

Indices biochimiques et milieux marins. Journées du GABIM, Brest, 18-20 Nov. 1981
Publi. CNEOX (Actes Colloq.) n. 14, 1982, p. 193 à 206

ACTIVITES AMYLASIQUE ET TRYPSIQUE DU ZOOPLANCTON
INDICES DE NUTRITION ? PERSPECTIVES ET LIMITES

par

J.F. SAMAIN, J. MOAL

Centre Océanologique de Bretagne, B.P. 337, 29273 BREST Cédex

RESUME

- La régulation de la synthèse des enzymes digestives du zooplancton et d'*Artemia* (activités amylasique et trypsique) a été étudiée pour mettre au point des indices de nutrition permettant de décrire l'activité nutritive du zooplancton *in situ*.

Ces régulations permettent d'aborder trois domaines de l'écologie pélagique :

- l'estimation des besoins nutritifs des organismes et la capacité du milieu à les satisfaire, par l'analyse des relations quantitatives entre les taux des enzymes digestives et la concentration du matériel particulaire disponible. Ces relations montrent que les taux des enzymes digestives permettent d'estimer les taux d'ingestion si les organismes sont en phase de production dans un milieu non saturant. Par contre, en milieu saturant, cette relation est inversée et dans le cas d'organismes en phase hivernale elle n'existe pas.

- la surveillance de l'écosystème pélagique par la mesure de ces activités sur un échantillon du peuplement de zooplancton total ou sur quelques espèces triées. Cette méthode permet d'enregistrer les variations de composition faunistique des peuplements zooplanctoniques et les variations trophiques, elles-mêmes dépendantes des conditions physicochimiques du milieu.

- la perturbation des écosystèmes par la mise en évidence d'anomalies dans les lois de régulation.

En conclusion, cette étude montre que l'activité des enzymes digestives peut être utilisée en tant qu'indice de nutrition sous certaines conditions, mais qu'elle se révèle être un indice important pour l'étude globale de l'écosystème pélagique et la caractérisation des relations trophiques entre le zooplancton et son environnement.

ABSTRACT

Investigations on regulatory factors of digestive enzymes from zooplankton and *Artemia* are reported. These different regulations are reliable when requirements are taken into account. Two possibilities are offered to the marine ecologist in the pelagic field :

- nutrition studies : the quantitative relationships between digestive enzymes and ingested food, or particulate matter available, are compared in varied food conditions. Depending on requirements of organisms and from their satisfaction by the environment, positive, negative or no correlation are observed. Accumulated data show that no correlation is observed when zooplankton has minimum requirements and food conditions are poor. Positive correlation would occur when organisms have productive requirements in food limited conditions. An inverse correlation is related to productive organisms in saturating conditions.

- the pelagic ecosystem survey : digestive enzymes are regulated by trophic conditions and are depending from species. Their measurement on total zooplankton or on selected species gives respectively faunistic and/or trophic variations or trophic variations only. The geometric figurations of specific amylase versus specific trypsin show different groups of data reliable to seasonal, geographical variations of the faunistic composition of zooplankton or trophic fluctuations of the environment. Such analysis can be performed on the pelagic ecosystem studies in normal or polluted situations.

As a conclusion, digestive enzymes activity is reliable to nutrition when organisms are growing in food limited conditions but standardization must be defined with different species and food. They give directly more information on the productive pattern of zooplankton in relation to the trophic possibility. The faunistic and trophic dynamic of the pelagic ecosystem can also be approached by these indices.

INTRODUCTION

L'équipement enzymatique digestif des organismes marins est souvent étudié qualitativement pour localiser les sites de sécrétion de l'appareil digestif ou pour tenter de définir leur régime alimentaire à partir du spectre d'enzymes digestives observées. Si ces études montrent que les enzymes digestives sont utilisées depuis longtemps en tant qu'indicateurs qualitatifs de la digestion, peu de travaux ont tenté d'exploiter les régulations propres à leur synthèse et à leur sécrétion en associant aux mesures qualitatives des mesures quantitatives. Pourtant, de nombreux auteurs ont entrepris l'étude des régulations de la digestion chez les mammifères (CORRING et AUMAITRE, 1970, LEBAS et al., 1971, DICK et FELBER, 1974, FELBER et al., 1975, ...) chez les insectes (SHAMBAUGH, 1954, LANGLEY, 1966, ENGELMANN, 1969, YANG and DAVIS, 1968) et chez les organismes marins (BELLINI, 1957 a et b, BOUCHER et al., 1975, SAMAIN et al., 1975, 1980 a et b, VAN WEEL, 1960, VAN WORMHOUDT, 1973, VAN WORMHOUDT et CECCALDI, 1975, LAUBIER-BONICHON et al., 1977, MAYZAUD et POULET, 1978, MOAL et al., 1981). Cependant ces travaux font apparaître un nombre de facteurs de régulation considérables tels que la quantité et la qualité de nourriture ingérée, les stades de développement, le cycle saisonnier, les espèces, la nature des radiations lumineuses, la photophase et l'état physiologique.

