

Programme d'Impulsion en Sciences Marines
Services du Premier Ministre
Programmation de la Politique Scientifique
1992-1996
contrat n° MS/12/090

Annexe 2

*The pivotal role of zooplankton in the North Sea
pelagic ecosystem*

J.H. Hecq et A. Goffart.

Université de Liège, Unité d'Ecohydrodynamique

Programme d'Impulsion en Sciences Marines
Services du Premier Ministre
Programmation de la Politique Scientifique
1992-1996
contrat n° MS/12/090

Annexe 2

*The pivotal role of zooplankton in the North Sea
pelagic ecosystem*

J.H. Hecq et A. Goffart.

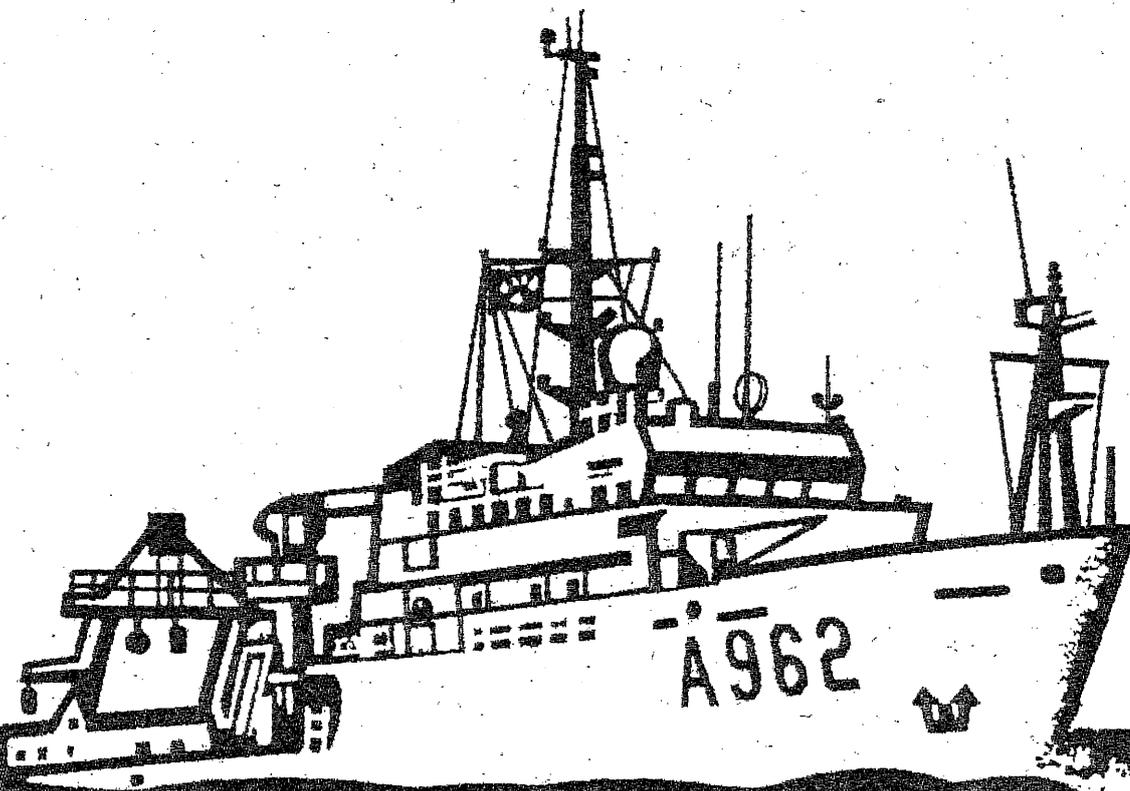
Université de Liège, Unité d'Ecohydrodynamique

Dialogue between Scientists and Users of the Sea

*Proceedings of a symposium
held on the occasion of the 10th anniversary
of the civil service oceanographic research vessel*

BELGICA

Ostend, 17-19 October 1994



THE PIVOTAL ROLE OF ZOOPLANKTON IN THE NORTH SEA PELAGIC ECOSYSTEM

J.-H. HECQ and A. GOFFART

University of Liège, Ecôhydrodynamics, Institute of Physics
B5 Sart Tilman, B-4000 Liège, Belgium

1. Introduction

For a long time many zooplankton-related processes involved in the dynamics of phytoplankton and fish have been neglected. Food web pathways have been wrongly identified. Spatial heterogeneity of zooplankton distribution has rarely been studied in terms of ecosystemology. However, a holistic approach to North Sea ecosystems requires information on fluxes and biomass, and also a realistic identification of pathways between dominant state variables of the ecosystem.

During the last decade, the availability of the R.V. *Belgica* for long cruises has allowed us to approach the problem of spatial heterogeneity and to identify "good" zooplanktonic pathways. It became possible to ship heavier instruments, such as high-speed zooplankton samplers and high-performance liquid chromatography, for the study of plankton metabolism. New concepts, such as those concerning the seasonal succession of dominant zooplanktonic species, variations in the biochemical composition of zooplankton organisms and the identification of limiting factors for the planktonic food chain, have been developed during international field investigations and modelling exercises.

2. The place of zooplankton in the microbial and herbivorous food web

The North Sea zooplankton is characterised by a relatively high diversity. More than 300 species are represented and the composition is a result of influences from numerous other regions (Atlantic, Channel, Arctic, Baltic etc.). Herbivorous copepods are the most numerous organisms, but other groups like crustacea, fish larvae or juvenile stadiums of benthic animals are significant. Many microzooplanktonic species (protozoa, heterotrophic flagellates) still remain to be identified.

Zooplankton occupies a pivotal role in the pelagic cycle, since it controls the concentration and size of phytoplankton by grazing, exports an important part of primary production to the deep sea and to the benthos by the production of faecal pellets and migration, and converts part of the new production into regenerated production by excretion.

In the North Sea, zooplankton follows two main pathways to carry food energy across the pelagic ecosystem. In times of high supply of inorganic nutrients, the microphytoplankton (large diatoms) dominates the classical food web. This "new production" is grazed by macrozooplanktonic herbivores (large copepods, euphausiids etc.), which provide food for higher trophic levels such as fish, seabirds and marine mammals. A large proportion of the diatoms ingested by macrozooplankton is enclosed in dense faecal pellets, which sediment rapidly to become an important food for benthic organisms. When nutrient supply is reduced (oligotrophy) or unbalanced (dystrophy), nanophytoplankton (flagellates) and picophytoplankton prevail. Reduced quantities of inorganic nutrients are provided by heterotrophic remineralization of detritus by bacteria and zooplankton excretion. Most of their "recycled" production is grazed by heterotrophic microzooplankton (flagellates and ciliates). From here, it is taken by mesozooplankton (copepods) to the higher trophic levels. In such a case, organisms of smaller shape tend to dominate the trophic food chain, which is then called the "microbial loop".

Selection of the herbivorous food chain or the microbial loop is controlled by the availability of nutrients (eutrophication, oligotrophy etc.) and their ratios. Consequently the limitation and control of nutrient availability will determine indirectly the zooplankton specificity and the redistribution of organic matter (Figure 1).

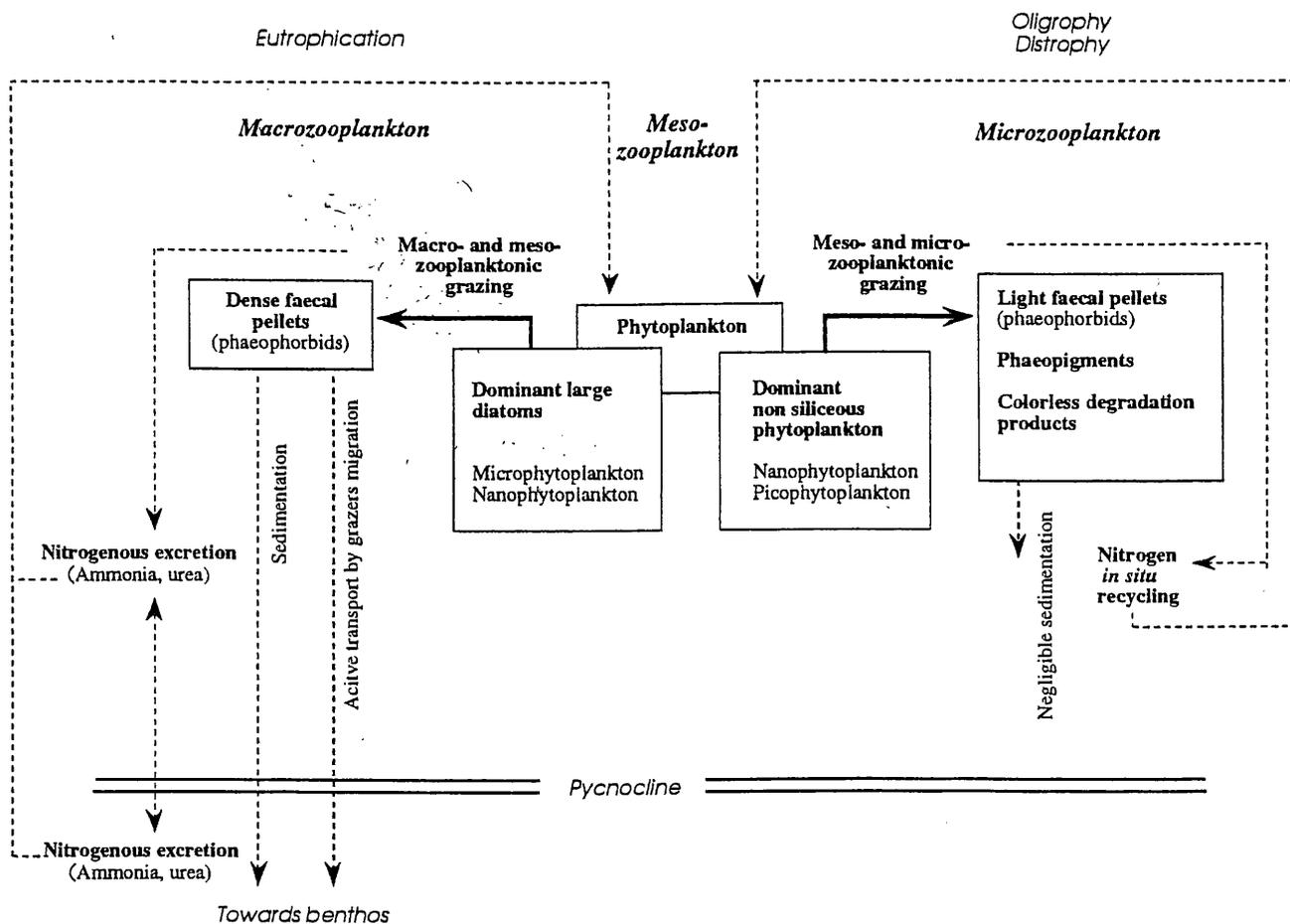


Fig. 1 - Main pathways of food energy distribution across the pelagic ecosystem of the North Sea, according to zooplanktonic grazing.

Such a simplified and summarised view of the ecosystem should also take into account a number of zooplankton-related processes controlling the structure of the food web. The traditional view of "simple" feeding mechanisms in zooplankton is being replaced in most taxonomic groups by a more complex picture of multiple, variable mechanisms affected by a wide array of internal and environmental characteristics.

In general, small particles like picoplankton and flagellates (roughly $< 6 \mu\text{m}$) are captured by suspension feeding, while larger phytoplankton cells (like diatoms and microzooplankters) are actively pursued and captured by means of co-ordinated movements of the second antenna and the maxillipeda. Recently, the importance of small-scale physical processes, such as turbulence, on prey - predator encounter rates and on feeding rates has been demonstrated (Rothschild and Osborn, 1988; Saiz and Alcaraz, 1992).

The process of faecal production is an important source of organic matter for benthos living in shallow euphotic depths where vegetal production is very low. According to the copepods' type of food, diatoms or flagellates, their faecal pellets contain more or less silica, affecting their density and sedimentation speed. Generally, faecal pellets from grazing on diatoms are exported to the benthos, while less dense pellets of meso- and microzooplankton do not sediment and are recycled in surface waters.

Phototrophic or heterotrophic small plankton cells may be readily exported if incorporated into large particles, through endosymbiosis with larger cells, development on material accumulated in hydrodynamic traps, inclusion into marine snow, grazing by large planktonic microphages (e.g. salps) or incorporation in their sometimes fast-sinking faecal pellets (Legendre and Lefevre, 1995).

The metabolism and growth of mesozooplankton depends on its nutrition, the effects of which occur after a time period of several hours. The processes of producing faecal pellets, ammonium and urea excretion and egg production are discontinuous and do not coincide with grazing (Daro and Hecq, 1991; Hecq *et al.*, 1984; Checkley, 1994). The daytime maximum in ammonium excretion and the night-time maximum in egg production indicate time lags of approximately half a day and one day, respectively, between the intake of food and its conversion into dissolved excreta and released eggs. Similar results have been observed for oxygen consumption and production of faecal pellets.

As a consequence, the zooplankton affected by migrating cycles will export output products like faecal pellets, eggs and excretion products at different depths than those at which they graze. Globally, zooplankton will transfer organic matter to another scale.

On the other hand, if the primary producers are strictly constrained by the vertical structure of the water column, zooplankton grazers have a larger spatial and temporal distribution than phytoplankton. Large differences exist between various species and between different developmental stages within the same species. For example, two species of macrozooplankton krill or amphipods living in the Ross Sea and the Austral Ocean generally consume the same phytoplanktonic communities, but at different depths, determining their availability to marine birds (Goffart and Hecq, 1987, 1988; Hecq and Guglielmo, 1992). This factor probably orientates the switch { Fish <-- Zooplankton --> birds } and influences the distribution of organic planktonic material as well as of higher trophic levels.

Although in some circumstances an accumulation of unsuitable food (like diatoms) can stop their egg maturation, it was traditionally accepted that the growth of copepods is only limited by the food quantity (Marshall and Orr, 1972). The dynamic of the zooplankton population depends on the recruitment of young individuals, which is limited by egg production and viability. Although it was traditionally accepted that growth and egg production of copepods is only limited by food quantity (Marshall and Orr, 1972), in particular circumstances the ingestion of unadapted food, like diatoms, by females can stop egg maturation and hatching. Recent work emphasised that egg fecundity is controlled by food quality more than by quantity. For example, a flagellate (*Isochrysis galbana*) diet for the copepod *Centropages typicus* led to the production of good-quality eggs that developed to hatching. On the other hand, a diet of two diatoms (*Chaetoceros curvisetum* and *Phaeodactylum tricorutum*) resulted in poor egg quality, with hatching success as low as 20% of total egg production (Ianora *et al.*, 1995). Evidence for the harmful impact of the diatom *Thalassiosira rotula* on the reproductive biology of the copepod *Calanus helgolandicus* was presented by Poulet *et al.* (1994).

Zooplankton, like copepods, can subsist during long periods of starvation and is able to stock important concentrations of lipids, increasing its residence time in the water column (Chapelle *et al.*, 1980; Hecq and Gaspar, 1980; Hecq *et al.*, 1981). Its relatively long life span allows zooplankton to be exported by residual currents over distances exceeding 200 km, leading to a spatial redistribution of organic material produced in local eutrophic areas like estuary plumes.

3. The spatial heterogeneity of zooplankton in the North Sea

Strong relations have been identified between, on the one hand, plankton dynamics and distribution, and on the other hand, physical constraints like mesoscale discontinuities of water masses (gyres, fronts etc.) and the vertical structure of the water column.

The Southern Bight and Belgian coastal zone: example of a mixed eutrophic area

The complex effects of transport by advection and differential time development of plankton communities have been emphasised along the coastal gyre and Scheldt plume in the Southern Bight of the North Sea where a typical spatial distribution of trophic levels has been identified.

The long-term study of the Belgian coastal ecosystem, already initiated during the first Belgian National Program, emphasised the drastic influence of horizontal residual circulation on the zooplankton distribution (Hecq, 1982; Nihoul and Hecq, 1984). Intensive and systematic biological measurements of chlorophyll a and phaeopigment concentrations as well as of zooplankton biomass and activity were carried out at the different locations in the experimental network covering the Belgian coastal zone.

The observed physico-chemical characteristics of the coastal waters are related to the existence of the gyre present in the Southern Bight. Classical models of the residual circulation in the North Sea predicted a north-bound residual flow in the Southern Bight. A more refined model, taking into account the stress exerted on the residual flow by the non-linear interactions of mesoscale processes (tides, storm surges etc.), however, shows a south-bound coastal current linked to a residual coastal gyre off the Belgian coast (Nihoul and Runday, 1976; Nihoul, 1980). The dynamics of coastal ecosystems here are found to be determined by the gyre: successive stages of the pelagic food chain display a typical spatial distribution along the deflected plume of the Scheldt estuary around the gyre's "outer lagoon" (Nihoul and Hecq, 1984).

The phytoplankton biomass follows the classical annual variation with values of 15 to 20 mg chlorophyll a m⁻³ in April and May, corresponding with the mass advent of *Phaeocystis poucheti*, and of 3 to 4 mg chlorophyll a m⁻³ in September and October. Outside these periods of primary production, the chlorophyll a concentration remains lower than 1 to 2 mg chlorophyll a m⁻³.

Phaeopigments dominate along the Belgian coast and, in general, the highest concentrations are found offshore near Nieuwpoort and Ostend, while the maxima of chlorophyll a are situated near Zeebrugge more than 10 km to the north. Phaeopigments are products of the degradation of chlorophyll and characterize dead plant organic matter. The high concentrations observed off Ostend have their origin in phytoplankton production in the coastal zone. Indeed, (a) the phaeopigments cannot come from the Scheldt which contributes a maximum of 2.5 g C m⁻² y⁻¹ to the Belgian coastal zone, *i.e.* < 1% of the organic matter produced by the phytoplankton (Joiris *et al.*, 1982), (b) the patch of phaeopigments is concentrated near Ostend with no continuity towards the mouth of the Scheldt and (c) in time the maxima of phaeopigments appear to follow the maxima of chlorophyll a (*i.e.* of living phytoplankton).

The highest concentrations of zooplankton are found offshore, some 20 km from the coast, often to the Southwest of the patch of phaeopigments. In the coastal zones of Belgium and the Netherlands, zooplankton communities are characterized by high biomass and small diversity. Herbivores (*Temora longicornis*, *Oikopleura dioica*) are found off the Belgian coast, west (offshore) of the coastal patch of phytoplankton, carnivores (dominated by *Sagitta setosa* and two species of cladoceras (*Evadne nordmanii* and *Podon leuckarti*) to the north, off the Dutch coast and omnivores (*Acartia clausi*, *Euterpina acutifrons*, *Noctiluca miliaris*) at the boundary of the two communities.

In situ measurements of oxygen consumption show that the Belgian coastal zone is the cradle of an important production as respiratory rates of zooplankton here are higher than in the rest of the bight. This intense metabolic activity mirrors the massive production of herbivores, in particular *T. longicornis*, and corresponds to the high number of copepod nauplii found in that region. These juvenile forms are continuously exported by the residual currents to the north where one finds higher values of biomass with lower respiratory rates.

Measurements of digestive enzymatic activity showed that grazing of phytoplankton by zooplankton does not occur significantly along the common boundary of the two patches but is essentially confined to the meridional part of the coastal zone where the coastal residual current merges with the north-bound residual flow of the North Atlantic current.

This suggests a drift of the phytoplankton following the residual circulation. The presence of an intermediate patch of phaeopigments on the path of the residual flow confirms this hypothesis. The phytoplankton concentration (*P. poucheti*) in the coastal patch appears to be too high to be grazed by herbivores. As the patch drifts with the residual current, dead phytoplankton is recycled by

heterotrophic bacteria (Joiris *et al.*, 1982). This explains the observed patch of phaeopigments and also the presence of a nucleus of NO_3^- and NH_4^+ ions at the same place in June, after the phytoplankton bloom (Mommaerts *et al.*, 1979).

Off the coast, however, phytoplankton is less concentrated and actively grazed by herbivores. This is consistent with the increased metabolic activity and the rate of production of nauplii at the edge of the patch of phytoplankton. The nauplii presumably develop while drifting with the residual current, leading to high biomass in the north. Higher trophic levels, although present in the waters coming from the Channel, do not reach their maximum level of abundance before the Dutch coastal zone. This situation, confirmed during several seasons, is summarized in Figure 2: successive trophic levels develop along the deflected plume of the Scheldt estuary transported by the residual circulation in the gyre region (Hecq *et al.*, 1992).

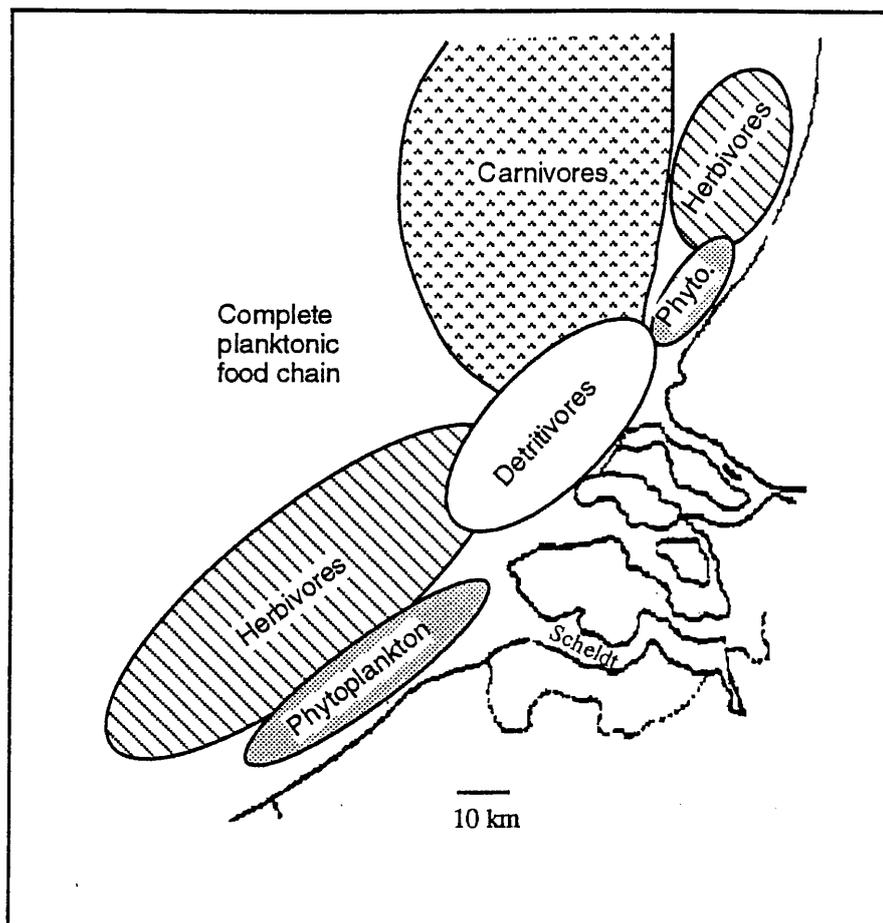


Fig. 2 - Successive trophic levels in the Belgian coastal zone.

The Norwegian Trench: example of a stratified area

Another example of the influence of mesoscale hydrodynamic features on zooplankton has been studied in a stratified area along three transects across the Norwegian Coastal Current in the North-Eastern North Sea (Veeschens *et al.*, 1994; Belkhiria *et al.*, unpublished). The vertical density structure due to the strong salinity gradient appears to be a major factor controlling the distribution of phytoplankton in the water column. Two types of plankton communities have been identified in the north-eastern part of the North Sea. The upper Norwegian Coastal Current (NCC) waters, where nitrate is limited, show a phytoplankton community essentially composed of prymnesiophytes, dinoflagellates and chlorophytes. The biomass is reduced. The consumers are copepods. This situation characterises an old stage of the planktonic community functioning on the standards of regenerated production (Figure 3).

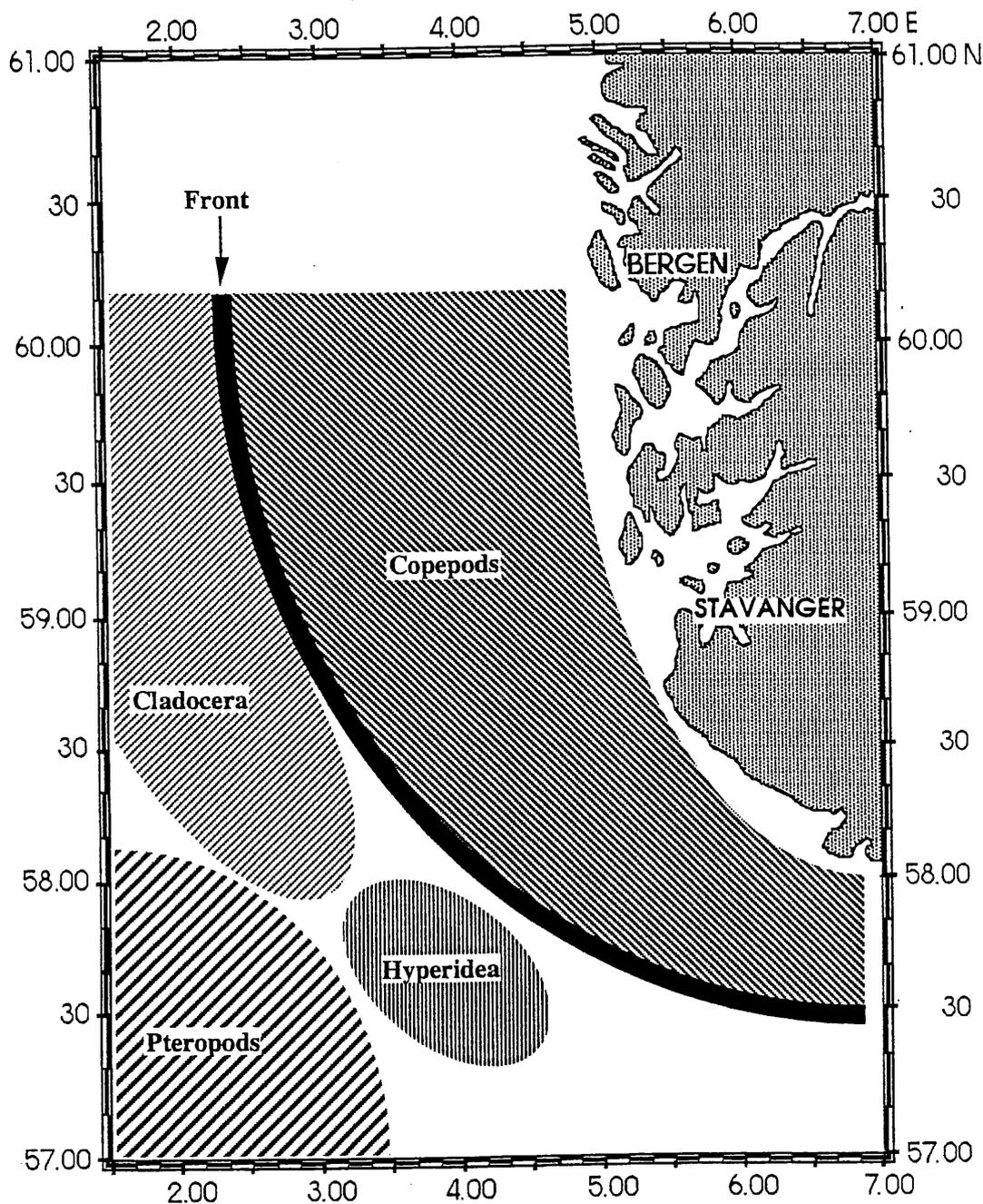


Fig. 3 - Schematic sub-superficial distribution of different zooplankton groups in relation to the position of the Norwegian Coastal Current and the front.

On the other hand, below the pycnocline, essentially due to a strong haline gradient in the southward flowing deep Atlantic Current, a sub-superficial strong maximum of biomass is observed. This maximum is due to diatoms which benefit from the nitrate arising from the lower nutrient-rich waters. Grazing is important and contributes to the formation of faecal pellets detected by the traces of phaeophorbids. This system is characteristic of a new production. This type of community also exists along the coast, but in a mixed form. Such information suggests that the summer sub-superficial maximum could be controlled by other phytoplankton species than those of the spring bloom and that other factors than change in sedimentation speed may control this sub-superficial maximum.

It is interesting to note that if the strong vertical structure due to the haline gradient is generally responsible for an acceleration of the oligotrophy above the pycnocline (Sakshaug *et al.*, 1981; Rey 1981), in our case the same structure maintains the pycnocline in the upper level of the euphotic

layer, and is associated with vertically homogenous and nutrient-rich deep waters. This constraint maintains a high new production for a long time below the pycnocline where light is available (Nihoul and Djenidi, 1991; Hecq, 1994).

Subsurface and vertical records emphasize the major role of physical discontinuities in appearance and maintenance of specific spatial patterns for plankton. Phytoplankton and zooplankton distributions in the Norwegian front in summer are essentially controlled by two prevalent hydrological structures at these period of the year. On the one hand is the presence in surface layers of a haline front between the Atlantic water offshore and the warmer (in summer) and less saline Baltic water along the coast. On the other hand is the vertical homogeneity in the sub-superficial waters of North Atlantic water which brings nutrients from below the seasonal thermocline. Two upward vertical mixing systems are distinguished: a major one directly related to the slope of the Norwegian trench, and a minor one occurring along the coast.

Continuous superficial zooplankton records emphasis a drastic difference in the composition of surface mesozooplankton on both sides of the front separating NCC and Atlantic and Central North Sea waters (Table 1 and Figure 3). Copepods are dominant on the "coastal side" of the front while cladocera outnumber the other groups on the "offshore side" of the front. More to the south, cladocera are replaced by hyperidea and pteropods.

Table 1

Distribution of the main counted zooplanktonic taxa across the Norwegian front. Estimation of cross-frontal heterogeneity is indicated by three arbitrary degrees of abundance: + present; ++ moderately represented; +++ abundant.

Taxa	Offshore zone	Frontal zone	Inshore zone
Ctenophores			
<i>Berse cucumis</i>	+++ (1)		+++ (1)
<i>Pleurobrachia pileus</i>	+ (1)		+ (1)
Chaetognaths			
<i>Sagitta spp.</i>	+		
Cladoceras			
<i>Podon leuckarti</i>	++	+	+
<i>Evadne nordmanni</i>	+++	+	+
Copepods			
<i>Calanus hyperboreus</i>	+	++	+++
<i>Temora longicornis</i>			+
<i>Metridia lucens</i>	+		
<i>Centropages typicus</i>			+
<i>Acartia clausi</i>			+
<i>Oitona helgolandica</i>	+	++	+++
<i>Oitona nana</i>	+	++	+++
<i>Oitona plumifera</i>	+	++	+++
<i>Microsetella norvegica</i>		++ (2)	+(2)
Hyperids			
<i>Hyperia spp.</i>	+++ (2)		
Pteropods			
<i>Spiratella helicina</i>	+++ (2)	+(2)	
<i>Clione limacina</i>	++(2)	+(2)	
Euphasiid larvae			
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	+	+	
Lamellibranch larvae		+	++
Decapod larvae	++	+	
Nauplii			
<i>Balanus balanoides</i>		+(3)	+++ (3)

- (1) deep distributed taxa
(2) taxa distributed on southern transects
(3) typically coastal taxon

4. Modelling Approaches for the North Sea zooplankton

A number of biologists have made some attempts to develop a realistic plankton ecosystem model including variables and processes identified by Belgian groups (Lancelot *et al.*, 1980; Delhée *et al.*, 1980; Pichot, 1980; Touratier, unpublished). There were two different approaches:

The 2D + 1 or 3D holistic models consider few variables based on Steele and Henderson (1992) and Fasham *et al.* (1990) food webs. Those models correctly describe the global or biogeochemical fluxes as well as macroscale variability based on basin structure or general circulation.

1D coupled models, on the other hand, are better able to take into account all the specific processes affecting the control of vertical structures by wind stress, turbulence, sedimentation, migration of species and their development stages. This is important because the vertical variations of organisms are one or two orders of magnitude greater than their horizontal variations, because of strong vertical gradients of light, wind stress, pycnocline and sedimentation.

Such models are better adapted to simulate all biological processes affecting planktonic distribution. Touratier (unpublished) reproduced cyclic vertical migrations of some stages of copepods during the spring bloom in northern North Sea. Such models also emphasise the mode of ammonium excretion in layers deeper than those where grazing takes place. This is a first indication of spatial unlinking between grazing and excretion. This work was done in an area of strong vertical stratification due to haline gradient and where wind stress does not modify the pycnocline depth.

1D models with k-l turbulence have been used to study interactions between sea-ice and the ocean, and the influence of this on planktonic communities (Hecq *et al.*, 1993; Goose and Hecq, 1994). As an improvement on previous models, the present type of model explicitly includes the effect of vertical profiles of turbulence induced by thermic exchanges and wind stress.

