

Indices biochimiques et milieux marins. Journées du GABIM, Brest, 18-20 Nov. 1981
Publi. CNEXO (Actes Colloq.) n. 14, 1982, p. 177 à 192

L'ASPARTATE TRANSCARBAMYLASE, INDICE DE CROISSANCE
DES ORGANISMES MARINS : PERSPECTIVES ET LIMITES.

par

J.P. BERGERON

Centre Océanologique de Bretagne - B.P. 337 - 29273 Brest Cédex

R E S U M E

- La mesure de l'activité de l'aspartate transcarbamylyase (ATC) est appliquée à la recherche d'un indice de croissance des organismes marins. Les investigations ont été menées sur des animaux en élevage au laboratoire (*Artemia salina*, larves de poissons) ou prélevés dans le milieu naturel (coquille Saint-Jacques, crustacés intertidaux et holoplanctoniques).-

L'ensemble des résultats peut être actuellement analysé de manière globale : au cours du développement, l'activité de l'ATC évolue selon un spectre caractéristique dont la forme générale est analogue pour les différents organismes étudiés et obéit, dans sa majeure partie, à une loi de type allométrique ; les taux de croissance relative des animaux apparaissent significativement corrélés aux activités spécifiques de l'ATC, mais les paramètres caractérisant les droites de régression varient selon l'espèce considérée. La synthèse des résultats obtenus par ces différentes approches permet d'envisager les perspectives offertes par les mesures de l'activité de l'ATC et les limites des applications possibles de cet indice en biologie marine.

A B S T R A C T

- Measurements of aspartate transcarbamylyase activity (ATC) are applied to the research of a growth index for marine organisms. The investigations were performed on laboratory reared animals (*Artemia salina*, fish larvae) and on wild animals sampled in their natural environment (scallop *Pecten maximus*, intertidal and holoplanktonic crustaceans).-

The results are analysed in a comprehensive way : during the development, the variations of ATC activity of the different organisms studied show a similar pattern, the greatest part of which is described by an allometric law ; relative growth rates are significantly correlated with the ATC specific activities, but the parameters of the regression lines vary according to the species considered. The results obtained allow to discuss the feasible applications and the limits of ATC activity measurements in marine biology.

M O T S - C L E S : Aspartate transcarbamylyase, Croissance, Larves de poisson, *Eurydice affinis*, *Euphausia krohni*

K E Y W O R D S : -Aspartate transcarbamylyase, Growth, Fish larvae, *Eurydice affinis*, *Euphausia krohni* -

INTRODUCTION

La recherche d'un indice instantané de la croissance des organismes marins nous a conduit à mettre au point le dosage de l'activité de l'aspartate transcarbamylase (BERGERON et ALAYSE-DANET, 1981). Cette enzyme régule la première réaction de la voie de biosynthèse des bases pyrimidiques. Son taux de fonctionnement devrait donc permettre de quantifier l'élaboration des unités élémentaires de constitution des acides nucléiques indispensables à la synthèse protéique et à la multiplication cellulaire. Les premières mesures *in situ* ont montré les applications possibles de cet indice au contrôle de la maturation sexuelle de la coquille Saint-Jacques (BERGERON et BUESTEL, 1979).

Les travaux menés par l'Equipe d'Aquaculture du Centre Océanologique de Bretagne nous ont offert l'opportunité de réaliser une approche expérimentale sur des élevages de larves de poissons marins. Trois espèces ont été choisies, la sole (*Solea solea*), le turbot (*Scophthalmus maximus*) et le bar (*Dicentrarchus labrax*), dont le développement larvaire a été suivi pendant 45 à 75 jours après l'éclosion des oeufs. Des lots d'individus issus de la même génération et recevant des rations alimentaires qualitativement différentes ont été comparés.

Des applications en milieu naturel ont été menées parallèlement et ont consisté à mesurer l'activité enzymatique d'individus à divers stades de leur développement et à en rechercher les variations en fonction des conditions du milieu. Une population d'un Crustacé Isopode intertidal, hôte fréquent des estrans meubles de Bretagne, *Eurydice affinis*, a été suivie au cours d'un cycle annuel. Des échantillons d'une espèce d'Euphausiacé (Crustacé holoplanctonique) commune dans l'Atlantique Nord, *Euphausia krohnii*, ont pu être prélevés dans deux zones océaniques de caractéristiques différentes : la première était directement influencée par l'enrichissement superficiel lié à l'upwelling de la côte du Sahara Espagnol (campagne GIBALTAR), la seconde se situait en zone franchement océanique (campagne PEGASE).

L'ensemble des résultats fournis par ces différentes approches est analysé de manière globale, leur synthèse permet d'envisager les perspectives offertes par les mesures de l'activité de l'ATC et les limites des applications possibles de cet indice en biologie marine.

MATERIEL ET METHODES

1. CARACTERISTIQUES DES MILIEUX ET MODES DE PRELEVEMENT DES ECHANTILLONS

1.1. Larves de poissons

1.1.1. Conditions générales des élevages

Les larves des trois espèces de poissons sont récoltées un jour après le début de l'éclosion des oeufs et réparties dans trois enceintes cylindro-coniques de 450 litres. Les charges respectives sont de 25.000 individus pour les soles, 20.000 pour les bars et 9.000 pour les turbots. La température est de 19°C et l'éclairage en lumière artificielle est continu. Le taux d'oxygène est maintenu entre 80 et 100% de la saturation. L'eau est recyclée, mais un renouvellement de l'eau de mer, correspondant à 10% environ du volume du milieu, est assuré. Les enceintes sont purgées toutes les 24 heures pour éliminer les cadavres et débris. Après la métamorphose des soles et des turbots et pour le sevrage des bars, les larves sont transférées dans des bacs plats (GIRIN, 1978).

La ration alimentaire est composée au départ de proies vivantes qui sont successivement le rotifère *Brachionus plicatilis* et des *Artemia* à divers stades de leur développement larvaire (nauplii, puis individus de 2 à 4 jours) et sont administrées une fois par jour dans la matinée. Les animaux sont ensuite nourris d'aliments composés du commerce (pâtes ou granulés), qui sont distribués automatiquement en continu. Les rations sont calculées en fonction de la consommation des jours précédents selon un schéma standard de nutrition (GIRIN, 1978). Afin de réduire au maximum l'influence du contenu stomacal sur les mesures de référence pondérale, les larves sont prélevées à jeun. En raison des modalités d'administration de nourriture, les lots nourris de proies vivantes sont donc échantillonnés le matin avant le renouvellement des proies et le prélèvement d'animaux recevant des aliments composés est isolé et mis à jeun le matin, puis traité l'après-midi. Les prélèvements sont effectués tous les 2 à 3 jours. L'effectif des échantillons varie de 20 (pour les soles et les bars) ou 10 (pour les turbots) au début à 4 individus en fin d'expérience. Les animaux prélevés sont immédiatement congelés entiers à -40°C.

1.1.2. Conditions spécifiques des différents élevages

1.1.2.1. Turbots

Cet élevage d'un lot unique de larves a duré 45 jours et a été conduit jusqu'au terme de l'expérience sans aucune perturbation, le régime alimentaire, constitué de proies vivantes, étant très progressivement adapté aux besoins des différents stades larvaires (GIRIN, 1978).

