

Recherches sur la situation trophique d'un groupe d'organismes pélagiques
(Euphausiacea)*. I. Niveaux trophiques des espèces

C. Roger

Centre O.R.S.T.O.M.; Nouméa, New Caledonia

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire

N° : 32631, ex 1

Cote : B

29 MARS 1973

O. R. S. T. O. M.

Collection de Référence

n°

Oua.

Abstract

Investigations on the Trophic Position of a Group of Pelagic Organisms (Euphausiacea). I. Trophic Levels of Species

Trophic relationships are the determining factor of biological equilibrium, as existence and abundance of any population depend on the ratio nutrition-predation. This paper is the first of a series devoted to the study of the trophic position of euphausiid crustaceans in the equatorial and south-tropical Pacific Ocean; it defines the role of a pelagic group in its biotope, suggests methods in trophic studies, and shows that analytical research on limited subjects is a reliable way to reveal more general features applying to the whole pelagic world. Until now, the literature dealing with nutrition of euphausiids in most cases has provided only qualitative lists of items found in the stomachs; the drawbacks of this kind of investigation are that only a small part of the stomach content is recognizable in this way and, moreover, that the remains identified belong only to the food consumed which had the most resistant structures. In order to study the trophic levels of species, it has been necessary to take into account the whole stomach content, to establish if its origin was plant or animal or both. Binocular examination of the dissected stomachs made it possible to discriminate between phyto- and zooplankton. More than 5000 specimens have been examined in this way, each stomach being named V if more than 80% of its content is phytoplankton, A if this same percentage is animal food, VA if phyto- and zooplankton are of comparable importance; the trophic level of each species has been defined as the percentage $\Sigma [A + (VA/2)]$, which measures the part of animal material among the total food. Although zooplankton appears on the whole to be more important than phytoplankton as food for tropical euphausiids, all the trophic levels are observed among the 16 species studied, from phytophagous to strictly carnivorous.

Introduction

Les relations trophiques constituent le facteur essentiel des équilibres biologiques, l'abondance d'une population en un lieu donné étant la résultante du couple nutrition-prédation qui la caractérise (quantité de nourriture disponible/prédation supportée). A ce titre, la connaissance des rapports trophiques établis entre les différents éléments occupant un biotope

donné apparaît fondamentale pour la compréhension des phénomènes observés. Le rôle de l'écologie est de définir le cadre dans lequel se réalise cet équilibre.

Les euphausiacés représentent environ 8% de la biomasse totale récoltée par les filets et chaluts pélagiques dans l'Océan Pacifique équatorial et sud tropical; cette abondance même justifie l'étude de ce groupe, puisqu'elle implique un rôle de premier plan dans l'économie de ces régions.

Au cours de la série d'articles traitant de la situation trophique des euphausiacés, les points suivants seront successivement examinés:

- I Niveaux trophiques des espèces.
- II Comportements nutritionnels.
- III Potentiel alimentaire du groupe.
- IV Relations avec les autres éléments du micro-necton.
- V Relations avec les thons.
- VI Conclusions sur la participation du groupe aux circuits trophiques de l'Océan Pacifique inter-tropical.

L'ensemble de cette étude vise à atteindre trois objectifs principaux:

- définir le rôle d'un groupe pélagique important dans la biologie d'un milieu;
- suggérer des méthodes de recherche pour l'étude des relations trophiques;
- démontrer que l'étude analytique de cas particuliers (ici, d'un groupe taxonomique déterminé), si elle est poussée suffisamment loin, est un moyen efficace de révéler des mécanismes de portée générale, intéressant l'ensemble du monde pélagique.

Matériel et méthodes

Les euphausiacés examinés proviennent des récoltes effectuées au chalut pélagique Isaacs-Kidd de 10 pieds par le N.O. «Coriolis», au cours de ses croisières «Caride» (135° W à 155° W sur l'Equateur) et «Cyclone» (0° à 5° S sur 170° E). Les traits étaient obliques et exploraient systématiquement les différentes couches d'eau entre la surface et une profon-

* Ce travail fait partie d'une Thèse de Doctorat d'Etat (Roger, 1971 a), rédigée sous la direction de Madame Furnestin, Professeur au Centre St. Charles de l'Université de Provence. La soutenance a eu lieu le 18 décembre 1971. Numéro d'enregistrement au C.N.R.S.: A.O. 6086.

deur de 1200 m; la méthodologie du prélèvement a été décrite en détails par Grandperrin et Michel (1970).

Les contenus stomacaux de 5815 individus adultes appartenant à 16 espèces différentes ont été analysés (Tableau 1).