5. Potential changes in North Sea zooplankton status

Nutrients and organic pollutants indirectly affect the zooplanktonic components of the ecosystem. Silica deficiency limiting the growth of diatoms, combined with the increase of phosphorous and nitrogen, will favour small phytoflagellates and other "generalist" growers.

As a consequence the microbial food web is subject to different potential and sometimes opposite changes which are not yet clearly understood. For example, along the Belgian coast, spring blooms of *Phaeocystis* colonies, which zooplankton cannot eat, may result in large amounts of organic matter accumulating near the surface or the seabed. Phytoflagellate species can repel herbivores by excretion of toxic substances, hence escaping grazing control. On the contrary, the late spring and summer development of herbivore populations in the coastal area of the Southern Bight may be due to major egg viability of copepods in the microbial loop system. Free *Phaeocystis* cells and other flagellates stimulate productivity and development of the copepod species *Temora longicornis*.

Zooplankton appears to be more sensitive than phytoplankton to pollution by metals. Hydrocarbons affect zooplankton populations directly by lowering their feeding rate, egg production, egg viability and by causing abnormal development of larvae of, for example, sea urchins and marine fish. High concentrations cause deformation of fish embryos, leading to their death.

Diatoms are very sensitive to organic contaminants, which can cause a shift from diatoms to flagellates and indirectly influence the growth of zooplankton. Petroleum hydrocarbons reduce or prevent diatom growth, but bacteria and protozoa flourish. For instance, low concentrations of fuel oil shift the algal composition from centrate diatom dominance to microflagellates and thus may support a large increase in tintinnids abundance.

Acidification and atmospheric nitrate input slow down silica mineralisation, increase copper toxicity and enhance flagellate growth. UV-B can reduce primary production and alter the genome and

population dynamics of marine copepods by affecting their reproduction in the upper water layers; shallow stratified waters and tidal flats are most at risk. In contaminated coastal waters, the energy flow may shift from the pelagic to the benthos. This includes an increased risk of anoxic conditions and less efficient secondary production (Schmidt-van Dorp, 1994).

6. Conclusion and perspectives

The diversity of zooplankton in the North Sea reflects the influence of the origin of water masses. The zooplankton biomass and diversity is higher in offshore and northern stratified areas, where better control of algal biomass and diversity is exerted by equilibrated availability of nutrients.

Strong relations have been found between the plankton dynamics and distribution and physical constraints like mesoscale discontinuities of water masses (gyres, fronts etc.) and the vertical structure of the water column. The complex effects of transport by advection and differential time development of plankton communities have been emphasised along the coastal gyre and Scheldt plume in the Southern Bight of the North Sea, where a typical spatial distribution of trophic levels has been identified. The relation between zooplankton distribution and frontal mechanisms has been identified along the Norwegian trench in the northern North Sea.

As a rule, the combined effect of both physical processes like advection, vertical stratification and turbulence and zooplankton trophodynamic processes like grazing on diatoms or flagellates, lipid reserves, production of faecal pellets, nitrogen (ammoniac or urea) excretion, moulting, egg production and migration is responsible for the various pathways of exportation of organic matter by zooplankton. All external factors affecting those processes are able to modify the pathways. This switch function of zooplankton is a fundamental process for the redistribution of organic material and depends not only on grazing impact but also on output processes.

The various constraints interact in non linear ways and sometimes can have opposite or explosive effects.

Both pollution and eutrophication of the North Sea shift the composition of plankton species from diatoms towards flagellate dominance. Contamination affects the normal behaviour and physiological processes of zooplankton and is responsible for a change in the food supply of zooplankton. Those changes are able to reorientate fluxes of organic material.

The future challenge in North Sea zooplankton studies will be the principal output fluxes of zooplankton and their control by environmental constraints. Particular attention will be given to the vertical migration of meso- and macrozooplanktonic organisms and its "switch role" in the transfer of organic matter in various directions, especially in stratified areas of the North Sea. In the Southern Bight of the North Sea eutrophication is responsible for the high primary production and the significant recycling of organic matter in the Belgian coastal area. However, the abundance of higher trophic levels (herbivorous zooplankton) outwards the coast suggests a large export of organic matter through the pelagic food web along the local residual circulation. To model this export, the coupling of phyto-zooplankton and residual circulation processes have to be reconsidered.

Acknowledgements

This work is part of the Belgian Impulse Programme in Marine Sciences, funded by the Federal Office for Scientific, Technical and Cultural Affairs. Jean-Henri Hecq is a Senior Research Assistant at the National Foundation for Scientific Research. Much of this research has been carried out on board the R.V. *Belgica*. We thank the captains and their crews as well as the *Management Unit of the North Sea Mathematical Models* for their help and logistic support.

References

- BELKHIRIA S., VEESCHKENS C., GOFFART A. and HECQ J.-H., in press. *Planktonic Community Structure in Relation with Physical Discontinuities in a Stratified Region of the North Sea*. In: Proceedings from the Scientific Symposium on the Quality Status Report of the North Sea, Ebeltoft: 293-295.
- CHAPELLE S., GILLES R. and HECQ J.-H., 1980. *Phospholipids, fatty acids, free aminoacids and proteic amino-acids in zooplankton from the straight of Dover (North Sea)*. Europ. Soc. compar. Physiol. Biochem.: 177-178.
- CHECKLEY D.M. Jr, DAGG M.J. and UYE S., 1992. *Feeding, excretion and egg production by individuals and populations of the marine, planktonic copepods, Acartia spp. and Centropages furcatus*. J. Plankton Res., 14 (1): 71-96.
- DARO M.H. and HECQ J.-H., 1983. *Variations nyctémérales du broutage, de l'activité amylasique et du taux respiratoire du zooplancton en baie de Calvi (Corse)*. Rapp. et P.V. Comm. internat. Explor. scientif. mer Méditerranée (CIESM), 28 (9): 227-228.
- DELHEZ E.J.M., LACROIX G., MARTIN G., NIHOUL J.C.J. and VARELA R.A., 1993. *Development of Interdisciplinary Models of Ecosystems under Severe Hydrodynamic Constraints*. In: Progress in Belgian Oceanographic Research, Royal Academy of Belgium (Ed.), Brussels: 37-54.
- FASHAM M.J.R., DUCKLOW H.W. and McKELVIE S.M., 1990. *A nitrogen-based model of plankton dynamics in the ocean mixed layer*. J. Mar. Res., 48: 591-639.
- GOFFART A. and HECQ J.-H., 1988. *Distribution of planktonic parameters in the Indian sector of the Southern Ocean during INDIGO III cruise*. In: Proceedings of the Belgian National Colloquium on Antarctic Research, Brussels, 20 October 1987: 147-166.
- GOFFART A. and HECQ J.-H., 1989. *Zooplankton Biochemistry and Ecodynamics*. In: Belgian Scientific Research Programme on Antarctica, S. Caschetto (Ed.), Volume 1: Plankton Ecology: 1-60.
- GOOSSE H. and HECQ J.-H., 1994. *Modelling the ice-ocean-plankton interactions in the Southern Ocean*. J. Mar. Syst., 5: 471-484.
- GREGOIRE M., BECKERS J.-M., NIHOUL J.C.J. and STANNEV E., submitted. *Coupled hydrodynamic ecosystem model of the Black Sea at basin scale: model description and first results*.
- HECQ J.-H., 1982. *Distribution et dynamique du zooplancton en relation avec le cycle du carbone en baie sud de la mer du Nord*. PhD Thesis, University of Liege, Faculty of Sciences, 182 pp.
- HECQ J.-H., in preparation. *Modélisation des processus écohydrodynamique de la colonne d'eau océanique*. Thèse d'Aggrégation.
- HECQ J.-H., BRASSEUR P., GOFFART A., LACROIX G. and GUGLIELMO L., 1993. *Modelling approach of the planktonic vertical structure in deep Austral Ocean. The example of the Ross Sea Ecosystem*. In: Progress in Belgian Oceanographic Research, Royal Academy of Belgium (Ed.), Brussels: 235-250.
- HECQ J.-H., MINGELBIER M., GOFFART A., BRYLINSKY J.-M. et DJENIDI S., 1992. *Caractéristiques écohydrodynamiques de la baie sud de la mer du Nord en régime d'été*. Bull. soc. roy. sc. Liège, 61 (1-2): 69-80.
- HECQ J.-H. and GASPAR A., 1980. *Composition biochimique du zooplancton en mer du Nord. Approche écologique*. Annales Soc. Roy. zool. de Belgique, 110: 105-113.

HECQ J.-H., GASPARD A. and DAUBY P., 1981. *Caractéristiques écologiques et biochimiques de l'écosystème planctonique en baie de Calvi*. In: Premières Journées d'Océanographie Méditerranéennes, Bull. soc. roy. sci. Liège, 50: 440-445.

HECQ J.-H. and GUGLIELMO L., 1992. *Structure and Functioning of the Ross Sea Pelagic Ecosystem: an Interdisciplinary Approach*. In: Acts of the International Seminar on the Oceanography in Antarctica, V. Gallardo, O. Feretti and H. Moyano (Eds), Concepcion, Chile: 227-233.

HECQ J.-H., SAINVITU E. and DAUBY P., 1984. *Influence des conditions expérimentales et environnementales sur la consommation d'oxygène et l'activité nutritionnelle de Leptomysis lingvura (Sars) (Crustacé, Mysidacé)*. Annls. Soc. Roy. Zool. Belg., 114: 200-201.

IANORA A., POULET S.A. and MIRALTO A., 1995. *A comparative study of the inhibitory effect of diatoms on the reproductive biology of the copepod Temora stylifera*. Marine Biology, 121: 533-539

JOIRIS C., BILLEN G., LANCELOT C., DARO, M.H., MOMMAERTS J.-P., BERTELS A., BOSSICART M., NIJS J. and HECQ J.-H., 1982. *A budget of carbon cycling in the Belgian coastal zone: relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production*. Neth. Journ. of Sea Research., 16: 260-275.

LANCELOT C., MATHOT S. and OWENS N.J.P., 1986. *Modelling protein synthesis, a step to an accurate estimate of net primary production: Phaeocystis pouchetii colonies in Belgian coastal waters*. Marine Ecology - Progress Series, 32: 193-202.

LEGENDRE L. and LE FEVRE J., 1995. *Microbial food webs and the export of biogenic carbon in oceans*. Aquat. microb. Ecol, 9: 69-77.

MARSHALL S.M. and ORR A.P., 1972. *The Biology of a marine Copepod*. Springer Verlag, 195 pp.

MOMMAERTS J.-P., BAEYENS W. and DECADT G., 1979. *Synthesis of research on nutrients in the Southern Bight of the North Sea*. ICES Report, CM 1979 E:60, 24 pp.

NIHOUL J.C.J. and DJENIDI S., 1991. *Hierarchy and scales in marine ecohydrodynamics*. Earth Sci. Rev., 31: 255-277.

NIHOUL J.C.J. and RONDAY F., 1976. *Hydrodynamic models of the North Sea*. Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège, 10: 61-96.

NIHOUL J.C.J., 1980. *Residual circulation, long waves and mesoscale eddies in the North Sea*. Oceanologica Acta, 3: 309-316.

NIHOUL J.C.J. and HECQ J.-H., 1984. *Influence of the residual circulation on the physico-chemical characteristics of water masses and the dynamics of ecosystems in the Belgian coastal zone*. Cont. Shelf Res., 3 (2): 167-174.

PICHOT G., 1980. *Simulation du cycle de l'azote à travers l'écosystème pélagique de la baie sud de la mer du Nord*. PhD Thesis. University of Liege, Faculty of Sciences, 168 pp.

POULET S.A., IANORA A., MIRALTO A. and MEIJER L., 1994. *Do diatoms arrest embryonic development in copepods?* Mar. Ecol. Prog. Ser., 111: 79-86.

REY F., 1981. *The development of the spring phytoplankton outburst at selected sites off the Norwegian coast*. In: The Norwegian Coastal Current, Vol. 2, University of Bergen: 649-680.

ROTHSCHILD B.J. and OSBORN T.R., 1988. *Small-scale turbulence and plankton contact rates*. J. Plankton Res., 10: 465-474.

SAIZ E. and ALCARAZ M., 1992. *Free-swimming behaviour of Acartia clausi (Copepoda: calanoida) under turbulent water movement*. Mar. Ecol. P. S., 80: 229-236.

SAKSHAUG E., MYKLESTAD S., ANDERSEN N.K., HEGSETH E. and JORGENSEN L., 1981. *Phytoplankton off the More coast in 1975-1979: distribution, species composition, chemical composition and conditions for growth*. In: The Norwegian Coastal Current, Vol. 2, University of Bergen: 681-711.

SCHMIDT-VAN DORP A.D., 1994. *Plankton Dynamics of the North Sea Environment*. WWF International Executive Summary, World Wide Fund Publisher, 8 pp.

STEELE J.H. and HENDERSON E.W., 1992. *The role of predation in plankton models*. J. Plankton Res., 14 (1): 157-172.

TOURATIER F., in preparation. *Modélisation écologique en région septentrionale de la mer du Nord: application aux résultats de la campagne FLEX 1976 (Fladden Ground Experiment)(Northern North Sea)*. PHD Thesis.

VEESCHKENS C., BELKHIRIA S., GOFFART A. and HECQ J.-H., 1994. *Distribution of plankton parameters in the North Eastern North Sea in relation to vertical physical structures*. Bull. Soc. r. Sc. Liège, 63: 65-88.

* * *

Programme d'Impulsion en Sciences Marines
Services du Premier Ministre
Programmation de la Politique Scientifique
1992-1996
contrat n° MS/12/090

Annexe 3

***Biodiversité du mésozooplancton en Baie Sud de
la mer du Nord.***

J.H. Hecq, M. Bossicart, C. Frangoulis et A. Goffart.

Université de Liège, Unité d'Ecohydrodynamique

Programme d'Impulsion en Sciences Marines
Services du Premier Ministre
Programmation de la Politique Scientifique
1992-1996
contrat n° MS/12/090

Annexe 3

*Biodiversité du mésozooplancton en Baie Sud de
la mer du Nord.*

J.H. Hecq, M. Bossicart, C. Frangoulis et A. Goffart.

Université de Liège, Unité d'Ecohydrodynamique

Biodiversité du mésozooplancton en Baie Sud de la Mer du Nord-

Jean- Henri Hecq, Michèle Bossicart, Constantin Frangoulis et Anne Goffart

Divers travaux réalisés de 1970 à 1996 en baie sud de la mer du Nord ont mis en évidence la forte production primaire dans le secteur de la cote belge et l'importance du recyclage local de cette matière organique d'origine végétale (Joiris et al.1981). Cependant, l'abondance des niveaux trophiques supérieurs (zooplancton herbivores, poissons,...) et la circulation résiduelle locale suggèrent une exportation de la matière organique via le zooplancton (Nihoul , 1980, Nihoul et Hecq, 1984, Nihoul et al 1989). La compréhension de cette exportation liée à la circulation résiduelle dépendra entre autre d'une détermination correcte de la biodiversité et de la distribution zooplanctoniques caractéristiques qui contrôlent cet écosystème, leur répartition spatiale baie sud de la mer du Nord et leurs variations annuelles et leur périodes de reproduction .

Dans cette optique, une analyse de la distribution spatiale et temporelle des organismes mésozooplanctoniques basée sur des échantillons prélevés en Baie sud de la mer du Nord de 1971 à 1996 a été réalisée.

1. Analyse du site: caractérisation des différentes zones

Pour rappel, la Baie Sud de la Mer du Nord est limitée au sud par le Pas de Calais. Sa limite Nord, moins précise se situe aux environs du Dogger Bank (53° Nord). Aux échelles caractéristiques de la distribution des communautés zooplanctoniques (mésos-échelle et l'échelle synoptique), deux types de circulation sont importantes.

D'une part, la circulation transitoire est due essentiellement aux marées et aux tempêtes. Les courants de marée ont une direction variable, comme représentée par les ellipses de marée de la fig.1. Leur forme est largement liée aux gradients de profondeur et à la proximité de la côte. Malgré des vitesses de l'ordre du m sec⁻¹, le transport d'eau lors d'un cycle de marée se fait à des distances relativement faibles (une dizaine de kilomètres). En baie sud, l'effet essentiel des courants de marée est l'homogénéisation de la colonne d'eau à cause de la turbulence engendrée par dissipation de l'énergie sur le fond. Cet effet est fonction du cycle des marées et il est négligeable en eaux profondes. Ainsi, en été, au sud du Dogger Bank, un front tidal sépare les eaux de la Baie Sud peu profondes, (40m) et bien mélangées verticalement, des eaux stratifiées plus profondes du bassin central de la Mer du Nord (front du Flamborough Head, Djenidi, 1990). La signature biologique de tels fronts est très nette à travers la distribution spatiale du phytoplancton (Pingree et al, 1979).

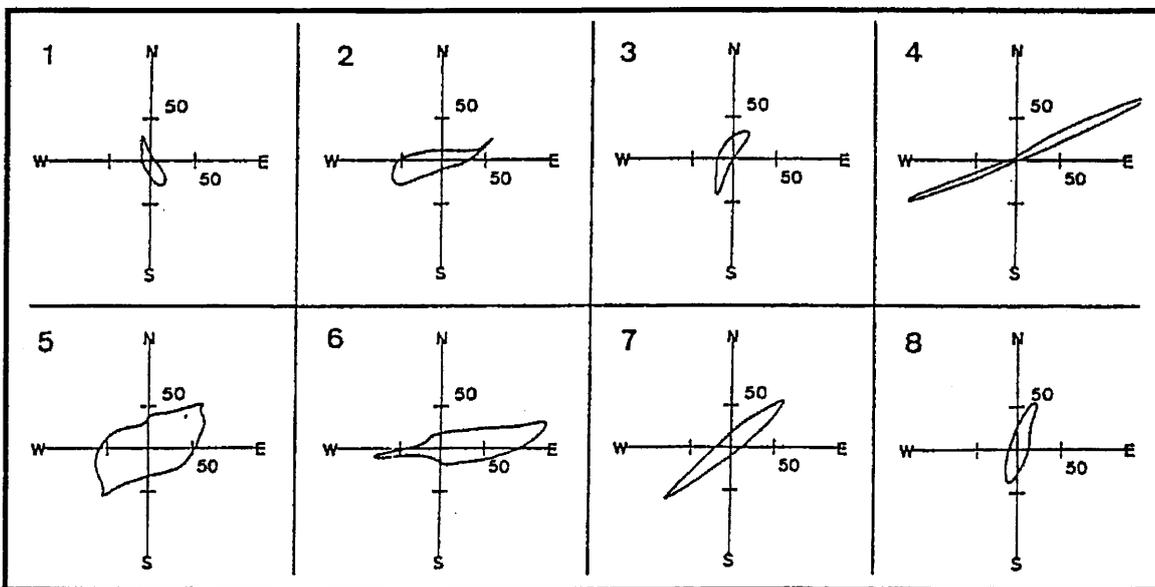
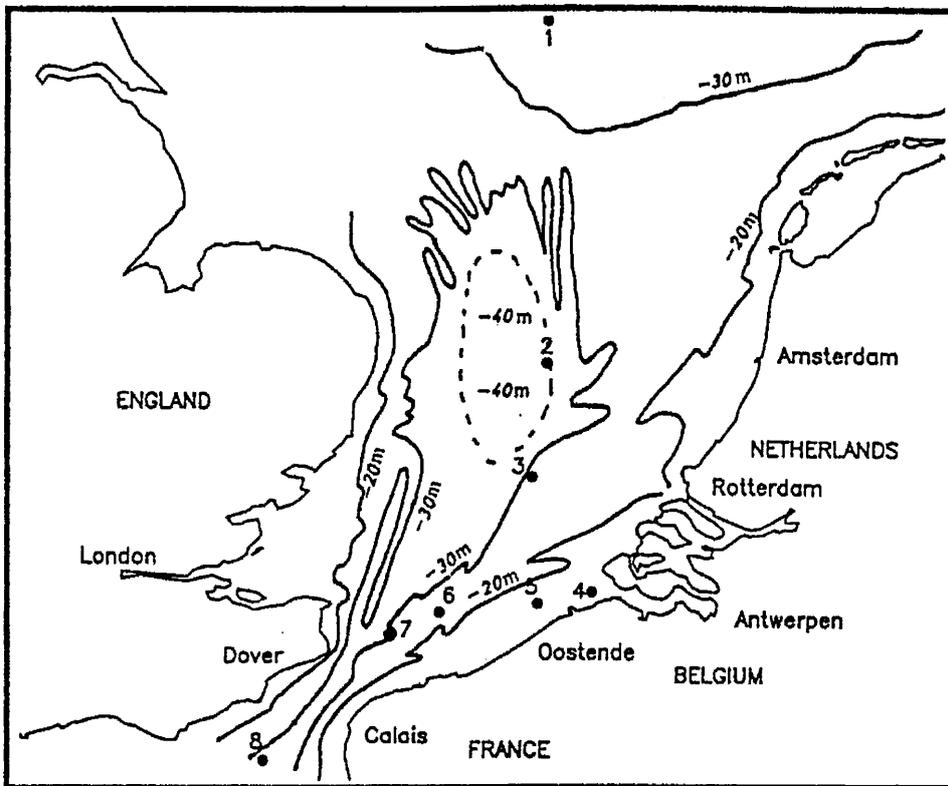


Figure 1.- Bathymétrie et ellipses de marées en différents points de la Baie Sud de la mer du Nord. Les vitesses des courants de marée sont exprimées en $\text{cm}\cdot\text{sec}^{-1}$. (d'après Nihoul et Ronday 1976).

D'autre part, la circulation résiduelle qui résulte d'une branche du Courant Nord Atlantique s' oriente vers le nord-est, parallèlement aux côtes. Sa vitesse est de l'ordre de 10^{-1} à 10^{-2} $\text{m}\cdot\text{sec}^{-1}$ et atteint des valeurs maximales le long de la côte belge. Son temps caractéristique est de quelques semaines à quelques mois. Elle conditionne le déplacement à long terme des masses d'eau et de leurs constituants et détermine la structure des masses d'eaux à l'échelle synoptique (Djenidi, 1987).

A cause des interactions entre les phénomènes transitoires, des structures résiduelles secondaires telles que des fronts, des contre-courants et des gyres apparaissent en Baie Sud (Nihoul et Ronday 1976, Nihoul et al. 1989) et exhibent une nette variabilité saisonnière (Djenidi, 1987).

Ces informations ont permis de délimiter, en Baie Sud, trois zones correspondant à des masses d'eau caractéristiques.

- Une zone située en mer ouverte (Zone 2), comprend des eaux en continuité avec la Manche et subit peu d'influence côtière. La salinité y est toujours élevée (33.5 à 34.5).

- Une zone parallèle à la côte (zone IN), située au nord du delta, est surtout influencée par les eaux de la Meuse et du Rhin. La salinité y varie de 30 à 34.

- La zone IS est le domaine de la côte belge. Elle est surtout influencée par l'eau de l'Escaut et dépend de son débit. Cette influence est renforcée par l'existence d'un gyre résiduel, qui allonge probablement le temps de résidence (inférieur au mois) des masses d'eau dans cette zone. La zone de contact des eaux estuariennes avec les eaux marines est caractérisée par de forts gradients physico-chimiques.

La mise en place de telles structures a des conséquences écologiques importantes telles que l'étalement des niveaux trophiques planctoniques ainsi que l'hétérogénéité spatiale de la composition du plancton et de la matière organique (Hecq, 1982; Nihoul et Hecq, 1984, Nihoul et al., 1989).

2. Identification des espèces.

En Baie Sud de la Mer du Nord, le nombre d'espèces dominantes est peu élevé. Six espèces de copépodes composent généralement 80 à 90% des effectifs; une espèce d'appendiculaire, une de chaetognathes, une de cténaïres et trois de cladocères forment l'essentiel du reste de l'holoplancton. Le méroplancton est constitué des larves de deux espèces d'annélides et d'un nombre très limité de larves de mollusques, de cirripèdes et d'échinodermes. Généralement, l'une ou l'autre de ces espèces domine à un moment donné et forme pratiquement la totalité du méroplancton. Les cnidaires et les oeufs et larves de poissons sont beaucoup plus limités dans le temps et ne jouent qu'un rôle mineur. D'autres espèces encore se rencontrent de manière si sporadique que le nombre total d'individus dépasse rarement 1% du zooplancton (mysidacés, amphipodes, cumacés, etc...).

2.1. Distribution des herbivores

2.1.1. Les copépodes.

Six espèces de copépodes représentent numériquement 80 à 90% de la communauté zooplanctonique. *Centropages hamatus* et *Temora longicornis* *Paracalanus parvus* sont des herbivores typiques alors que *Acartia clausi*, *Pseudocalanus elongatus* et *Euterpina acutifrons* sont omnivores

Leur variation temporelle bimodale, est caractéristique des eaux tempérées (Hecq 1982) et s'observe avec quelques nuances dans les diverses régions de la baie sud de la mer du Nord.

- **A l'entrée de la baie sud de la mer du Nord**, dans le Pas-de-Calais, le pic de copépodes le plus élevé se situe en avril, ne dépasse pas 1600 adultes par m³ et ne dure qu'une quinzaine de jours (fig 2) (Hecq 1976). Ce pic concerne trois espèces: *Centropages hamatus*, *Temora longicornis* et *Paracalanus parvus*; il est suivi d'une faible poussée de *Acartia clausi* en mai et d'un nouveau pic de *Centropages hamatus* et *Temora longicornis* en juin. En automne, un second pic plus étalé se manifeste avec un nombre d'individus pratiquement aussi élevé (600 à 1000 individus par m³) qu'au printemps. Deux communautés zooplanctoniques s'y succèdent, constituées en août et septembre de *Centropages hamatus* , *Temora longicornis* et *Acartia clausi* et en novembre et décembre de *Paracalanus parvus* et *Acartia clausi*.

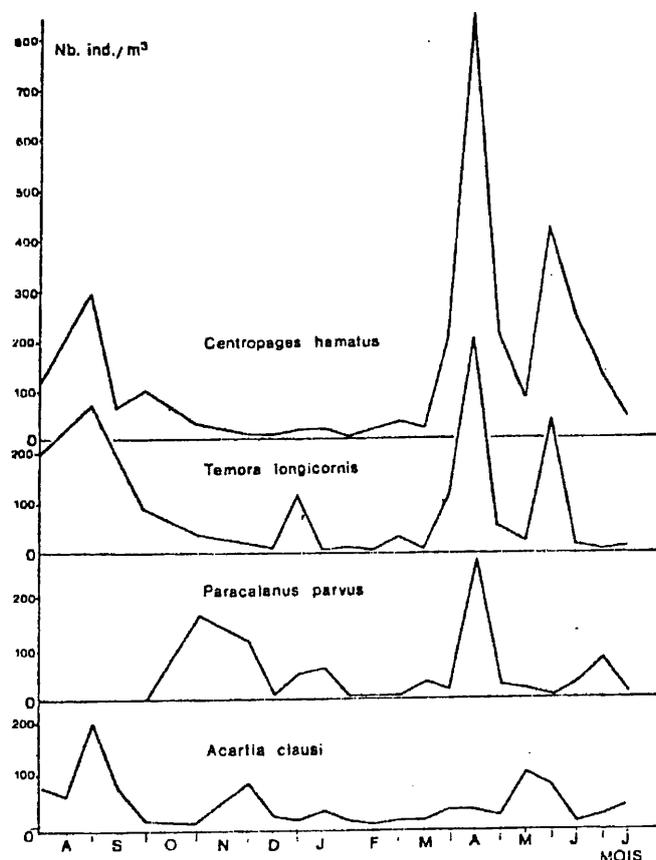


Figure 2. Cycle annuel des principales espèces de copépodes dans le Pas de Calais (1970-1971)

Oithona similis, caractéristique des eaux de la Manche, en automne (Lafont et al., 1955), est absent. Par contre, la présence en hiver de corycaeides et de monstrillides témoigne de remontées d'eaux profondes d'origine océanique .

- **Dans la baie sud proprement dite**, au large de la côte belge, *Temora longicornis* et, dans une moindre mesure, *Acartia clausi* et *Paracalanus parvus* conditionnent le pic de printemps (fig. 3). Le pic est plus tardif que dans le Pas-de-Calais et survient en avril-mai. *Temora longicornis* atteint 10.000 individus par m³ (adultes et copépodites) au début du mois de mai. c'est-à-dire 25 fois plus que dans le Pas-de-Calais. Les Centropages sont en nombre réduit L'activité reproductrice des copépodes est importante à cette époque et le nombre de nauplii peut être de 60.000 par m³

En automne, une seule espèce domine: *Euterpina acutifrons*, espèce absente dans le Pas-de-Calais.

- **Dans la région côtière des Pays-Bas (Zone I N)**, le pic de printemps se marque plus tard pour les adultes qu'en zone I S et est beaucoup moins accusé. Les adultes de *Temora longicornis*, *Acartia clausi* et *Paracalanus parvus* ne dépassent pas 500 à 800 individus par m³ (fig. 4). Par contre, le nombre des nauplii est très élevé (10⁵ ind./m³) ainsi que celui des copépodites de *Temora longicornis* (7000 ind./m³) et de *Acartia clausi* (8.000 ind./m³). Les communautés zooplanctoniques de cette station se signalent donc en avril et en mai par leur caractère très juvénile. En juin et juillet, un second pic se marque, caractérisé par *Pseudocalanus elongatus* qui atteint 4.000 ind./m³; à cette époque, le nombre de nauplii de copépodes dépasse 40.000 ind./m³. Le pic d'automne est caractérisé à nouveau par la seule espèce *Euterpina acutifrons*..

- **Au large, dans la zone II (Station West Hinder)**, le nombre de copépodes adultes dépasse rarement 2.000 individus par m³ est-à-dire guère plus que dans le Pas-de-Calais. Aux espèces dominantes *Temora longicornis* et *Acartia clausi* s'ajoute toutefois une grande proportion de *Pseudocalanus elongatus*. Le nombre très élevé de nauplii et de copépodites indique une forte activité reproductrice. Plus au nord, une espèce supplémentaire de copépode beaucoup plus grande, *Calanus finmarchicus* apparaît fréquemment.

Des observations réalisées de mars à juillet 1977 et 1978 à bord du West Hinder ont suggéré que les trois espèces principales présentaient trois générations successives contrairement au Pas-de-Calais et à la zone côtière belgo-hollandaise (Tableau 1). Il est remarquable de plus que, de mars à juillet, le nombre d'individus varie de la même façon pour chacune des espèces, tant pour les adultes que pour les nauplii : les proportions des différentes espèces restent assez constantes, c'est la biomasse totale qui varie.

Cette situation, que l'on retrouve, mais de manière moins nette en d'autres stations, révèle l'existence dans chaque secteur d'un état que l'on pourrait qualifier de stationnaire au point de vue faunistique. Cet état stationnaire n'est qu'une image locale car les masses d'eau se déplacent d'environ 5 km par jour (le temps de résidence est de 36 jours et la distance à parcourir de 200 km) à cause du courant résiduel atlantique de direction nord-est. A cette station, le pic démarre au début d'avril, comme dans le Pas-de-Calais.