1.1.2.2. Bars

L'élevage a été mené pendant 75 jours. Au bout de 35 jours, la population a été divisée en deux lots : l'un d'eux continue de recevoir des proies vivantes (lot BN), l'autre est nourri d'aliments composés du commerce, la pâte "1.10 A" pendant 10 jours, cette même pâte additionnée du granulé "GSO" pendant les 10 jours suivants, puis de "GSO" seul jusqu'à la fin de l'expérience (lot BG). Le lot BN a été maintenu dans l'enceinte cylindro-conique jusqu'au 60ème jour et transféré ensuite en bac plat ; le lot BG a été d'emblée élevé en bac plat dès le 35ème jour.

1.1.2.3. Soles

L'élevage a duré 65 jours. Au bout de 30 jours, les larves ont été séparées en trois lots égaux : le premier reçoit des proies vivantes (lot SN), les deux autres sont nourris de granulé "57" (GIRIN *et al.*, 1977) et ne se différencient que par la nature du liant incorporé au granulé, le gluten dans un cas (lot SGG) et la zéine dans l'autre (lot SGZ).

1.2. Population d'*Eurydice affinis*

La population de la plage des Blancs-Sablons, proche de Le Conquet, a fait l'objet d'une étude écologique menée sur un cycle annuel par BLANCHARD (1981). On pourra s'y reporter pour connaître les détails du mode d'échantillonnage. Quelques prélèvements mensuels ont été répliqués pour nous aux stations les plus hautes (n° 1, 3 et 5) de la partie exondée de l'estran. Les animaux sont triés dès leur arrivée au laboratoire et répartis en lots correspondant aux différentes classes de taille rencontrées. Les échantillons sont ensuite congelés à -20°C.

1.3. Population d'*Euphausia krohni*

1.3.1. Campagne GIBRALTAR

Cette campagne d'écophysiologie pélagique a été réalisée en avril 1975 et avait pour objectif l'étude de l'enrichissement superficiel lié à l'upwelling des côtes du Sahara Espagnol (21°30N, 17°10W) et de ses répercussions sur les processus de production primaire et secondaire. Les Euphausiacés ont été récoltés au cours du suivi d'une bouée dérivante destinée à marquer une masse d'eau située dans la zone océanique directement soumise à l'influence de l'upwelling (10 au

13 avril ; 21°35 N, 17°50 W à 21°15 N, 18°10 W) . Les prélèvements ont été effectués par traits de filet horizontaux (filet type F.A.O. ; 300 µm de vide de maille) de 5 minutes et à deux profondeurs (10 et 100 m). Dès leur arrivée à bord, les individus ont été triés et répartis en lots correspondant aux classes de taille les mieux représentées dans l'échantillon.

1.3.2. Campagne PEGASE

Réalisée en juillet 1977 dans le nord-est de l'Océan Atlantique (aux environs de 47°30 N, 10°30 W), cette campagne faisait partie de l'expérience NIMBUS F (MADELAIN et BILLANT, 1978), au cours de laquelle un tourbillon cyclonique a été mis en évidence. L'objectif biologique de la campagne PEGASE était de rechercher l'influence de ce phénomène hydrologique sur la structure et le fonctionnement des peuplements zooplanctoniques. Les trois prélèvements sélectionnés ont été effectués de nuit par traits de filet horizontaux (filet type F.A.O. ; 300 µm de vide de maille) de 5 minutes à une profondeur de 10 m et étaient différemment situés par rapport au tourbillon (n° 145, station 51 : 47°40 N, 9°48 W ; n° 152, station 54 : 47°38 N, 10°04 W ; n° 191, station 64 : 47°51 N, 10°16 W). La présence, dans ces trois échantillons, de nombreux individus présentant une large gamme de tailles a permis de les trier et de les répartir en lots correspondant à ces différentes classes de taille (de 4 à 16 mm de longueur).

2. PREPARATION DES EXTRAITS TISSULAIRES

Chaque lot constitué par tri des Euphausiacés a été broyé à bord, puis congelé à - 20°C. Les échantillons d'organismes congelés entiers (larves de poissons et Eurydice) ont été décongelés immédiatement avant d'être broyés. Le broyage est effectué à l'aide d'un homogénéiseur de type Potter dans un volume connu d'eau distillée maintenue à 4°C. Le broyat brut ainsi préparé est utilisé comme source d'enzyme.

3. DOSAGES BIOCHIMIQUES

3.1. Activité de l'aspartate transcarbamylase

Elle est mesurée selon la méthode mise au point par BERGERON et ALAYSE-DANET (1981). La linéarité de la cinétique enzymatique dans les conditions du dosage a été vérifiée pour les différentes espèces considérées ici.

3.2. Protéines

Elles sont dosées sur le même broyat à l'aide d'un auto-analyseur Technicon selon la méthode mise au point par SAMAIN et al. (1977).

4. DEFINITION DES VARIABLES

- u. ATC = l'unité d'activité enzymatique est la quantité d'enzyme nécessaire pour produire une nanomole de carbamylaspartate par minute dans les conditions du dosage.
- ATCi = nombre total d'u.ATC par individu.
- Pi = nombre total de mg de protéines par individu.
- ATCs = activité spécifique de l'aspartate transcarbamylase
= nombre d'u.ATC par mg de protéines.
- τ = taux de croissance relative (%) = $\frac{\Delta Pi}{Pi \Delta t} \times 100$

(Pour les larves de poissons, le Δt choisi est de 3 jours et le ΔPi est l'augmentation du poids protéique individuel moyen au cours des 3 jours suivant le prélèvement : on a donc un taux journalier moyen de croissance relative).

RESULTATS

Les premières étapes visant à établir la validité de l'ATC comme indice de croissance des organismes marins ont consisté à mettre en cause les conditions favorables à des fluctuations de la croissance. Des variations de l'activité enzymatique ont donc été recherchées (1) en relation avec les différentes phases de la croissance pour une espèce donnée, (2) en fonction de variations des taux de croissance induits par des modifications des conditions d'environnement, (3) entre plusieurs espèces enfin, pour prendre en compte la variabilité liée à des différences d'ordre génotypique.

1. APPROCHE EXPERIMENTALE

1.1. Evolution de l'activité spécifique de l'ATC au cours de la croissance des larves

Nous prendrons pour exemple les larves de bars dont l'élevage a été maintenu sur un temps assez long (75 jours) et pour lesquelles de sensibles variations des taux de croissance ont été observées.