Nous avons tenté d'exploiter ces régulations multiples pour décrire la nutrition du zooplancton "in situ". En effet, ces organismes sont d'une taille trop petite pour estimer de façon directe leur comportement alimentaire. Pourtant, ces estimations sont d'une grande importance dans le domaine de l'écologie pélagique où le transfert énergétique entre les maillons primaire et secondaire qui s'effectue pour partie par les mécanismes de la nutrition, reste un problème majeur pour les études de production des écosystèmes.

Deux enzymes digestives ont été sélectionnées parmi l'équipement des organismes : l'amylase pour la digestion de l'amidon, la trypsine pour la digestion des protéines. Ces deux enzymes ont une spécificité d'action, connue dans la digestion de la nourriture, qui ne peut être confondue avec des activités endocellulaires n'intervenant pas directement dans la digestion. L'amidon en tant que carbohydrate et les protéines, sont les représentants de deux classes principales de composés organiques couramment utilisés par les organismes et soumis à leur digestion. L'amidon n'existe que chez les végétaux, les protéines se trouvent aussi bien dans le règne animal que végétal. Ces deux classes de composés recouvrent donc deux sources essentielles de nourriture. Ces différentes caractéristiques correspondent à l'objectif fixé : décrire les relations de nutrition des organismes avec le milieu environnant, en premier lieu les végétaux et animaux proies, définir les possibilités

d'adaptation au milieu et les possibilités de quantifier la nutrition par cette méthode.

Dans la mesure où l'objectif de cette étude est écologique, il n'apparaît pas souhaitable de rechercher d'autres activités digestives (laminarinases, autres carbohydrases, autres proteases) dont on peut prévoir que le modèle d'action sera semblable aux deux groupes sélectionnés et dont la spécificité d'action dans la digestion est moins assurée. Il s'agit de savoir exploiter au mieux les informations que procure le modèle de synthèse et d'action des enzymes digestives plus que de décrire l'équipement digestif des organismes.

Les résultats que nous avons obtenus permettent de faire le point sur la valeur d'indices de nutrition des activités amylasique et trypsique du zooplancton.

MATERIEL ET METHODES

L'étude du fonctionnement du milieu marin nécessite un échantillonnage important accompagné d'un traitement statistique. Il s'agit donc de mettre au point des indices pouvant être mesurés sur un grand nombre d'échantillons tout en conservant une grande spécificité à leur mesure.

Ainsi les activités amylasiques et trypsiques ont été mesurées sur des extraits bruts centrifugés de zooplancton et les conditions physicochimiques de mesures ont été préalablement étudiées pour répondre à ce problème (SAMAIN et BOUCHER, 1974, SAMAIN et al., 1977).

Les facteurs de régulation de l'activité de l'amylase et de la trypsine du zooplancton ont été étudiés en mer et au laboratoire. En mer, ces études sont complétées par une caractérisation du milieu sous tous ses aspects physiques, chimiques, trophiques et biologiques. Des expérimentations ont été réalisées à bord des bateaux océanographiques en utilisant le matériel biologique pêché sur place (copépodes) et en le soumettant à diverses conditions de nutrition. Au laboratoire *Artemia* a été utilisée dans des conditions expérimentales contrôlées (SAMAIN et al., 1980 a).

RESULTATS

Les principaux facteurs de régulation des enzymes digestives du zooplancton et d'*Artemia* s'avèrent être en premier lieu les facteurs trophiques. Ainsi la quantité de nourriture disponible ou ingérée (SAMAIN et al., 1975, BOUCHER et SAMAIN, 1975, MAYZAUD et POULET, 1978, HIRCHE, 1981) et sa qualité (BOUCHER et SAMAIN, 1975, SAMAIN et al., 1980 a, MOAL et al., 1981) jouent un rôle fondamental dans la régulation. De même, face au même environnement trophique, les différentes espèces de copépodes présentent un équipement digestif différent (BOUCHER et SAMAIN, 1975, SAMAIN et al., 1980 b). Enfin, pour une même espèce, l'équipement digestif varie selon les stades de développement et suivant la nourriture disponible (SAMAIN et al., 1980 a, HIRCHE, 1981). Le concept de BESOINS unifie et simplifie la complexité des régulations observées : en effet, l'environnement trophique n'est pas exploité de la même façon selon sa qualité et les besoins de l'organisme (régulation par l'ingestion et la qualité chimique), les besoins ne sont pas les mêmes au cours du développement (régulation selon les stades), les différentes espèces n'ont pas les mêmes besoins (régulation selon les espèces). Seul l'état physiologique général, peut, quand il est perturbé affecter le résultat des trois premiers mécanismes tendant à satisfaire les besoins (Fig. 1). Ainsi, en présence de polluants métalliques (cuivre, zinc) à des doses sublétales (ALAYSE et al., 1979, 1980) ou de pétrole (SAMAIN et al., 1981 a) les taux de l'amylase et de trypsine se trouvent déprimés corrélativement.