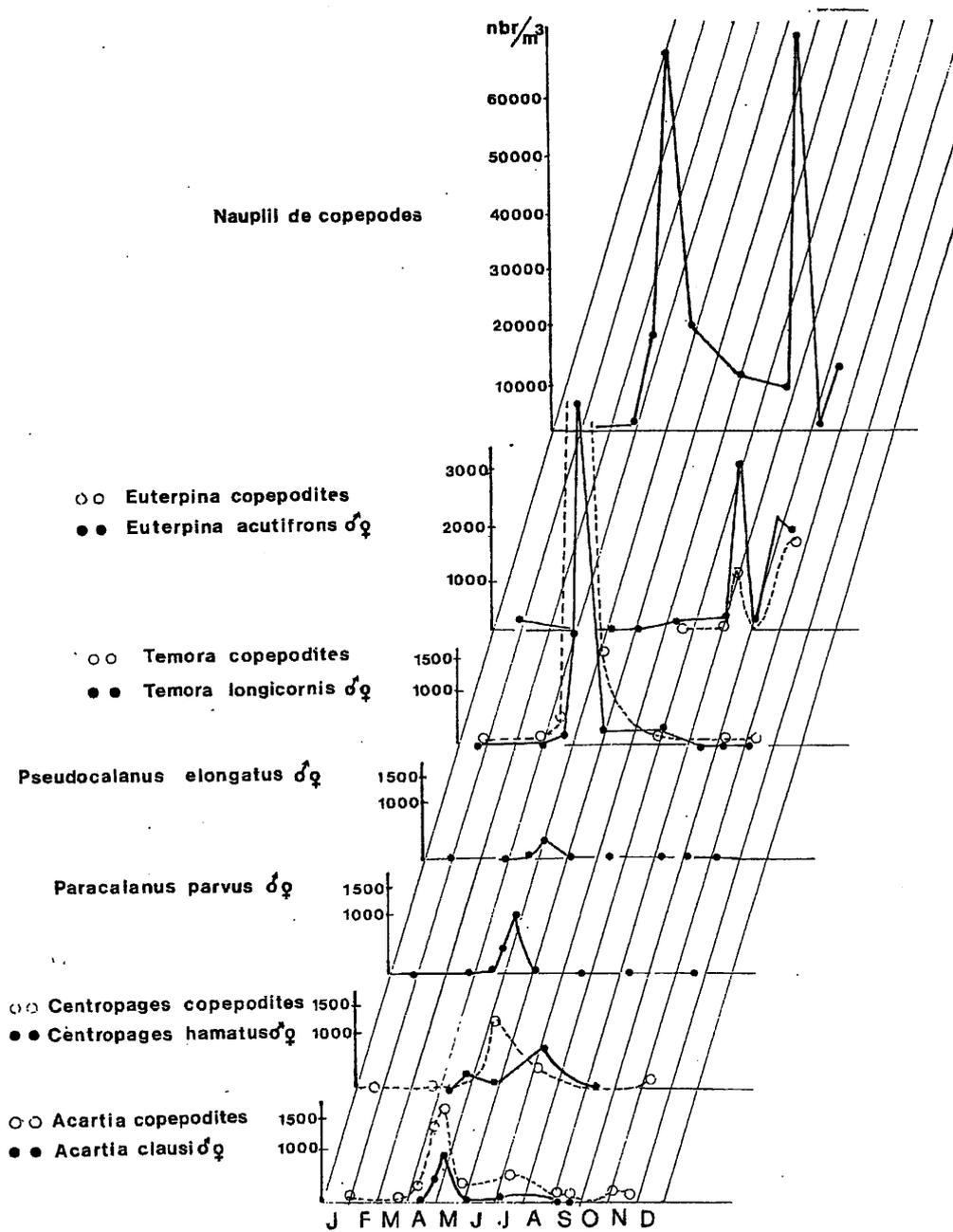


Figure 3 Evolution saisonnière des différentes espèces de copépodes en zone IS en 1974.

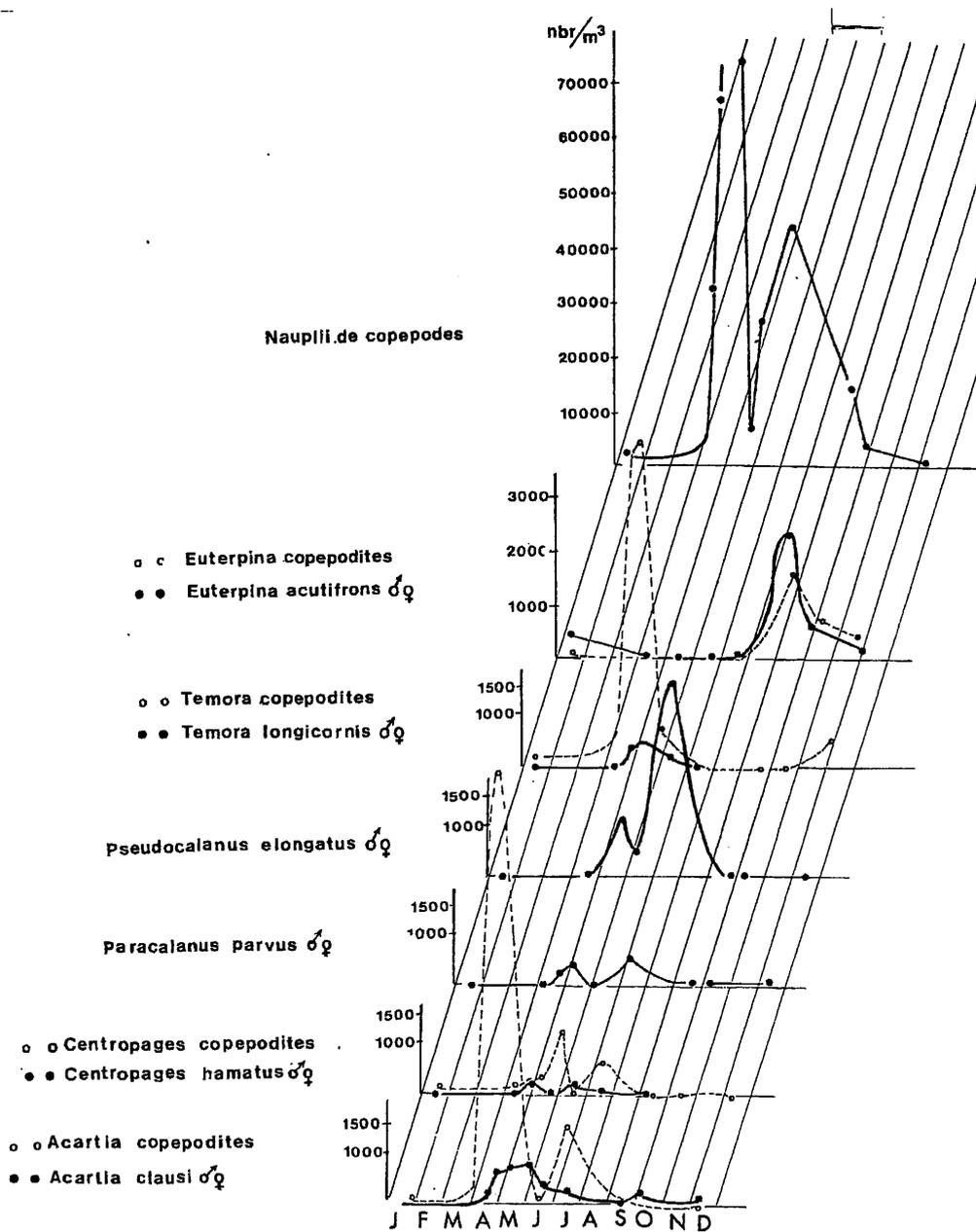


Figure 4 Evolution saisonnière des différentes espèces de copépodes en zone IS en 1974.

Tableau 1. Variation de l'abondance (n. ind m-3) des espèces dominantes de copépodes et de leurs stades de développement en Baie Sud de la Mer du Nord (Station West Hinder- printemps 1977) (n= nauplii; c= copépodites; a= adultes). (Bossicart, 1978)

date	Acartia clausi			Centropages hamatus			Paracalanus parvus		Pseudocalanus elongatus			Temora longicornis		
	n.	c.	a.	n.	c.	a.	c.	a.	n.	c.	a.	n.	c.	a.
31-3	5680	400	100	0	0	60	100	100	5040	440	160	15520	1120	160
7-4	5080	480	100	0	0	40	80	0	1600	1260	60	9420	1920	1780
12-4	4010	240	80	0	0	40	20	0	1960	560	60	13100	880	45
19-4	1160	160	80	20	0	40	80	20	2180	620	0	9300	180	0
25-4	780	160	20	80	0	0	140	20	1480	580	20	6920	760	200
1-5	3740	860	320	60	20	140	40	60	2120	1380	360	5040	1260	880
7-5	1400	400	80	0	0	40	40	20	1220	340	60	3240	980	120
12-5	1700	240	100	0	40	0	60	0	780	160	100	4060	100	40
16-5	1580	120	80	440	20	20	40	0	1280	280	40	3640	480	20
21-5	1000	140	80	240	40	40	40	0	1200	340	80	3720	380	180
26-5	1040	440	180	240	140	160	0	60	2140	1200	180	3440	2300	600
1-6	420	740	160	140	20	40	20	20	1680	2420	600	1860	4840	940
7-6	360	480	180	200	80	180	180	20	1760	3140	1520	1400	1580	1260
9-6	100	0	20	20	0	0	0	40	320	140	40	320	120	20
11-6	360	60	40	60	0	20	20	0	1000	60	0	640	120	0
13-6	140	40	0	60	0	0	0	0	720	20	0	600	40	0
20-6	120	280	0	80	100	120	200	0	5340	740	20	400	360	0
22-6	740	460	100	640	80	240	60	0	9120	620	360	1500	460	0
24-6	760	240	0	360	240	280	400	80	10140	4980	930	1940	1060	460
26-6	220	280	160	180	300	880	940	80	7100	8600	1880	1800	1260	1180
28-6	340	440	120	100	360	240	500	0	9280	2600	780	860	640	240
30-6	420	380	100	80	80	340	1240	20	5740	4740	800	900	680	360
2-7	320	260	460	740	120	40	100	0	6140	1360	300	760	540	300
7-7	60	80	100	80	20	40	40	0	580	460	260	200	120	60

b) La répartition spatiale des différentes espèces de copépodes a été étudiée à diverses époques de l'année.

En hiver (fig. 5), malgré des valeurs moyennes très basses, une bande intermédiaire s'observe entre la zone I et la zone II avec un nombre total d'individus élevé (1.500 à 3.000 ind./m³). Dans cette bande, *Temora longicornis* (max. 1.260 ind./m³) domine au sud et *Acartia clausi* (1.500 ind./m³) au nord.

Les autres espèces semblent réparties de manière plus homogène par rapport à cette bande médiane, *Centropages hamatus* domine cependant au sud du réseau, tandis qu'au nord cette espèce est accompagnée de *Paracalanus parvus* et *Pseudocalanus elongatus*, ainsi que par *Euterpina acutifrons*, *Cyclopina littoralis* et *Caligus sp.* en petit nombre. *Corycaeus anglicus* est présent dans le nord le long des côtes et *Calanus finmarchicus* au nord-ouest. Cette dernière espèce est caractéristique du nord et indique probablement une influence des eaux écossaises. Partout dans le réseau, le rapport nauplii / adultes de chaque espèce est très faible et indique une activité reproductrice minimum.

Au printemps, au début du mois d'avril (fig. 6, a,b,c,d), les densités de copépodes sont minima près du delta et augmentent vers le large et vers le sud. Cette image correspond à une poussée importante de *Temora longicornis*, avec, en face d'Ostende,

plus de 4.000 individus par m³ à cette époque, le nombre de nauplii atteint des valeurs considérables marquant un maximum d'activité reproductrice (jusqu'à 50.000 individus au centre de la tache).

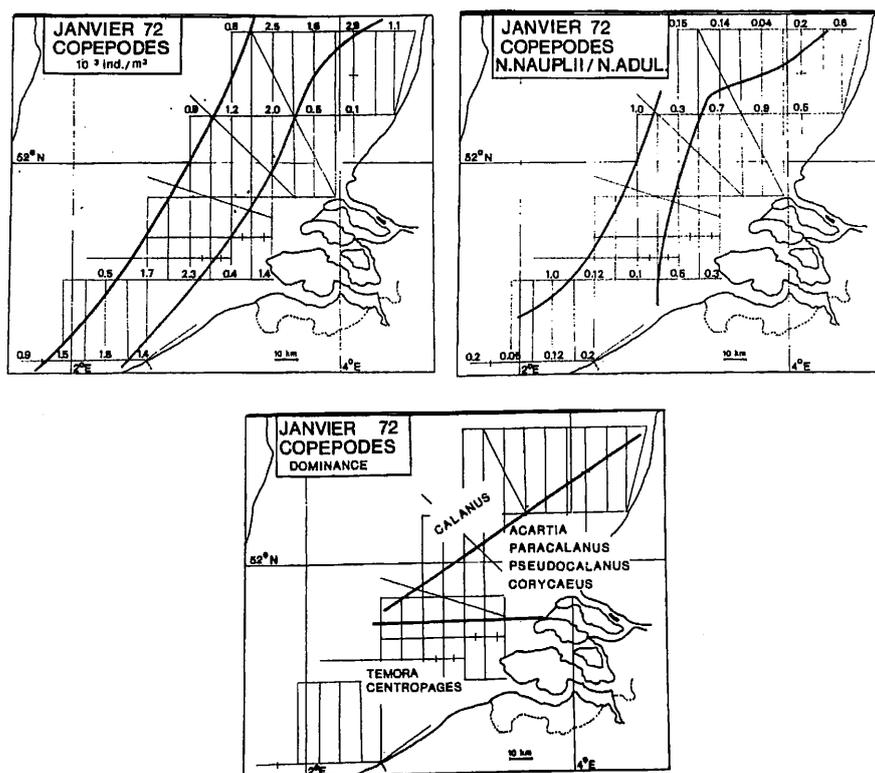


Figure 5 a, b, c (legende voir texte)

Acartia clausi est présent dans la région au nord du delta, mais en plus petit nombre (500 ind./m³) alors que *Temora longicornis* y est pratiquement absent (fig. 6, c, d).

La distribution des copépodes est limitée à une tache d'une certaine importance où une seule espèce domine, *Temora longicornis* cette tache est située dans la zone II et déborde sur la partie voisine de la zone I sud. Ceci concorde avec les observations ponctuelles réalisées à cette époque aux stations fixes (Pas-de-Calais, West Hinder).

Une numération des copépodes réalisée en 1974 (filet 300µm) au cours de quatre campagnes, du 15 avril au 30 mai, complète ces observations : à la mi-avril (fig. 6, e) un maximum 3.000 ind./m³ s'observe au large de la côte belge. Fin avril, début mai, un second maximum s'installe en zone I nord en face des côtes hollandaises et au nord du delta (fig. 6, f). Cette situation devient stationnaire et se maintient au moins jusqu'à fin mai (fig. 6, g, h).

En été, en juin et juillet (fig. 7, 8) la situation est très variable d'une année à l'autre au point de vue du nombre d'individus présents. Cependant, on observe généralement une bande allongée et légèrement décollée de la côte, entre la zone I S et la zone II où par exemple, en juin et juillet 1971, des valeurs de 9.000 à 14.000 copépodes adultes par m³ ont été enregistrées (fig. 7). Ceci correspond au développement de communautés plus

diversifiées que celles du printemps. *Temora longicornis* domine au sud du delta et *Acartia clausi* au nord, comme au printemps.

Par contre, *Centropages hamatus*, *Pseudocalanus elongatus* et *Paracalanus parvus* qui n'étaient guère abondants au printemps sont bien représentés en face de la côte belge (fig. 7, 8). Le nombre de nauplii est encore très élevé mais en proportions moindres par rapport aux adultes qu'au printemps.

En août, le peu de valeurs disponibles permet néanmoins de voir que le nord du réseau est toujours dominé par *Acartia clausi*. Les copépodes sont en nombre maximum dans la région du large. Les cinq espèces principales sont toujours associées (*Acartia clausi*, *Temora longicornis*, *Centropages hamatus*, *Pseudocalanus elongatus* et *Paracalanus parvus*). De plus apparaissent deux espèces absentes au printemps et en été : *Calanus finmarchicus* au large et *Euterpina acutifrons* près des côtes (fig. 9).

Les proportions des cinq espèces principales restent relativement constantes, de la côte au large. Il n'en est pas de même pour le nombre des individus : on peut distinguer deux groupes de stations séparées par une frontière bien marquée et parallèle aux lignes de courant. Le nombre de copépodes varie de 4.000 à 10.000 individus par m³ au-delà de cette frontière et ne dépasse pas 1.000 à 2.000 individus par m³ en-deçà. Cette différence est à relier à la présence de grandes concentrations de prédateurs tels que *Sagitta setosa* et *Pleurobrachia pileus* en-deçà de la frontière (fig. 10).

La situation en septembre et octobre (automne) varie selon les années, et la répartition est très hétérogène. La règle générale est que le nombre de copépodes adultes par station peut être aussi grand qu'en juin et juillet (8.400 à 15.000 ind./ m³) (fig. 11) mais que le nombre des stations à forte abondance est beaucoup plus limité dans l'espace. Les stations riches en copépodes sont généralement situées à la limite des zones I et II. Comme au mois d'août, les îlots où les copépodes abondent sont caractérisés par l'absence de carnivores, et réciproquement.

La diversité des copépodes atteint son niveau maximum en septembre, surtout près du delta où 10 espèces dominent : *Temora longicornis*, *Centropages hamatus*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Acartia clausi*, *Euterpina acutifrons*., *Cyclopina littoralis*, *Caligus sp.*., *Corycaeus sp.* Une espèce relativement rare, *Labidocera wollastoni* est présente.

Mise à part une diminution globale du nombre d'individus, la situation automnale reste stable d'août à janvier, avec un niveau maximum de diversité et un maximum d'abondance dans une bande située à 20-30 km au large. Ce n'est qu'en février que la situation est bouleversée et que la plupart des espèces disparaissent.

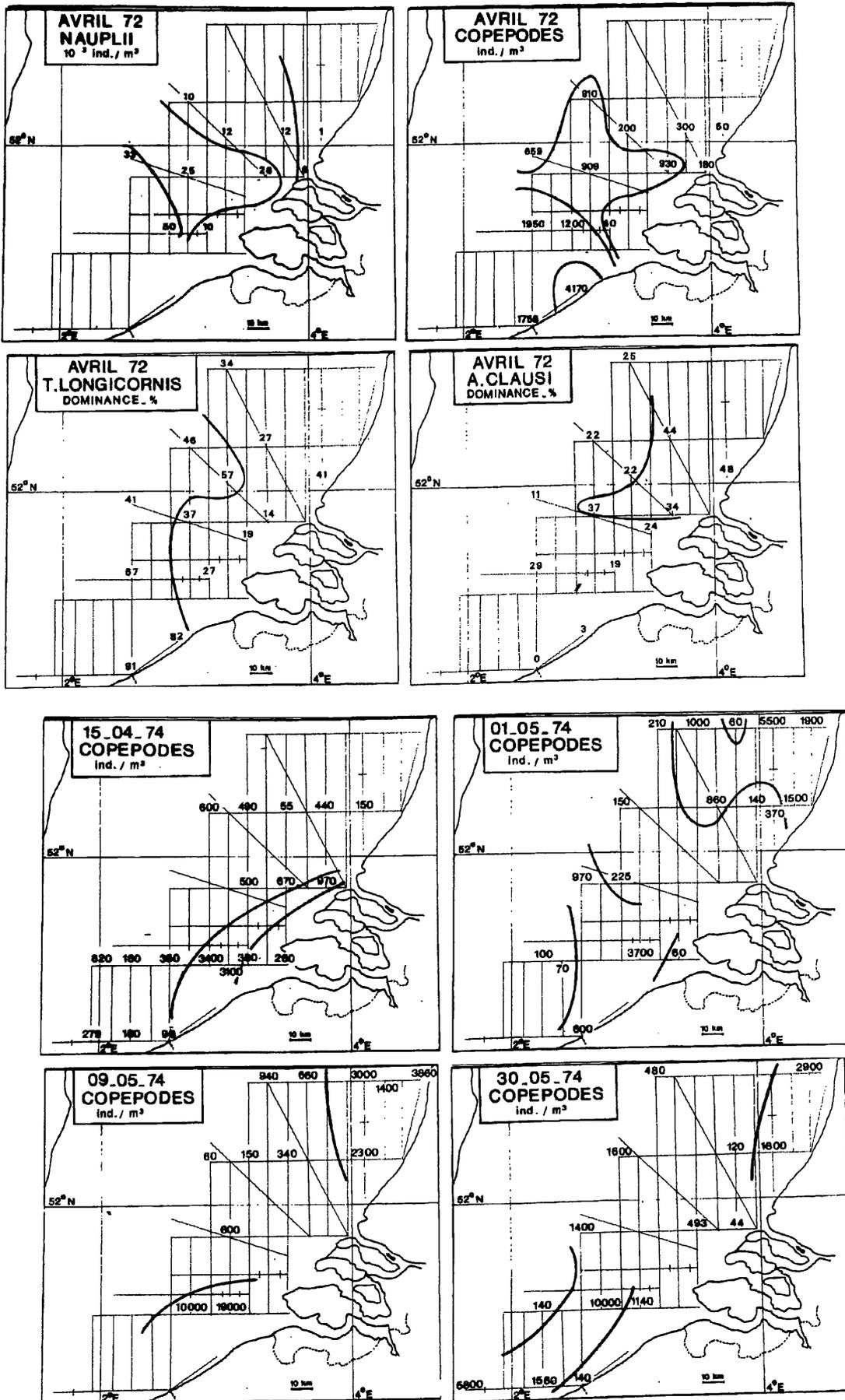


Figure 6. a, b, c, d, e, f, g, h. (legende voir texte)

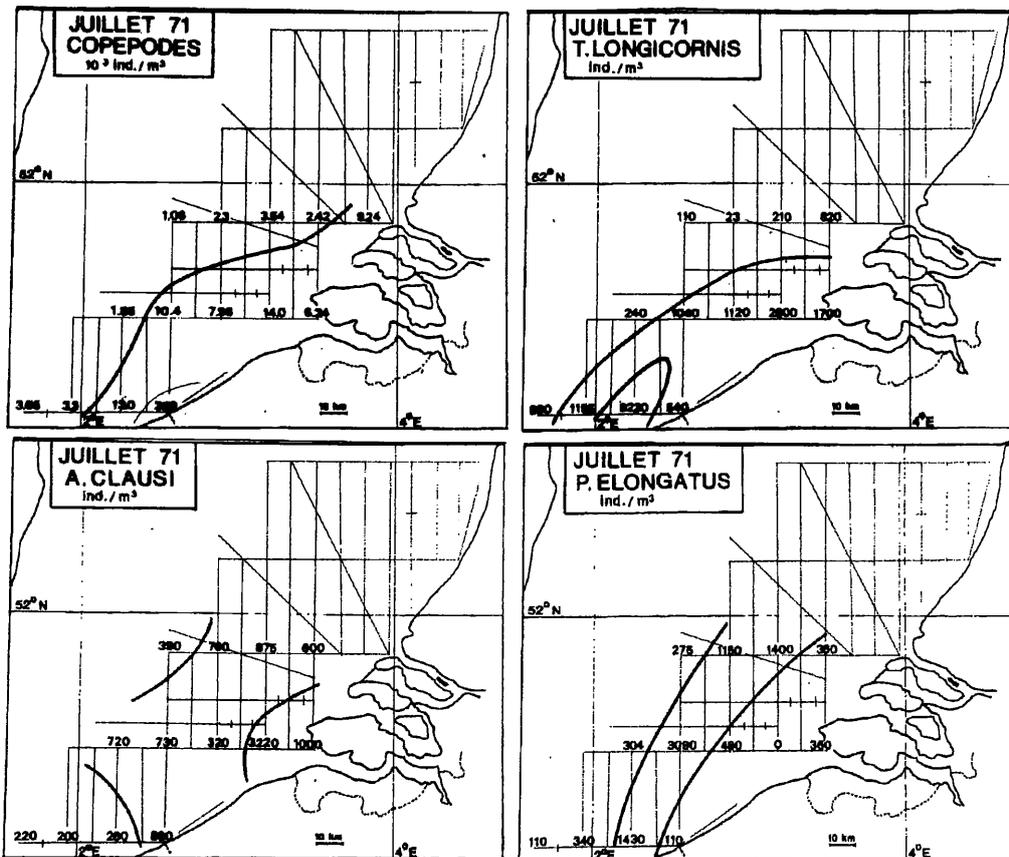


Figure 7. a, b, c, d. (legende voir texte)

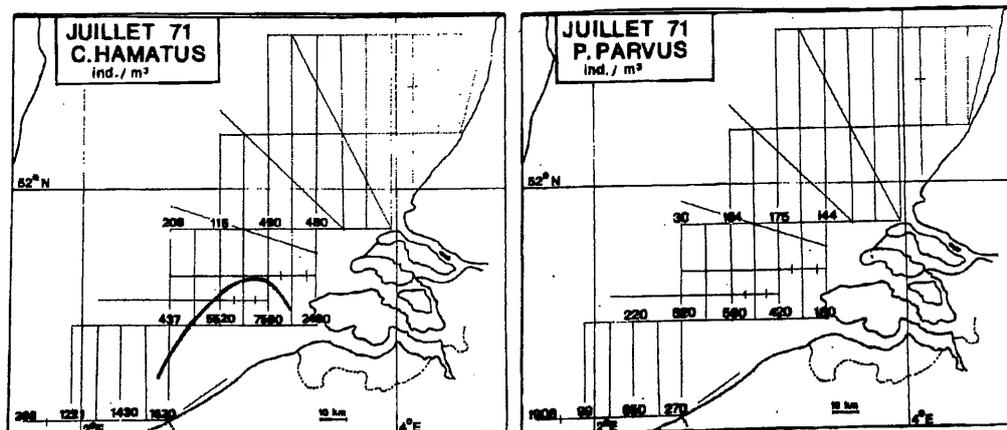


Figure 8. a, b. (legende voir texte)

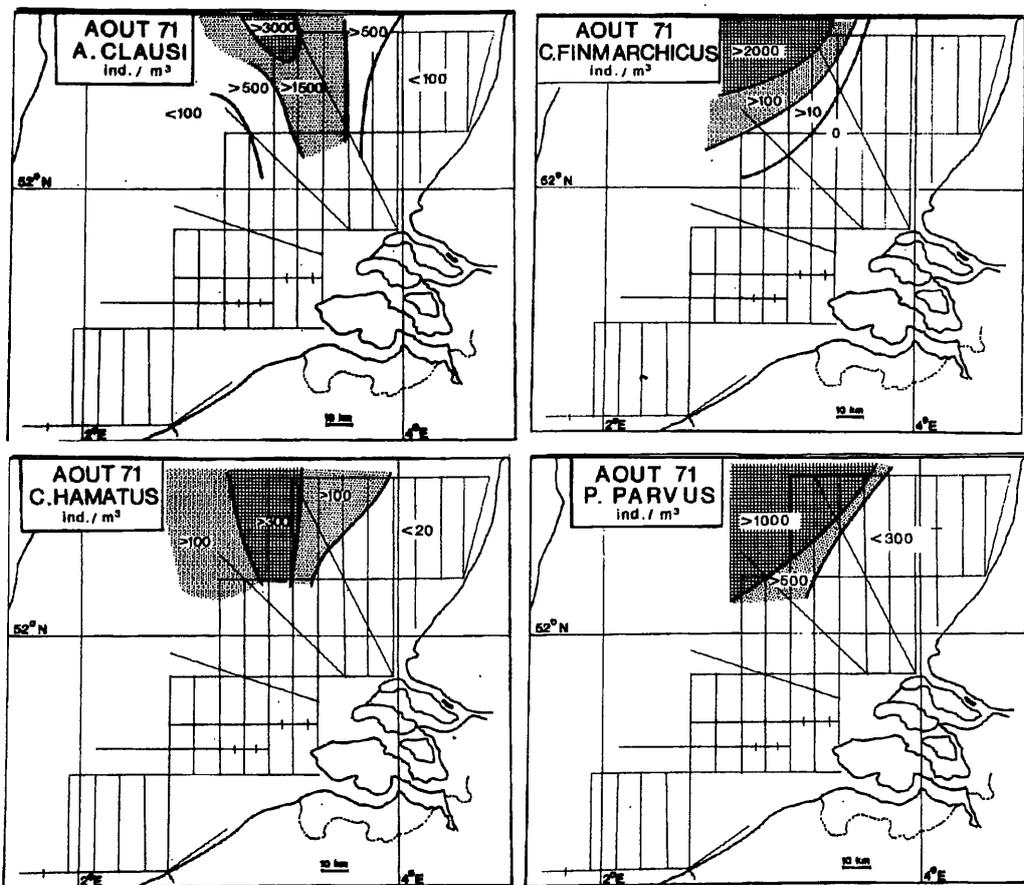


Figure 9. a, b, c, d, (legende voir texte)

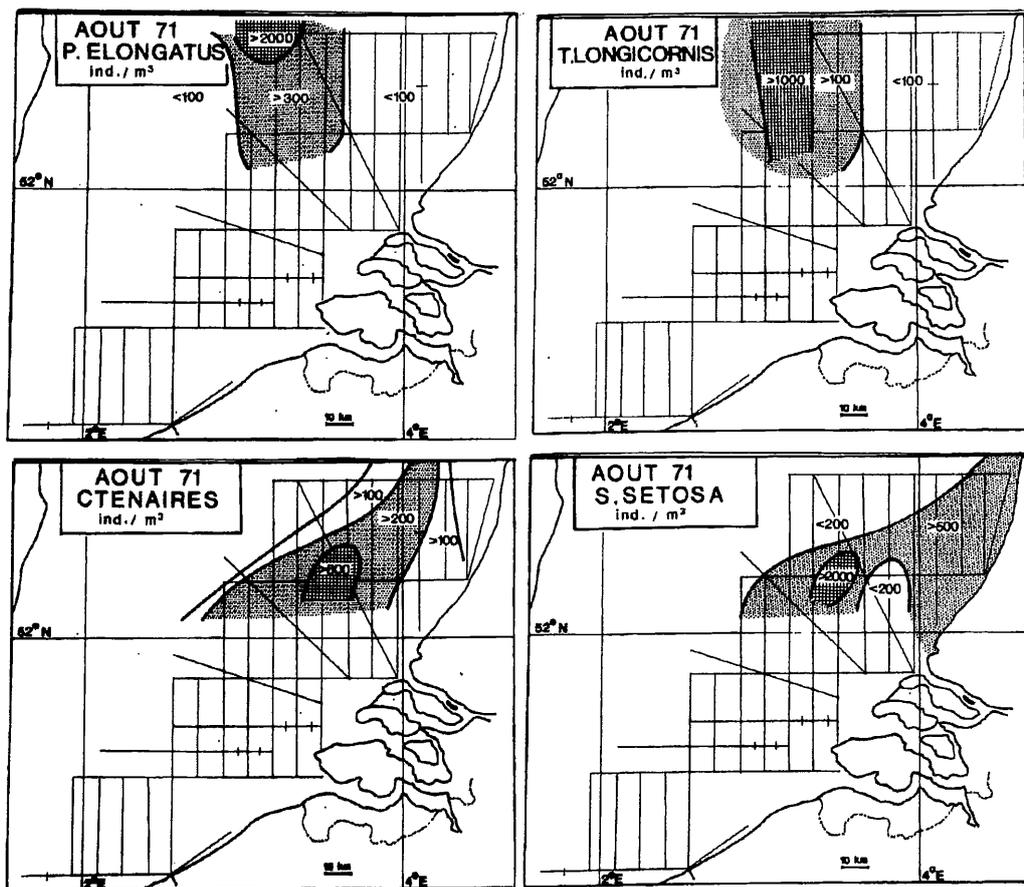


Figure 10. a, b, c, d., (legende voir texte)

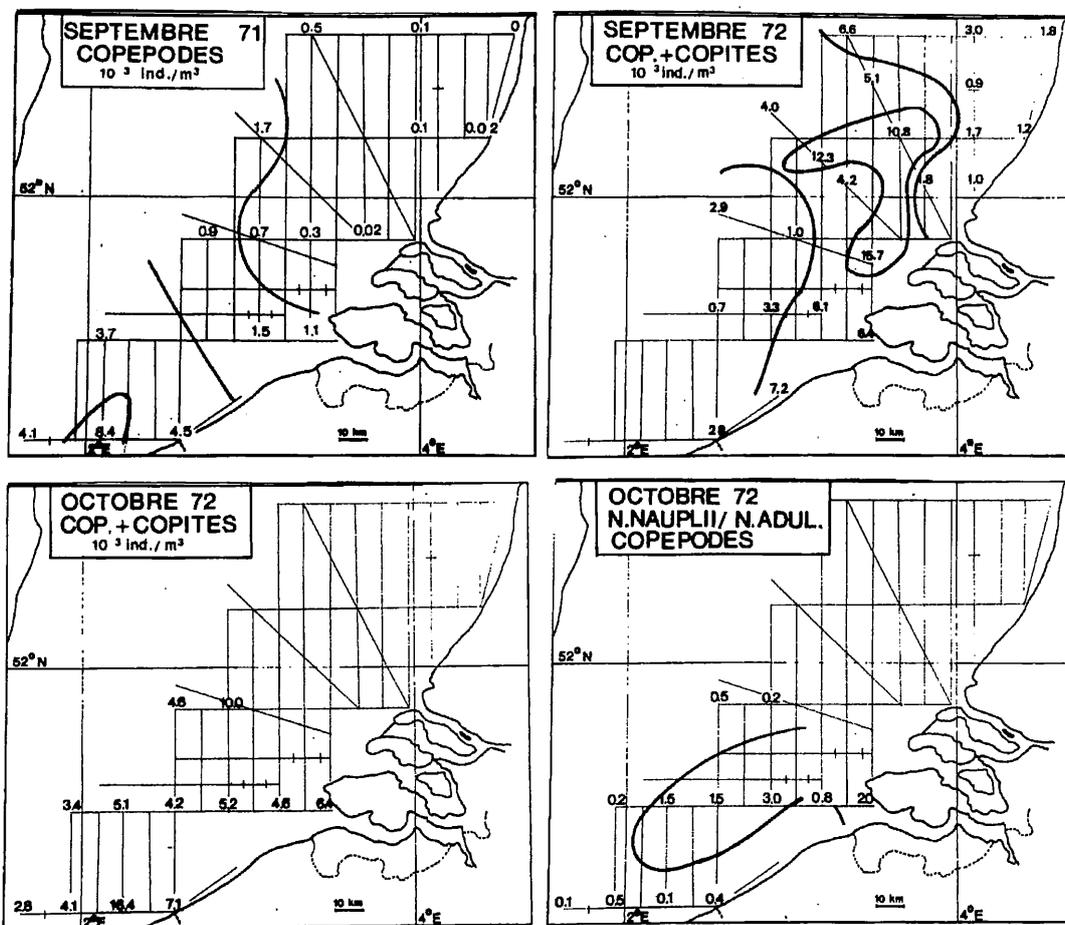


Figure 11. a, b, c, d., (legende voir texte)

2.1.2. Les appendiculaires.

La seule espèce, *Oikopleura dioica*, espèce typiquement microphage, est présente toute l'année; sa biomasse exprimée en poids est parfois aussi importante que celle des copépodes. Dans le Pas-de-Calais, cette espèce montre des variations (fig. 12) discontinues au cours de l'année. L'allure de cette courbe est liée au cycle vital de cette espèce: la durée de vie est d'environ 12 jours à 10°C (Paffenhofer, 1973, Fenaux, 1976).