La courbe de croissance pondérale montre deux portions successives de forme analogue et présentant chacune une phase d'accélération suivie d'une phase de ralentissement de la croissance (Fig. 1). Ces fluctuations sont à rapprocher des moda-

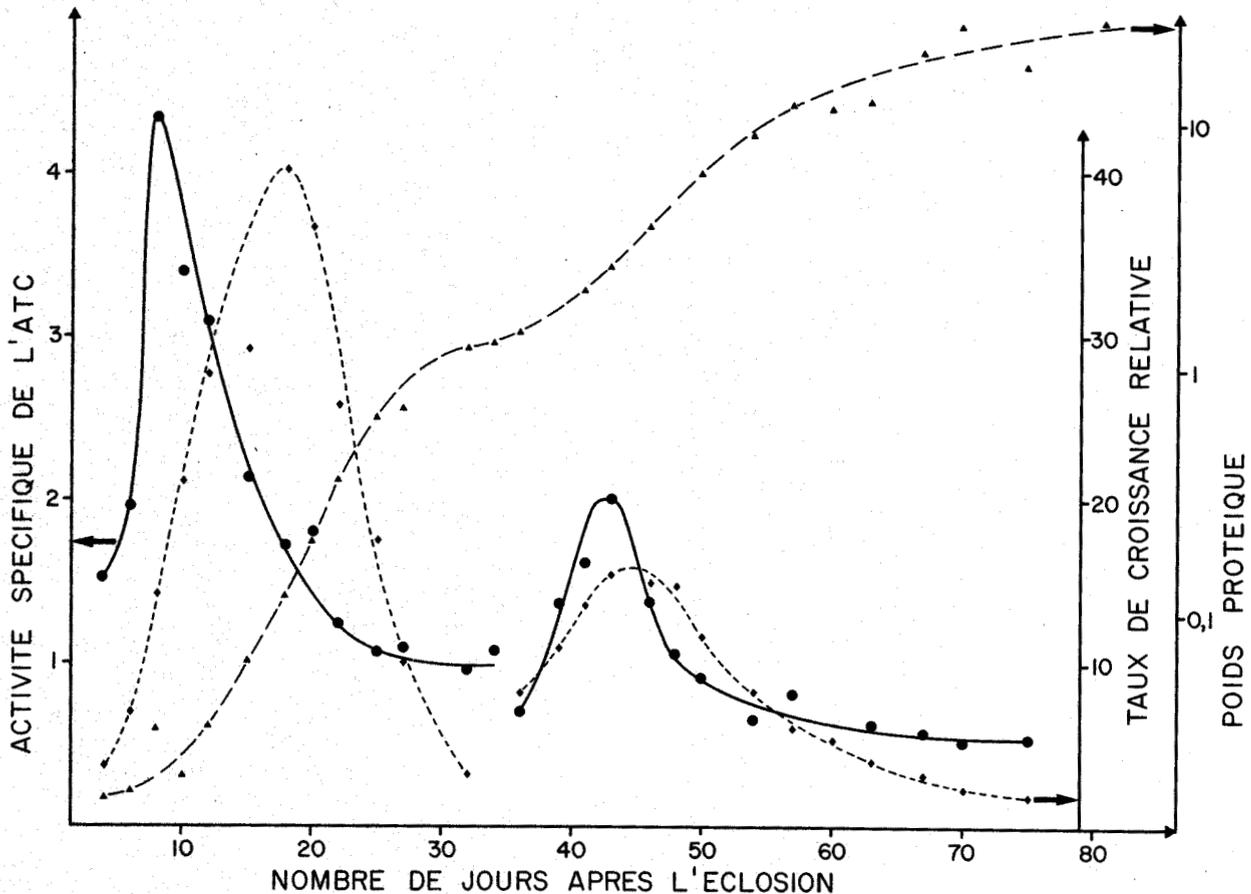


Figure 1 : Larves de bars : courbe de croissance pondérale (protéines) et évolutions du taux de croissance relative et de l'activité spécifique de l'ATC au cours de l'élevage.

lités techniques de l'élevage. Très favorables au début de l'expérience, les conditions du milieu semblent être devenues limitantes vers les 20-25^{ème} jours, vraisemblablement en raison de la diminution progressive du volume disponible par individu : c'est un phénomène très classique dans ce type d'élevage (BOEUF, communication personnelle) et qui expliquerait bien ici le ralentissement de croissance observé. Le 35^{ème} jour, la moitié de la population a été prélevée pour être transférée dans un autre bac d'élevage. Les animaux se retrouvant alors dans un environnement plus propice, leur taux de croissance a de nouveau augmenté, puis une deuxième diminution s'est amorcée une dizaine de jours après, ayant probablement la même origine que la première.

L'évolution de l'activité spécifique de l'ATC présente également deux phases successives caractérisées chacune par un pic relativement étroit, puis par une pente monotone décroissante. (Fig. 1). L'analogie de forme entre ce spectre et les variations des taux de croissance relative des larves est évidente, bien qu'un décalage apparaisse, particulièrement remarquable dans la première période de l'élevage. La mesure enzymatique effectuée au lendemain du transfert du 35^{ème} jour montre une diminution d'activité attribuable au stress subi par les animaux lors de leur manipulation. L'augmentation consécutive des taux d'ATC traduit très nettement la reprise de croissance des larves après ce changement de milieu.

Pour les deux autres espèces (soles et turbots), le spectre de l'évolution de l'activité enzymatique présente globalement les mêmes caractéristiques.

1.2. Variations de l'activité de l'ATC en fonction du poids des animaux . Relation avec les taux de croissance

Nous avons montré que, au cours de la maturation sexuelle de la coquille Saint-Jacques, l'activité spécifique de l'ATC de la gonade présente des variations comparables à celles décrites ci-dessus et étroitement corrélées aux taux de croissance pondérale de l'organe (BERGERON et ALAYSE-DANET, 1981). Il est donc apparu intéressant de rechercher une loi générale permettant de décrire, pour une population d'une espèce donnée dans un environnement donné, l'évolution de l'activité enzymatique au cours du développement des organismes.

1.2.1. Larves de soles

Un élevage de larves de soles, issues d'une même éclosion, a été mené pendant 65 jours. Au bout de 30 jours, la population a été divisée en trois lots numériquement égaux soumis par la suite à des régimes alimentaires différents.

Considérons en premier lieu le lot SN recevant une alimentation naturelle constituée de proies vivantes. La représentation en coordonnées Log-Log de l'activité totale par individu $ATCi$ en fonction du poids protéique Pi de l'animal met en évidence l'existence de deux relations linéaires successives entre ces deux variables (Fig.1). La première concerne les quatre premiers prélèvements effectués et correspond à la phase d'augmentation de l'activité spécifique ($ATCi/Pi$), la seconde traduit une diminution progressive comparable à celle décrite ci-dessus pour les larves de bars. L'expression générale de ces relations peut s'écrire de la façon suivante :

$$\text{Log } ATCi = a \text{ Log } Pi + b,$$

ce qui signifie que les deux variables sont liées par une relation de type allométrique de la forme :

$$ATCi = \beta Pi^a \quad (\text{où } \text{Log } \beta = b)$$

Les deux autres lots, nourris de granulés composés du commerce, semblent présenter, à poids égal, des activités enzymatiques plus faibles que le lot SN, mais pratiquement pas différentes entre elles. Malgré la forte variabilité liée à l'insuffisance de l'échantillonnage, notamment vers la fin de l'élevage, la même relation apparaît entre $ATCi$ et Pi .

