Carbon and Nitrogen for both Copepods *Centropages typicus* and *Temora stylifera* sampled in Banyuls-sur-Mer neritic area are analysed in relation with physiological variations attached to annual cycle, sex, growth stage. Measurements on organisms sampled in the Mediterranean ecosystem are compared with equivalents from maroccan Atlantic coastal upwelling. It appears an adaptation of the organisms C/N ratio to the ecological conditions and variation from an ecosystem to the other.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BOUCHER, J., BOUGAULT, H. et MARTINAIS, J., 1974. — Shipboard precision weighting. *Deep. Sea Res.*, 21, pp. 683-687.
- CHAMPALBERT, G., GAUDY, R. et KÉRAMBRUN, P., 1973. — Résultats préliminaires sur la composition chimique élémentaire comparée en carbone, hydrogène et azote de quelques espèces de Copépodes récoltées dans le Golfe de Marseille. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 277 (D), pp. 529-532.
- CURL, H., 1962. — Standing crops of carbon, nitrogen and phosphorus and transfer between trophic levels, in continental shelf waters south of New York. *Rapp. P.V. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 153, pp. 183-189.
- HENSEN, v. VON, 1887. — Ueber die Bestimmung des Planktons oder des im Meer treibenden Materials an Pflanzen und Thieren. *Ber. Komm. Wiss. Untersuch. dtsh. Meere, Kiel*, 5 (12-16), pp. 1-108.
- OMORI, M., 1969. — Weight and chemical composition of some important oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean. *Mar. Biol.*, 3, pp. 4-10.
- RAZOULS, C. et GUINNESS, C., 1973. — Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls-sur-Mer : cycles biologiques et estimation de la production. II. - Variations dimensionnelles et mesures de la croissance. *Cah. Biol. Mar.*, 14, pp. 413-427.
- RAZOULS, C., 1974. — Variations annuelles quantitatives de deux espèces dominantes de Copépodes planctoniques *Centropages typicus* et *Temora stylifera* de la région de Banyuls-sur-Mer : cycles biologiques et estimation de la production. III. - Dynamique des populations et calcul de leur production. *Cah. Biol. Mar.*, 15, pp. 51-88.
- VINOGRADOV, A.P., 1953. — The elementary chemical composition of marine organisms. *Mem. Searsfdn mar. Res.*, 2, pp. 1-647.