Figure 1
 Amylase/trypsine
 Facteurs de régulation

Nourriture

Espèce

Besoins

Stades

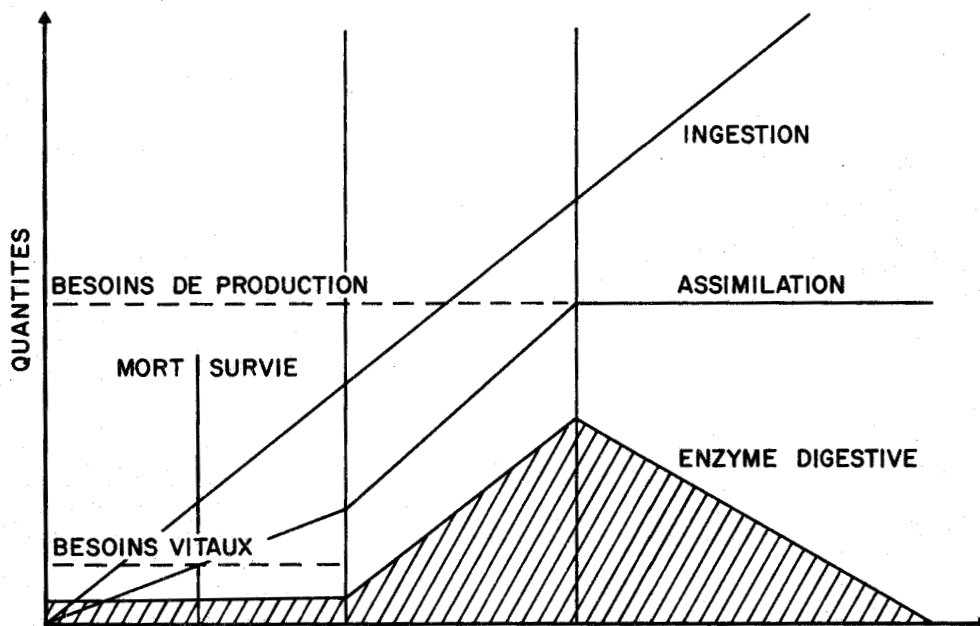
Perturbation physiologique

Cet ensemble de régulations peut être utilisé dans deux domaines d'étude de l'écosystème pélagique : celui de la nutrition du zooplancton et celui du suivi global de l'écosystème pélagique en cours de fonctionnement normal ou perturbé.

1. NUTRITION DU ZOOPLANCTON

Le traitement par corrélations multiples des indices de nutrition avec les paramètres trophiques a donné des résultats apparemment contradictoires : en effet, aussi bien en laboratoire qu'à la mer, trois situations ont été globalement observées :

- la teneur enzymatique est indépendante de l'activité d'ingestion
- la teneur enzymatique est proportionnelle à l'activité d'ingestion
- la teneur enzymatique est inversement proportionnelle à l'activité d'ingestion.



Représentation schématique des taux d'assimilation et des niveaux d'activités des enzymes digestives correspondant à des taux d'ingestion croissants et à deux hypothèses sur le niveau des besoins.

Ces résultats contradictoires s'harmonisent lorsqu'on introduit le concept des besoins dans les mécanismes de nutrition (Fig. 2).

En effet, on peut expliciter ces observations si on considère de façon très schématique que les besoins du zooplancton peuvent se classer en deux grandes catégories : les besoins vitaux et les besoins de production. Les besoins vitaux correspondent à l'apport nutritif nécessaire à un métabolisme minimum. Les besoins de production correspondent à un apport nutritif supérieur aux besoins vitaux permettant aux organismes une production (croissance, reproduction). Les copépodes pourraient adapter leurs besoins métaboliques à leur environnement trophique. Ainsi, un métabolisme proche de la diapause des insectes est observé par HIRCHE (1978) chez les *calanidae* en hiver, alors que la phase de production majeure des copépodes est observée au printemps et en été dans les régions tempérées en relation avec la production du phytoplancton.

Le milieu trophique sera limitant ou saturant par rapport à ces deux catégories de besoins. Les organismes ayant un métabolisme assurant uniquement les besoins vitaux pourront survivre dans un milieu trophique pauvre à condition qu'il reste saturant par rapport à ces besoins minimums. Les organismes ayant un métabolisme de production peuvent se situer dans un environnement trophique limitant ou saturant par rapport à ces besoins élevés.

Des observations sur l'équipement en enzymes digestives d'organismes pouvant être considérés dans l'un de ces trois cas de figure, présentent les caractéristiques suivantes :

- Une activité enzymatique faible non réglable par l'ingestion est observée chez des copépodes *Centropages typicus* prélevés au mois de novembre en Rade de Brest. Ce cas illustre une situation où les besoins des organismes doivent être faibles pour survivre à des conditions de nourriture peu abondante ; ceci se traduit par des temps de génération longs. Dans ces conditions, les expérimentations montrent que la quantité de nourriture assimilée reste proportionnelle aux quantités ingérées (SAMAIN et al., en préparation) ; comme les taux des enzymes digestives mesurées sont bas et constants, on peut penser que l'activité digestive reste suffisante par rapport à la faible quantité de nourriture à digérer. Par analogie, avec la réaction enzymatique (courbe de Michaelis-Menten), si la concentration de substrat est faible, la vitesse de l'hydrolyse (digestion) est proportionnelle à la concentration de substrat (nourriture ingérée) tant que ce dernier ne devient pas saturant pour la quantité d'enzyme présente (Fig. 3). Ce seul mécanisme permet à l'animal d'assurer ses besoins vitaux avec un minimum d'énergie dépensée.