Les auteurs qui se sont intéressés à la nutrition des euphausiacés ont toujours constaté que le contenu stomacal se compose pour sa plus grande partie d'une masse informe, non structurée, dont la nature n'est pas déterminable (Ponomareva, 1963; Mauchline et Fisher, 1969). Les fragments reconnaissables ne constituent qu'une fraction très réduite de l'ensemble, insuffisante pour permettre d'apprécier le niveau trophique de l'espèce, d'autant plus qu'ils n'appartiennent pas forcément aux organismes les plus fréquemment ingérés, mais à ceux qui possèdent des structures résistantes et dont on tend ainsi à surestimer l'importance (Edmonson, 1957).

La conséquence de ces faits est que la littérature actuelle ne fournit très généralement que des données qualitatives sur la nourriture des euphausiacés, sous forme de listes «présence-absence» de tels organismes dans les estomacs de telle espèce (Fisher et Goldie, 1959; Tchindonova, 1959; Mauchline, 1960, 1967; Ponomareva *et al.*, 1962; Ponomareva, 1963, 1971; Nemoto, 1967, 1968; Weigmann, 1970); les niveaux trophiques ne sont appréciés qu'indirectement, en fonction de la fréquence des divers types de nourritures identifiés. Dans les recherches sur les réseaux trophiques, les euphausiacés des mers chaudes sont en général considérés globalement comme «omnivores», ce qui est simple mais inexact.

Nos connaissances demeurant donc très limitées sur le plan quantitatif, on a essayé, au cours de ce travail, de définir globalement les importances respectives du phytoplancton et du zooplancton dans l'alimentation des adultes des diverses espèces.

L'estomac est prélevé puis incisé longitudinalement et son contenu examiné sous loupe binoculaire au grossissement $\times 20$. Dans ces conditions, on distingue très bien la nature végétale ou animale du contenu stomacal: le phytoplancton y apparaît comme une masse verdâtre très caractéristique, alors que le matériel d'origine animale se présente sous la forme d'agrégats blanchâtres ou, plus rarement, brunâtres. Il est toutefois indispensable, dans cette technique d'analyse, de travailler sur des échantillons relativement récents; en effet, le matériel phytoplanctonique se décolore avec le temps sous l'action du formol et de la lumière et cesse progressivement d'être identifiable globalement. Par l'étude du vieillissement des contenus stomacaux, on a montré que leur aspect n'évolue que peu au cours de la première année chez les animaux conservés à l'abri de la lumière dans du formol à 10%; par la suite, la décoloration s'accroît, et rend de plus en plus erronée l'estimation des proportions respectives du phytoplancton et du zooplancton.

Chaque contenu stomacal a donc fait l'objet d'une cotation de nature; 3 symboles ont été utilisés: *A* si le matériel d'origine animale représente au moins 80% du contenu stomacal total; *V* si cette même proportion est atteinte par le matériel végétal; *VA* si le phytoplancton et le zooplancton y sont d'importance comparable. Ayant de cette façon connaissance, pour chaque espèce, des pourcentages d'individus dont les estomacs sont *A*, *V* ou *VA*, on peut en déterminer le niveau trophique, identifié au choix par l'une des deux sommes complémentaires $A + (VA/2)$ % ou $V + (VA/2)$ %, qui traduisent respectivement les parts des matériels d'origine animale et végétale dans la nourriture de l'espèce. Si on utilise la première formule (Tableau 1), la valeur 100% désignera une espèce strictement carnivore, la valeur 0% une espèce strictement herbivore.

Résultats et discussion

Les résultats obtenus sont rassemblés dans le Tableau 1 et sur la Fig. 1. En regroupant les espèces par catégories trophiques, on constate que:

— *Thysanopoda aequalis*, *Nematobranchion boopis*, *Stylocheiron abbreviatum*, *Thysanopoda orientalis* sont strictement carnivores.

— *Nematoscelis gracilis*, *Nematobranchion flexipes*, *Thysanopoda monacantha*, *Thysanopoda pectinata* apparaissent essentiellement carnivores, mais complètent leur alimentation par du matériel végétal.

— *Thysanopoda cristata*, *Nematoscelis microps*, *Euphausia diomedae*, *Nematoscelis tenella* se révèlent typiquement euryphages, le phyto et le zooplancton concourant à peu près également à leur nutrition.

— Chez *Thysanopoda tricuspidata* et *Bentheuphausia amblyops*, le matériel végétal domine nettement; toutefois le zooplancton figure encore pour $\frac{1}{3}$ à $\frac{1}{5}$ de la nourriture totale ingérée.