Les pics observés ne dépassent pas 500 à 600 individus par m³ ils correspondent au passage de taches se déplaçant avec le courant. Des mesures réalisées du 24/02/1970 au 10/03/1970 par Ramster et al. (1973), ont montré que, dans le Pas-de-Calais, ces taches se déplaçaient à une vitesse de $6 \cdot 10^{-2}$ m.sec⁻¹, valeur qui correspond à peu près à celle du courant résiduel local.

En baie sud de la mer du Nord, la distribution, bien que calquée sur celle des copépodes, présente certaines particularités (fig. 13). Dans le sud du réseau, *Oikopleura dioica* apparaît en avril dans la zone II et en bordure de la zone 1 (5.000 ind./m³).

En juillet, cette tache a progressé vers le nord et les maxima sont situés sur une bande allongée parallèle à la côte et dont l'extrémité atteindra en août le nord du réseau. Les hautes valeurs sont alors localisées à certaines stations, probablement en raison de l'importante prédation par *Sagitta setosa* et *Pleuromma pileolus*. Il en résulte que la répartition de *Oikopleura dioica* présente l'image d'une tache stationnaire située au sud

et au large de l'estuaire : le nombre d'individus peut atteindre des valeurs élevées à certaines stations (M55: 12.000 ind./m³ en sept. 1971).

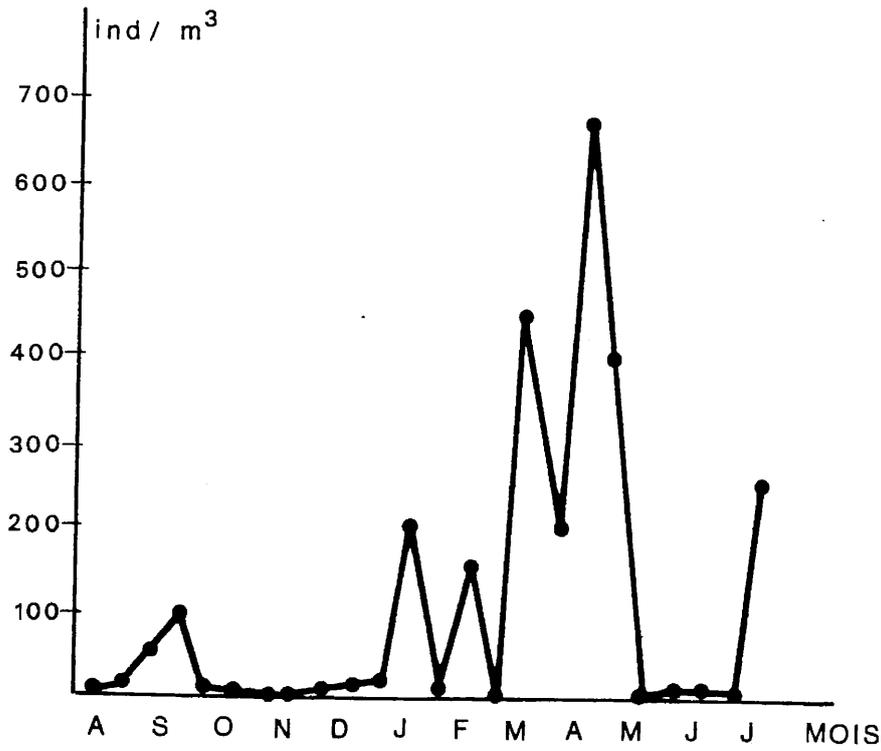


Figure 12. Cycle annuel de *Oikopleura dioica* dans le Pas de Calais (1970-1971)

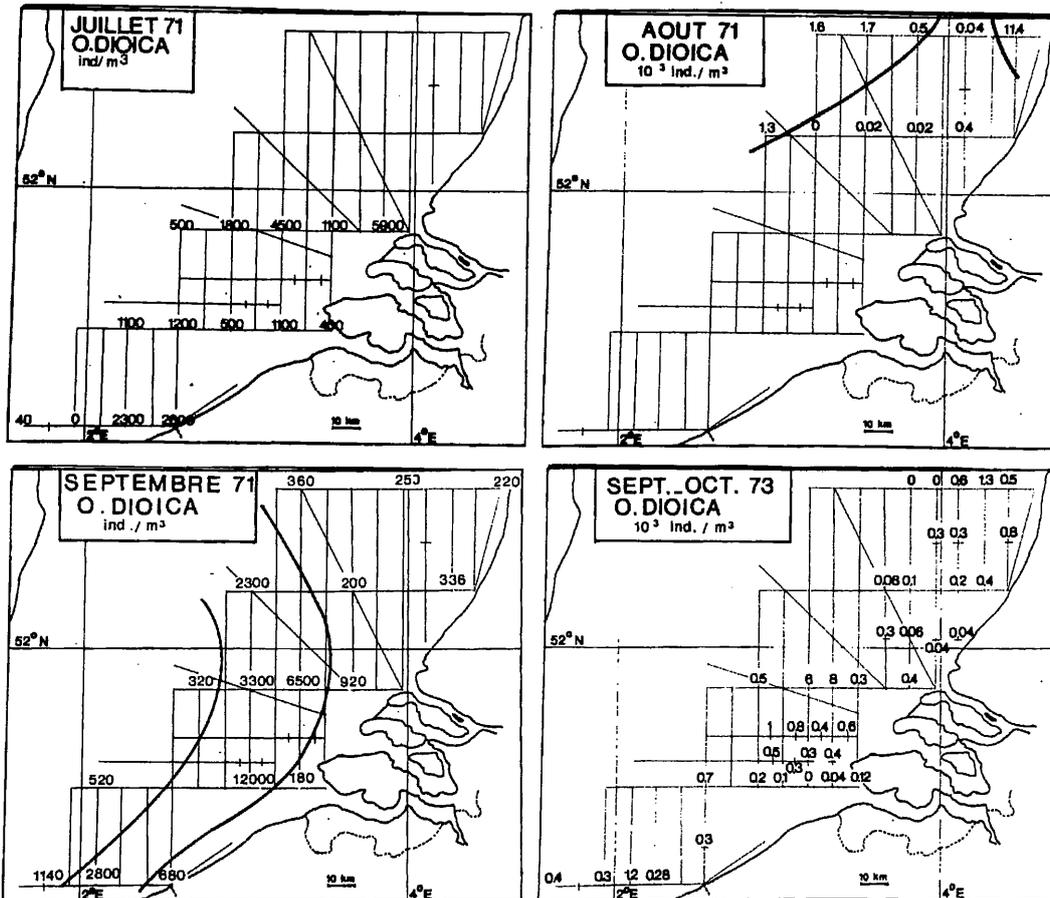


Figure 13. a, b, c, d., (legende voir texte)

2.2. Distribution des carnivores.

Les carnivores holoplanctoniques qui se rencontrent dans les échantillons sont les chaetognathes, les cladocères et les cténaïres.

Un décalage de ce niveau trophique s'observe dans le temps par rapport à celui des herbivores, décalage qui peut être de quinze jours à un mois (fig.14).

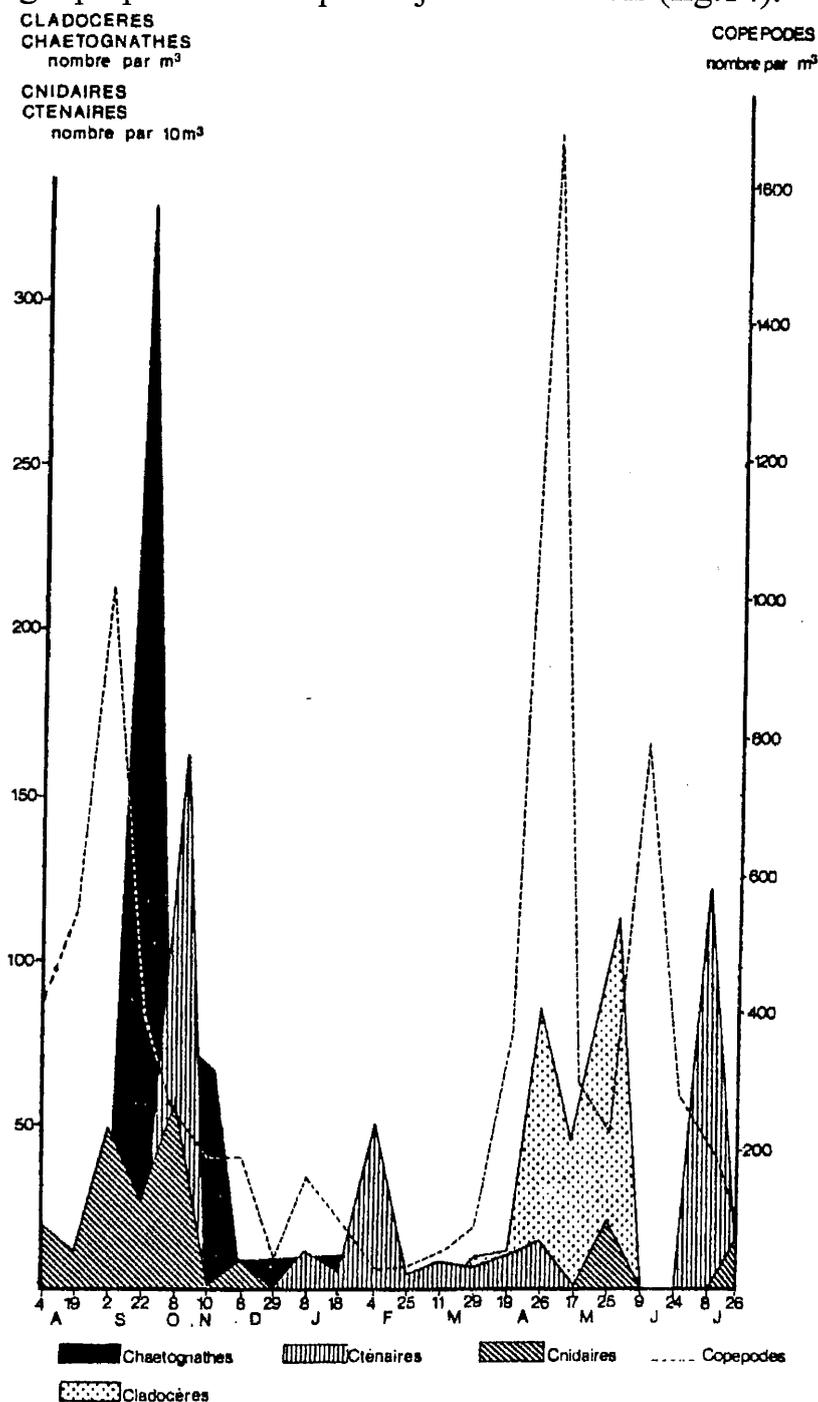


Fig 14 Variation annuelle des espèces holoplanctoniques carnivores, comparées à celles des copépodes (Pas de Calais, 1970-1971)

2.2.1. Les Chaetognathes

Les chaetognathes, représentés par la seule espèce, *Sagitta setosa*, forment la fraction la plus importante des prédateurs holoplanctoniques. Ils se nourrissent surtout de copépodes, mais leur action prédatrice s'exerce également aux dépens des larves de poissons, des appendiculaires, etc...

Dans la Manche, cette espèce caractérise des eaux néritiques très diluées (<34‰) (Furnestin, 1957, Alvarino, 1968) Elle est présente toute l'année dans cette région (Plymouth par exemple) et compte jusqu'à six générations par an (Russel 1932).

Par contre, dans le Pas-de-Calais, cette espèce ne se rencontre qu'en automne et en hiver, du mois d'août au mois de janvier. A cet endroit, le nombre d'individus ne dépasse jamais 300 par m³. L'activité reproductrice maximum se situe à la fin de septembre quinze jours après le second pic de copépodes; la prédation sur les copépodes est alors importante (Hecq, 1976)

Dans la baie sud, les chaetognathes sont également présents d'août à janvier et leur distribution prend l'aspect de taches généralement situées dans le nord du réseau, à une trentaine de km de la côte (fig. 15) Le nombre d'individus par m³ au sein de ces taches atteint un maximum de 600 à 1.000 au mois de septembre. La position des taches montre que *Sagitta setosa* a une distribution plus ou moins stationnaire à la lisière nord des taches de copépodes. Une intense activité reproductrice se manifeste au centre de la tache. En effet, le nombre d'individus au stade III y est très important, indice de potentialités reproductrices élevées.

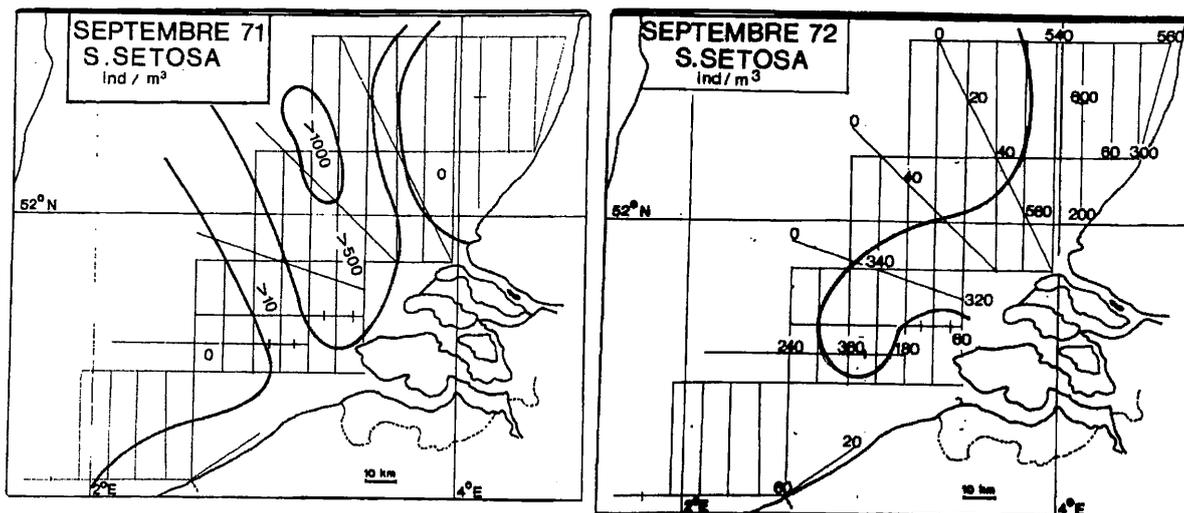


Figure 15 a, b, (legende voir texte)

Le long des côtes, tant au nord qu'au sud du delta, les rares individus observés sont au stade I et de petite taille, signes d'un état de reproduction très faible. Le petit nombre d'animaux et leur état de développement réduit sont probablement à mettre en relation avec l'absence de copépodes dans cette région. Le long des côtes au sud du delta, la présence des *Oikopleura dioica* ne semble pas être un facteur favorable à la croissance de *Sagitta setosa*. Dans le sud, mais au large, le stade 151 représente 50% de l'effectif de la

population : ceci indique que c'est à cet endroit que le taux de croissance de celle-ci est maximum Ce niveau d'activité reproductrice coïncide avec la présence de quantités de copépodes (*Acartia clausi*, *Centropages. hamatus* et *Temora longicornis*) supérieures à 5.000 ind./m³.

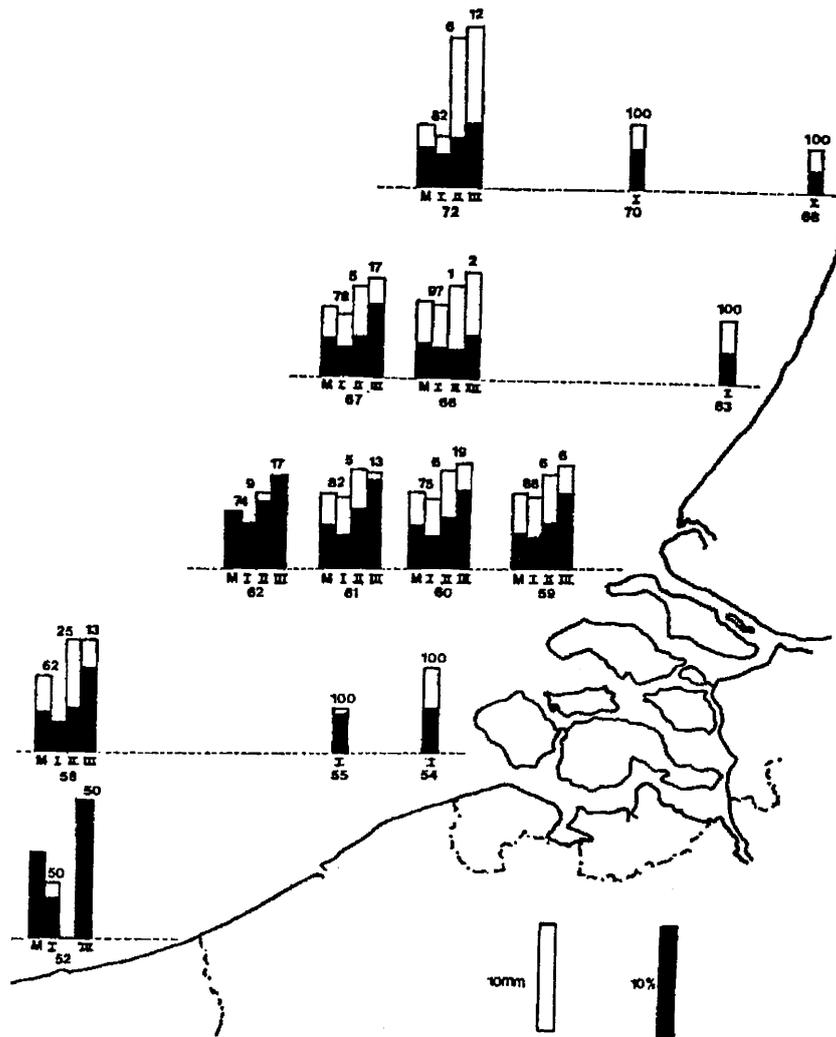


Figure 16. Septembre 1971 : diagramme représentant la taille moyenne et l'état de maturité des ovaires aux trois stades de développement sexuel de *Sagitta setosa* en différents points de la mer du Nord (la hauteur totale de la colonne représente la taille moyenne des individus de chaque stade : I, II, III, et la taille moyenne de tous les individus : M). La partie noire représente le rapport en % de la longueur des ovaires à la longueur totale. Au dessus de chaque colonne, la fréquence du stade de développement est indiquée en %.

L'étude de la maturation sexuelle a été examinée sur l'ensemble du réseau et au cours de diverses campagnes a montré les faits suivants :

Au mois d'août 1971 le nombre d'individus présents est relativement élevé, mais la presque totalité des animaux est au stade I : leur taille est généralement petite (3 à 4 mm) (fig. 4.9,c).

Au mois de septembre 1971 (fig. 15, 16) le pourcentage des stades II et III est important : la taille des individus s'est accrue très légèrement (5 à 6 mm) alors que celle

Du mois d'octobre au mois de décembre, la dimension des taches de chaetognathes diminue progressivement, parallèlement à l'augmentation des taches de copépodes. Les taches de *Sagitta setosa* comptent cependant toujours un nombre d'individus supérieur à 500 par m³. La plus importante est située en face du delta, en bordure d'une importante tache d'*Euterpina acutifrons* (fig. 19).

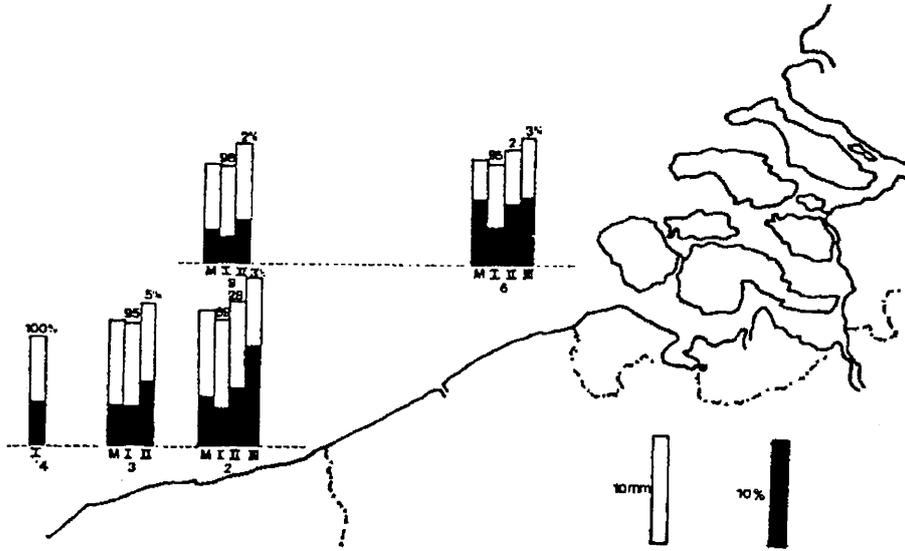


Fig. 18. Décembre 1971 : diagramme représentant les tailles moyennes et l'état de maturité ovarienne aux trois stades de développement de *Sagitta setosa* en différents points de la mer du Nord (voir lég. fig. 16).

En décembre et en janvier, le nombre d'individus a considérablement baissé : les individus restants se rencontrent en zone 5 sud (fig. 18). Le potentiel reproductif a fortement diminué et seuls 2 à 3% d'individus au stade III sont repérables en face de la côte belge. Par contre leur taille est très élevée et, même au stade I, les animaux mesurent de 9 à 11 mm. Ce phénomène a été observé à Plymouth (Russel, 1932) où les populations hivernales sont arrêtées dans leur développement sexuel jusqu'en mars-avril, époque où elles se développent pour fournir encore une ou deux générations en avril et mai. Dans notre région, plus froide, la génération d'hiver de *Sagitta setosa* reste immature et disparaît en mars-avril.

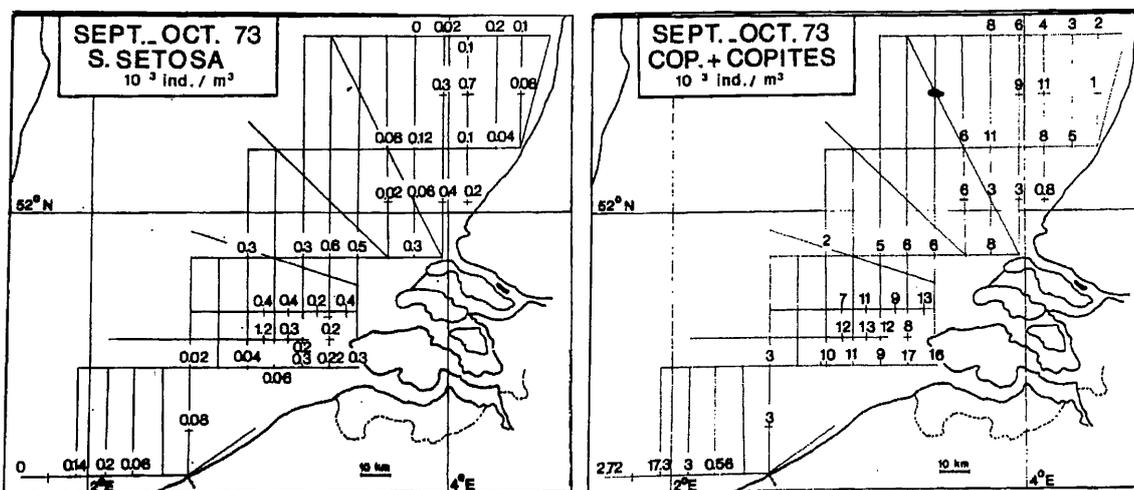


Figure 19. a, b, (legende voir texte)

2.2.2. Les Cladocères

Le second groupe de carnivores est représenté par trois espèces de cladocères: *Podon leuckarti*, *Podon intermedius* et *Evadne nordmanni*. Au printemps ils constituent de 8 à 10% de la biomasse zooplanctonique.

Leur reproduction parthénogénétique explique que de fortes biomasses peuvent être atteintes rapidement lorsque les conditions sont favorables. L'apparition de ces espèces semble être liée à des limites étroites de température (Gieskes, 1971). La reproduction sexuée se produit à la fin de l'automne et fournit les oeufs d'hiver (Eriksson, 1974).

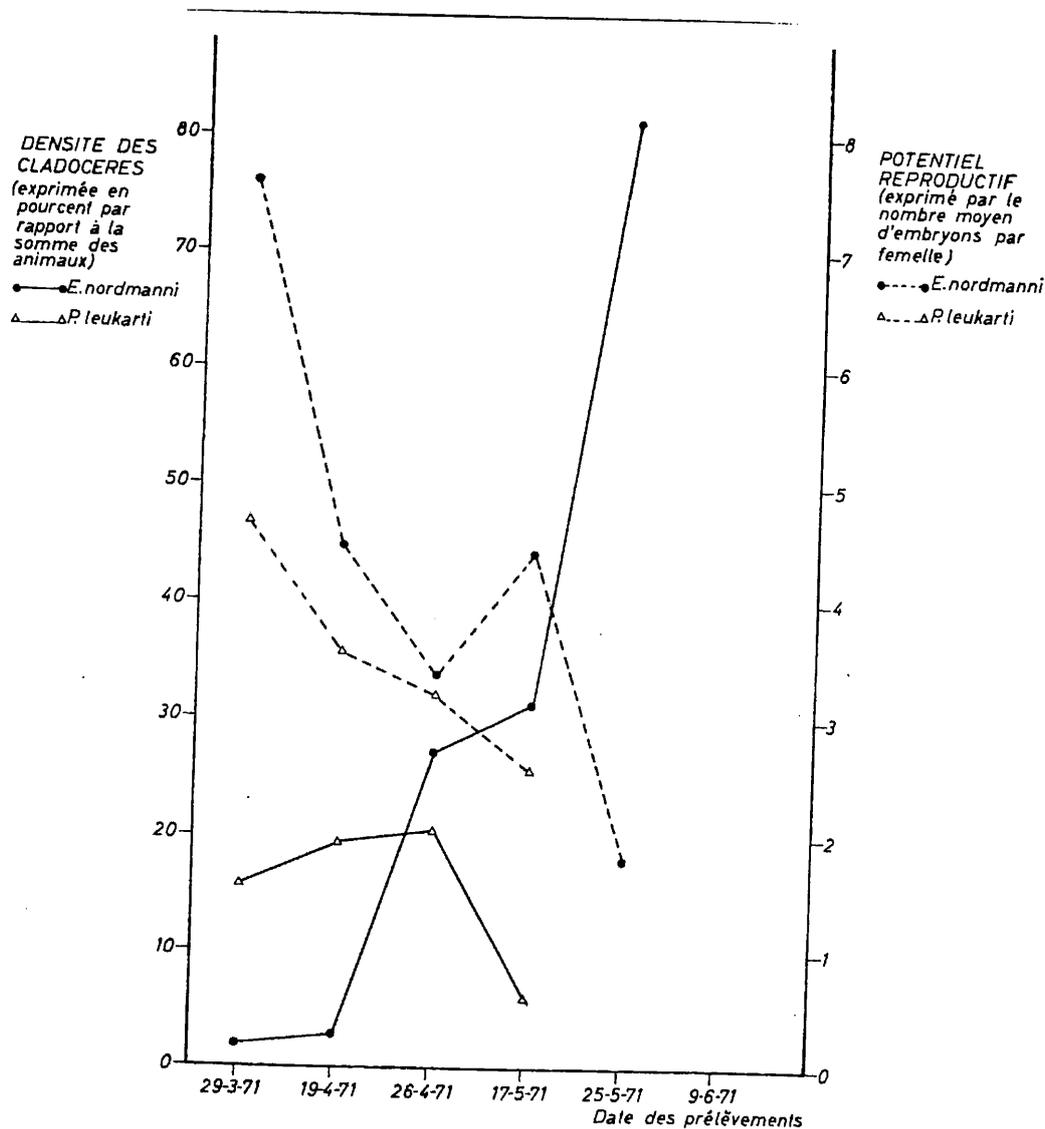


Figure 20 Variation de l'abondance et du potentiel reproductif de *Evadne nordmanni* et de *Podon leuckarti* au cours du printemps 1971.

Podon leuckarti, est une espèce typiquement néritique (Gieskes, 1971). Il semble d'après les résultats de Cheng (1947) que sa distribution soit limitée aux eaux les plus côtières, où l'influence océanique est faible.

Podon intermedius est une espèce plus tardive qui n'apparaît dans la Manche et en mer du Nord qu'à la fin de l'été, au mois d'août, mais toujours en petit nombre, lorsque la

température est supérieure à 18 °C. Ces deux espèces de *Podon* sont typiquement carnivores (Gieskes, 1971) et elles s'excluent mutuellement par compétition (Eriksson, 1974)

Evadne nordmanni est une espèce omnivore à tendance carnivore : elle se nourrit de Périidiniens et de Tintinnides (Bainbridge, 1958)

Dans le Pas-de-Calais, *Podon leuckarti*, apparaît au mois de mars, atteint une abondance maximale au mois d'avril ($t^{\circ} = 9^{\circ}\text{C}$) et disparaît complètement à la fin du mois de juin quand la température atteint 13°C (fig. 20)

Evadne nordmanni apparaît à la fin du mois de mars, en même temps mais en plus petit nombre que *Podon leuckarti*. Elle présente deux maxima, à la fin du mois d'avril (54 ind./m³ : $t^{\circ} 9^{\circ}\text{C}$) et à la fin du mois de mai (110 ind./m³ : $t^{\circ} 13,5^{\circ}\text{C}$) où elle devient l'espèce dominante.

Le nombre d'embryons chez les femelles de *Podon leuckarti* et *Evadne nordmanni* a été déterminé sur des animaux provenant du Pas-de-Calais (Hecq, 1976) Ce nombre moyen d'embryons est une bonne image du potentiel reproductif de ces organismes (fig. 20). *Evadne nordmanni*, plus prolifique que *Podon leuckarti*, accroît très rapidement la densité de sa population. Ces deux espèces ont cependant des biomasses qui fluctuent parallèlement mais qui semblent relativement indépendantes l'une de l'autre. Il apparaît que l'augmentation de l'abondance des individus est parallèle à la diminution du nombre d'embryons par femelle.

Ces observations, réalisées à une station fixe du Pas-de-Calais, mais étalées sur plusieurs mois, peuvent s'interpréter comme le reflet du passage d'une tache où sont superposées deux espèces de cladocères. Au moment où la tache quitte la région, l'abondance des *Evadne nordmanni* est maximum : par contre, celle de *P. leuckarti* est tombée à des valeurs très basses (1-2 ind./m³).

En juillet 1971, cette tache a migré vers le nord, et il n'en subsistait aucune trace dans le Pas-de-Calais. C'est alors que sont apparus quelques individus de la troisième espèce, *Podon intermedius*, apparition brève et limitée à 10 individus par m³ au maximum.

Cette approche ponctuelle du phénomène a été complétée par une image spatiale.

En juin et juillet 1971, une tache de *Evadne nordmanni* (max. 4.200 ind./m³) a été trouvée à proximité des côtes en face du delta (fig. 21,a). Elle correspond vraisemblablement à celle observée fin mai dans le Pas-de-Calais et qui aurait dérivé avec les masses d'eau: il faut pratiquement un mois et demi pour franchir la distance de 200 km qui sépare le Pas-de-Calais du nord du delta. A cette époque, *Podon leuckarti* a complètement disparu de la tache. Par contre, dans la zone II sud se trouvent des populations abondantes de *Podon intermedius*, c'est-à-dire en même temps que dans le Pas-de-Calais, mais en plus forte concentration (fig. 21, b).