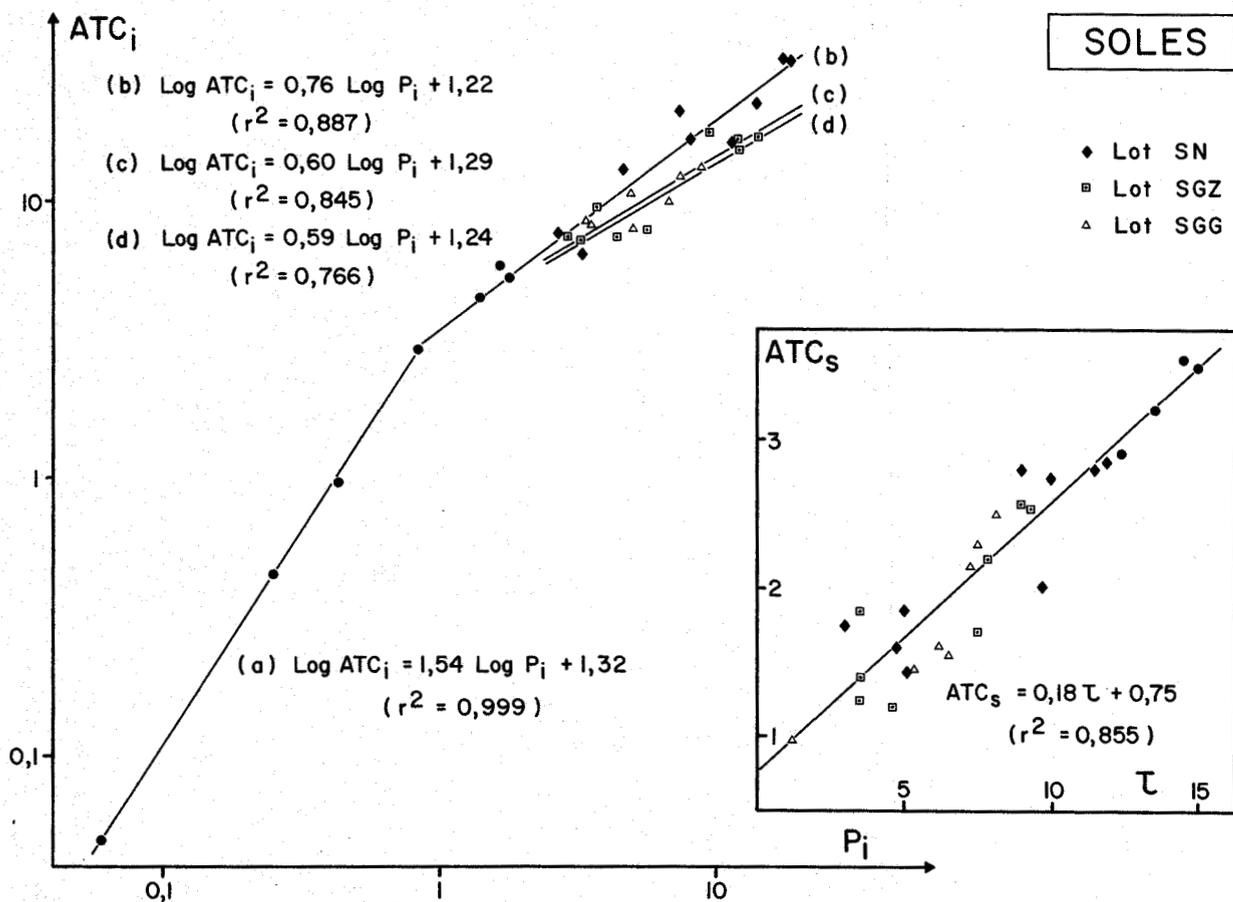


Figure 2 : Larves de soles : variations en coordonnées Log-Log (népérien) de l'activité totale de l'ATC en fonction du poids protéique au cours de la croissance et régression linéaire liant l'activité spécifique de l'ATC et le taux de croissance relative.

Les taux de croissance relative des larves ont été estimés d'après les courbes de croissance en poids de protéines et mis en relation avec les activités spécifiques de l'ATC mesurées sur chacun de ces échantillons. Une régression linéaire significative est ainsi mise en évidence (fig. 2). Il faut noter que les premiers prélèvements correspondant à la phase d'augmentation de l'activité spécifique sont exclus de cette régression, nous avons déjà observé ce phénomène pour la gonade de coquille Saint-Jacques (BERGERON et BUESTEL, 1979).

1.2.2. Larves de turbots

Une même génération de larves de turbots a été suivie pendant 45 jours. Il s'agit ici de l'élevage d'un lot unique conduit jusqu'au terme de l'expérience sans aucune perturbation, le régime alimentaire étant très progressivement adapté aux besoins des différents stades larvaires.

Le même type de relation entre ATC_i et P_i est ici décrite, en coordonnées Log-Log, par trois segments de droite successifs (fig. 3).

Les deux premiers (a et b) correspondent, comme pour les larves de soles, aux deux phases successives d'augmentation puis de diminution de l'activité spécifique. Quant à la rupture entre les segments b et c, elle coïncide exactement avec la métamorphose des jeunes turbots, phénomène qui passe totalement inaperçu sur