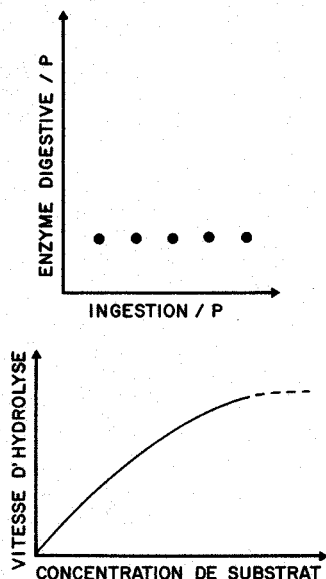


Figure 3 :-1er cas : indépendance entre l'activité spécifique des enzymes digestives et la quantité de nourriture ingérée par unité de poids (protéines) du prédateur.

- courbe de Michaelis Menten : vitesse d'hydrolyse enzymatique en conditions limitantes de substrat.

- Si les conditions trophiques s'améliorent, le milieu peut couvrir des besoins supérieurs. Chez ces organismes filtreurs, l'ingestion est proportionnelle à la quantité de particules disponibles ; il en résulte que très rapidement, la quantité de nourriture ingérée dépasse le niveau de saturation de la quantité d'enzymes présentes. Le seul mécanisme permettant alors à l'animal d'augmenter la vitesse de digestion et en conséquence la vitesse d'assimilation pour satisfaire des besoins nouveaux, consiste en l'activation de nouvelles synthèses enzymatiques pour élever le niveau de saturation du système (Fig. 4). Dans ce cas, ingestion, assimilation et teneurs enzymatiques se trouvent corrélées positivement car chaque augmentation de l'ingestion sera accompagnée d'une synthèse d'enzymes digestives. Cette situation est la plus généralement observée notamment au printemps ou dans des situations de début de production (BOUCHER et SAMAIN, 1974, MAYZAUD et POULET, 1978, HIRCHE 1981).

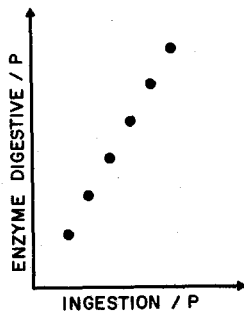
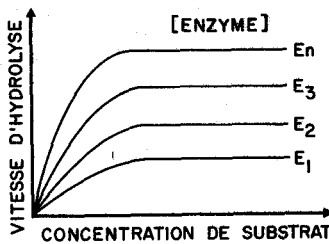


Figure 4 : 2ème cas : Activité spécifique des enzymes digestives corrélée positivement avec la nourriture ingérée par unité de poids du prédateur.



Courbes de Michaelis-Menten: vitesse d'hydrolyse enzymatique en fonction de la concentration en substrat pour n concentrations croissantes d'enzyme E_1 à E_n . Vitesses maximums correspondantes v_1 à v_n en conditions saturantes de substrat.

Enfin, quand la nourriture est très supérieure aux besoins de production à assurer, l'ingestion mécanique continue d'augmenter en relation avec l'augmentation de la concentration de particules disponible, l'énergie ainsi ingérée est supérieure aux besoins de production maximum : le mécanisme permettant à l'animal de maintenir le taux d'assimilation au niveau maximum des besoins consiste à maintenir constantes les synthèses enzymatiques, indépendamment de l'accroissement de l'ingestion. En effet, l'hydrolyse de la nourriture sera alors effectuée à une vitesse maximum constante correspondant à la saturation des enzymes digestives par le substrat. Ceci conduirait à observer des taux enzymatiques élevés qui ne sont pas régulables par l'ingestion. Chez *Artemia* nourries à des concentrations supérieures à 37,5 cellules/mm³ (*Tetraselmis*), on observe effectivement un tel niveau de saturation. Cependant, on constate aussi une diminution de l'activité avec l'augmentation des cellules ingérées (SAMAIN et al., 1975). De même, chez *Artemia* élevées en milieu synthétique axénique contenant des particules d'amidon, on observe une très forte diminution des taux d'amylase (SAMAIN et HERNANDORENA en préparation). Chez *Temora longicornis* prélevé en Rade de Brest et mis en expérimentation au laboratoire, les activités enzymatiques passent par un maximum, puis diminuent pour des taux d'ingestion les plus élevés (BOUCHER, 1979). Des observations similaires sont faites par VAN WORMHOUDT et al. (1980) chez la crevette *Palaemon serratus*. Il en résulte que le modèle de saturation enzymatique permet d'expliquer une partie des observations faites en milieu nutritif saturant, mais les résultats observés montrent que dans des conditions de nourriture abondantes, des corrélations négatives peuvent apparaître.

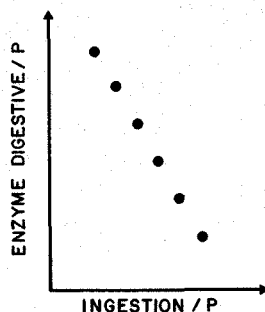


Figure 5 : Activité spécifique des enzymes digestives corrélée négativement avec la nourriture ingérée par unité de poids de prédateur.