En août 1971, (fig. 21,c) *Evadne nordmanni* a complètement disparu du réseau et seule la tache de *Podon intermedius* est repérable encore en zone II nord (400 ind./m³, St. M24).

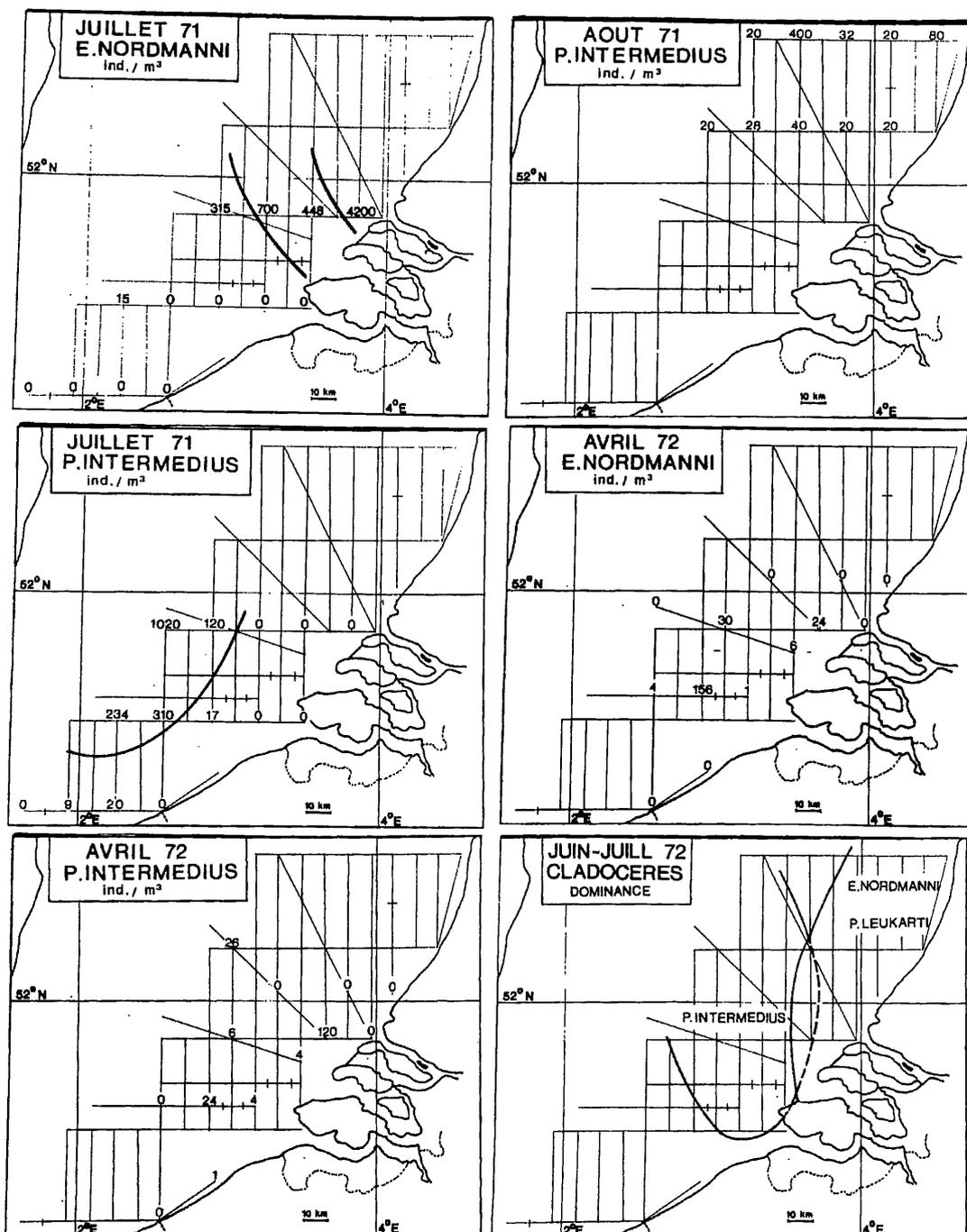


Figure 21 a, b, c, d, e, f. (légende, voir texte)

En septembre, il ne subsiste plus que quelques individus épars qui disparaîtront totalement en hiver.

En avril 1972, *Podon leuckarti*, et *Evadne nordmanni* apparaissent simultanément en baie sud et les deux espèces sont mélangées au sein d'une même tache. Les valeurs d'abondance sont maximales au centre de la tache, c'est-à-dire en face de la côte belge et du delta, à une trentaine de km au large (fig. 21,d,e). A cet endroit, le potentiel reproductif atteint 11 embryons par femelle chez *Evadne nordmanni* et 6 chez *Podon leuckarti*, ce qui suggère une forte activité reproductrice.

En juin et juillet 1972, comme en 1971, s'observent une tache d'*Evadne nordmanni* le long des côtes et au nord du delta, et une tache de *Podon intermedius*, au large (fig. 21,f). Dans ces deux taches, le potentiel reproductif est plus faible, mais le nombre d'individus dépasse 1.000, voire 1.500 par m³.

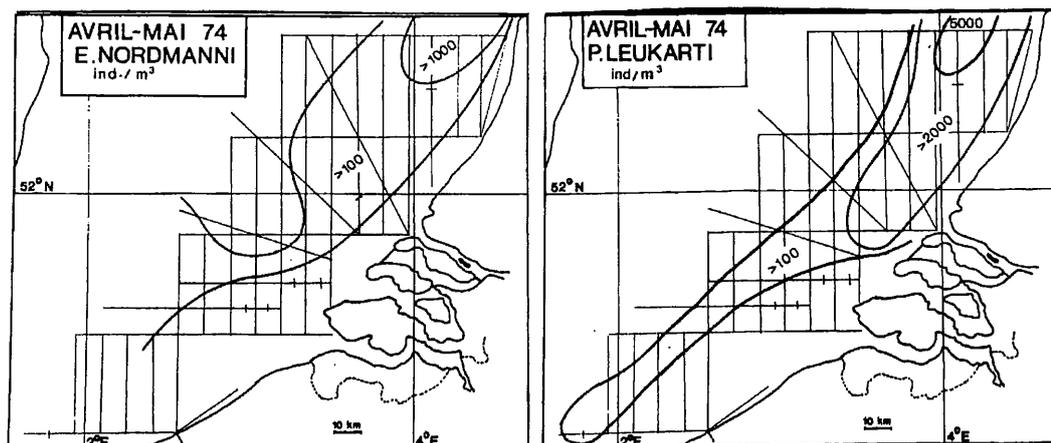


Figure 22 a, b, (légende, voir texte)

Semblable situation a été retrouvée en 1973 et 1974 (fig. 22, a et b), ce qui témoigne d'une grande stabilité dans le comportement des cladocères.

La distribution spatiale et temporelle des cladocères suggère plusieurs remarques. Ces animaux sont répartis en taches se déplaçant avec les courants à une vitesse d'environ 100 km par mois, c'est-à-dire à la vitesse des courants résiduels.

La dimension de ces taches semble constante pendant toute la saison d'apparition (120 x 100 km), contrairement à ce qu'avait montré la diffusion d'un traceur chimique (Pichot, 1980) ou des oeufs de poissons (Declerck et al., 1978).

Cette particularité pourrait s'interpréter par l'interférence de trois facteurs : une reproduction intense au sein de la tache, une mortalité équilibrant la diffusion en périphérie, et sans doute la tendance des cladocères, nageurs actifs, à lutter contre la dispersion de la communauté.

Ce phénomène de cohésion des taches d'échelle moyenne s'observe également avec les appendiculaires et alevins de *Pleuronectes platessa* (Wyatt, 1971).

L'apparition de *Podon leuckarti*, et *Evadne nordmanni* en baie sud de la mer du Nord est d'autant plus tardive que l'on s'avance vers le nord. Ceci résulte de l'origine atlantique de ces deux espèces et de leur reproduction parthénogénétique dans les masses d'eau en déplacement. En effet, la production locale d'oeufs d'hiver est pratiquement nulle. L'époque d'apparition des deux espèces semble liée au déplacement de l'isotherme de 8°C situé en mars dans le Pas-de-Calais, et en avril en baie sud par contre, les hautes valeurs d'abondance se rencontrent dans la zone I sud, au large de la côte belge, et s'expliquent probablement par des raisons trophiques.

L'apparition de *Podon intermedius* est plus difficile à expliquer, car elle a lieu en été, simultanément dans le Pas-de-Calais et dans la baie sud où les concentrations sont plus élevées.

Il semble peu probable que cette communauté vienne de la Manche, du moins à l'état adulte. Cette communauté (1.000 ind./m³) pourrait être d'origine locale ou provenir de la partie occidentale de la baie sud, c'est-à-dire des côtes anglaises. Cette hypothèse est difficile à concevoir pour des raisons hydrodynamiques et surtout thermiques, car *Podon intermedius* est strictement inféodé aux températures supérieures à 13°C (Gieskes, 1971, Eriksson, 1974). D'autre part, la présence d'oeufs durables n'a pas été relevée dans l'éphippium des individus prélevés en baie sud. Mais si l'éventualité d'une ponte locale semble exclue, des oeufs pourraient arriver de la Manche avec le courant atlantique et se développer en mer du Nord.

Le problème de la provenance des cladocères reste entier et mériterait une attention particulière. Il apparaît cependant que, quelle que soit cette provenance, c'est au large que la reproduction est maximum, et il en résulte des nombres d'individus supérieurs dans le nord du delta.

Si la température joue un rôle prépondérant dans l'apparition des trois espèces, la salinité par contre ne paraît pas intervenir. *Podon leuckarti*, et *Evadne nordmanni* se rencontrent dans des eaux de salinité <34‰ et *Podon intermedius*, présent plus au large, dans des eaux de salinité plus élevée.

Aucune de ces espèces n'approche en nombre important à moins de 20 km de la côte belge, alors qu'on les a signalées dans l'estuaire de la Götha (Suède), où la salinité peut descendre à 15‰ (Eriksson, 1974). L'absence près de la côte belge résulte peut-être de l'eutrophication.

2.2.3. Les Cténaires

Les Cténaires dont l'espèce la plus fréquente est *Pleurobrachia pileus*, sont considérés comme carnivores de deuxième ordre (Raymont, 1963).

Dans le Pas-de-Calais elle se rencontre toute l'année mais présente de larges fluctuations avec des maxima (5 à 10 ind./m³) d'octobre à février et en juillet, c'est-à-dire après les pics d'herbivores et de *Sagitta setosa*.

En baie sud de la mer du Nord, elle s'observe localement en avril et en mai, soit dans le sud du réseau en petit nombre (Stations M01 et M02, 20-40 ind./m³, soit au nord du delta (Station M16, 07-05-1973, 260 ind./m³). Ce n'est cependant qu'au mois d'août et au nord du delta que leur nombre a dépassé 200 ind./m³. A cette époque, la distribution de *Pleurobrachia pileus* coïncide avec celle de *Sagitta setosa* (fig.23,a). Ces deux espèces collaborent dans la prédation des copépodes et sont responsables de leur diminution importante.

2.3. Les mixotrophes

Noctiluca miliaris est une espèce de dinoflagellé hétérotrophe de grande taille dont le comportement saprophage oblige à la ranger avec les hétérotrophes bien qu'on lui prête un comportement mixotrophe (. Cette espèce est capable d'assimiler de 30 à 50% de son

pois de carbone par jour. Elle est généralement localisée aux endroits où abonde la matière organique détritique, c'est-à-dire dans la zone I sud où elle peut atteindre une densité de 15.10^4 ind./m³ (fig. 23, b).

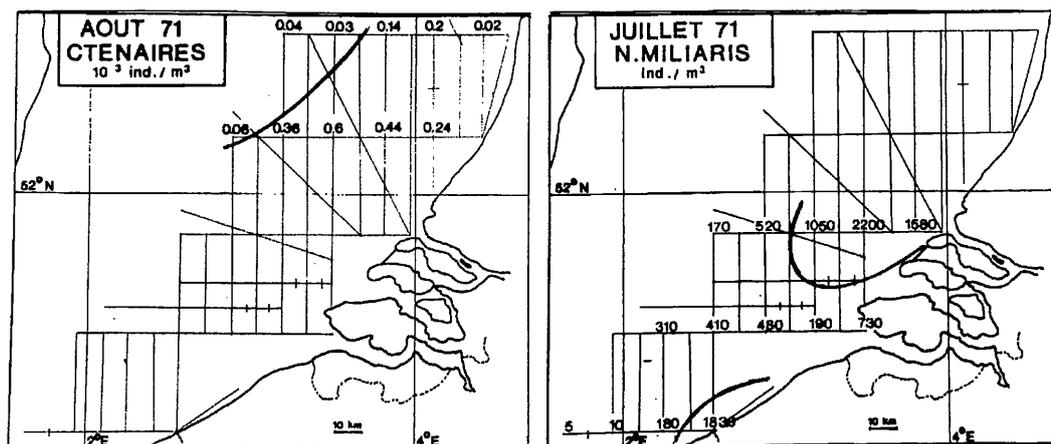


Figure 23 a, b (légende, voir texte)

2.4. Les larves méroplanctoniques.

L'émission de larves benthiques est particulièrement importante en automne et au début du printemps où le méroplancton peut constituer jusqu'à 60% de la biomasse numérique des échantillons.

En règle générale, la distribution de ces organismes présente toujours un gradient décroissant de la côte vers le large, comme le montre l'examen des dominances (fig. 24) Les variations sont explicables par l'apparition et le transport des diverses espèces.

Contrairement à la situation dans la Manche (Lafont et al., 1955), les larves d'annélides polychètes sont les larves les mieux représentées en baie sud, tant au point de vue du nombre d'individus que du nombre d'espèces. Ceci résulte des substrats généralement sableux non seulement des fonds de la mer du Nord, mais surtout des côtes et de la zone intertidale. En effet, depuis Calais jusqu'à la Wadden Zee, les seuls substrats rocheux sont constitués par des enrochements artificiels (brise-lames, môle de Zeebrugge) et les pilotis.

L'espèce la plus importante est *Lanice conchilega*, seul représentant de la famille des terebellidae. Ses larves se rencontrent toute l'année dans le plancton, mais elles abondent surtout au printemps et en automne.

En décembre, leur disparition s'explique par leur métamorphose et le passage la vie benthique.

Dans le Pas-de-Calais, le nombre d'individus ne dépasse pas 250 larves par m³ par contre, ce nombre peut atteindre 3.000 à 4.000 individus par m³ au large de la côte belge (juillet 1971, avril-mai 1974, fig. 25, a et b).

La localisation de ces maxima correspond à celle des populations d'adultes, c'est-à-dire aux stations M01 et M06 où les adultes atteignent des concentrations de 800 et 680 individus par m² (Govaere et al., 1976). La localisation des adultes et la période

d'apparition massive de larves coïncident avec les maxima de copépodes. Cette superposition spatiale et temporelle pourrait s'expliquer par le régime alimentaire de *Lanice conchilega* dont les adultes sont des "deposit feeders" qui utiliseraient les particules alimentaires partiellement dégradées et transmises au benthos sous forme de "fecal pellets" par les "filter feeders" que sont les copépodes (Raymont, 1967, Paoletti, 1970).

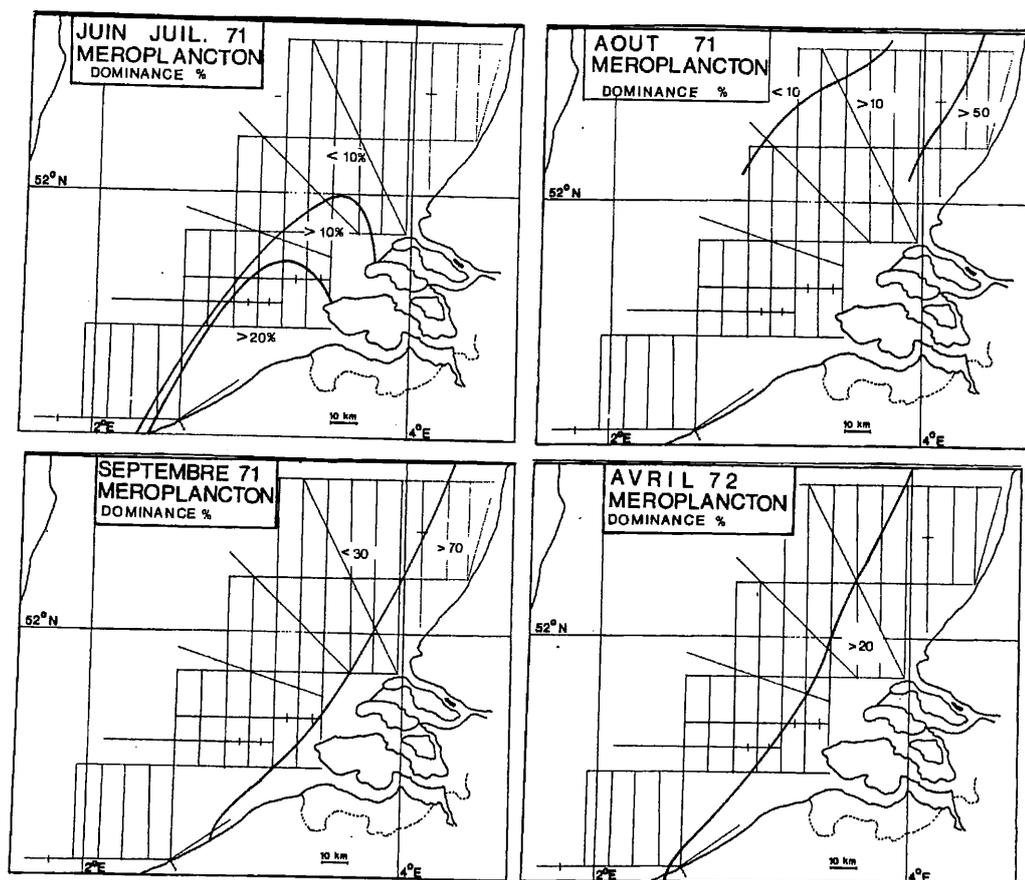


Figure 24 a, b, c, d (légende, voir texte)

Les *Spionidae*. Les larves de cette famille sont difficiles à déterminer: elles sont présentes toute l'année dans le plancton.

Dans le Pas-de-Calais, *Polydora ciliata* se rencontre de janvier à avril avec un maximum en mars (plus de 100 ind./m³) Cette larve est une des premières à apparaître en grande abondance dans le plancton, et la première à se métamorphoser.

En baie sud, *Polydora ciliata* est présente de janvier à septembre avec un maximum en juillet; la distribution est essentiellement limitée à la zone côtière sud (fig. 25,c) en rapport avec le mode de vie fixé sur les rochers.

Govaere (1976) ne signale qu'une seule station (St. 1034) au large de Nieuport où les adultes sont présents dans le benthos (3.327 ind./m², oct. 1972).

Les larves de cette espèce proviennent donc surtout de la zone intertidale et constitueraient ainsi un bon traceur du transport vers le large.

La période de reproduction de *Polydora ciliata* est de plus en plus tardive à mesure qu'on s'éloigne vers le nord: janvier à mai dans le Pas-de-Calais, et mai à septembre en mer du Nord. L'apparition des larves serait liée à un seuil de température minimum (Thorson, 1946, Daro, 1970)

En août et en novembre, des larves d'autres espèces non déterminées de *Polydora sp* ont été observées en petit nombre. Des larves de *Nerine sp.* se rencontrent en août et en septembre elles correspondent à des espèces benthiques communes dans le Pas-de-Calais : *Nerine foliosa* et *Nerine cirratulus*.

De manière générale, la série des quatre campagnes réalisées d'avril à mai 1974 a montré que les spionidae étaient les plus abondants en face de la côte belge et en face des côtes hollandaises. En 1974, le maximum d'abondance a été observé au début du mois de mai (>2.000 ind./m³) (fig. 25,d).

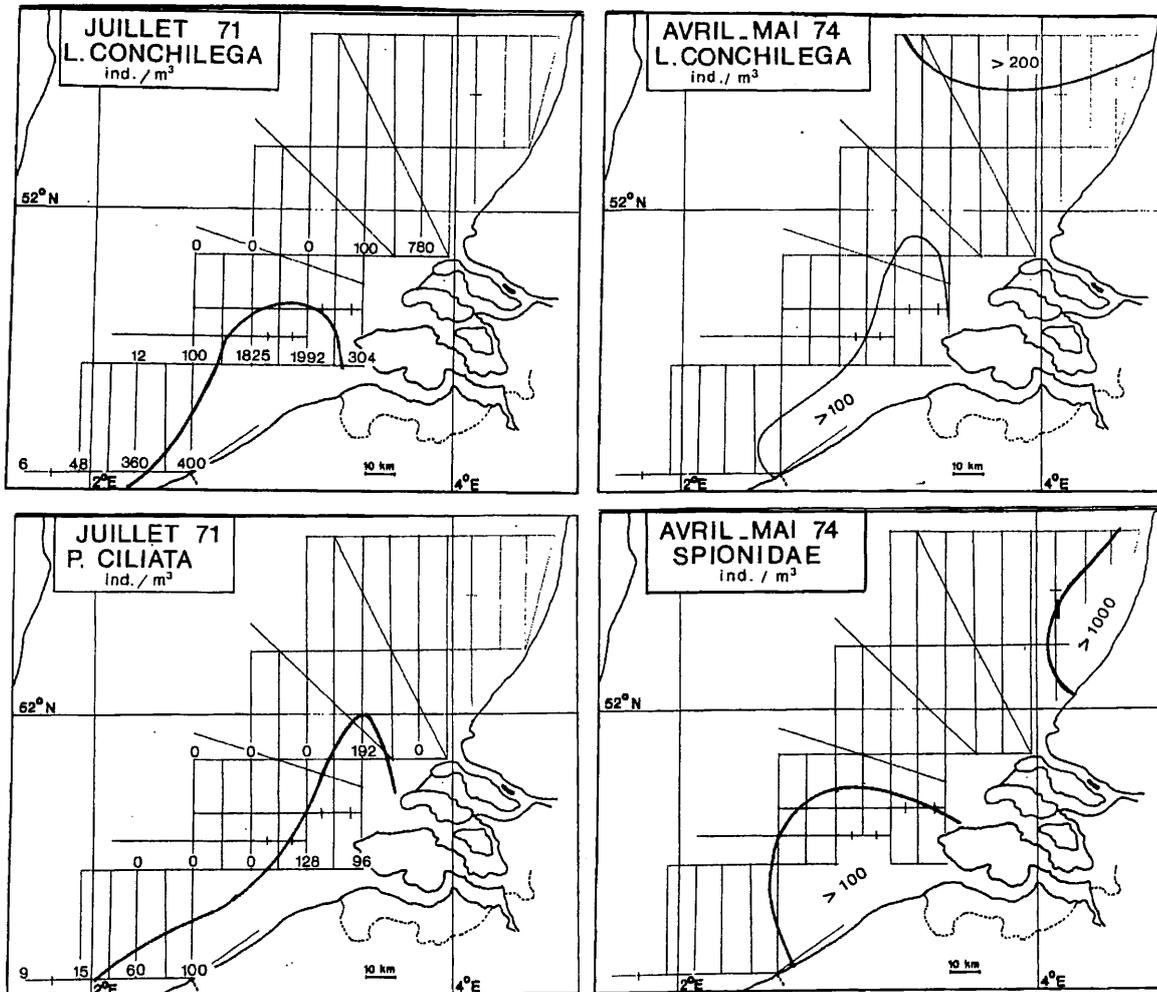


Figure 25 a, b (légende, voir texte)

D'autres familles d'annélides sont représentées dans le plancton de manière sporadique : *Harmothoe imbricata* L. (aphroditidae) surtout au printemps, *Magelona papillicornis* (magelonidae) et *Poecilochaetus serpens* (poecilchaetidae) en été, *Pectinaria koreni* (amphictenidae) principalement en août et septembre et *Autolytus prolifer* sporadiquement toute l'année.

Les larves d'échinodermes, telles que les larves bipinnaria et brachiolaria d'*Asterias rubens* apparaissent en petit nombre d'avril à juin avec un maximum en mai.

Les échinoplutei d'*Echinocardium cordatum* peuvent présenter également une densité importante dans le nord du réseau (fig. 26 a) Leur apparition dans la colonne

d'eau a lieu généralement d'avril à juillet. Le nombre d'individus est très variable d'une année à l'autre; il peut atteindre plus de 10^5 individus par m^3 (mai 1974) Ces hautes valeurs caractérisent toujours les régions du large et du nord du delta. Cette distribution est fonction des populations benthiques pour lesquelles il a été signalé des maxima de 395 individus par m^2 (Govaere et al., 1976) aux stations M06, M11 et M12 (fig. 26, b).

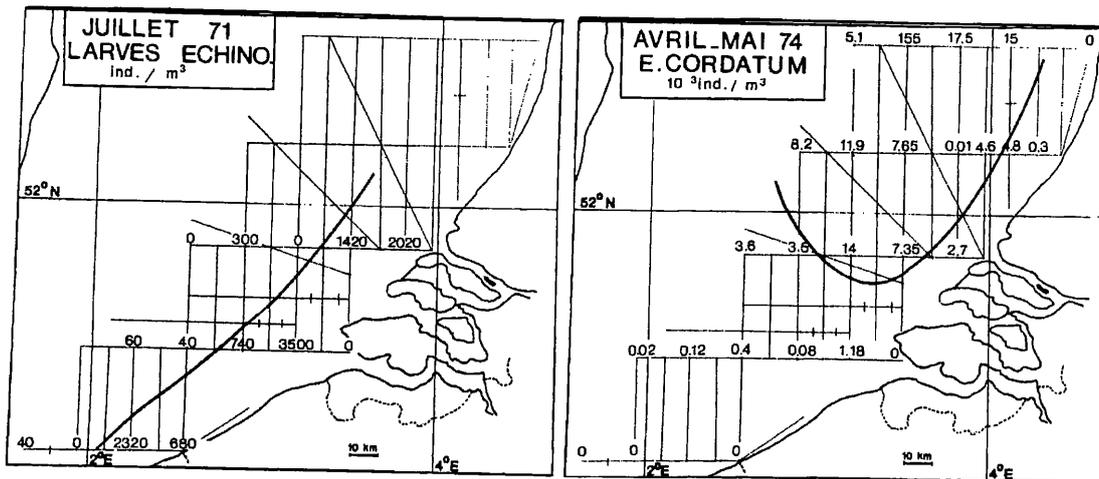


Figure 26 a, b (légende, voir texte)

Les larves de cirripèdes, les trois espèces les plus caractéristiques sont *Elminia modestus*, *Balanus balanoides* et *Balanus crenatus*. Leurs nauplii et cypris sont présents toute l'année dans le plancton.

Ces trois espèces sont surtout abondantes dans le Pas-de-Calais et sont limitées à quelques stations côtières et à la sortie des estuaires où parfois elles dominent. Dans la zone d'influence du Rhin et de la Meuse (St. 2552, 1693 et 2689), *Balanus sp.* peut parfois représenter jusqu'à 90% du zooplancton non copépodien (fig. 27, a).

Les formes adultes sont inféodées aux enrochements naturels et artificiels La présence de larves dans les eaux du large provient du fait que ces formes peuvent se maintenir dans le plancton pendant plusieurs semaines sans se nourrir et sans se développer (Thorson, 1946) La présence d'un substrat convenable est le facteur déclenchant de la métamorphose de la larve cypris. Ainsi, dans le Pas-de-Calais, la dominance de *Elminia modestus* a été expliquée par le fait que l'émission larvaire de cette espèce correspond à l'époque (été-automne) où le substrat rocheux est lavé des épaisses couches de vase à *Polydora ciliata* : par contre, les autres espèces apparaissent au printemps et trouvent difficilement à se fixer à cause de la présence de ces vers annélides (Hecq, 1975).

Les larves de crustacés décapodes caractérisent surtout le plancton d'été. Les larves zoé de *Carcinus moenas* sont abondantes d'avril à septembre avec un maximum en fin avril. Le stade mégaloque qui succède au stade zoé est présent uniquement en été : seules les larves de cette époque subissent la métamorphose (Lenglos, 1964).

Des zoé de *Porcellana longicornis*, reconnaissables aux cornes de la carapace, se rencontrent en été. Une seule espèce de macroure, *Crangon crangon* est présente toute l'année, mais peu abondante. Celle-ci est strictement limitée à la zone I sud (fig. 27,b).

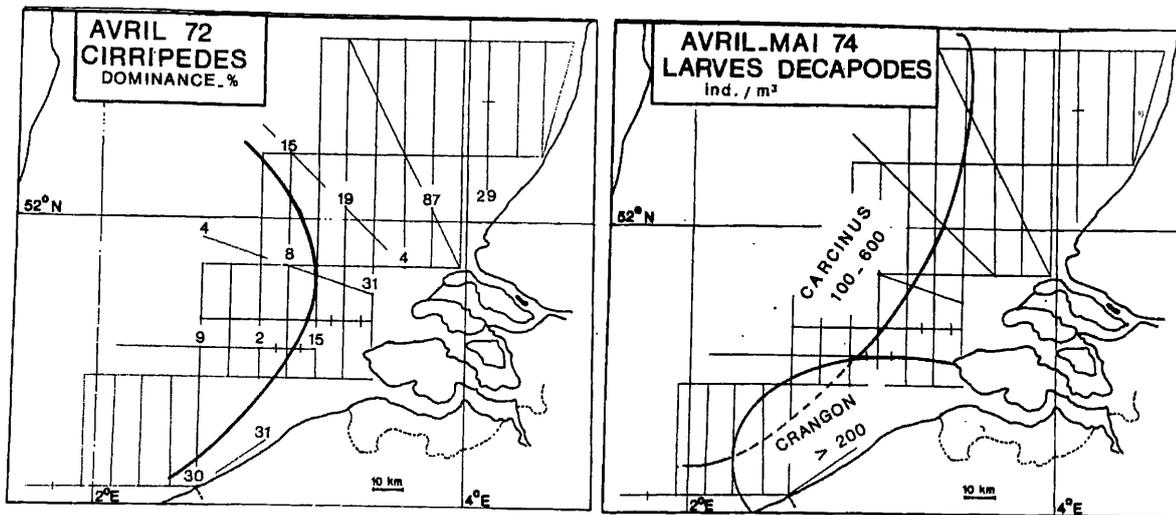


Figure 27 a, b (légende, voir texte)

2.5. Les mysidacés.

Les mysidacés ne sont classés parmi le méroplancton que parce qu'ils se déplacent entre l'épibenthos et le pélagos (Hecq, 1981) On ne les trouve en grand nombre en face de la côte belge qu'à la fin de l'automne. Une station fixe de 72 heures, réalisée en décembre 1971 à la sortie de l'Escaut, a montré la présence de cinq espèces : sp. A *Schistomysis spiritus*, sp. B *Schistomysis kervillei*, Sp. C *Mesopodopsis slabberi*, Sp. D, *Gastrosaccus sanctus*, Sp. E *Gastrosaccus spinifer*. Toutes ces espèces sont euryhalines et eurythermes, néritiques et même littorales (Tattersall, 1951) Les deux premières espèces sont de loin les plus abondantes) les trois autres espèces sont en un petit nombre relativement constant au cours du temps. Leur abondance tend vers des valeurs maximales quand les courants de direction nord-ouest commencent à entraîner l'eau de l'Escaut. Ceci est conforme à l'observation selon laquelle les mysidacés sont plus nombreux dans les eaux d'estuaires (Tattersall, 1951).

L'abondance moyenne des mysidacés calculée pour chaque direction de courant s'établit à :

- courant nord-est = 22 ind./m³
- courant nord-ouest = 78 ind./m³
- courant sud-ouest = 24 ind./m³
- courant sud-est = 17 ind./m³.

Les fluctuations de la biomasse des mysidacés en phase avec les marées, importantes au début de l'expérience, s'atténuent après le 3ème cycle (fig. 28) probablement en relation avec l'augmentation de la turbulence de l'eau. En effet la mer, relativement calme pendant les trois premiers cycles de marée, est devenue beaucoup plus agitée par la suite. On a montré (Hecq et Heyden, 1971, Pichot et Hecq, 1972) que cette oscillation était liée au mouvement des masses d'eau, lui-même fonction des courants de

marée. Lors du courant de flot (NE/SE) amenant des masses d'eau du large, la communauté planctonique est riche en copépodes et en cnidaires et en chaetognathes, et pauvre en mysidacés. Par contre, les courants de jusant (N-O/S-O) amènent des eaux de l'Escaut où la situation est inversée.