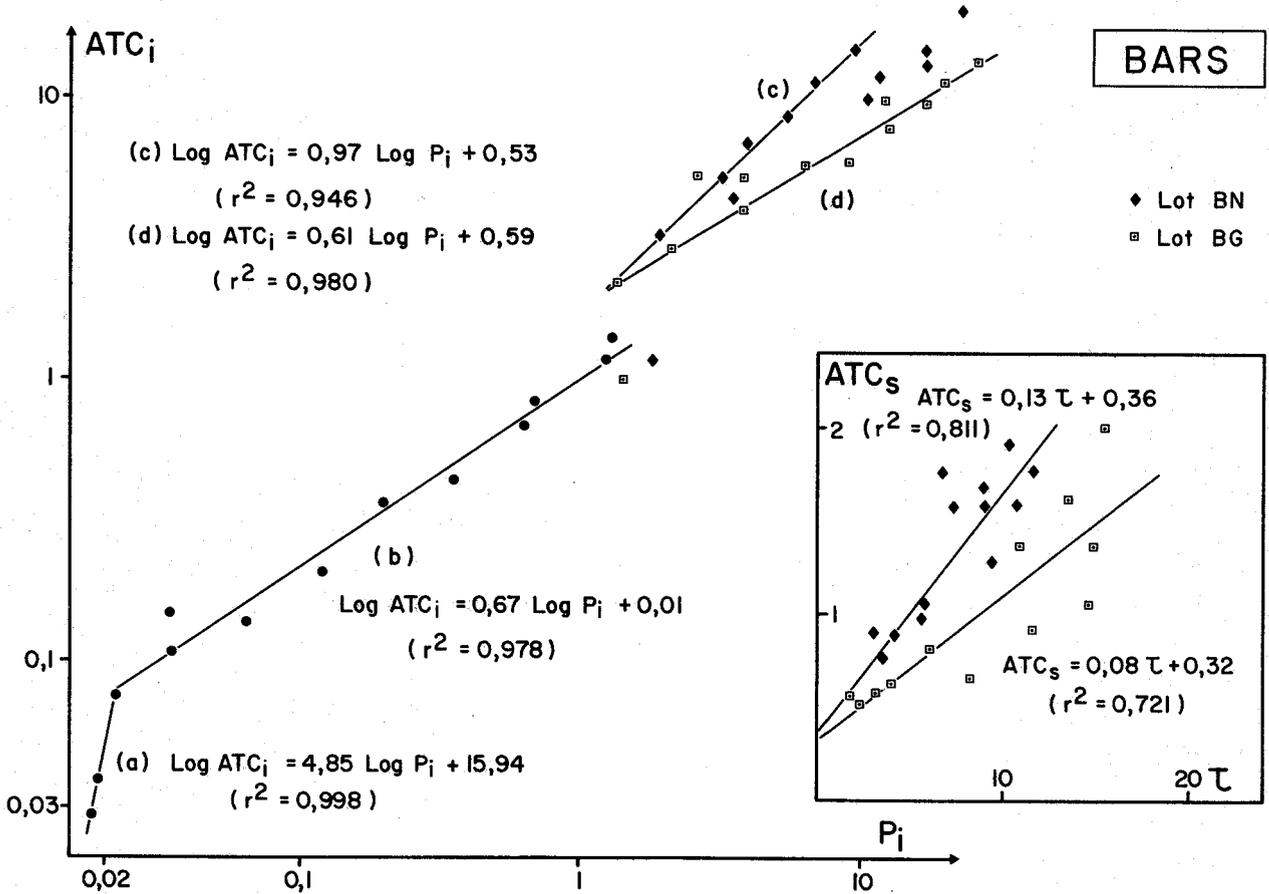
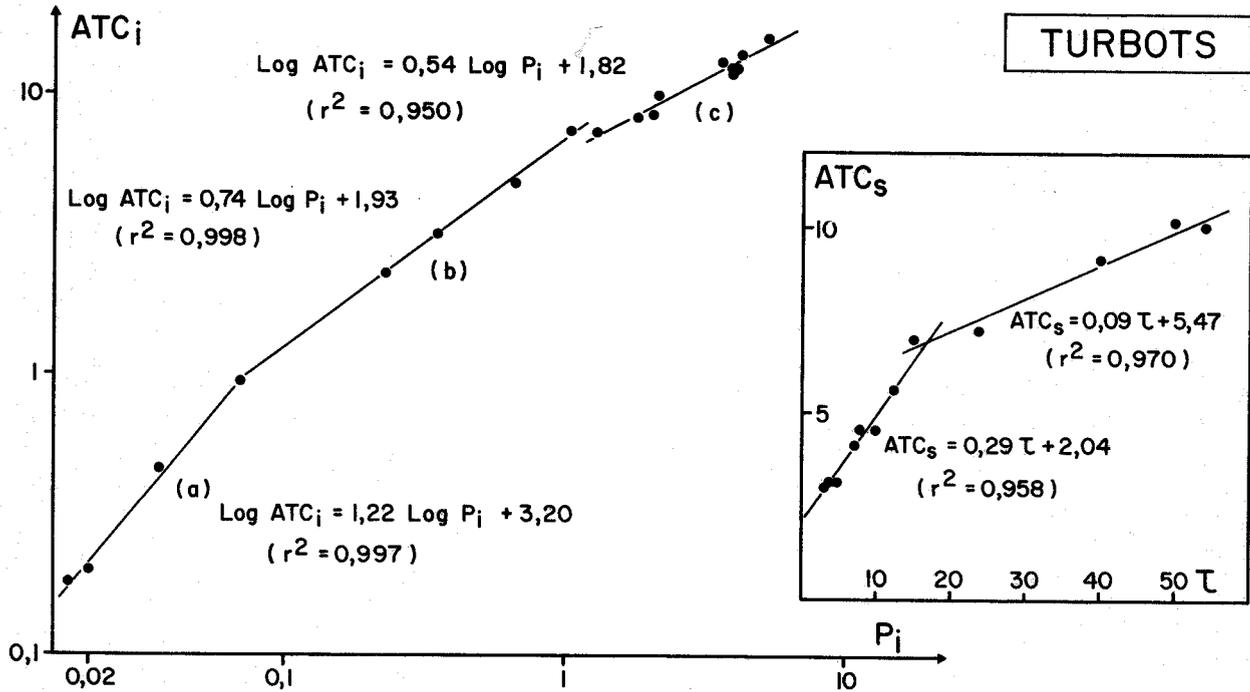


Figure 3 : Larves de turbots et de bars : variations en coordonnées Log-Log (népérien) de l'activité totale de l'ATC en fonction du poids protéique au cours de la croissance et régressions linéaires liant les activités spécifiques de l'ATC et les taux de croissance relative.

la courbe d'évolution pondérale. On voit ici qu'il s'accompagne cependant d'une chute de l'activité spécifique de l'ATC qui passe de 7,0 à 5,6. Les échantillons suivants montrent, de plus, une diminution de la pente de la relation entre ATC_i et P_i (segment c).

La métamorphose des larves a également pour conséquence un changement notable de la régression liant l'activité spécifique ATCs et le taux de croissance relative (Fig.3). En effet, nous obtenons ici deux droites dont les paramètres apparaissent très différents, ce qui indique qu'une profonde modification du métabolisme accompagne cette transformation morphologique et explique que la chute d'activité spécifique de l'enzyme remarquée ci-dessus ne traduisait pas une diminution sensible du taux de croissance des animaux. Cette fois encore, les premiers stades correspondant à la phase d'augmentation de l'activité spécifique ne sont pas pris en compte dans la régression.

1.2.3. Larves de bars

Une population unique de larves de bars a été divisée en deux lots au bout de 35 jours d'élevage.

Les variations de l'activité enzymatique déjà présentées ci-dessus (Fig.1), exprimées en activité totale par individu ATC_i , montrent une relation avec le poids protéique P_i analogue à celles observées pour les larves de soles et de turbots (Fig.3). L'augmentation des taux d'ATC consécutive au changement de milieu apparaît très nettement, de même que la différence entre les relations caractérisant les deux lots suivis pendant la seconde partie de l'expérience. Les cinq derniers prélèvements effectués sur le lot BN mettent en évidence une brusque diminution de l'activité enzymatique, qui coïncide avec le transfert des animaux dans un bac de dimensions plus réduites : ce détail montre la sensibilité des larves à la modification de leur environnement, qui devient soudain moins favorable ; de plus, la répercussion sur les taux d'ATC est nette et immédiate.

Les taux de croissance relative des deux lots BN et BG sont très proches, ce qui est en contradiction avec les différences d'activités enzymatiques constatées. Il apparaît dans ce cas deux régressions linéaires de pentes différentes, mais de même ordonnée à l'origine (Fig.3).

Cette approche expérimentale permet d'analyser les variations de l'activité spécifique de l'ATC d'animaux dont on contrôle les conditions d'environnement et dont on peut estimer la croissance. Nous illustrerons par deux exemples la variabilité de mesures effectuées sur des organismes prélevés dans leur milieu naturel.