— *Euphausia paragibba* et *Euphausia gibboides* sont strictement herbivores.

Ces résultats appellent un certain nombre de remarques.

Tout d'abord, dans l'ensemble, les ressources animales occupent une place prépondérante dans la nutrition des euphausiacés tropicaux, puisque 12 espèces sur 16 y ont recours pour plus de la moitié de leur nourriture. Toutefois, l'euryphagie est largement répandue. On observe aussi que, bien qu'appartenant au groupe des euphausiacés prédateurs, les espèces du genre *Nematoscelis* sont loin d'être exclusivement carnivores; en particulier *N. tenella* dépend pour moitié environ du phytoplancton pour sa subsistance; au contraire, les espèces des genres *Stylocheiron* (*S. abbreviatum*) et *Nematobranchion* (*N. boopis* et *N. flexipes*) sont nettement prédatrices. De même, certaines espèces anatomiquement prédisposées à la filtration se révèlent en fait zoophages (*Thysanopoda aequalis*, *T. monacantha*, *T. pectinata*). Ainsi, classer toutes les espèces

Tableau 1. Niveaux trophiques des espèces (classées par niveaux décroissants)

Espèces	Nombres d'individus examinés	% d'estomacs vides	% A	% VA	% V	[A + (VA/2)] %
<i>Thysanopoda aequalis</i>	844 ^a	2	98	2	0	99
<i>Nematobrachion boopis</i>	131	13	97	1	2	98
<i>Stylocheiron abbreviatum</i>	14 ^b	(environ 50 %)	93	7	0	96
<i>Thysanopoda orientalis</i>	51	10	87	13	0	93
<i>Nematoscelis gracilis</i>	37 ^b	—	84	2	14	85
<i>Nematobrachion flexipes</i>	57	21	78	4	18	80
<i>Thysanopoda monacantha</i>	1115 ^a	9	59	38	3	78
<i>Thysanopoda pectinata</i>	110	3	53	40	7	73
<i>Thysanopoda cristata</i>	36	44	65	0	35	65
<i>Nematoscelis microps</i>	20 ^b	—	60	0	40	60
<i>Euphausia diomedae</i>	989 ^a	1	37	40	23	57
<i>Nematoscelis tenella</i>	542 ^a	35	50	4	46	52
<i>Thysanopoda tricuspidata</i>	1556 ^a	7	17	42	41	38
<i>Bentheuphausia amblyops</i>	66	8	7	31	62	22
<i>Euphausia paragibba</i>	48 ^b	—	2	10	88	7
<i>Euphausia gibboides</i>	199	4	4	7	89	7

^a Sur sous-échantillons pour les stations les plus abondantes.

^b Non compris les estomacs vides.

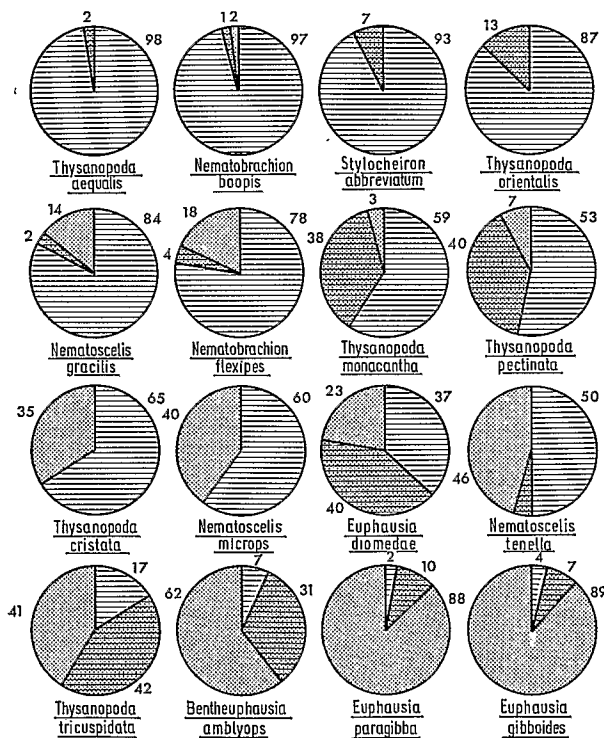


Fig. 1. Niveaux trophiques (adultes). Pourcentages d'animaux dont le contenu stomacal est d'origine: : animale; : mixte; : végétale

morphologiquement prédatrices (genres *Stylocheiron*, *Nematoscelis* et *Nematobrachion*) dans la catégorie carnivore, et les espèces morphologiquement primitives

(genres *Euphausia* et *Thysanopoda*) dans la catégorie phytophage, est une simplification excessive pouvant conduire à de sérieuses erreurs dans l'établissement des bilans trophiques.