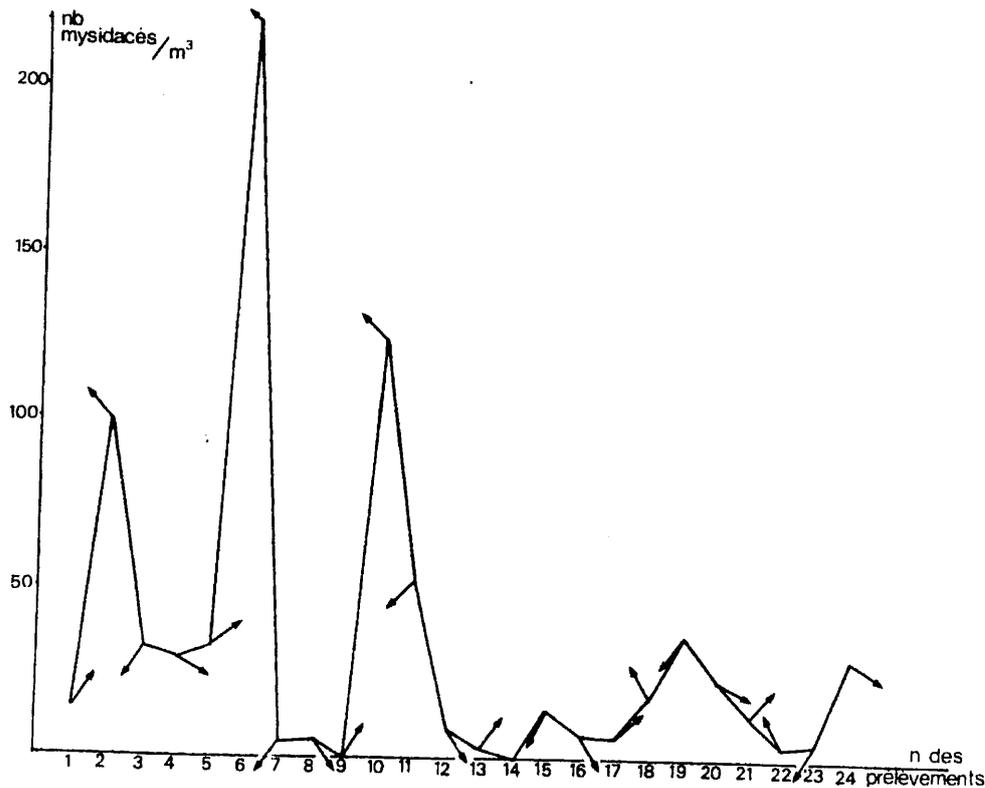


Figure 28 Variations de l'abondance des mysidacés au cours d'un cycle de 72 heures à l'entrée de l'Escaut (06-12-71 17h20 au 09-12-71 16h54) (la flèche représente la direction du courant de marée)

L'observation de différences nettes et assez constantes entre les biomasses des populations venant de l'Escaut et celles venant du large, pendant les trois premiers cycles de marée, permet de suggérer que les masses d'eau d'origine et de qualité zooplanctoniques différentes, ne se mélangent guère pendant cette période de mer relativement calme.

Ces résultats sont confirmés par les résultats des dosages de PO_4^{--} (Elskens, 1971). On observe une chute brusque de la teneur en PO_4^{--} lors du courant de nord-est.

Après le quatrième cycle, les différences observées entre les populations ne sont plus significatives et l'hypothèse d'une augmentation de la turbulence de l'eau provoquant un brassage des populations, c'est-à-dire leur homogénéisation, est à envisager. Dans cette hypothèse, les populations sortant de l'Escaut ne se mêlent normalement pas, au niveau du point 6, à celles du large, du moins par temps calme. L'augmentation de la turbulence entraînerait la rupture de cette ségrégation (Hecq et Heyden, 1971)

Les mysidacés sont des zooplanctontes de grande taille, susceptibles d'influer fortement sur la biomasse : des essaims de *Praunus flexuosus* dans l'estuaire de l'Escaut (Oosterschelde) atteignent en juin-juillet 50.000 individus par m^3 .

2.6. Les larves de cnidaires.

Les anthoméduses, leptoméduses et limnoméduses constituent la phase planctonique du cycle des hydrozoaires, l'autre phase (polype) étant benthique. Ces animaux font donc partie du méroplancton et sont des carnivores de deuxième et même de troisième ordre.

Il existe en zone tempérée (Hoevenaghel, 1976) des trachyméduses et des narcoméduses (animaux holoplanctoniques) mais aucun exemplaire ne fut jamais rencontré.

L'espèce la plus abondante *Phialidium hemisphaericum* est présente en grande abondance pendant les mois d'août et de septembre avec des maxima dans le nord du réseau (200 ind./m³) Cette espèce se nourrit de *Sagitta setosa* et de larves de poissons.

Obelia sp. et *Sarsia prolifera* viennent ensuite : elles se capturent également dans la partie nord du réseau et en automne.

Hoevenaghel (1976) signale en tout une vingtaine d'autres espèces réparties çà et là en baie sud. D'une manière générale, ces méduses contribuent à augmenter la diversité de la communauté zooplanctonique en automne et sont responsables d'une prédation importante des herbivores comme aussi des sagittes et des larves de poissons.

2.7. Les autres larves méroplanctoniques.

Les larves de mollusques et de bryozoaires qui ont été signalées dans le Pas-de-Calais (Hecq, 1975) sont présentes en très petit nombre de février à mai et en automne, et n'influencent guère l'écosystème.

2.8. Les larves de poissons.

Les poissons ne sont représentés dans le plancton que par leurs oeufs et leurs larves. Ces formes ont fait l'objet d'une étude détaillée (Van de Velde et Declerck, 1976)

Les clupéidés sont les formes les plus abondantes : ainsi, le long de la côte belge, en avril et en mai, les valeurs pour *Clupea sprattus* dépassent 100 oeufs par m³ et en juin, *Engraulis encrassicolis* atteint les mêmes valeurs.

Cette distribution correspond aux aires de ponte localisées au large de la côte belge.

Une autre espèce exploitée commercialement, *Pleuronectes platessa*, a son aire de ponte au large de la côte belge. La ponte est strictement limitée dans l'espace (Noord Hinder) et dans le temps (deuxième semaine de janvier et première semaine de février)

Les oeufs émis sont transportés vers le nord par le courant résiduel, éclosent pendant ce transport et se métamorphosent au niveau de la Wadden Zee (Harding 1974)

Des prélèvements réalisés en janvier et février 1978 ont montré qu'en plus de ce transport vers le nord-est, ces oeufs et larves subissaient une diffusion perpendiculaire aux lignes de courant. Cependant, cette diffusion latérale s'arrête au niveau du Thorthon Bank, parallèle à la côte et situé à 20 km au large du delta, de telle sorte qu'aucun oeuf ou larve n'atteint l'estuaire de l'Escaut, alors que jadis l'Escaut était une nursery comme la Wadden Zee.

3. Discussion: caractérisation des communautés planctoniques.

3.1. Origine des communautés.

L'examen qualitatif du zooplancton montre que, du point de vue faunistique, la baie sud de la mer du Nord et la Manche ne sont guère différentes.

La première caractéristique de ces eaux est l'abondance relative des espèces méroplanctoniques, en raison de leur situation géographique limitée au plateau continental, riche en sédiments sablo-vaseux. Ce méroplancton comprend des larves d'invertébrés benthiques (trochophores, véligères, larves d'échinodermes, nauplii et cypris de cirrhipèdes, larves zoé de décapodes et méduses d'hydrozoaires), mais aussi oeufs et stades larvaires de nombreuses espèces de poissons (Raymond, 1963). Le caractère néritique est confirmé par la dominance d'espèces holoplanctoniques qui ne se rencontrent jamais dans les eaux océaniques telles que : *Temora longicornis*, *Acartia clausi*, *Centropages hamatus*, *Euterpina acutifrons* et *Labidocera wollastoni*, *Oikeploura dioïca*, *Sagitta setosa* et *Pleurobrachia pileus*. Les espèces océaniques sont au contraire pratiquement inexistantes.

La seconde caractéristique est que les communautés holoplanctoniques dominantes ont des compositions relatives semblables en baie sud et dans la Manche, compte tenu du temps de déplacement des masses d'eau. Seules quelques stations situées au nord du réseau présentent une composition faunistique différente (existence de *Calanus finmarchicus* etc.) Ceci permet d'admettre que d'une manière globale, la Manche est la source principale de la plupart des communautés holoplanctoniques de la baie sud. Les espèces méroplanctoniques par contre n'obéissent pas à cette règle, et sont d'origine locale, comme d'ailleurs certaines espèces de copépodes (*Euterpina acutifrons*, *Labidocera wollastoni*)

Du point de vue strictement qualitatif, on voit apparaître un certain nombre de taches provenant de la Manche et se déplaçant vers le nord-est, selon la direction générale des courants. Ce transport a lieu au début du printemps pour les copépodes *Temora*

longicornis et *Acartia clausi*, aux mois d'avril et mai pour les cladocères, et au début de l'automne pour *Sagitta setosa*.

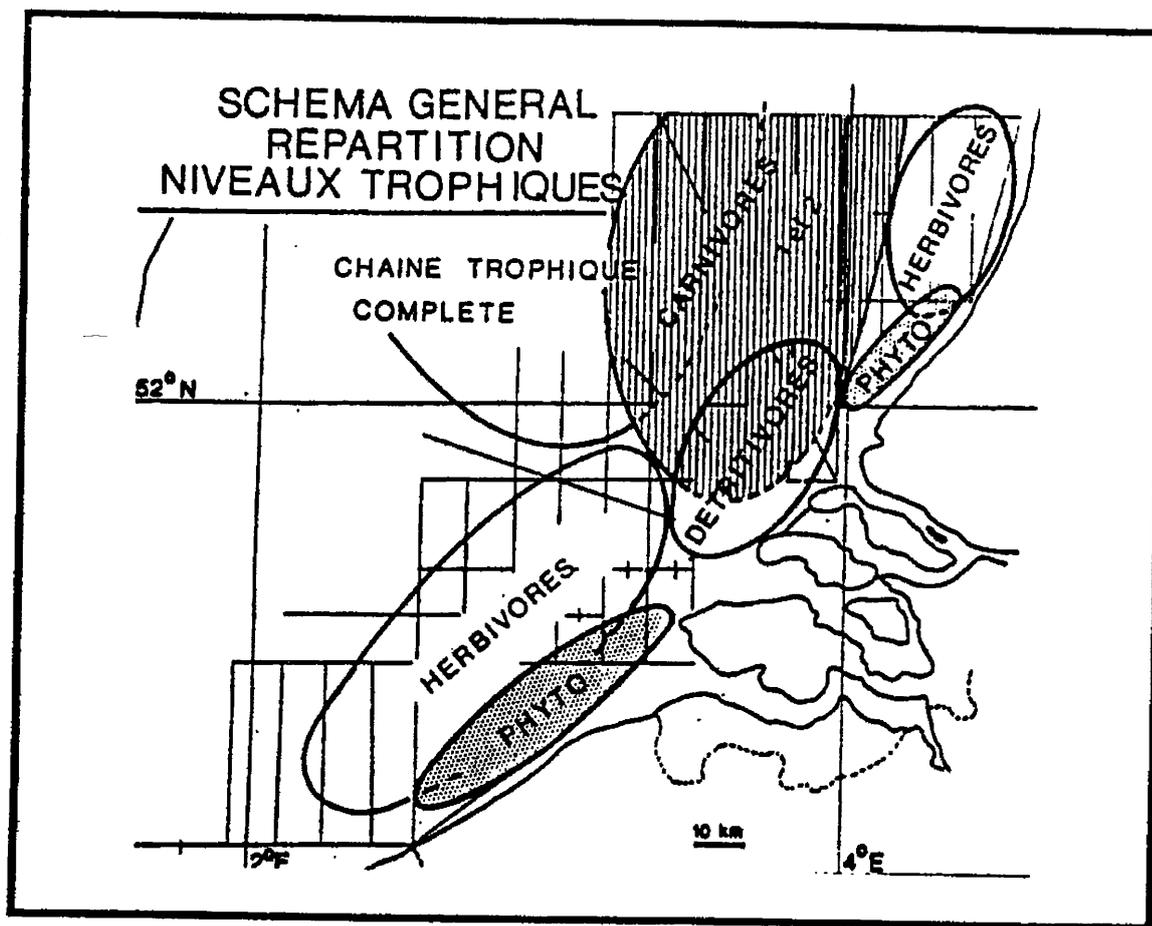


Fig 29 Distribution des dominances des principaux niveaux trophiques en Baie Sud de la mer du Nord

Une deuxième originalité est que, parallèlement à cette évolution saisonnière, la diversité des espèces augmente. Un nombre maximum d'espèces apparaît en été, et cette situation perdure pendant toute la saison, de telle sorte qu'il n'y a pas de véritable pic automnal.

Une troisième originalité est que le sommet du pic de chaque niveau trophique se trouve retardé à mesure qu'on s'écarte vers le nord, l'écart entre sommets pouvant atteindre jusqu'à quinze jours à un mois.

3.2. Répartition spatiale des communautés.

La baie sud est surtout originale par la mise en place dès la fin du printemps d'une distribution spatiale stationnaire de communautés zooplanctoniques étagées dans l'axe du courant résiduel et définies chacune par un niveau trophique dominant.

On peut caractériser cet état stationnaire en groupant les données faunistiques en fonction des différentes zones (fig. 29) :

Dans le sud du réseau, les espèces dominantes peu nombreuses sont surtout des herbivores : *Temora longicornis*, *Pseudocalanus elongatus*, *Centropages typicus* et *Oikopleura dioica*, mais une espèce à tendance carnivore, *Acartia clausi*, se rencontre également.

- Dans la zone II sud, ces espèces ne sont jamais abondantes, ce qui établit une grande analogie avec la situation dans le Pas-de-Calais.

- Dans la zone I sud, à proximité de la côte belge, les mêmes espèces sont très peu abondantes. Cette région côtière est surtout caractérisée par la présence du phytoplancton.

- C'est à la lisière des zones I sud et II sud que les espèces herbivores, représentées surtout par *Temora longicornis*, atteignent des abondances considérables dans une bande située en bordure des taches de phytoplancton. C'est dans cette bande que le nombre de nauplii est le plus élevé et que se manifestent le mieux les pics de printemps et d'automne (fig.4.28). Cette bande se signale aussi par l'abondance d'une larve méroplanctonique, *Lanice conchilega*, dont les adultes sont indirectement tributaires des copépodes (pelotes fécales)

Ce cloisonnement strict est probablement dû à l'activité reproductrice permanente qui se passe dans la région.

La région nord est beaucoup plus riche en nombre d'espèces.

- Dans la zone II nord, *Acartia clausi*, une espèce moins strictement herbivore, domine, mais diverses espèces herbivores sont également abondantes : *Calanus finmarchicus*, *Centropages hamatus*, *Paracalanus parvus*, *Pseudocalanus elongatus*, *Oikopleura dioica* etc. à côté de larves méroplanctoniques d'échinodermes, d'annélides, etc.

En outre, il apparaît dans cette zone quelques carnivores appartenant à différents niveaux (sagittes, cténaïres) ,de telle sorte que la chaîne trophique est très diversifiée, très stable et plus complète qu'en d'autres endroits de la baie sud.

- Dans la zone I nord, près de la côte hollandaise, se retrouve une situation analogue à celle de la côte belge. Par contre, plus au large, dominant nettement des espèces à tendance carnivore : *Acartia clausi*, *Euterpina acutifrons*, franchement carnivores *Labidocera wollastoni*, *Evadne nordmanni*, *Podon leuckarti*, *pleurobrachia pileus* ou détritiphages, *Noctiluca miliaris*.

Dans cette bande de 60km de large et d'au moins 120 km de long, 60 % des espèces présentes appartiennent donc à des niveaux trophiques supérieurs à celui des herbivores.

Dans cette région, l'abondance du zooplancton est en moyenne plus faible qu'en zone I sud, mais la biomasse est plus élevée (plus d'adultes)

Dans la zone I, on peut ainsi distinguer trois régions où domine un niveau trophique particulier et différent des deux autres : la côte belge avec le phytoplancton, la zone I sud avec les herbivores, et la zone I nord avec les carnivores. Les populations sont bien fournies dans les trois régions ainsi caractérisées. La zone II sud est occupée par des herbivores, la zone II nord, par une communauté formant une pyramide trophique complète.

Cette disposition en trois niveaux trophiques successifs sur une aussi grande échelle serait une aberration si elle n'était pas l'image stationnaire d'un phénomène

dynamique. En effet, il n'est pas possible qu'un système dominé par un seul niveau trophique subsiste sans qu'intervienne un apport du niveau inférieur pendant une période aussi longue (été-automne) et sur une surface aussi grande (60 x 100 km) Il doit être tenu compte du temps d'écoulement vers le nord-est de masses d'eau dans lesquelles se succèdent les niveaux trophiques définis ci-dessus : le courant résiduel moyen en zone I est de l'ordre de $2,3$ à $3,4 \cdot 10^{-2}$ m.sec⁻¹ et donc, théoriquement, il s'écoule trois semaines environ entre le moment où une masse d'eau (où les herbivores dominent) se trouve au large de l'estuaire de l'Escaut et le moment où cette masse d'eau (où les carnivores dominent) arrive au large des côtes hollandaises occidentales. C'est précisément le délai qui, d'après nos observations, sépare les pics d'herbivores et de carnivores en baie sud.

Cette hypothèse appelle deux remarques.

A. La plupart des espèces zooplanctoniques proviennent du Pas-de-Calais et subissent une "promotion" à la production à des endroits privilégiés de la baie sud (zone I sud).

B. La position relative des maxima des consommateurs primaires (herbivores) et des producteurs primaires (phytoplancton) n'est pas aussi facilement explicable que celle des niveaux trophiques supérieurs.

En effet, les herbivores se localisent au large du phytoplancton et non en aval (par rapport au courant résiduel) comme les carnivores le sont par rapport aux herbivores.

4. Résumé

- Les communautés zooplanctoniques de la Baie Sud de la Mer du Nord sont pour la plupart originaires de la Manche

- La baie sud est le siège d'une augmentation des abondances et des biomasses zooplanctoniques

- L'abondance maximum est située en bordure des taches de phytoplancton (surtout frontière entre les zones I sud et II sud) Cette abondance résulte de l'émission de nombreux nauplii de *Temora longicornis*.

- Il y a mise en place dès la fin du printemps d'une distribution spatiale stationnaire de communautés zooplanctoniques étagées le long du courant résiduel atlantique et définies chacune par un niveau trophique dominant

* les communautés phytoplanctoniques principales, en face de la côte belge dominées par *Phaeocystis poucheti* au printemps-été

* les communautés d'herbivores entre zone IS et zone IIS dominées par *Temora longicornis*

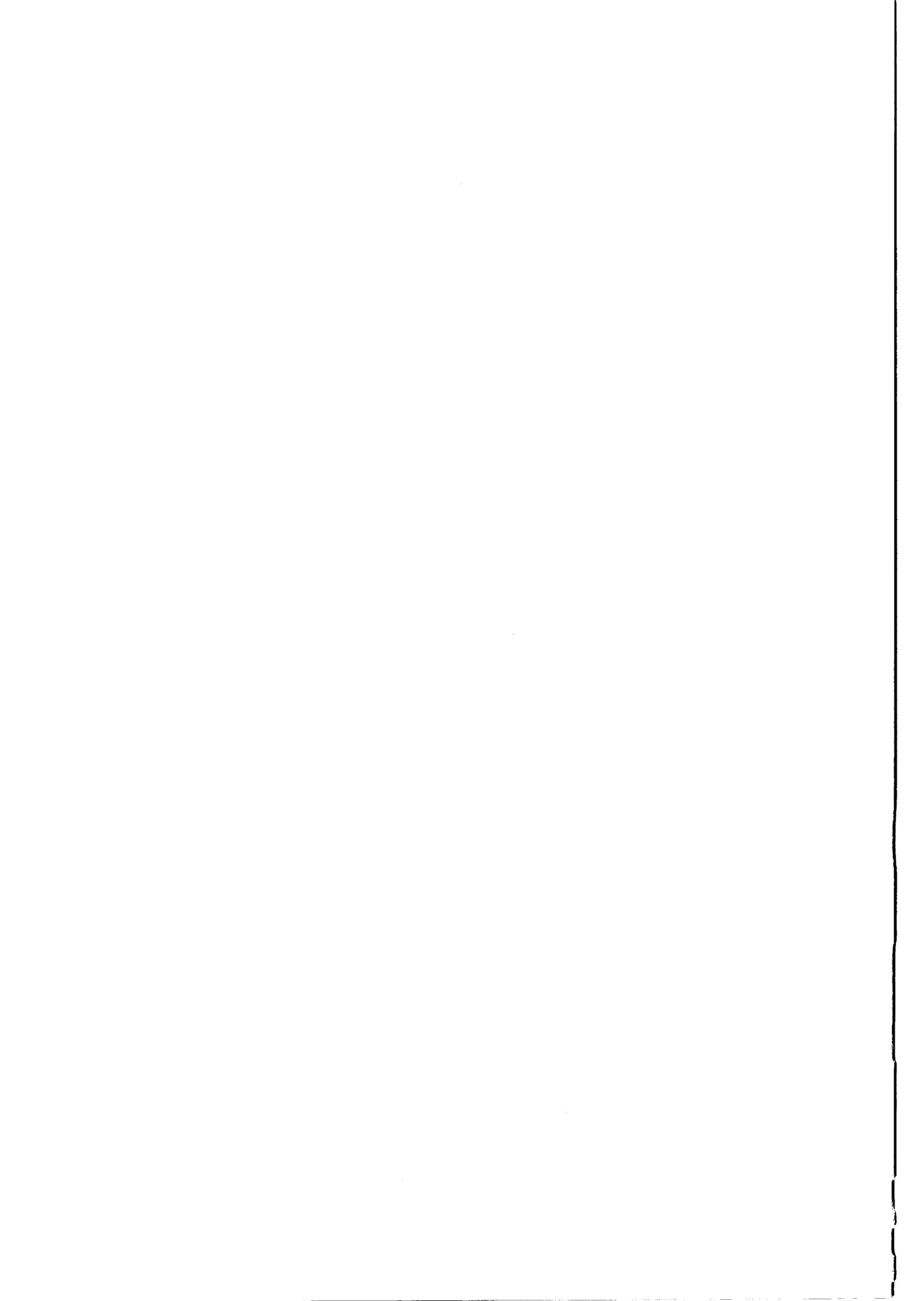
* les communautés de carnivores en zone IN dominées par des formes différentes selon la saison:

cladocères au printemps-été

Sagitta setosa en automne

* les communautés d'omnivores au niveau et au nord du delta.

- En zone II, les communautés zooplanctoniques sont groupées et forment une chaîne trophique plus complète.



Programme d'Impulsion en Sciences Marines
Services du Premier Ministre
Programmation de la Politique Scientifique
1992-1996
contrat n° MS/12/090

Annexe 4

*Approche expérimentale pour l'étude de la
production et de la sédimentation des pelotes
fécales de copépodes en mer du Nord.*

C. Frangoulis, A. Goffart et J.H. Hecq.

Université de Liège, Unité d'Ecohydrodynamique

Programme d'Impulsion en Sciences Marines
Services du Premier Ministre
Programmation de la Politique Scientifique
1992-1996
contrat n° MS/12/090

Annexe 4

*Approche expérimentale pour l'étude de la
production et de la sédimentation des pelotes
fécales de copépodes en mer du Nord.*

C. Frangoulis, A. Goffart et J.H. Hecq.

Université de Liège, Unité d'Ecohydrodynamique

Table des matières

1. INTRODUCTION.....	1
1.1. LA MER DU NORD.....	1
1.1.1. Situation géographique.....	1
1.1.2. Hydrologie.....	1
1.1.3. Importance économique de la mer du Nord.....	4
1.1.4. Place du plancton dans l'écosystème "mer du Nord".....	5
1.2. FLUX DE MATIERE ORGANIQUE PARTICULAIRE DANS LA COLONNE D'EAU.....	7
1.2.1. Rôle du zooplancton dans la redistribution de la matière organique.....	7
1.2.2. Importance écologique des pelotes fécales.....	9
1.2.3. Description des pelotes fécales de copépodes.....	10
1.2.4. "Origine et destinées" des pelotes fécales.....	12
2. MATERIEL ET METHODES	16
2.1. DESCRIPTION DU NAVIRE.....	16
2.2. CAMPAGNES D'ECHANTILLONNAGE.....	16
2.3. MANIPULATIONS EFFECTUEES A BORD DU BATEAU.....	16
2.3.1. Récolte du zooplancton.....	16
2.3.2. Mesure de la production de pelotes fécales.....	17
2.3.3. Protocole pour la récolte des pelotes fécales.....	18
2.4. MANIPULATIONS A TERRE.....	19
2.4.1. Mesure des biomasses zooplanctoniques.....	19
2.4.2. Analyse faunistique.....	19
2.4.3. Sédimentation.....	19
2.5. ANALYSE STATISTIQUE.....	22
3. ETUDE D'UNE PROCEDURE ADAPTEE POUR LA RECOLTE ET L'ETUDE DES PELOTES FECALES.....	24
3.1. COMPARAISON DES DIFFERENTES METHODES DE RECOLTE DE PELOTES FECALES DE COPEPODES.....	24
3.1.1. Les pièges à sédiment (in situ).....	24
3.1.2. Les bouteilles Niskin (in situ).....	25
3.1.3. La mise en culture de copépodes (in vitro).....	26
3.1.4. Le collecteur de pelotes (ce travail).....	27
3.2. MISE AU POINT D'UNE METHODE QUANTITATIVE DE MESURE DE VITESSE DE SEDIMENTATION.....	29
3.2.1. Hypothèses de travail.....	29
3.2.2. Optimisation de quelques étapes expérimentales.....	29
3.2.3. Analyse des distributions de taille et de vitesse.....	31
3.2.4. Conclusions, avantages de la méthode.....	34

4. RESULTATS DES CAMPAGNES ET DISCUSSION.....	35
4.1. PRODUCTION DE PELOTES FECALES.....	35
4.2. VITESSE DE SEDIMENTATION.....	38
4.3. SYNTHESE DES RESULTATS OBTENUS POUR LES STATIONS DE REFERENCE EN ZONE BELGE.....	39
5. CONCLUSION	40
6. BIBLIOGRAPHIE.....	43
7. ANNEXES.....	49
7.1. LE NAVIRE OCEANOGRAPHIQUE.....	49
7.2. FICHIER-TYPE	50

1. INTRODUCTION.....	1
1.1. LA MER DU NORD.....	1
1.1.1. <i>Situation géographique.....</i>	<i>1</i>
1.1.2. <i>Hydrologie.....</i>	<i>1</i>
1.1.2.1. Les circulations transitoire et résiduelle.....	1
1.1.2.2. Stratification.....	2
1.1.2.3. Température et salinité de surface.....	3
1.1.3. <i>Importance économique de la mer du Nord.....</i>	<i>4</i>
1.1.4. <i>Place du plancton dans l'écosystème "mer du Nord".....</i>	<i>5</i>
1.2. FLUX DE MATIERE ORGANIQUE PARTICULAIRE DANS LA COLONNE D'EAU.....	7
1.2.1. <i>Rôle du zooplancton dans la redistribution de la matière organique.....</i>	<i>7</i>
1.2.2. <i>Importance écologique des pelotes fécales.....</i>	<i>9</i>
1.2.3. <i>Description des pelotes fécales de copépodes.....</i>	<i>10</i>
1.2.3.1. La membrane péritrophique.....	10
1.2.3.2. Contenu.....	11
1.2.3.3. Pigments.....	11
1.2.4. <i>"Origine et destinées" des pelotes fécales.....</i>	<i>12</i>
1.2.4.1. Production.....	12
1.2.4.2. Sédimentation.....	12
a. Conditions hydrodynamiques.....	12
b. Propriétés des pelotes.....	13
1.2.4.3. Dégradation.....	14
a. Dégradation par les microorganismes.....	14
b. Dégradation par les copépodes.....	15
i) coprorhexie.....	15
ii) coprochalie.....	15
iii) coprophagie.....	15

1. INTRODUCTION

1.1. La mer du Nord

1.1.1. Situation géographique

La mer du Nord est située sur le plateau continental nord-occidental européen. Elle est définie par l'ICES (International Council for the Exploration of the Sea) comme la mer délimitée par les lignes côtières du Royaume-Uni, de la Norvège, du Danemark, de l'Allemagne, des Pays-Bas, de la Belgique et de la France. Ses frontières imaginaires se situent au nord avec l'océan Atlantique entre l'Ecosse et la Norvège (62°N 5°W), au sud-ouest à l'entrée de la Manche (5°W), et à l'est avec la mer Baltique au niveau du Kattegat, entre la Suède et le Danemark (NSQSR, 1993).

Ainsi délimitée, sa superficie est de 750.000 km² et son volume est de 94.000 km³. C'est une mer épicontinentale, sa profondeur moyenne oscille autour des 100m. Elle s'approfondit à l'approche de l'océan Atlantique (jusqu'à 100m à la fin de la Manche et jusqu'à 200m vers le nord) ainsi que le long des côtes norvégiennes (jusqu'à 700m dans la tranchée norvégienne) (NSQSR, 1993; Lee, 1970).

1.1.2. Hydrologie

1.1.2.1. Les circulations transitoire et résiduelle

La circulation transitoire comprend les processus à mésoéchelle tels que les marées et les tempêtes (Djenidi *et al.*, 1986). La mer du Nord est caractérisée par de fortes marées et tempêtes qui ont une action immédiate et intense sur les communautés planctoniques (Nihoul, 1980; Nihoul et Hecq, 1984; Otto *et al.*, 1990).

Par circulation résiduelle nous entendons les phénomènes à macroéchelle, c'est-à-dire les courants moyens sur un temps suffisamment long pour couvrir plusieurs périodes de marée et donc, annuler la majorité des oscillations de marée et des courants transitoires dus au vent (Nihoul et Ronday, 1975; Lee, 1970). La connaissance de la circulation résiduelle est de grande importance pour la compréhension de la distribution spatiale des nutriments, des populations biologiques et des temps de résidence des polluants (Nihoul, 1980; Djenidi, 1986).

Les flux majeurs d'eau dans la mer du Nord sont (figure 1.1.) :

a) deux entrées d'eau atlantique de salinité supérieure à 35psu. D'une part, un courant venant du nord qui passe au large des côtes norvégiennes (représentant un flux de $10^6 \text{ m}^3/\text{s}$) et dont la majeure partie entre dans le Skagerrak. D'autre part, un courant d'eau atlantique venant de la Manche (représentant un flux de $10^5 \text{ m}^3/\text{s}$) et se dirigeant vers le Skagerrak en reprenant les eaux des fleuves de la baie Sud qui longent les côtes.

b) une sortie d'eau peu salée (<32psu), en provenance du Skagerrak et qui s'étend vers le nord, en surface. Cette eau (représentant un flux de $10^6 \text{ m}^3/\text{s}$) est un mélange d'eaux du centre de la mer du Nord, de la mer Baltique et d'un apport d'eau douce venant du ruissellement des côtes Norvégiennes (Böhnecke, 1922; NSQSR, 1993; Lee, 1970; Hill, 1973).

En baie Sud de la mer du Nord, la circulation d'eau, est surtout influencée par l'entrée d'eau atlantique par la Manche et les apports d'eau douce de la Meuse, de l'Escaut et du Rhin.

1.1.2.2. Stratification

Pendant les mois d'hiver, la majorité des eaux de la mer du Nord sont mélangées verticalement. A la fin du printemps, l'augmentation de la radiation solaire fait apparaître une thermocline dont la profondeur augmente de mai à septembre (cette profondeur varie suivant les régions). En automne, les tempêtes et le refroidissement de la surface détruisent la thermocline. Cette stratification des eaux peut être due à un gradient thermique et/ou halin (figure 1.2.). Certaines régions (Skagerak, Kattegat, côtes norvégiennes) restent stratifiées toute l'année. Par contre, les régions peu profondes, comme en baie Sud de la mer du Nord et en Manche, sont mélangées toute l'année. Il s'agit d'une région caractérisée par de forts courants de marée qui mélangent verticalement la colonne d'eau pendant toute l'année. La stratification thermique de l'eau ne s'observe que dans la partie nord de la baie Sud (NSQSR, 1993; Lee, 1970).