2. APPLICATIONS EN MILIEU NATUREL

2.1. ATC d'*Eurydice affinis*

Ce Crustacé Isopode a fait l'objet d'une étude écologique menée par M. BLANCHARD (1981), qui a effectué pour nous quelques prélèvements mensuels au cours d'un cycle annuel.

L'ensemble des mesures de l'activité totale par individu ATC_i permet de retrouver globalement le même type de relation avec le poids protéique P_i que celles décrites précédemment chez les larves de poissons (Fig.4). Une certaine variabilité apparaît de façon notable, liée au fait que se superposent des valeurs correspondant à des lots d'individus appartenant à plusieurs générations et surtout prélevés à différentes saisons. A titre d'exemple, nous pouvons extraire de cet en-

semble les couples de valeurs mesurées sur les échantillons des mois de juin et juillet 1979 qui ont été les meilleurs du point de vue des effectifs récoltés (Fig.4). La population étudiée présente deux périodes de reproduction, l'une hivernale, l'autre estivale (BLANCHARD, 1981) et les deux groupes de points se distinguant par leur poids de protéines moyen appartiennent à deux de ces générations successives. Pour les individus prélevés en juillet, les activités enzymatiques sont proches de celles correspondant à la relation globale mise en évidence pour l'ensemble de la population. Pour l'échantillon de juin, il en est de même des individus de la génération de l'hiver précédent ; en revanche, les taux d'ATC des animaux âgés d'un an sont significativement plus faibles que ne l'aurait laissé prévoir la relation $ATC_i - P_i$. Les travaux de BLANCHARD (1981) permettent d'interpréter ce résultat. Chez cette population, la maturation sexuelle n'apparaît qu'au bout d'un an. Les individus nés durant l'hiver 1978-1979 n'ont donc pas d'activité sexuelle au cours de l'été 1979, c'est la génération de l'été 1978 qui assure la reproduction à cette période. Durant le printemps et jusqu'au mois de juin précisément, BLANCHARD (1981) met en évidence, pour les animaux appartenant à cette génération, un ralentissement de la croissance très vraisemblablement lié à l'activité sexuelle. C'est un phénomène classique que nous avons pu constater en particulier chez la coquille Saint-Jacques (BERGERON et ALAYSE-DANET, 1981). La maturation sexuelle est très homogène pour l'ensemble de la population, ce qui se traduit par un recrutement massif de juvéniles au mois de juillet. On observe alors une accélération de la croissance consécutive à la fin de la gestation. L'augmentation corrélative de l'activité spécifique moyenne de l'ATC est notable : elle passe de 1,59 en juin à 2,62 en juillet.

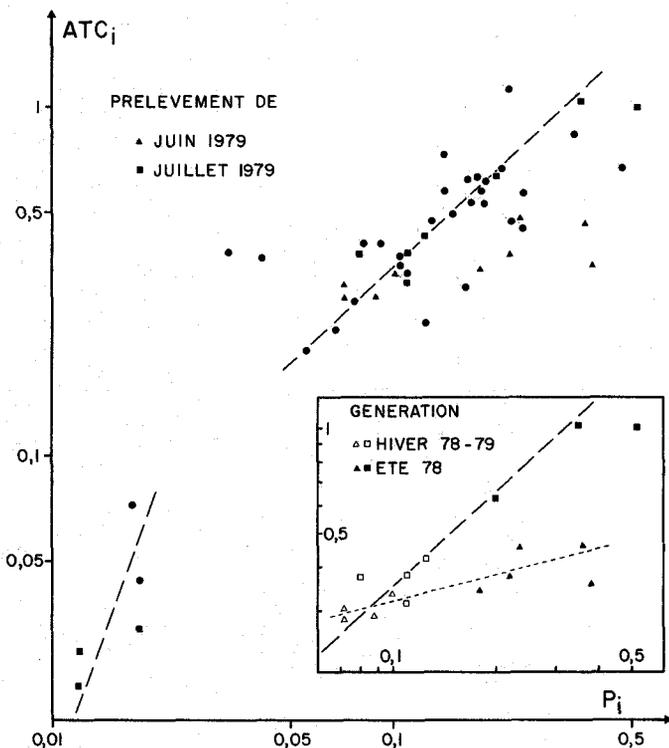


Figure 4 : Population d'*Eurydice affinis*

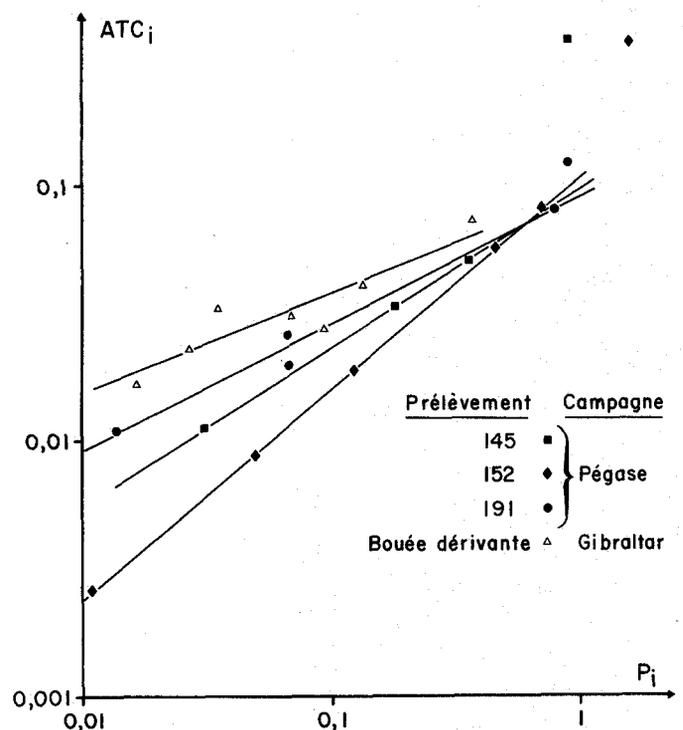


Figure 5 : Populations d'*Euphausia krohnii*

Variations en coordonnées Log-Log (népérien) de l'activité totale de l'ATC en fonction du poids protéique des individus à divers stades de leur développement.

2.2. ATC d'*Euphausia krohnii*

Des échantillons de cette espèce d'Euphausiacé ont été prélevés au cours de deux campagnes réalisées dans deux zones océaniques de caractéristiques différentes.

En coordonnées Log-Log, les activités de l'ATC par individu apparaissent ici encore corrélées au poids protéique, mais selon des relations différant d'une situation à l'autre (Fig.5). Globalement l'activité enzymatique est plus forte chez les animaux des eaux du Sahara Espagnol que chez ceux récoltés dans le Golfe de Gascogne ; le taux de croissance d'*Euphausia krohnii* y serait donc plus élevé, ce qui semble logique si l'on considère simplement l'environnement trophique qui est beaucoup plus favorable. Les trois situations rencontrées lors de la campagne PEGASE paraissent également influencer de façon variable la croissance des Euphausiacés, mais l'analyse des données recueillies au cours de cette campagne est insuffisamment avancée pour pousser plus loin l'interprétation de ce résultat. Notons que trois de ces mesures font apparaître des taux enzymatiques d'animaux adultes plus élevés, qui traduisent très probablement une activation de la synthèse de matériel génétique liée à la maturation sexuelle.