On note également que certaines espèces présentent un pourcentage élevé d'estomacs VA, c'est-à-dire dans lesquels les matériels animal et végétal coexistent (*Thysanopoda tricuspidata*, *T. monacantha*, *T. pectinata*, *Euphausia diomedae*, *Bentheuphausia amblyops*); chez d'autres au contraire, on observe des contenus stomacaux d'origine soit animale soit végétale, mais très rarement mélangés (*Thysanopoda cristata*, *Nematoscelis tenella*, *N. microps*, *Nematobrachion flexipes*). Il est possible que ces deux types d'euryphagie correspondent à des comportements nutritionnels différents.

Les niveaux trophiques n'apparaissent pas nettement liés au biotope occupé. Si on considère les différents groupes d'espèces définis par leur comportement bathymétrique (Roger, 1971 b), on constate que des espèces carnivores, herbivores et omnivores figurent dans chacune des catégories (migratrices ou non migratrices, épipelagiques, mésopélagiques et profondes).

Bien que très peu d'observations qualitatives aient été réalisées, des débris de copépodes ont souvent été remarqués dans les estomacs de *Nematobrachion boopis* et de *Thysanopoda cristata*, qui apparaissent ainsi comme des prédateurs habituels de ces organismes. Chez les espèces de grande taille du genre *Thysanopoda* (*T. monacantha*, *T. tricuspidata*, *T. orientalis*, *T. pectinata*) on a noté la présence, pour près de la moitié des individus examinés, d'écailles de poissons dans le "basket"; la présence des écailles étant, pour une espèce donnée, d'autant plus fréquente que les animaux sont de grande taille, il semble qu'elle tra-

duise un certain degré d'ichtyophagie, et ne reflète pas seulement la capture accidentelle d'écaillés isolées tourbillonnant dans le collecteur du chalut au cours du trait. Pour les autres espèces, il est hautement probable que les proies animales ingérées appartiennent au microzooplancton, ainsi que l'ont signalé la plupart des auteurs (tintinnides, radiolaires, foraminifères etc.).

Le matériel disponible n'a pas permis d'établir clairement si la nature de la nourriture utilisée est différente de jour et de nuit; d'après les quelques observations réalisées dans ce sens, il ne semble pas y avoir, même pour les espèces migratrices, de contraste très marqué entre les aliments consommés de jour et ceux qui le sont de nuit. Ceci confirmerait les études antérieures faites sur d'autres espèces (Fisher et Goldie, 1959; Mauchline, 1966), mais ce point devra être réexaminé plus soigneusement. Une légère tendance à une augmentation de la proportion de nourriture animale ingérée a été notée chez plusieurs espèces en fonction de la taille des individus, et du stade de maturité ovarienne chez les femelles.

Enfin, la connaissance des niveaux trophiques de la plupart des espèces peuplant une région donnée permet de définir la position trophique de l'ensemble de la population étudiée, en déterminant quelles sont les proportions respectives des aliments d'origine végétale et animale par rapport à la totalité de la nourriture utilisée par cette population.

Résumé

1. Cet article représente le premier d'une série consacrée à l'étude de la situation trophique du groupe des euphausiacés (crustacés) dans l'Océan Pacifique équatorial et sud-tropical. Ces recherches visent à définir le rôle d'un groupe pélagique important dans un milieu donné, à suggérer des méthodes d'investigation des circuits trophiques et à généraliser les résultats obtenus en proposant un schéma des chaînes alimentaires pélagiques de ces régions.

2. De façon à déterminer les niveaux trophiques des espèces, on a examiné les contenus stomacaux des individus sous loupe binoculaire et on a apprécié globalement dans chacun d'eux les importances respectives des aliments d'origine végétale et animale, dont l'aspect est très différent si les récoltes ne sont pas trop anciennes. Chaque individu était noté *A* si plus de 80% de son contenu stomacal était d'origine animale, *V* si cette même proportion était atteinte par le phytoplancton, *VA* si phyto — et zooplancton étaient d'importances comparables. Le niveau trophique de l'espèce est défini en fonction des pourcentages d'animaux *A*, *V* et *VA* qui la composent.

3. Les résultats obtenus sont les suivants: *Thysanopoda aequalis*, *Nematobrachion boopis*, *Stylocheiron abbreviatum*, et *Thysanopoda orientalis* sont carnivores; *Nematoscelis gracilis*, *Nematobrachion flexipes*, *Thysa-*

nopoda monacantha et *Thysanopoda pectinata* sont surtout carnivores mais complètent leur alimentation par du phytoplancton; *Thysanopoda cristata*, *Nematoscelis microps*, *Euphausia diomedae* et *Nematoscelis tenella* apparaissent omnivores; chez *Thysanopoda tricuspidata* et *Bentheuphausia amblyops*, le phytoplancton représente 60 à 80% de la nourriture totale; *Euphausia paragibba* et *Euphausia gibboides* sont herbivores.