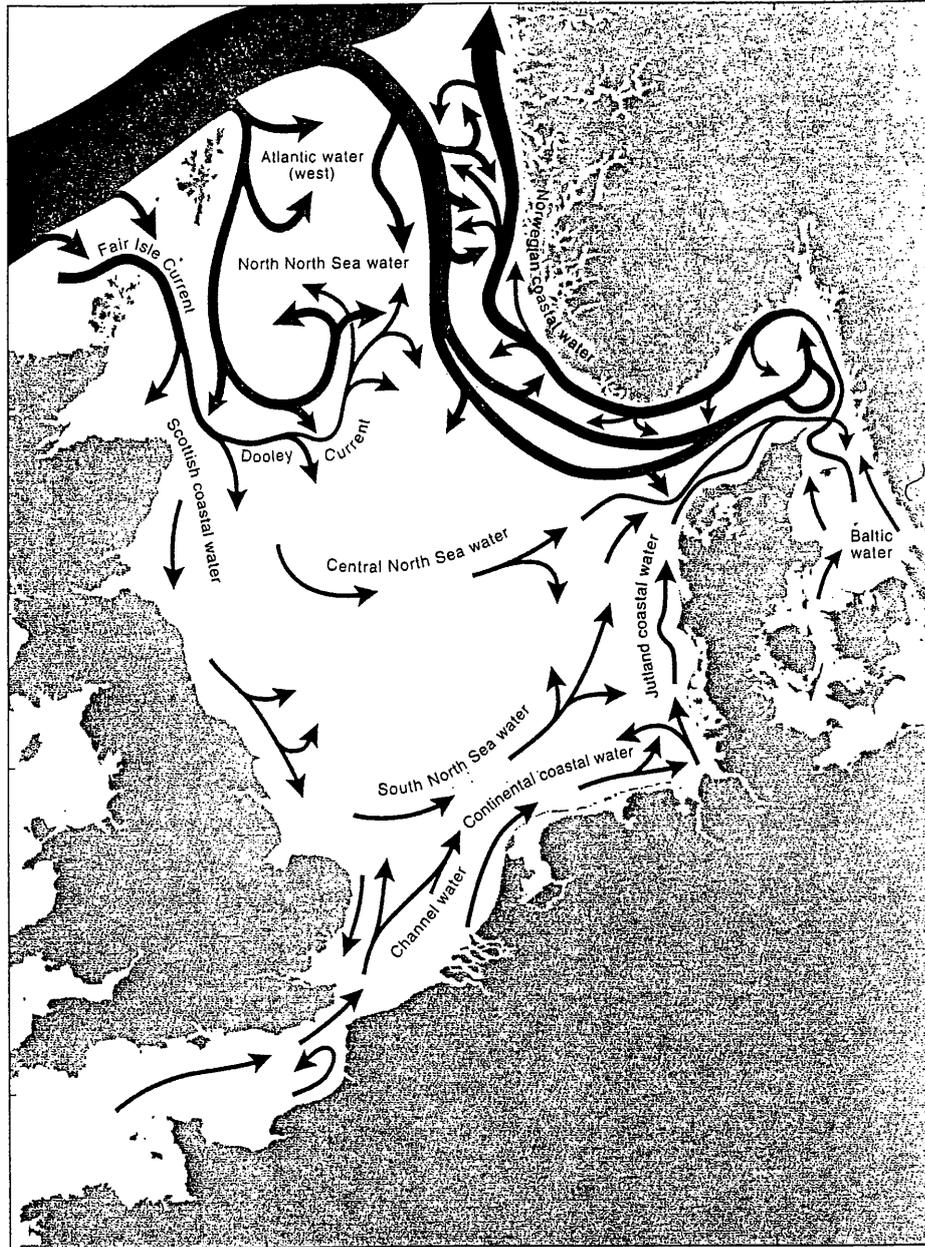


figure 1.1. : La circulation générale en mer du Nord. La largeur des flèches indique l'importance du volume transporté. D'après Turrell (1992).

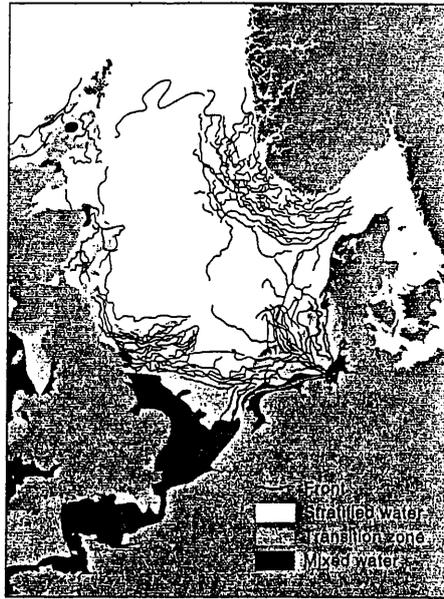


figure 1.2. : Zones de transition entre zones mélangées et stratifiées de la mer du Nord. D'après Becker et Wagner (1993).

1.1.2.3. Température et salinité de surface

A cause du caractère semi-clos de la mer du Nord, les variations de température et de salinité sont plus importantes que dans l'atlantique Nord, aux mêmes latitudes (NSQSR, 1993).

La salinité de surface ne varie, de manière importante, qu'au niveau des régions côtières. Dans les entrées d'eau atlantique, la salinité se situe entre 35,3psu et 35,0psu; et est généralement plus élevée en hiver qu'en été. Par contre, en région côtière, elle atteint ses minima (29-30 psu) et est plus élevée en été. La distribution spatiale reste approximativement la même tout au long de l'année (figure 1.3.) (Otto *et al.*, 1990).

La température de surface oscille suivant un cycle annuel très net surtout en zone côtière avec des maxima (de 22° à 12°C) au mois d'août, et les minima (de 7° à 2°C) entre février et mars (figure 1.4.). Les plus grandes variations se situent près des côtes, les plus petites, elles, s'observent dans la partie nord de la mer du Nord (NSQSR, 1993; Otto *et al.*, 1990). La distribution des isocourbes présente quelques différences importantes avec celles de la salinité (Otto *et al.*, 1990).

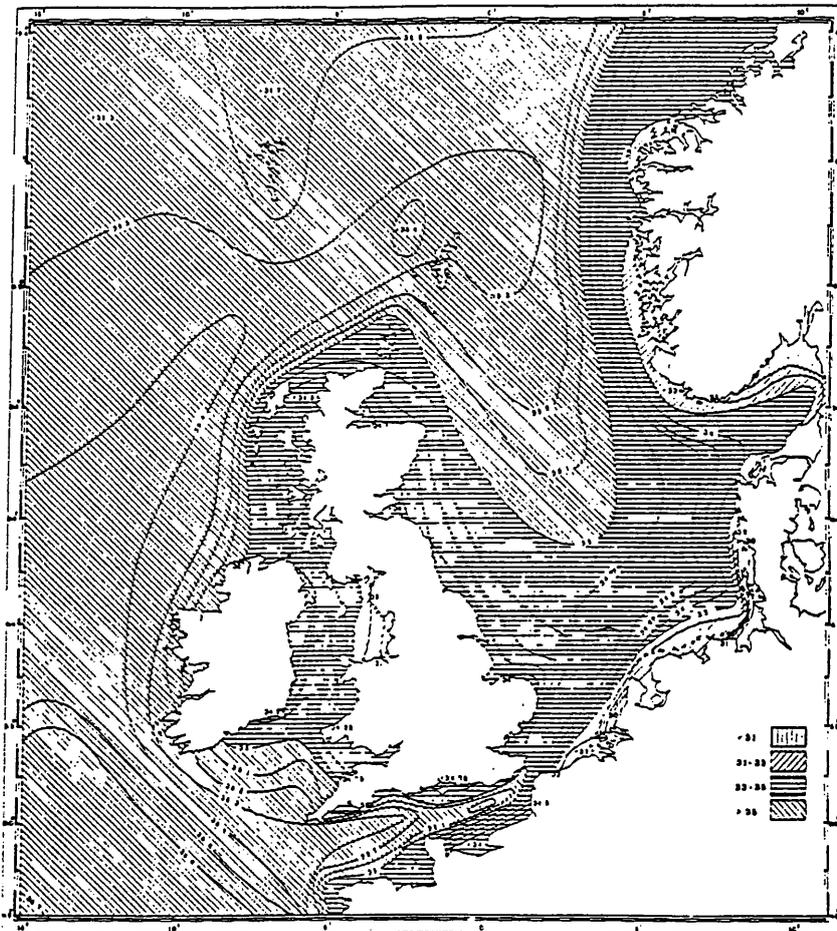
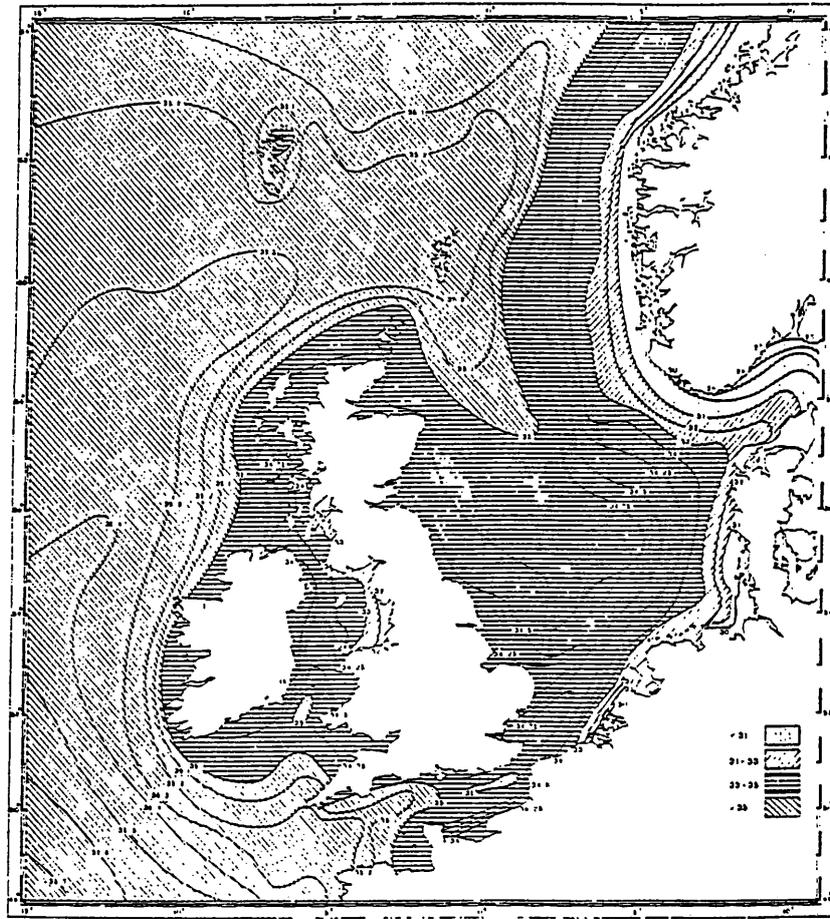


figure 1.3. : Salinité de surface moyenne au mois d'août (en haut) et au mois de février (en bas). D'après l'ICES (1962).

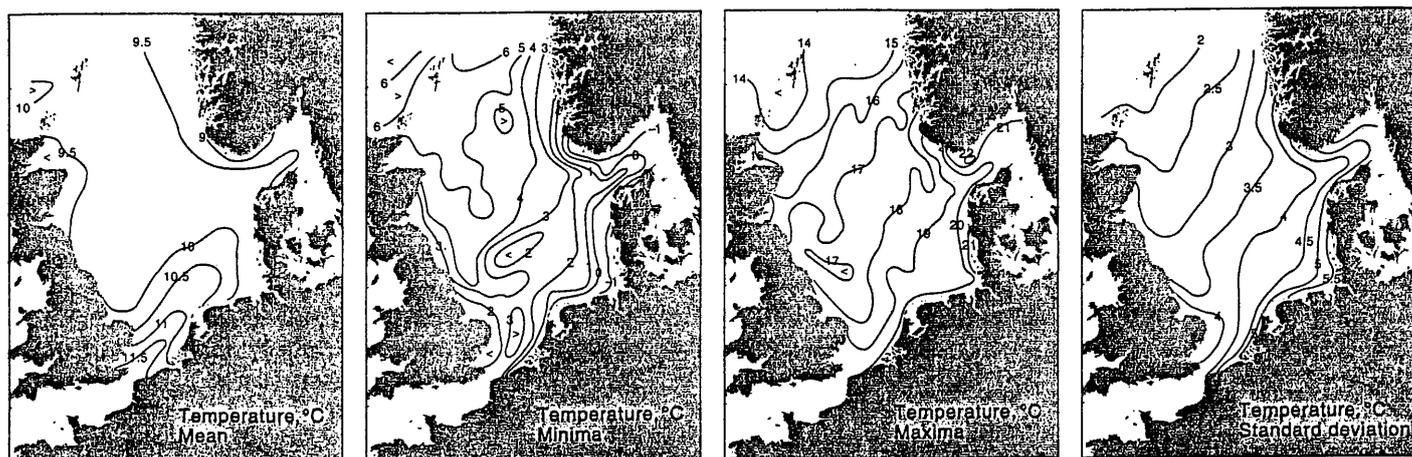


figure 1.4. : Températures de surface de la mer du Nord, 1981-1990. D'après Becker et Wegner (1993).

1.1.3. Importance économique de la mer du Nord (NSQSR, 1993)

La mer du Nord est une des mers les plus exploitées en terme de ressources naturelles (pêche, industries pétrolières). Le volume de la pêche en mer du Nord s'élève à 2,2 millions de tonnes par an, soit 2,2% de la pêche mondiale, dans une région qui ne constitue pas plus de 0,2% de la superficie immergée du globe. Si l'on rapproche ce volume de celui de la pêche dans les eaux méditerranéennes de l'union européenne qui n'est que de 0,72 million de tonnes pour une superficie quatre fois plus grande que la mer du Nord, il apparaît que les ressources biologiques renouvelables de la mer du Nord sont essentielles, et ce non seulement à l'échelle régionale.

Les activités liées aux industries du pétrole et du gaz en mer du Nord sont extrêmement importantes. Au niveau de l'Union européenne, la production y représente 7% de la production mondiale.

La circulation navale est très intense en mer du Nord (420.000 traversées par an). Cette région compte quelques uns des plus grands ports du monde, tels Rotterdam (le plus grand port du monde), Anvers, Hambourg, Amsterdam, Londres et le Havre.

La mer du Nord reçoit les eaux du Rhin, de la Meuse, de l'Escaut, de la Tamise et de l'Elbe qui drainent les grands bassins industriels européens. La plus grande partie des substances générées par l'homme affecte la partie sud de la mer du Nord. On estime à 900.000 tonnes la quantité d'azote et à 35.700 tonnes la quantité de phosphate rejeté dans la mer du

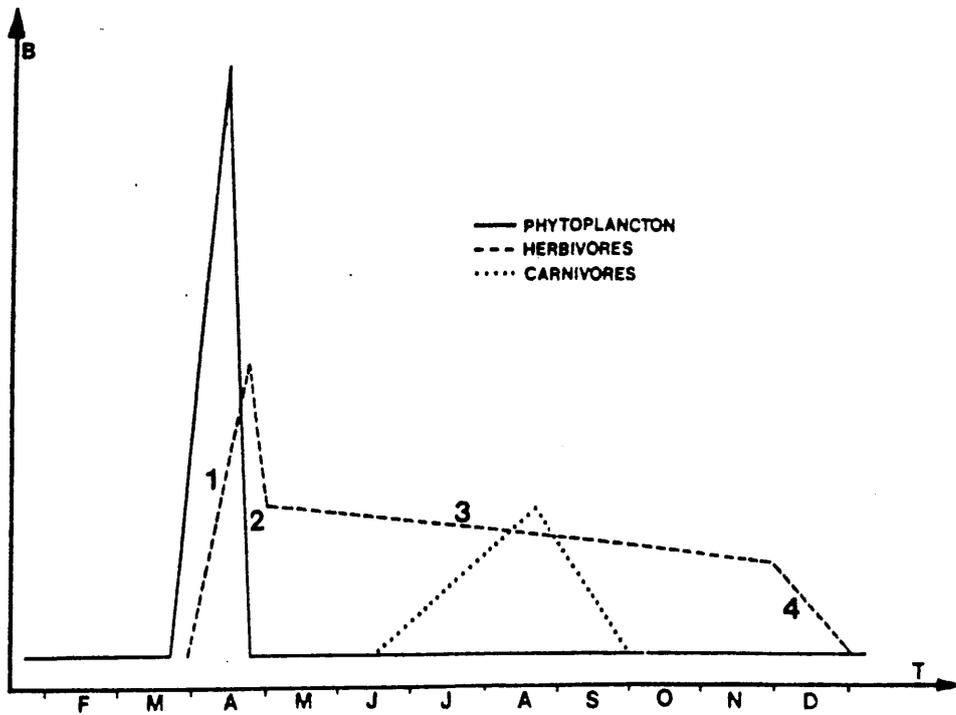


figure 1.5. : Essai de schématisation des relations phyto/zooplancton en baie Sud de la mer du Nord. D'après Hecq et Gaspar (1980).

En mer du Nord, le phytoplancton et le zooplancton sont à la base d'un des systèmes les plus exploités au monde en matière de pêche. Le zooplancton herbivore constitue le principal lien trophique entre phytoplancton et larves de poisson. L'abondance des stocks associée à une diversité spécifique relativement faible (par rapport aux eaux tropicales) de même qu'un taux de production assez important sont caractéristiques de l'écosystème "mer du Nord". Une autre caractéristique est l'extrême variabilité des facteurs environnementaux (aussi bien naturels qu'anthropiques) qui agissent sur cette mer peu profonde. Le système entier interagit de manière très sensible avec ces facteurs.

D'une manière générale, dans les mers et les océans, les espèces chimiques et biologiques sont extrêmement diluées, pourtant c'est leur rencontre dans l'espace et dans le temps qui détermine, en édifiant la "pyramide alimentaire", les zones de haute production biologique. Voilà pourquoi il importe de connaître les différents mouvements d'eau et la nature des interactions qui lient processus physiques, chimiques et biologiques.

La description de tout système pélagique doit prendre en compte l'influence de composantes non biologiques tels que la lumière, le vent, les courants marins, l'apport des fleuves,...

Cette approche expérimentale pluridisciplinaire permettra de développer, dans un second temps, des modèles numériques décrivant la dynamique de l'écosystème planctonique en mer du Nord en terme d'exportation de matière organique au sein du réseau trophique.

L'objectif de ce travail est de déterminer qualitativement et quantitativement la pression qu'exercent les organismes zooplanctoniques sur la production phytoplanctonique en tant que consommateurs primaires. Et ce, pour définir, d'une manière plus précise, les quantités potentielles de nourritures qui pourront servir à alimenter soit le réseau trophique local soit d'autres écosystèmes adjacents après exportation de la matière organique.

En mer du Nord, l'essentiel de la biomasse zooplanctonique est constitué par les copépodes herbivores (80%) qui consomment entre 40 et 100% de la production phytoplanctonique (NSQSR, 1993; Hecq, 1982).

C'est pourquoi, dans le cadre de cette étude, il nous a semblé utile de considérer prioritairement les copépodes. Il sera cependant obligatoire, dans le cadre d'une étude plus exhaustive sur les systèmes pélagiques, de prendre en compte l'entière du zooplancton.

1.2. Flux de matière organique particulaire dans la colonne d'eau

La compréhension des flux et transports des substances aussi bien naturelles qu'industrielles dans l'océan, implique la connaissance de mécanismes physiques et géochimiques mais aussi de processus biologiques. Bien que la quantification de l'importance relative des processus biologiques comparés aux phénomènes physiques et géochimiques est difficile, il est néanmoins vrai que ces processus deviennent de plus en plus importants avec la biomasse (Fowler, 1991). Il est nécessaire, donc, d'estimer l'importance des processus biologiquement assistés, surtout pour les premières centaines de mètres de l'océan où réside l'essentiel de la biomasse océanique.

1.2.1. Rôle du zooplancton dans la redistribution de la matière organique

La matière organique présente dans la zone euphotique est principalement constituée de cellules phytoplanctoniques. En d'autres termes, l'essentiel des apports de matière organique dans les couches de surface est assuré par la production primaire. Par contre, la sédimentation des cellules phytoplanctoniques de manière isolée étant faible, le flux de matière sortant hors de

la couche euphotique sous cette forme n'est pas important (Smayda, 1970; 1971). L'exportation de la matière organique produite vers les écosystèmes ou sous-écosystèmes adjacents est, la plupart du temps, accélérée par deux processus:

a) la production de pelotes fécales par le zooplancton herbivore (Gauld, 1957; Mc Cave, 1975; Bishop *et al.*, 1977; Lampitt, 1985; Paffenhöfer et Knowles, 1979; Wiebe *et al.*, 1976; Knauer *et al.*, 1979; Honjo, 1980; Urrère et Knauer, 1981; Sasaki *et al.*, 1988). Cette contribution au flux vertical de matière organique peut varier dans une large mesure, non seulement suivant les paramètres extrinsèques (température, production primaire, densité des producteurs, etc...) mais aussi en fonction des caractéristiques propres aux pelotes (taille, densité, dégradation, etc...). Ainsi, entre 10% et 90% des pelotes produites par jour peuvent atteindre l'interface eau-sédiment (Bathmann et Liebezeit, 1986). L'influence de tous ces facteurs fait que le flux de matière organique sous forme de pelotes fécales ne varie pas linéairement avec la profondeur (Karl *et al.*, 1988).

Mais le comportement du zooplancton peut, lui aussi, influencer le flux vertical de matière organique. En effet, le zooplancton effectue, par ses migrations verticales, un transport actif vers le fond de la matière organique ingérée dans les couches de surface, puisqu'il existe un décalage de temps de l'ordre de l'heure entre la prise de nourriture et la production de pelotes fécales (Belkhiria *et al.*, 1996) et que les vitesses de migration sont de l'ordre de 10 à 100 m/h (Bougis, 1974; Bainbridge, 1961). De plus, ce transport actif diminue le temps de résidence des pelotes fécales dans la colonne d'eau. La matière organique excrétée plus en profondeur étant moins altérée par les processus de dégradation, sa valeur nutritive sera supérieure.

Il est intéressant de noter que l'advection horizontale par les courants et le décalage temporel entre *grazing* et excrétion contribuent à l'étalement et la dispersion de la matière organique ingérée. Ainsi, en zone belge, par exemple, le mouvement oscillant des masses d'eau (mouvements transitoires dus aux marées) induit des courants intenses pendant des périodes très courtes, qui sont du même ordre de grandeur que le temps de transit intestinal chez les copépodes. Ce qui devrait générer des zones de sédimentation de matériel fécal plus larges que les zones de concentration en zooplancton puisque, par définition, sa distribution spatiale est tributaire des mouvements des masses d'eau.

b) la formation de "neige marine" (Fowler et Knauer, 1986) par agrégation de toutes sortes de particules biogènes et inorganiques en suspension dans la colonne d'eau. Le matériel fécal zooplanctonique (pelotes fécales aussi bien entières que fragmentées, agrégées ou isolées) intervient souvent pour une grande part dans la constitution de cette neige marine (Silver *et al.*, 1978; Alldredge et Gotschalk, 1988).

1.2.2. Importance écologique des pelotes fécales

Les pelotes fécales, qui ne sont en fait que l'emballage d'un condensé de matières organiques et inorganiques, contribuent d'une manière significative au transport de matière vers le fond. Leur rôle se situe à plusieurs niveaux:

a) nutrition de la faune marine (pélagique et benthique) (Frankenberg et Smith, 1967; Honjo et Roman, 1978; Paffenhöfer et Knowles, 1979; Youngbluth *et al.*, 1989).

Les pelotes fécales peuvent transporter de la matière organique de haute qualité nutritive vers les couches plus profondes (Fowler et Fisher, 1983).

Le pourcentage de pelotes atteignant la surface du plateau continental est faible et ne représente qu'une petite partie de la production primaire. De 0,2 à 10% de la production primaire journalière atteint une profondeur de 35m. Ceci étant dû aux processus de dégradation et de consommation opérants tout au long de leur sédimentation (Hofmann *et al.*, 1981).

En haute mer, surtout en situation d'upwelling, les pelotes fécales représentent la majorité du flux vertical de matière organique (jusqu'à 99%) même si elles continuent à ne représenter qu'une petite partie de la production primaire (5% en moyenne) (Knauer *et al.*, 1979; Small *et al.*, 1983).

b) déposition de sédiments pélagiques

Les pelotes peuvent atteindre de grandes profondeurs comme le montrent les expériences faites avec des pièges à sédiment (Knauer *et al.*, 1979; Honjo, 1978; Wiebe *et al.*, 1976). La protection de leur contenu face à la dissolution par un film organique et leur sédimentation rapide expliquent la présence de diatomées et de coccolithophoridés à des profondeurs supérieures aux profondeurs de compensation (Schrader, 1971).

c) transport de radionucléides, de métaux lourds et de polluants organiques

Il est logique de penser que les "moyens de transport" de la matière organique "transportent" aussi des polluants. Des radionucléides, des métaux lourds (Fowler, 1977), des hydrocarbures chlorés (Elder, 1977) peuvent être transportés par les pelotes. L'exportation de ces polluants s'effectue, soit passivement vers le fond par simple sédimentation des pelotes, soit par un transfert vers les niveaux trophiques supérieurs à la suite du phénomène de coprophagie (cfr. § 1.2.4.3 b.) (Turner et Ferrante, 1979).

d) La reminéralisation partielle des pelotes dans la colonne d'eau est une voie de réapprovisionnement du phytoplancton en nutriments (production primaire régénérée). Celle-ci est effectuée, au départ du moins, de manière passive car les pelotes sont des habitats pauvres en bactéries (Karl *et al.*, 1988; Knauer *et al.*, 1979). Par la suite, une dégradation des pelotes par des bactéries et des protozoaires pourrait s'accompagner d'une libération de nutriments (Honjo et Roman, 1978).

1.2.3. Description des pelotes fécales de copépodes

1.2.3.1. La membrane péritrophique

La présence d'une membrane péritrophique chez les copépodes a été décrite pour la première fois par Gauld en 1957. La nature chitineuse (Ferrante et Parker, 1977) de cette membrane est mise en doute (Honjo et Roman, 1978). Une caractéristique propre aux copépodes est qu'elle est produite au niveau de l'épithélium de la moitié postérieure de l'intestin moyen. Plusieurs hypothèses existent quant à la fonction de cette membrane:

a) protection de l'épithélium délicat de l'intestin moyen face aux particules dures ou coupantes de la nourriture, comme c'est le cas chez les insectes et les Caridées (Forster, 1953).

b) d'après Gauld, ce serait plutôt un moyen d'évacuer (par sédimentation rapide) les pelotes du milieu ambiant afin qu'elles ne soient pas ingérées en même temps que le phytoplancton (Gauld, 1957). La nature lisse de cette membrane diminue les forces de friction,

améliorant ainsi la vitesse de sédimentation du matériel fécal (Honjo et Roman, 1978).

c) le temps nécessaire à la formation de cette membrane permettrait une régulation du transit intestinal et du taux d'assimilation (Reeve, 1963).

1.2.3.2. Contenu

Le contenu des pelotes peut varier d'une matière hyaline amorphe où des cellules phytoplanctoniques ne se rencontrent qu'occasionnellement (Bathmann *et al.*, 1987), à un sac rempli exclusivement de cellules phytoplanctoniques intactes, même pour des pelotes retrouvées à grandes profondeurs (Turner et Ferrante, 1979; Sasaki *et al.*, 1988; Schrader, 1971). Il est même possible de retrouver des cellules vivantes et toujours capables de se diviser (Fowler et Fisher, 1983). Ces phénomènes ne seraient pas dus à une alimentation superflue (brouillage à faible taux d'assimilation, en présence d'une haute densité phytoplanctonique). Ce type de comportement alimentaire, en effet, n'apparaît pas normalement dans la nature (Conover, 1966).

Des diatomées, des coccolithophoridés et des silicoflagellés ont été identifiés dans les pelotes (Bathmann *et al.*, 1987; Sasaki *et al.*, 1988; Fowler et Fisher, 1983).

1.2.3.3. Pigments

Les pelotes contiennent essentiellement des pigments chlorophylliens (chlorophylle a, a', c) ainsi que leurs produits de dégradation phaeophytine a et phaeophorbides (Bathmann et Liebezeit, 1986; Currie, 1962).

Le contenu en pigments des pelotes varie suivant un cycle saisonnier. Ainsi une augmentation en phaeophorbides parallèle à une diminution de la quantité de chlorophylle est observée quand l'efflorescence phytoplanctonique touche à sa fin (figure 1.6.). Cette diminution en chlorophylle est directement liée à la disparition de diatomées intactes à l'intérieur des pelotes (Bathman et Liebezeit, 1986).

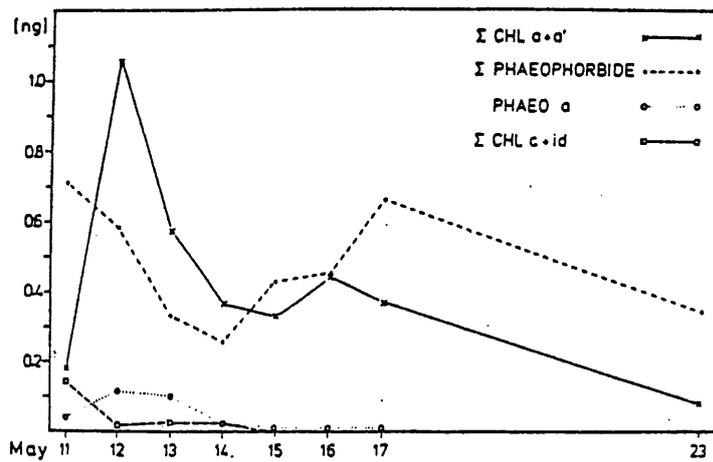


figure 1.6. : Contenu en pigments des pelotes (ng/ pelote fecale) de *Pseudocalanus elongatus* à la fin de l'efflorescence phytoplantonique (Baltique centrale). D'après Bathmann et Liebezeit (1986).

1.2.4. "Origine et destinées" des pelotes fécales (figure 1.7.)

1.2.4.1. Production

La quantité de pelotes fécales produites dépend:

a) de ses **producteurs**, les copépodes dans notre cas. Elle dépendra donc:

- de leur concentration (Martens et Krause, 1990; Hofmann *et al.*, 1981).

- de leur taux d'ingestion (figure 1.8.)(Gamble, 1978).

- de leur poids. La taille des pelotes augmente avec le poids de copépodes (figure 1.9.)

(Paffenhöfer et Knowles, 1979).

- les pelotes produites par les copépodites et les copépodes adultes représentent près de 75% du flux vers le fond (en raison de leur taille plus importante) même si elles ne représentent que 50% de la masse totale des pelotes produites. Le reste des pelotes est produit par les nauplii (Hofmann *et al.*, 1981; Martens et Krause, 1990; Paffenhöfer et Knowles, 1979).

b) de la quantité de **nourriture**. La relation entre quantité de pelotes produites et concentration en nourriture suit une courbe à saturation de type Ivlev (figure 1.10.) (Paffenhöfer et Knowles, 1979; Martens et Krause, 1990).

c) du **temps**. La quantité de pelotes produites dépend du moment de la journée (suivant cycle de 24h) (Martens et Krause, 1990). Une variation saisonnière, avec des maxima associés aux efflorescences phytoplanctoniques est également observée (Krause 1981).