L'indice peut parfois se montrer particulièrement sensible à ce processus, puisque nous avons eu l'occasion de constater, dans le milieu naturel (campagne PEGASE), la variation des taux d'ATC liée à la présence d'oeufs en incubation chez la femelle du copépode *Euchaeta* sp. : l'activité spécifique des oeufs est 10 à 15 fois supérieure à celle de l'individu adulte non ovigère.

DISCUSSION

Nous avons noté, au cours de la phase initiale de l'élevage des larves de bars, un décalage entre les taux de croissance relative et les activités spécifiques de l'ATC (Fig.1). Ceci pourrait être l'indice d'un taux de renouvellement cellulaire plus lent au tout début des processus de croissance et pourrait expliquer, en outre, que les premières mesures d'activité enzymatique effectuées au cours de la croissance d'un organisme, soient systématiquement exclues de la régression ATCs-taux de croissance établie pour l'ensemble des mesures suivantes : en effet, nous observons toujours, au cours de cette phase initiale, des activités spécifiques élevées pour des taux de croissance encore relativement faibles. Ce phénomène semble assez général pour les différentes espèces que nous avons étudiées, mais des essais plus nombreux seraient nécessaires pour vérifier cette hypothèse et déterminer en particulier jusqu'à quel stade du développement de l'animal ce décalage est sensible. Quoi qu'il en soit, c'est un phénomène peu gênant puisqu'il ne concerne que le tout début de la croissance des organismes.

Des exemples mettent en évidence la rapidité de réponse de l'ATC à des perturbations du processus de croissance. Nos travaux sur la coquille Saint-Jacques (BERGERON et BUESTEL, 1979 ; BERGERON et ALAYSE-DANET, 1981) ont montré, à l'occasion d'un phénomène de rematuration sexuelle très rapide, une augmentation massive de l'activité spécifique des gonades et une diminution corrélative de celle du manteau caractérisant la croissance somatique ; au bout de quatre jours seulement, l'activité spécifique du manteau avait repris sa valeur normale. L'élevage des larves de bars illustre également cette sensibilité de l'indice (Fig.3) : au moment de la séparation des deux lots, on a pu remarquer la chute due au stress, puis l'augmentation consécutive des taux d'ATC liée aux conditions de milieu favorables ; en fin d'expérience, une brusque diminution de l'activité enzymatique des individus du lot BN est apparue en coïncidence avec le transfert des larves dans un bac de dimensions plus restreintes.

Pour les mesures *in situ*, la rapidité de réponse de l'ATC pourrait être parfois un inconvénient dans le cas de prélèvements ponctuels : en effet, un prélèvement isolé d'*Eurydice affinis* effectué en juin donnerait apparemment une bonne estimation du taux de croissance instantané des animaux, mais l'information sur leur taux de croissance moyen à ce stade de leur développement serait erronée si l'on ne prend pas en compte la maturation sexuelle et le fait que, le mois suivant, la croissance somatique est susceptible de reprendre une vitesse sensiblement plus grande. De la même façon, il en découle une implication au sujet des Euphausiacés que nous avons prélevés au cours de la campagne PEGASE, de nuit, près de la surface, dans la couche de mélange plus chaude et *a priori* plus propice à l'abondance de particules nutritives que la masse d'eau sous-jacente ; on sait que la migration nycthémerale est un comportement particulièrement remarquable de ces crustacés planctoniques, qui pratiquement ne se rencontrent dans les couches superficielles que la nuit ; les différences d'activité enzymatique observées dans les trois échantillons peuvent ne traduire que des variations momentanées des taux de croissance des animaux liées à leur présence provisoire en surface ; il serait donc hasardeux de conclure ici à l'existence de populations distinctes, on peut seulement dire que, dans les trois situations, les groupes d'individus échantillonnés présentent des taux de croissance différents, l'explication la plus simple faisant plutôt appel à des conditions de milieu différentes.

Divers auteurs recherchant un indice de croissance ont tenté une approche du même type, fondée sur la mesure de la concentration des animaux en acides nucléiques, principalement en ARN (SUTCLIFFE, 1965 ; DAGG et LILLEPAGE, 1972 ; BAMSTEDT et SKJOLDAL, 1976 ; SKJOLDAL et BAMSTEDT, 1976). Les résultats de nos travaux présentent certaines similitudes avec leurs. En particulier, contrairement à ce qu'a pu penser SUTCLIFFE (1965) au début, il n'apparaît pas possible de déterminer une relation entre les indices potentiels envisagés et les taux de croissance des animaux qui soit généralisable à différentes espèces. C'est ce qui ressort des recherches sur les acides nucléiques et de nos essais sur l'aspartate transcarybamylyase. En effet, si d'étroites corrélations linéaires entre activité spécifique de l'ATC et taux de croissance relative ont été mises en évidence pour la coquille Saint-Jacques (BERGERON et ALAYSE-DANET, 1981), *Artemia salina* (ALAYSE-DANET, 1980 ; BERGERON, résultats non publiés) et les larves des trois espèces de poissons, dont nous avons parlé plus haut, les paramètres des équations de régression sont notablement variables d'une espèce à l'autre. En outre, nous avons vu que ces paramètres peuvent changer pour une même espèce, vraisemblablement en fonction d'états physiologiques différents : il est plus que probable en effet qu'à la métamorphose du turbot corresponde un profond changement du métabolisme tissulaire. Quant à la différence observée sur les deux lots de bars, concernant la pente de la droite de régression, elle est uniquement attribuable à une différence qualitative de la nourriture et diverses hypothèses peuvent être envisagées, nous en retiendrons deux : cette différence peut se répercuter au niveau de l'anabolisme et dans ce cas c'est notre référence pondérale (protéines) qui ne convient pas ; le faible écart d'activité spécifique peut également s'expliquer par l'existence dans l'aliment commercial de bases pyrimidiques directement assimilables par les animaux. Dans ces élevages intensifs au laboratoire, les organismes sont en "état de survie", dans des conditions de milieu extrêmes, ce qui peut avoir pour conséquence de perturber la physiologie normale des animaux. Dans le milieu naturel au contraire, on peut penser qu'en règle générale de telles conditions ne se rencontrent pas, ou sont exceptionnelles. Et dans les cas favorables où l'on peut établir par des mesures préliminaires, comme nous l'avons fait pour la coquille Saint-Jacques en baie de Saint-Brieuc (BERGERON et BUESTEL, 1979 ; BERGERON et ALAYSE-DANET, 1981), les paramètres de la relation ATCs-taux de croissance, les mesures de l'activité spécifique de l'ATC permettent d'estimer les taux de croissance instantanés d'organismes dans leur milieu naturel.