4. Au total, 12 espèces sur 16 consomment plus de zooplancton que de phytoplancton. De plus, il est établi que les espèces morphologiquement prédatrices (genres *Stylocheiron*, *Nematoscelis* et *Nematobrachion*) ne sont pas toutes carnivores, de même que certaines espèces de type morphologique filtrateur (genres *Euphausia* et *Thysanopoda*) sont en fait zoophages. L'extrapolation des niveaux trophiques à partir des caractéristiques anatomiques des espèces, souvent pratiquée, peut donc conduire à des erreurs importantes dans l'établissement des bilans nutritionnels.

5. Les niveaux trophiques des espèces n'apparaissent pas nettement liés au biotope occupé; des carnivores, des herbivores et des omnivores se rencontrent à tous les niveaux bathymétriques.

6. Le rôle trophique de l'ensemble d'une population peut être déterminé à partir de la connaissance du niveau trophique de chacune des espèces qui la composent.

Littérature citée

- Edmonson, W. T.: Trophic relations of the zooplankton. *Trans. Am. microsc. Soc.* **76**, 225—245 (1957).
- Fisher, L. R. and E. H. Goldie: The food of *Megamycetophanes norvegica* with an assessment of the contributions of its components to the vitamin A reserves of the animal. *J. mar. biol. Ass. U.K.* **38**, 291—312 (1959).
- Grandperrin, R. et A. Michel: Emploi du chalut pélagique Isaacs-Kidd 10 pieds dans les eaux équatoriales du Pacifique. *Mar. Biol.* **7**, 273—284 (1970).
- Mauchline, J.: The biology of euphausiid crustacean *Megamycetophanes norvegica*. *Proc. R. Soc. Edinb. (Sect. B)* **67**, 141—179 (1960).
- The biology of *Thysanoessa raschii* with a comparison of its diet with that of *Megamycetophanes norvegica*. *In: Some contemporary studies in marine science*, pp 493—510. Ed. by H. Barnes. London: Allen & Unwin 1966.
- Feeding appendages of the Euphausiacea (Crustacea). *J. Zool. London* **153**, 1—43 (1967).
- and L. R. Fisher: The biology of euphausiids. *In: Advances in marine biology*, Vol. 7, pp 1—454. Ed. by F. S. Russel and M. Yonge. New York: Academic Press 1969.
- Nemoto, T.: Feeding pattern of euphausiids and differentiations in their body characters. *Inf. Bull. Planktol. Japan (Commemoration Number for Dr. Y. Matsue)*, 239—260 (1967).
- Chlorophyll pigments in the stomach of euphausiids. *J. oceanogr. Soc. Japan* **24**, 253—260 (1968).
- Ponomareva, L. A.: Euphausiids of the North Pacific, their distribution and ecology. *Trudy Inst. Okeanol.* [Transl. 1966 by Israel Program for Scientific Translations, IPST Cat. No. 1368], 1—154 (1963).

- Diel migrations and feeding rhythm of some euphausiid species of the Indian Ocean. *Okeanologia* **11**, 276—282 (1971).
- , A. G. Naumov and V. V. Zernova: The feeding of some euphausiids in the Indian Ocean. *Trudy Inst. Okeanol.* **58**, 163—166 (1962).
- Roger, C.: Les euphausiacés du Pacifique équatorial et sud-tropical: zoogéographie, écologie, biologie et situation trophique. Thèse de Doctorat d'Etat, 1—331 (multigr.). 1971 a.
- Distribution verticale des euphausiacés (crustacés) dans les courants équatoriaux de l'Océan Pacifique. *Mar. Biol.* **10**, 134—144 (1971 b).
- Tchindonova, J. G.: Feeding of several groups of deep-sea macroplankton in the western North Pacific. *Trudy Inst. Okeanol.* **30**, 166—189 (1959).
- Weigmann, R.: On the ecology and feeding habits of the euphausiids (Crustacea) in the Arabian sea. "Meteor" *ForschErgebn. (Reihe D)* **5**, 11—52 (1970).
- Author's address: Dr. C. Roger
O.R.S.T.O.M.
B.P. A 5
Nouméa
New Caledonia

Date of final manuscript acceptance: October 19, 1972. Communicated by J. M. Peres, Marseille