Ces résultats permettent d'envisager l'utilisation des activités de l'amylase et de la trypsine en tant qu'indices de nutrition du zooplancton. La mesure simultanée des activités de ces enzymes sur des organismes dont on connaît les taux d'ingestion permet de se situer dans l'un des trois cas de figure. Cependant, les taux d'ingestion sont rarement mesurables directement mais ils peuvent être remplacés par la mesure de la nourriture disponible qui leur est généralement proportionnelle. Pour ce faire, l'environnement trophique doit être caractérisé au mieux (concentration de cellules phytoplanctoniques par espèces, chlorophylle a, concentration de matériel particulaire par classe de taille (compteur Coulter), par qualité chimique (C, N, carbohydrates, protéines)). L'analyse par corrélations multiples entre les activités des enzymes digestives et ces différents paramètres, permettra de situer le prélèvement dans l'un des trois cas possibles pour lesquels les observations précédentes permettront d'avancer les hypothèses suivantes :

- absence de corrélation sur tous les paramètres et taux enzymatiques bas : organismes assurant uniquement leurs besoins de survie, production nulle ;

- corrélation positive avec l'un ou plusieurs des paramètres trophiques : organismes assurant des besoins de production dans un milieu trophique limitant. La production sera proportionnelle à la concentration du matériel trophique concerné et à la biomasse des prédateurs. Le paramètre trophique le mieux corrélé caractérisera la nourriture ;

- corrélation négative avec l'un ou plusieurs des paramètres trophiques : organismes assurant des besoins de production dans un milieu trophique saturant. La production est maximum pour la biomasse de prédateurs concernés. La nature des proies sera identifiée par le coefficient de corrélation le plus significatif entre les activités enzymatiques et les paramètres trophiques.

La phase de transition entre la corrélation positive et la corrélation négative qui comporterait des taux enzymatiques élevés non régulables n'a pas encore été mise en évidence "in situ" probablement par manque d'observations assez nombreuses.

2. SUIVI DE L'ECOSYSTEME PELAGIQUE

Méthode d'analyse :

Chaque organisme, face à un environnement trophique donné, dispose d'un équipement en amylase et en trypsine qui lui est propre. Il est décrit par le rapport Amylase/Trypsine = A/T. Le rapport A/T peut se représenter géométriquement comme la pente de la droite passant par l'origine et le point défini par une valeur d'amylase et une valeur de trypsine (Fig .6). En théorie, on peut observer

différents individus définissant le même rapport A/T, donc la même pente. Parmi ceux-ci, on peut distinguer : les individus de poids différent mais soumis à une même régulation trophique. En divisant l'activité enzymatique par le poids protéique, les deux points se confondent alors ; après une telle opération, il peut subsister des points définissant la même pente. Ils se distinguent alors uniquement par leur teneur enzymatique par unité de poids et correspondent à des individus soumis à la même régulation trophique, mais dont le niveau métabolique est différent. Le traitement des données consiste donc à reporter graphiquement les valeurs d'activité spécifique de l'amylase contre celle de la trypsine de chaque prélèvement.

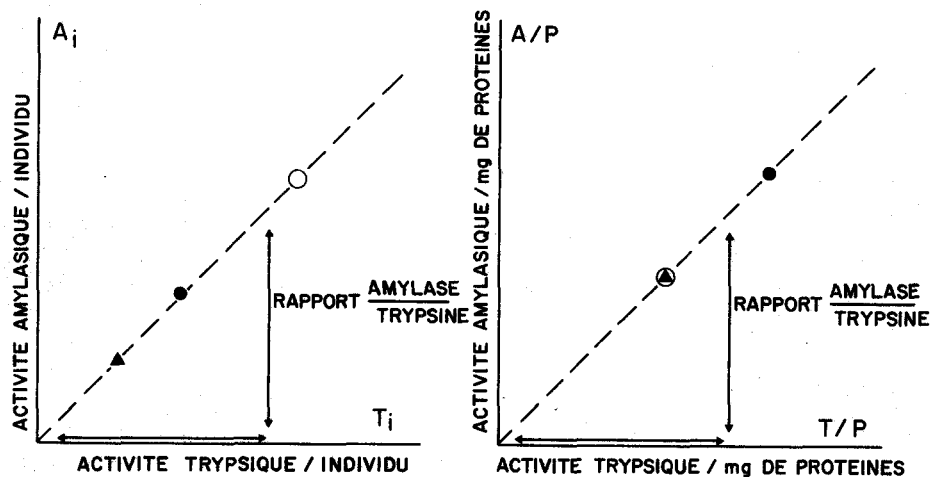


Figure 6 : Représentation géométrique du rapport amylase/trypsine (A/T) à partir des données d'amylase et de trypsine totales (figure à gauche) ou des activités spécifiques amylase/protéines et trypsine/protéines (figure à droite) d'un même échantillon.

Deux espèces de copépodes face à un même environnement trophique n'ont pas le même équipement (SAMAIN et al. , 1980 b). En conséquence, face à une même situation trophique :

- deux espèces triées apparaîtront selon la figure 7 (à gauche)
- le mélange de n_1 et n_2 individus de ces mêmes espèces sera illustré par la figure 7 (à droite) où le groupe obtenu sera intermédiaire aux deux précédents, sa position dépendant de n_1 et n_2 .