L'existence d'une relation de type allométrique liant l'activité enzymatique et le poids protéique correspond à un phénomène extrêmement général en biologie : une vaste littérature montre que de nombreux taux métaboliques varient en fonction du poids de l'animal selon une loi de cette forme (VON BERTALANFFY, 1968 ; CHASSE, 1972 ; FENCHEL, 1974). Les auteurs précédemment cités, de même que VAN WORMHOUD et SELLOS (1980), mettent en évidence le même type de relation pour l'ARN. L'intérêt de cette loi est de permettre une approche comparative pour une même espèce appartenant à différents systèmes. En effet, si l'on admet l'existence d'une seule relation ATCs-taux de croissance caractéristique de l'espèce considérée, il est possible de mesurer des activités enzymatiques variables pour un même stade de développement et qui seront par conséquent significatives de taux de croissance différents. L'exemple des Euphausiacés présenté plus haut est particulièrement éloquent à cet égard (Fig.5) : pour des individus de 20 µg de protéines, correspondant au stade larvaire furcilia III, les taux d'ATC sont respectivement de 1,00, 0,65, 0,42 et 0,21 dans les quatre situations rencontrées. Les droites convergent vers un même point qui doit théoriquement indiquer, pour le poids protéique maximal atteint par les adultes, l'activité spécifique caractéristique de l'espèce lorsque le taux de croissance tend vers zéro et qui est approximativement de 0,1. Cette valeur correspondrait à l'activité enzymatique minimale nécessaire au renouvellement tissulaire de base. Nous pouvons comparer, à titre d'exemple, les deux situations les plus différentes rencontrées au cours de la campagne PEGASE (prélèvements n° 152 et 191) et estimer l'écart existant entre les taux de croissance relative respectifs des stades furcilia III de ces deux échantillons : le rapport $(0,65 - 0,10)/(0,21 - 0,10) = 5$ montre que le taux de croissance des larves du prélèvement n° 191 est cinq fois supérieur à celui des larves du n° 152. Il est certain qu'il s'agit là d'un exercice périlleux et qu'il serait nécessaire de recueillir davantage de données pour confirmer ce modèle. Celui-ci nous semble cependant exemplaire dans la mesure où ce sont les stades jeunes qui sont susceptibles de montrer les plus notables variations de leur taux de croissance ; il est donc logique de s'attendre à trouver, pour une espèce donnée dans son milieu naturel, des variations d'activité enzymatique fonction de la qualité de l'environnement s'arrangeant, comme ici, en un faisceau de droites convergentes.

Dans l'état actuel des travaux concernant la recherche d'un indice instantané de la croissance des organismes marins, l'intérêt de la mesure de l'activité de l'aspartate transcarbamylase paraît liée au fait qu'elle fournit un aspect dynamique des processus cellulaires contributifs de la croissance. Comme l'ont souligné DAGG et LITTLEPAGE (1972), une importante fraction de l'ARN total présente une certaine stabilité et ses concentrations dans les organismes ne semblent pas s'ajuster rapidement aux variations des taux de croissance. Par contre, le taux de fonctionnement de l'ATC doit refléter l'adaptation aux besoins de synthèse des unités élémentaires de constitution des acides nucléiques nécessaires à la croissance, besoins dont l'expression métabolique résulte à la fois du génotype et de l'intégration par les organismes des conditions de leur environnement.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier vivement A. LEROUX (COB/Département "Biologie, Aquaculture, Pêche"), qui a conduit les élevages de larves de poissons et a assuré la préparation des échantillons, et M. BLANCHARD (COB/Département "Environnement Littoral et Gestion du Milieu Marin"), qui a effectué pour nous les prélèvements d'*Eurydice affinis* et nous a aidé à les trier. Nous remercions également G. BOEUF, P. GROS et A. MENESGUEN pour leurs critiques et suggestions au sujet de notre manuscrit.

REFERENCES

- ALAYSE-DANET A.M., 1980 - Aspartate transcarbamylase from *Artemia salina* during early stages of development. Dans The Brine Shrimp *Artemia*, Vol.2, Physiology, Biochemistry, Molecular Biology, édité par G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels et E. Jaspers. Universa Press, Wetteren, Belgium, 259-275.
- BAMSTEDT U. et H.R. SKJOLDAL, 1976 - Studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, western Norway. Adenosine phosphates and nucleic acids in *Euchaeta norvegica* (Copepoda) in relation to its life cycle. Sarsia, 60, 63-80.
- BERGERON J.P. et D. BUESTEL, 1979 - L'aspartate transcarbamylase, indice de l'activité sexuelle de la coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.). Premiers résultats. Dans 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. et A.M. ALAYSE-DANET, 1981 - Aspartate transcarbamylase 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.
- BERTALANFFY L. Von, 1968 - Dans General System Theory, édité par George Braziller, New-York.
- BLANCHARD M., 1981 - Impact de la pollution par hydrocarbures sur une population de Crustacés Isopodes d'estran meuble intertidal. Dans Amoco Cadiz : Conséquences d'une Pollution Accidentelle par les Hydrocarbures, édité par CNEOX, série Actes de Colloques, Paris, 303-310.
- CHASSE C., 1972 - Géométrie et histoire naturelle des êtres vivants : les lois d'allométrie de la productivité biologique. Energétique autoécologique des espèces animales et de leurs populations. Rev. Biomath., 10, 4, 103-154.
- DAGG M.J. et J.L. LITTLEPAGE, 1972 - Relationships between growth rate and RNA, DNA, protein and dry weight in *Artemia salina* and *Euchaeta elongata*. Mar. Biol., 17, 162-170.
- FENCHEL T., 1974 - Intrinsic rate of natural increase : the relationship with body size. Oecologia, 14, 317-326.
- GIRIN M., 1978 - Méthodes de production des juvéniles chez trois poissons marins : le bar (*Dicentrarchus labrax*), la sole (*Solea solea*) et le turbot (*Scophthalmus maximus*). Thèse Doc. d'Etat, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris.
- GIRIN M., R. METAILLER et J. NEDELEC, 1977 - Accoutumance de jeunes soles (*Solea solea*) à différents aliments inertes après achèvement de la métamorphose. Dans 3rd Meeting of the ICES Working Group on Mariculture, édité par CNEOX, série Actes et Colloques, Paris, 35-50.
- MADELAIN F. et A. BILLANT, 1978 - Dans Campagne NIMBUS F, Bouées dérivantes dans l'Atlantique Nord-Est, édité par CNEOX, série Résultats des Campagnes à la Mer, Paris.
- SAMAIN J.F., J.Y. DANIEL et J.R. LE COZ, 1977 - Trypsine, amylase et protéines du zooplancton : dosage automatique et manuel. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 29, 279-289.

- SKJOLDAL H.R. et U. BAMSTEDT, 1976 - Studies on the deep-water pelagic community of Korsfjorden, western Norway. Adenosine phosphates and nucleic acids in *Meganyctiphanes norvegica* (Euphausiacea) in relation to the life cycle. Sarsia, 61, 1-14.
- SUTCLIFFE W.H., 1965 - Growth estimates from ribonucleic acid content in some small organisms. Limnol. Oceanogr., 10 (Suppl.), R. 253-R 258.
- WORMHOUD A. Van et D. SELLOS, 1980 - Aspects biochimiques de la croissance : acides nucléiques et enzymes digestives chez *Palaemon serratus* (Crustacea Natantia). Oceanol. Acta, 3, 1, 97-105.