Une même espèce face à deux environnements trophiques différents n'a pas non plus le même équipement (SAMAIN et al., 1980 b). En conséquence, la représentation géométrique du rapport A/T d'une population définira donc des ensembles de prélèvements de même composition faunistique et / ou relations trophiques (Fig.8). La même représentation pour une espèce définira des ensembles de mêmes relations trophiques.

D'un point de vue pratique, la combinaison des deux permet en général de conclure sur l'origine trophique ou faunistique de la variation observée.

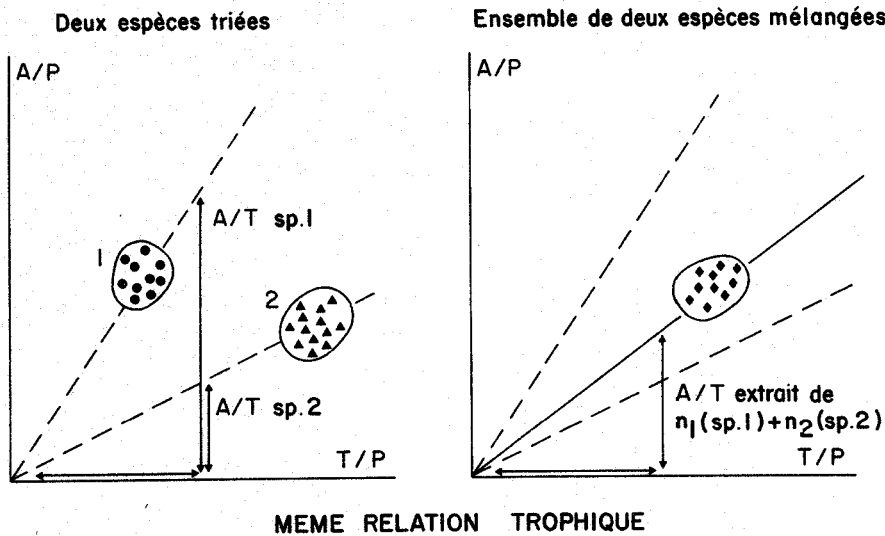


Figure 7 : Ensembles théoriques obtenus pour 2 espèces triées (à gauche) ou 2 espèces mélangées de n_1 et n_2 individus (à droite) d'un même environnement trophique.

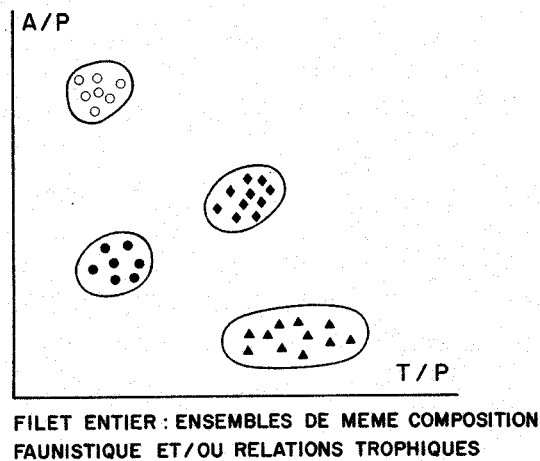


Figure 8 : Ensembles théoriques d'échantillons de population de zooplancton dans différentes relations trophiques et / ou de différentes compositions faunistiques.

Ce traitement appliqué au suivi printanier des peuplements de zooplancton de la côte nord de Bretagne permet de faire apparaître différents ensembles de points qui peuvent être expliqués par des critères saisonniers et géographiques (SAMAIN et al., 1980 b).

La forme même d'un ensemble peut être analysée. En effet, les ensembles circulaires et compacts sont un critère d'homogénéité, par contre les ensembles elliptiques ou très allongés révèlent une possibilité de subdivision de l'ensemble. Le passage d'un ensemble à l'autre peut être expliqué par l'analyse comparée du traitement des échantillons de population avec celui des genres ou espèces triées éliminant ainsi la composante faunistique.

Des écosystèmes peuvent être comparés. C'est ainsi que la comparaison de la Rade de Brest et de l'Aber Benoît en 1978 permet de mettre en évidence des différences en juin. L'analyse au niveau des espèces (*Acartia clausi*) montre que cette différence résulte d'une variation de l'environnement trophique (SAMAIN et al., 1980 b). La dynamique saisonnière peut être étudiée et des critères de maturité de l'écosystème avancés.

3. PERTURBATION DE L'ECOSYSTEME

Si une perturbation de l'un des niveaux de l'écosystème pélagique modifie l'environnement trophique ou la composition faunistique des peuplements zooplanctoniques, cette perturbation sera traduite au niveau de l'équipement en amylase et en trypsine du peuplement. La méthode a été utilisée pour l'étude des effets de l'AMOCO-CADIZ sur l'écosystème pélagique (SAMAIN et al., 1980 b). Enfin, la dépression corrélée des taux des deux enzymes peut être analysée comme une perturbation physiologique générale des organismes (SAMAIN et al., 1981).

DISCUSSION

Les activités de l'amylase et de la trypsine ne sont pas toujours corrélées positivement aux taux d'ingestion, ce qui limite à priori leur utilisation pour estimer les taux de nourriture ingérée. Cependant, le cas où la corrélation positive existe pourrait être le plus courant puisqu'il s'agit d'organismes en cours de production dans un milieu limitant. C'est une situation probable en milieu océanique pendant la période de production du printemps à l'automne sous nos latitudes. Il en résulte que dans ces conditions, la mesure des taux d'ingestion par cette voie peut faire l'objet de développements futurs, consistant essentiellement à étalonner la méthode pour diverses espèces de copépodes et diverses nourritures. Cependant, l'existence de trois situations possibles apporte une information nouvelle qui paraît plus intéressante encore que la relation primitivement recherchée. En effet, la méthode permet de porter un jugement qualitatif et quantitatif sur la production du zooplancton dans l'écosystème considéré et sur l'aptitude du milieu trophique à couvrir ses besoins. La généralisation de ces résultats est en cours. Il semble qu'un mécanisme de production minimum accompagné de taux enzymatiques très faibles puisse être observé aussi chez *Artemia* adulte après différenciation sexuelle. Ces organismes n'ont alors plus à assurer effectivement qu'un métabolisme d'entretien. Il en résulte que la notion de saturation des organismes est très relative quand on introduit la notion de besoins. En effet, ces derniers sont hautement variables selon la saison, l'espèce, le stade de développement etc... La méthode d'analyse des activités de l'amylase et de la trypsine au niveau du peuplement zooplanctonique permet d'obtenir une image de l'écosystème pélagique. En effet, la composition faunistique du peuplement, comme la nature de l'environnement trophique résultent des interactions physiques (température, courantologie) chimiques (sels nutritifs) et biologiques (phytoplancton, zooplancton). Aussi, compte-tenu de la double information faunistique et trophique contenue dans les activités de l'amylase et de la trypsine, ces paramètres permettent de décrire toute variation du milieu pélagique. Cependant, quand cette mesure est effectuée sur un échantillon de peuplement total, le caractère global que lui confère ce

prélèvement, conduit à obtenir un signal dont la dispersion est variable selon la nature de l'échantillon. Si un cycle saisonnier peut être suivi de cette façon, car les variations faunistiques et trophiques y sont importantes, l'étude ponctuelle d'un même écosystème pendant une période courte (temps d'une campagne à la mer par exemple) devra faire appel à une stratégie d'échantillonnage adaptée à la nature de l'écosystème. On pourra mettre l'accent sur l'analyse au niveau des genres ou espèces triés par exemple pour détecter des différences trophiques faibles, ou bien on réalisera en chaque point un prélèvement statistique permettant de déterminer un intervalle de confiance pour discerner significativement de faibles différences.

Comparée aux méthodes usuelles d'analyse de l'écosystème pélagique, qui nécessitent le tri et le comptage d'organismes planctoniques, font appel à des spécialistes très qualifiés, et demandent un temps de dépouillement considérable, cette approche offre des perspectives nouvelles, notamment dans les domaines de la veille écologique, du fonctionnement des écosystèmes et de l'analyse des effets de polluants sur l'écosystème pélagique.

BIBLIOGRAPHIE

- ALAYSE-DANET A.M., CHARLOU M., JEZEQUEL M. et SAMAIN J.F. - 1979- Modèle de détection rapide des effets sublétaux des polluants : modification des taux d'amylase et de trypsine d'*Artemia salina* contaminées par le cuivre ou le zinc. Mar. Biol. 51, 41-46.
- ALAYSE-DANET A.M., CHARLOU J.L., JEZEQUEL M. et SAMAIN J.F. - 1980- Effet du cuivre et du zinc sur les larves et les adultes d'*Artemia salina*. Actualités de biochimie marine, Vol.2, p. 61-74. Paris : Editions du Centre National de la Recherche Scientifique.
- BELLINI L. - 1957 a- Studio delle dipeptidasi e proteinasi nello sviluppo di *Artemia salina* Leach. Atti Acad Naz Lincei R.C., 22 (3) : 340-346.
- BELLINI L. - 1957 b- Studio delle amilasi nello sviluppo di *Artemia salina* Leach. Atti Acad Naz Lincei R.C., 22 (5) : 303-307.
- BOUCHER J. et SAMAIN J.F. - 1974- L'activité amylasique, indice de la nutrition du zooplancton : mise en évidence d'un rythme quotidien en zone d'upwelling. Téthys 6, 179-188.
- BOUCHER J., LAUREC A., SAMAIN J.F. et SMITH S. - 1975- Etude de la nutrition, du régime et du rythme alimentaire du zooplancton dans les conditions naturelles, par la mesure des activités enzymatiques digestives. Proc. 10th European Symp. Marine Biology. Vol. 2. Population dynamics. Persoone G. and E. Jaspers (Eds). Universa Press, Wetteren, Belgium, 712 p. 85-110.
- BOUCHER J. - 1979- Exemples d'applications des mesures d'activités enzymatiques à l'étude de la croissance et de la nutrition du zooplancton. Actes et Colloques, Publ. CNEOX, n° 10 91-104.
- CORRING T. et AUMAITRE A. - 1970- Mise en place et évolution de l'équipement enzymatique du pancréas exocrine du jeune rat pendant la période embryonnaire, l'allaitement et le sevrage. Ann. Biol. anim. Bioch. Bioph. 10 (3), 431-441

- DICK J. and FELBER J.P. - 1974- Specific hormonal regulation, by food, of the pancreas enzymatic (amylase, trypsin) secretions. Horm. Metab. Res., 7 : 161-166.
- ENGELMANN F. - 1969- Food stimulated synthesis of intestinal proteolytic enzymes in the cockroach *Leucophaea maderae*. J. Insect. Physiol. 15 : 217-235.
- FELBER J.P., ZERMATTEN A., KICK J. and LEVINEX S. - 1975-. Modulation par la nourriture d'un système hormonal spécifique de la muqueuse duodénale réglant la sécrétion des fonctions endocrines et exocrines du pancréas. Schweiz. Med. Weschr. 105 (11) 338-340.
- HIRCHE H.J. - 1978- On the occurrence of a diapause in marine calanoid copepods. ICES. L.21. Biological Oceanography Committee.
- HIRCHE H.J. - 1981- Digestive enzymes of copepodites and adults of *Calanus finmarchicus* and *C. helgolandicus* in relation to particulate matter. Kieler Meeresforsch., Souderh. 5, 174-185.
- HOSBACH H.A., EGG A.H. and KUBLI E. - 1972- Einfluss der Futterzysammensetzung auf Verdauungsenzym Aktivitäten bei *Drosophila melanogaster* Larven. Revue Suisse Zool., 79 : 1049-1060.
- LANGLEY P.A. - 1966- The control of digestion in the Tsetse fly : *Glossina morsitans*. Enzyme activity in relation to the size and nature of the meal. J. Insect. Physiol., 12 : 439-448.
- LAUBIER-BONICHON A., VAN WORMOUDT A. et SELLOS D. - 1977- Croissance larvaire contrôlée de *Penaeus japonicus* Bate. Enzymes digestives et changements de régimes alimentaires. 3rd Meeting ICES Working Group Mariculture. Brest, France, mai 1977. p. 131-145. Actes et Coll. n° 4 CNEOX (Ed.). Brest, France, 381 p.
- LEBAS F., CORRING T. et COURTOT D. - 1971- Equipement enzymatique du pancréas exocrine chez le lapin. Mise en place et évolution de la naissance au sevrage. Relation avec la composition du régime alimentaire. Ann. Biol. anim. Bioch. Bioph. 11 (3) : 399-413.
- MAYZAUD P. and S. POULET - 1978- The importance of the time factor in the response of zooplankton to varying concentrations of naturally occurring particulate matter. Limnol. Oceanogr., 23 (6) : 1144-1154.
- MOAL J., SAMAIN J.F., LE COZ J.R., DANIEL J.Y. - 1981- Relation entre la composition chimique du seston et l'équipement enzymatique digestif du zooplancton au cours du cycle saisonnier. Oceanis (sous presse).
- SAMAIN J.F. et BOUCHER J. - 1974- Dosage automatique et simultané de l'amylase et des protéines du zooplancton. Ann. Inst. Oceanogr., t. 50 (2) 199-205.
- SAMAIN J.F., BOUCHER J. et BUESTEL D. - 1975- Signification biologique des teneurs protéiques et des activités de l'amylase et des protéases chez *Artemia salina* L. Aspects d'application à l'étude de la nutrition. P. 391-417. Proc. 10th European Symp. Marine Biology. Vol. 1. Mariculture Persoone G. and E. Jaspers (Eds) Universa Press, Wetteren, Belgium 620 p.
- 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. Ecol. 29 : 279-289.

- SAMAIN J.F., MOAL J., DANIEL J.Y., LE COZ J.R., JEZEQUEL M. - 1980 a- The digestive enzymes amylase and trypsin during the development of *Artemia* : effect of food conditions. The Brine shrimp *Artemia* . Vol. 2. Physiology, biochemistry, molecular biology G. Persoone, P. sorgeloos, O. Roels and E. Jaspers Universa Press. Wetteren Belgium.
- SAMAIN J.F., MOAL J., COUM A., LE COZ J.R., DANIEL J.Y. - 1980 b- Effects of the AMOCO CADIZ oil spill on zooplankton. A new possibility of ecophysiological survey. *Helgolander Meeressunters* 33. 225-235.
- SAMAIN J.F., MOAL J., ALAYSE-DANET AM., DANIEL J.Y., LE COZ J.R. - 1981- Modèle de détection rapide des effets sublétaux des polluants. II un exemple " in situ" : anomalie métabolique du copépode hyponeustonique *Anomalocera patersoni* en coïncidence avec une marée noire. *Marine Biol.*, 64, 35-41.
- SHAMBAUGH G.F. - 1954- Protease stimulation by food in adult *Aedes aegypti* Linn. The Ohio Jour. Science , 54(3) : 151-160.
- VAN WELL P.B. - 1960- On the secretion of digestive enzymes by the marine crab, *Thalamita crenata*. Zeitschrift für Vergleichende Physiologie, 43 : 567-577.
- VAN WORMHOUDT A. - 1973- Variations des protéases, des amylases et des protéines solubles au cours du développement larvaire chez *Palaemon serratus*. Marine Biol., 19 : 245-248.
- YANG Y.J. and DAVIES D.M. - 1968- Digestion, emphasizing trypsin activity, in adult *Simuliids* (Diptera) fed blood, blood-sucrose mixtures, and sucrose. J. Insect. Physiol., 14 : 205-222.