1.2.4.2. Sédimentation

La sédimentation des pelotes fécales de copépodes peut varier de 40 à 400 m j⁻¹ (Honjo et Roman, 1978; Small *et al.*, 1979; Smayda, 1969; Smayda, 1971; Turner, 1977). La vitesse de sédimentation dépend des propriétés des pelotes et du milieu environnant:

a. Conditions hydrodynamiques

La formation de cellules de Langmuir et la turbulence peuvent ralentir la sédimentation mais ne suffisent pas pour expliquer le temps de résidence élevé que peuvent avoir les pelotes fécales dans les couches de surface (Small *et al.*, 1979; Lampitt *et al.*, 1990; Alldredge *et al.*,

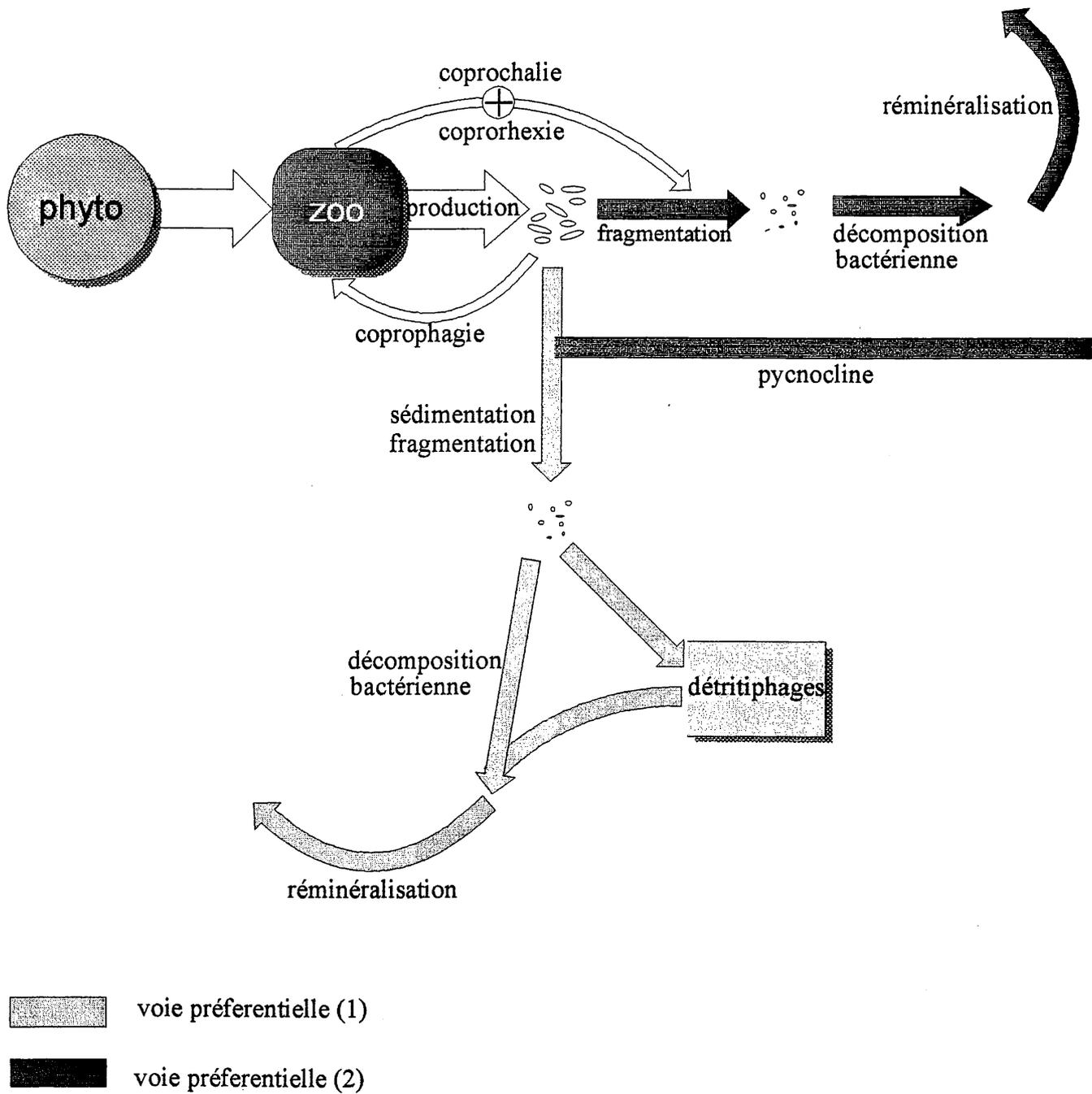


figure 1.7. : Schéma conceptuel de l'origine et des destinées des pelotes fécales de copépodes. Deux voies existent, mais l'une ou l'autre est favorisée suivant la saison.

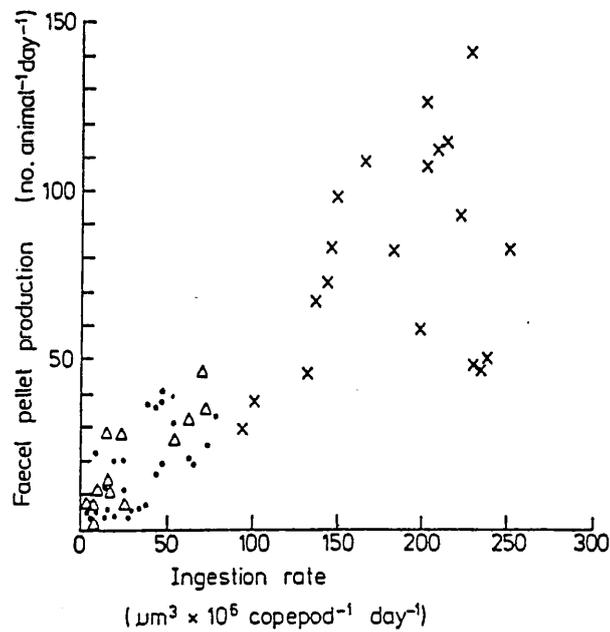


figure 1.8. : Relation entre production de pelotes fécales et taux d'ingestion pour *Calanus finmarchicus*. D'après Gamble (1978).

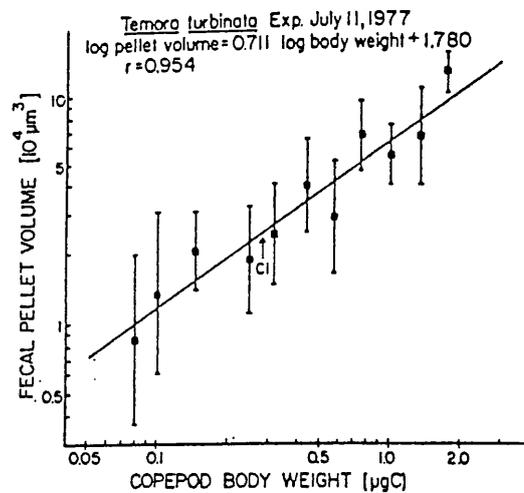


figure 1.9. : Volumes des pelotes fécales en relation avec le poids corporel (*Temora turbinata*). D'après Paffenhöfer et Knowles (1979).

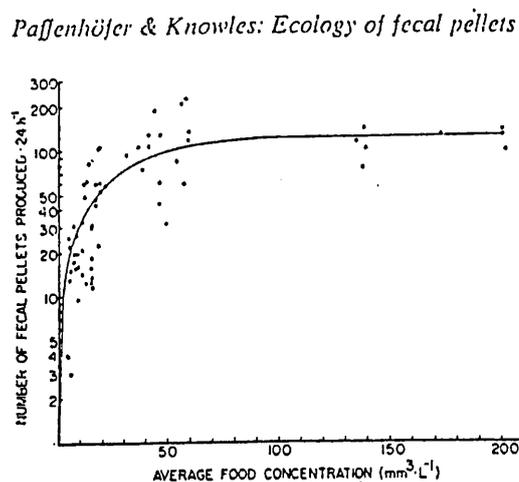


figure 1.10. : Production des pelotes fécales en fonction de la concentration en nourriture pour *Eucalanus pileatus*. D'après Paffenhöfer et Knowles (1979).

1987).

Les upwellings pourraient ralentir la sédimentation à cause des courants ascendants (Alldredge *et al.*, 1987) mais ceci est contrecarré, au niveau du flux total, par une production plus importante de pelotes suite à une nourriture plus abondante (remise à disposition de sels nutritifs dans les couches de surface) (Knauer *et al.*, 1979).

La température et la salinité peuvent influencer la sédimentation mais dans une moindre mesure que les paramètres biologiques (Martens et Krause, 1990).

La pycnocline peut bloquer la descente des pelotes qui s'accumulent à son niveau (Gonzalez *et al.*, 1994; Youngbluth *et al.*, 1989). Les tempêtes peuvent, par contre, permettre aux pelotes de descendre en dessous de la thermocline (Krause 1981).

b. Propriétés des pelotes

a) La taille des pelotes fécales (Alldredge *et al.*, 1987; Komar *et al.*, 1981; Small *et al.*, 1979; Smayda, 1969; Turner, 1977). C'est le facteur qui influence le plus la vitesse de sédimentation. Si leur taille est petite, les pelotes vont sédimenter plus lentement et donc leur temps de résidence dans les couches de surface sera plus long et inversement (Hofmann, 1981). Cette taille va dépendre de :

- la taille, le poids des producteurs. Les grands copépodes produiront généralement de plus grandes pelotes (Uye et Kaname, 1994; Martens et Krause, 1990; Paffenhöfer et Knowles, 1979).

- la quantité, la densité de phytoplancton (Small *et al.*, 1979; Martens et Krause, 1990; Paffenhöfer et Knowles, 1979). D'après Gaudy, la taille des pelotes est surtout influencée par la quantité de nourriture aux faibles concentrations (Gaudy, 1974). La fin d'efflorescence phytoplanctonique se répercute sur les pelotes qui diminuent de taille (Bathmann et Liebezeit, 1986).

b) la forme des pelotes fécales. Elles peuvent être cylindriques, elliptiques, sphériques ou tabulaires. Le flux de pelotes de forme cylindrique (principalement de copépodes) est en bon accord avec le flux de carbone, alors que le flux total de pelotes ne l'est pas (Sasaki *et al.*, 1988). Ceci montre bien l'importance des copépodes dans le transport de matière organique d'origine phytoplanctonique.

c) la densité des pelotes qui dépend du type de cellules ingérées. Si les copépodes sont en présence de flagellés ou de diatomées ayant peu de silice, les pelotes produites seront légères, vont sédimenter plus lentement et par conséquent, seront plus sujettes à une dégradation en surface. Par contre, en présence de coccolithophoridés, de diatomées chargées de silice ou de

sédiment, les copépodes produiront des pelotes qui sédimenteront plus rapidement (Honjo et Roman, 1978; Schrader, 1971; Small *et al.*, 1979).

d) l'agrégation (cfr. § 1.2.1). Le compactage des pelotes en agrégats plus volumineux que les pelotes isolées, augmentera leur vitesse de sédimentation.

1.2.4.3. Dégradation

Son échelle de temps est de l'ordre du jour à la semaine. La dégradation peut se faire de deux manières différentes: - par la **turbulence** (Alldredge *et al.*, 1987).

- par **biodégradation**.

La biodégradation est assurée par les micro-organismes notamment par le zooplancton lui-même:

- *en surface*: la biodégradation se produit lentement en comparaison au temps de résidence des pelotes fécales entières en surface et doit donc être précédée d'une fragmentation (Lampitt *et al.*, 1990).

- *en profondeur*: la longueur des pelotes diminue avec la profondeur indiquant leur dégradation (Martens et Krause, 1990).

a. Dégradation par les microorganismes

Elle est effectuée par les bactéries et les protozoaires ciliés. D'après Honjo, elle débute à la surface des pelotes par des micro-organismes ne provenant pas de l'intestin des copépodes (Honjo et Roman, 1978). Par contre, pour Gowing la dégradation se fait tant à la surface qu'à l'intérieur, mais la dégradation par l'intérieur est plus importante à cause de la plus grande abondance de bactéries à l'intérieur des pelotes (Gowing et Silver, 1983).

La biodégradation est influencée par la température. Ainsi les membranes peritrophiques peuvent être complètement dégradées en 24 heures dans les eaux chaudes (20-25°C) et peuvent rester intactes pendant plus d'un mois dans des eaux froides (5° C) (Honjo et Roman, 1978; Turner, 1979; Martens et Krause, 1990). La diminution des micro-organismes avec la profondeur, en dessous de la zone euphotique, atténuerait la biodégradation des pelotes (Karl *et al.*, 1988). La faible dégradation microbienne dans les eaux froides permet le transport des pelotes jusqu'aux couches les plus profondes (Turner, 1979).

b. Dégradation par les copépodes

i) coprorhexie

Processus par lequel les copépodes fragmentent leur pelotes fécales (Lampitt *et al.*, 1990).

ii) coprochalie

Processus par lequel les copépodes enlèvent la membrane peritrochique des pelotes.

Coprochalie et coprorhexie agissent sur quelques heures, c'est-à-dire plus rapidement que les processus de biodégradation bactérienne qui opèrent sur quelques jours ou semaines (voir § 1.2.4.3.a.). Leur effet combiné peut réduire les vitesses de sédimentation des pelotes de 25 à 50% (Noji *et al.*, 1991).

iii) coprophagie

Les pelotes des copépodes ont une certaine valeur alimentaire pour leurs producteurs. Celle-ci dépend de la taille de la pelote, de sa forme, de son taux de sédimentation et de son contenu en azote et en carbone (Paffenhöfer et Knowles, 1979; Frankenberg et Smith, 1967).

L'activité microbienne modifie le contenu en azote et en carbone des pelotes (Honjo et Roman, 1978; Turner 1979; Frankenberg et Smith, 1967). Ainsi, la colonisation de celles-ci par des bactéries et des ciliés (assimilables par les copépodes) pourrait influencer la coprophagie (Turner, 1979).

Il faut aussi tenir compte du fait que certaines compositions spécifiques des populations de copépodes (grands avec petits), donneront des interactions de coprophagie (les plus grands copépodes peuvent manger les pelotes des plus petits, mais l'inverse n'est pas vrai) (Paffenhöfer et Knowles, 1979).

2. MATERIEL ET METHODES	16
2.1. DESCRIPTION DU NAVIRE	16
2.2. CAMPAGNES D'ECHANTILLONNAGE	16
2.3. MANIPULATIONS EFFECTUEES A BORD DU BATEAU.....	16
2.3.1. Récolte du zooplancton.....	16
2.3.2. Mesure de la production de pelotes fécales.....	17
2.3.3. Protocole pour la récolte des pelotes fécales.....	18
2.4. MANIPULATIONS A TERRE	19
2.4.1. Mesure des biomasses zooplanctoniques.....	19
2.4.2. Analyse faunistique.....	19
2.4.3. Sédimentation.....	19
2.4.3.1. Colonne de sédimentation.....	19
2.4.3.2. Protocole.....	20
2.4.3.3. Calcul de la vitesse théorique de sédimentation.....	21
2.5. ANALYSE STATISTIQUE.....	22

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Description du navire (voir annexe 1)

2.2. Campagnes d'échantillonnage

campagne	zone	période
1	baie Sud de la mer du Nord	19/02/96 au 29/02/96
2	baie Sud de la mer du Nord	18/03/96 au 29/03/96
3	mer du Nord centrale	15/04/96 au 26/04/96
4	Manche et mer Celtique	17/06/96 au 01/07/96

2.3. Manipulations effectuées à bord du bateau

2.3.1. Récolte du zooplancton

Un filet de largeur de maille 300 μ m est utilisé. Celui-ci est tiré, horizontalement, en subsurface pendant une quinzaine de minutes à une vitesse moyenne de 1,5 noeud. Une partie du contenu du collecteur est immédiatement isolée et placée dans un flacon plat à parois transparentes (flacon pour culture cellulaire type Falcon 50ml) pour mesure de la production de pelotes fécales (cf. § 2.3.2). Le reste de l'échantillon récolté est d'abord filtré sur une toile de largeur de maille 2 mm afin de séparer le macrozooplancton puis sur 300 μ m pour ne garder que le mésozooplancton. La première fraction est congelée directement pour mesure ultérieure de la biomasse (cf. § 2.4.1), la seconde est soit congelée directement, soit utilisée pour la récolte de pelotes fécales (cf. § 2.3.3).

La fraction destinée à la mesure de la production de pelotes fécales est prélevée de manière à contenir un nombre de copépodes suffisant, mais néanmoins pas trop important, (de l'ordre de 10 à 100 suivant leur concentration *in situ*). La biomasse soustraite à l'échantillon ne représente qu'une infime partie de la biomasse totale, cette étape n'affecte donc pas la mesure de manière significative.

2.3.2. Mesure de la production de pelotes fécales

Pour chaque échantillon, le plancton contenu dans le flacon transparent est observé au microscope photonique à loupe binoculaire. A intervalles de temps réguliers (environ cinq minutes), le nombre total de pelotes produites dans le flacon est compté pendant trente à soixante minutes. Après fixation au formaldéhyde à 4%, les copépodes sont dénombrés et les différentes espèces sont identifiées. La cinétique de production est d'allure sigmoïde (figure 2.1). La mesure de la pente maximale de la courbe nous donne le taux de production de pelotes fécales 'F' exprimé en nombre de pelotes produites par individu et par heure (Belkhiria *et al.*, 1996).

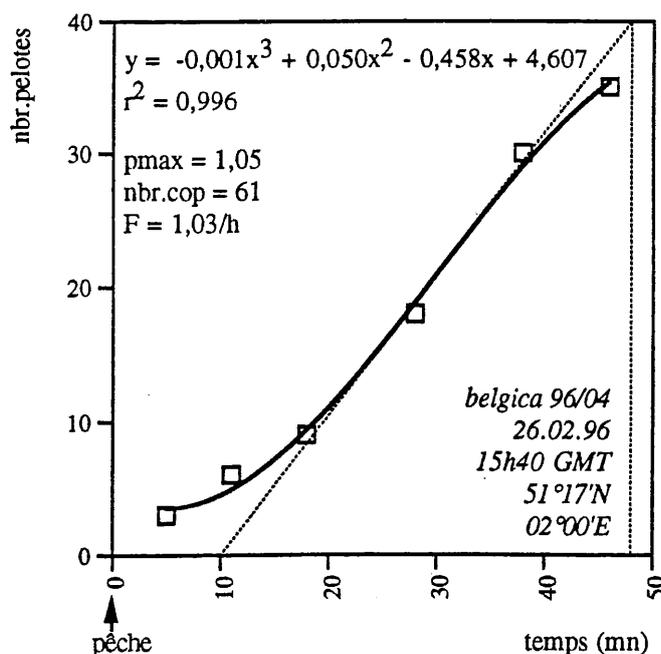


figure 2.1. : Un exemple de cinétique de production de pelotes fécales (régression calculée par le logiciel *Cricket Graph III* sur Macintosh). Le temps zéro est le moment de sortie du filet de l'eau.

A partir du taux de production de pelotes fécales 'F', le taux de grazing GRZ est calculé:

$$GRZ = F / (1 - \alpha)$$

avec α : le coefficient d'assimilation ($\alpha = A / GRZ$)

A est le taux d'assimilation ($A = GRZ - F$)

Le coefficient d'assimilation α , varie entre 0,4 et 0,8 pour le copépode du genre *Calanus* (Conover, 1966). Nous avons utilisé, la valeur moyenne de 0,6, malgré que nos échantillons ne sont pas toujours dominés par l'espèce *Calanus finmarchicus*.

Cette méthode permet la détermination d'une part du contenu intestinal des copépodes directement après l'ingestion, et d'autre part, du temps de résidence de la nourriture dans le tube digestif (temps de passage intestinal) (Belkhiria *et al.*, 1996).

2.3.3. Protocole pour la récolte des pelotes fécales

Pour la plupart des prélèvements effectués dans le cadre de cette étude, la fraction mésozooplanctonique était essentiellement représentée par des copépodes. Toutefois, une "purification" préalable de cette fraction était souvent nécessaire afin d'éviter le colmatage du collecteur de pelotes, surtout pour les prélèvements effectués en période d'efflorescence printanière. En fonction des classes de tailles représentées dans l'échantillon, des toiles de filtration de maillages différents ont été utilisées pour ne retenir que les copépodes. Le plus souvent, l'échantillon était passé sur une toile de largeur de maille 1 mm placée au-dessus d'une toile de largeur de maille 300 μ m. Les copépodes retenus par le deuxième filtre sont ensuite remis en suspension dans de l'eau de mer filtrée sur 50 μ m et le tout est versé délicatement dans le collecteur de pelotes. Le remplissage du collecteur a lieu vingt à trente minutes après la récolte des copépodes.

Description du collecteur de pelotes fécales (figure 2.2.):

Ce collecteur a été réalisé sur base des modèles décrits dans la littérature (La Rosa 1976; Small *et al.*, 1979). Il s'agit de deux cylindres creux d'une hauteur de 70cm emboîtés l'un dans l'autre dans lesquels une circulation d'eau de mer filtrée sur 50 μ m (prélevé à une profondeur

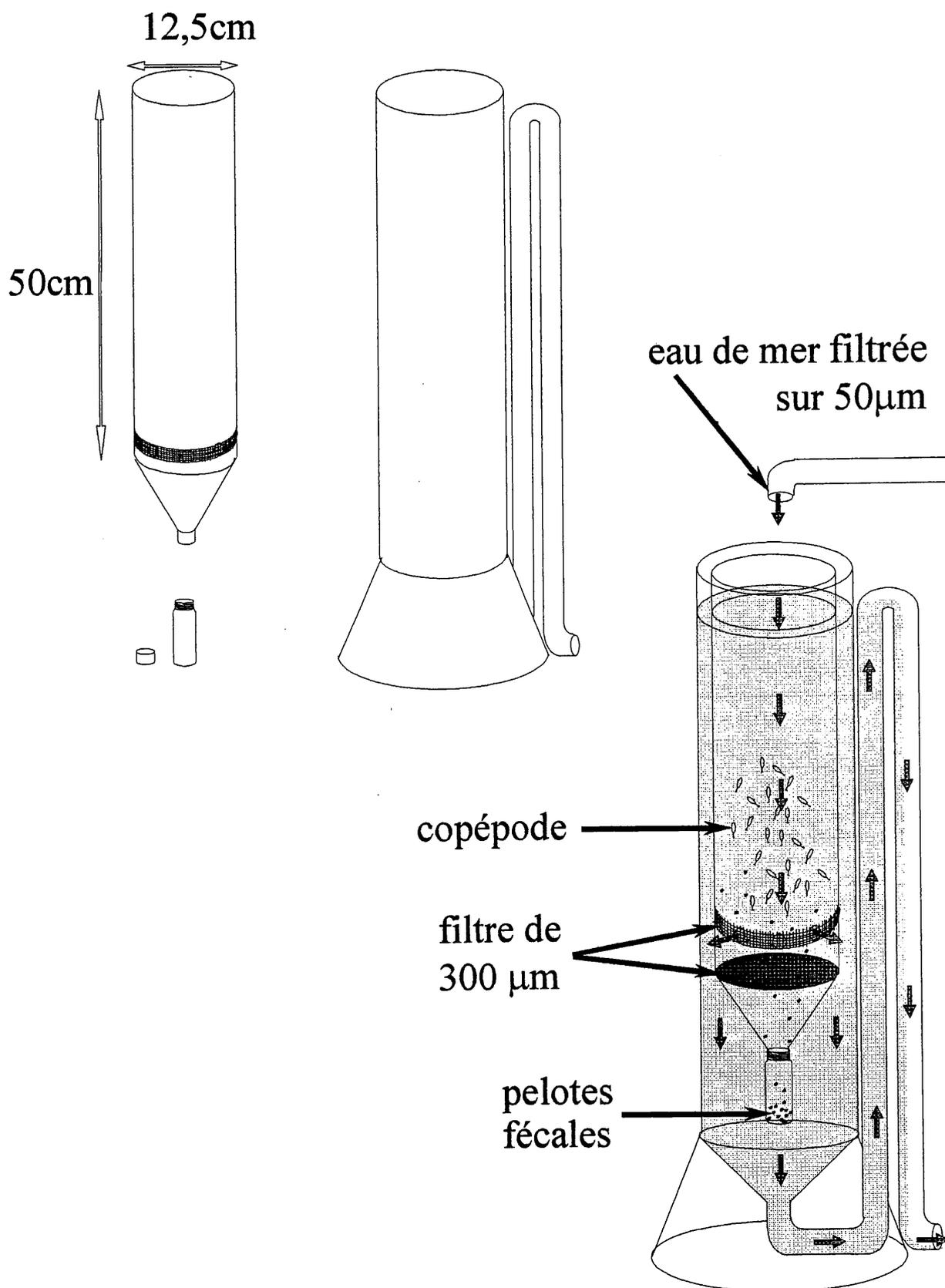


Figure 2.2. : Collecteur de pelotes fécales de copépodes. En haut à gauche sont représentées les composantes du collecteur et en bas à droite le collecteur assemblé.

de trois mètres) est assurée pour le maintien de la température *in situ*. Le cylindre intérieur est ouvert aux deux extrémités et sa partie inférieure est munie d'un maillage de 300µm et d'un entonnoir au bout duquel est fixé une fiole. Sur la paroi du cylindre, des trous obstrués par un maillage de 300µm permettent le renouvellement d'eau. Les copépodes contenus dans le cylindre intérieur sont retenus par la toile de 300µm qui ne laisse passer que les pelotes. Ces dernières sont ainsi rapidement soustraites à l'action dégradatrice des copépodes et sédimentent jusque dans la fiole.

Après quatre à cinq heures, l'appareil est vidé, les copépodes sont récupérés puis congelés et la fiole est détachée du cylindre.

Les pelotes ainsi recueillies sont fixées au formaldéhyde 4% pour les expériences de sédimentation (cf. § 2.4.3)

2.4. Manipulations à terre

2.4.1. Mesure des biomasses zooplanctoniques

Les biomasses sont déterminées à l'aide d'une balance de précision (METTLER AE 240) avec une précision de l'ordre du mg. Elles sont exprimées en termes de poids humide (mg/m³).

2.4.2. Analyse faunistique

Les différentes espèces de copépodes présentes dans le flacon récolté (voir § 2.3.1) sont identifiées et les individus sont comptés à l'aide d'un microscope photonique à loupe binoculaire.

2.4.3. Sédimentation

2.4.3.1. Colonne de sédimentation

Afin de mesurer la vitesse de sédimentation des pelotes récoltées, une colonne de

sédimentation a été réalisée sur base des colonnes décrites dans la littérature (Small *et al.*, 1979; Turner, 1977). Il s'agit d'une colonne en verre, longue de 85cm ayant un diamètre intérieur de 6,5cm (figure 2.3.). Le diamètre est choisi de manière à obtenir un compromis entre une colonne suffisamment large pour diminuer les effets de sa paroi, et suffisamment étroite à son extrémité pour pouvoir faire converger et récupérer l'entièreté des pelotes.

L'extrémité inférieure est effilée et munie d'un robinet en Téflon sans lubrifiant pour éviter l'adhérence des pelotes fécales. La largeur de la colonne d'eau (considérée comme entièrement cylindrique) est calculée à partir de sa hauteur et de son volume. Une valeur "virtuelle" de 6.36cm est obtenue.

Pour mieux visualiser le parcours des pelotes dans la colonne d'eau, une lampe à loupe circulaire est placée sur la partie supérieure du dispositif.

De l'eau de mer de salinité connue, filtrée sur un filtre GF/A (Whatman, 1,2 μm de diamètre de pore), est versée dans la colonne et un thermomètre placé contre la paroi indique sa température pour chaque expérience.

2.4.3.2. Protocole

Il a été réalisé sur base des protocoles décrits dans la littérature (Small *et al.*, 1979; Smayda, 1969; Turner, 1977).

Après avoir laissé la colonne (munie d'un bouchon sur sa partie supérieure) au repos pendant au moins une heure pour minimiser les micro turbulences :

- la température de la colonne d'eau est notée (T1).
- un filtre de 300 μm est placée sous la surface de l'eau. Ce filtre empêche le passage d'agrégats de pelotes dans la colonne.
- les pelotes sont injectées lentement, mais en une fois, au dessus du filtre, à l'aide d'une pipette Pasteur.
- le filtre est retiré dès que les pelotes l'ont traversé.
- le chronomètre est actionné (t_0) après que les pelotes soient descendues de 5cm dans la colonne d'eau pour diminuer l'artefact d'accélération dû à la propulsion par la pipette.
- le robinet est ouvert dès que les premières pelotes arrivent dans le bas de la colonne et le temps au moment de l'ouverture est noté (t_1).

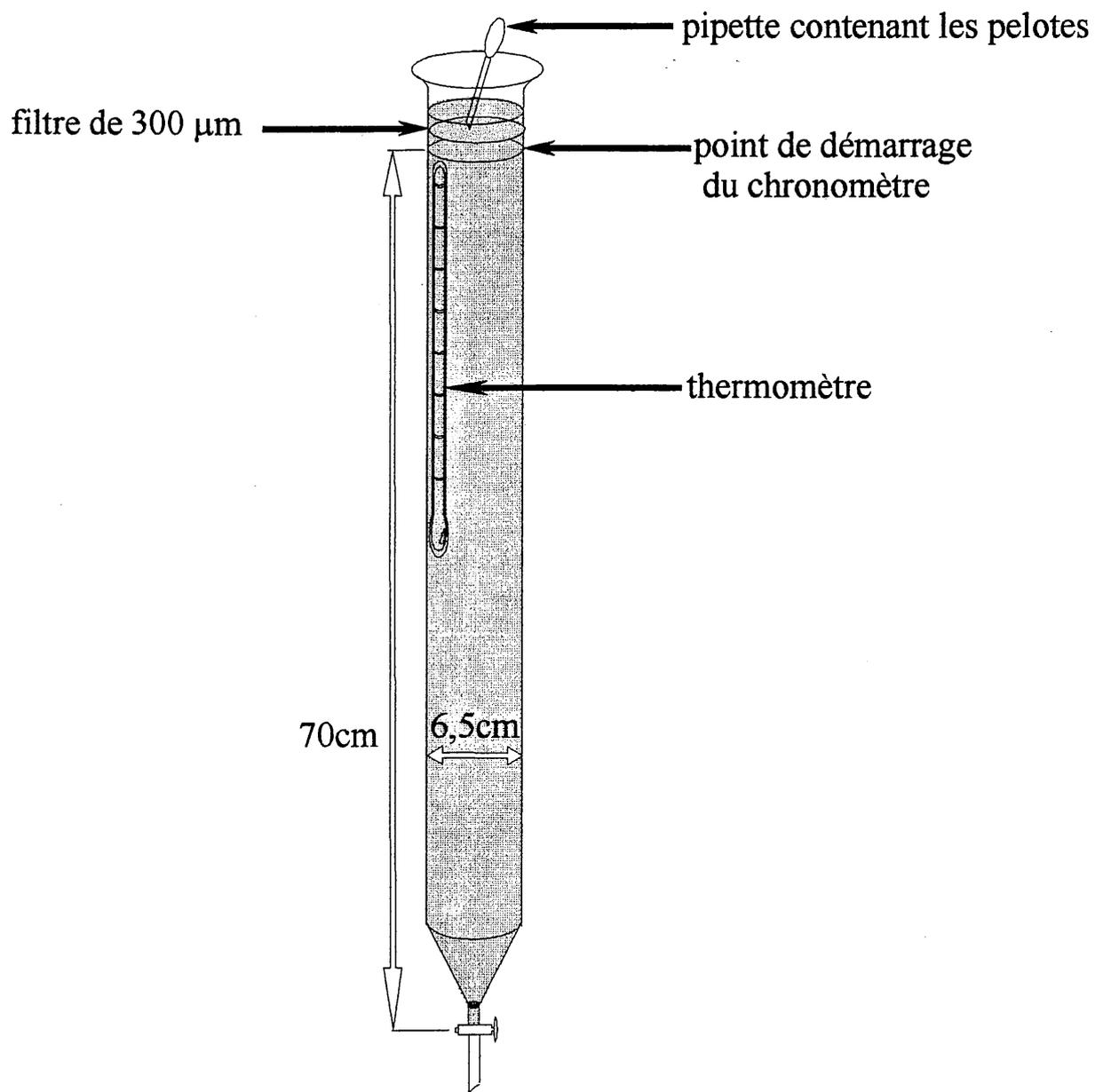


Figure 2.3. Colonne de sédimentation.

le temps au moment de l'ouverture est noté (t_1).

- un premier échantillon d'un volume de 1,5 ml est prélevé dans un tube de type Eppendorf puis le robinet est refermé.

Les prélèvements sont effectués à intervalles réguliers toutes les dix à trente secondes, environ, jusqu'à ce que toutes les pelotes aient sédimenté et le temps à la dernière ouverture du robinet est noté (t_n).

- une fois le dernier prélèvement effectué, la température de la colonne d'eau est notée (T_2).

- le contenu de chaque tube est observé au microscope photonique à loupe binoculaire.

La longueur et la largeur des pelotes présentes sont mesurées et leur volume est calculé en les supposant de forme cylindrique. Les fragments de pelotes ne sont pas mesurés. Pour chaque prélèvement, la moyenne et la variance des volumes sont calculées.

Les vitesses de sédimentation sont calculées de la manière suivante:

$$W_{sed_k} = H - (k-1) d / t_k \quad \text{où } t_k = t_1 + (k - 1) [(t_n - t_1) / (n-1)]$$

avec

H : hauteur de la colonne d'eau (70cm).

k : prélèvement dont la vitesse est mesurée ($k=1, \dots, n$; n étant le nombre total de prélèvements)

d : constante correspondant à la hauteur de l'abaissement de la colonne d'eau après enlèvement de 1,5 ml.

t_1, t_k, t_n , temps de prise du premier, $k^{\text{ième}}$ et $n^{\text{ième}}$ prélèvement

2.4.3.3. Calcul de la vitesse théorique de sédimentation

Pour calculer la vitesse de sédimentation, une adaptation de l'équation de Stokes, applicable à la sédimentation dans un cylindre de pelotes fécales cylindriques produites par des copépodes ou des euphausiacés, à été utilisée (Komar *et al.*, 1981).

$$w_{the} = (0,0790/\mu) (\rho_s - \rho) g L^2 (L/D)^{-1.664}$$

avec

w_{the} : la vitesse de sédimentation théorique

μ : viscosité de l'eau (en $g (cm \text{ sec})^{-1}$).

ρ_s : la densité de la particule cylindrique (pelote). Komar a estimé de manière indirecte la densité moyenne des pelotes fécales de copépodes à $1,28 g \text{ cm}^{-3}$. Cette valeur coïncide assez bien avec la valeur moyenne mesurée par lui-même et d'autres auteurs (Komar *et al.*, 1981; Small *et al.*, 1979; Lampitt *et al.*, 1990; Wiebe *et al.*, 1976).

ρ : la densité du milieu ($g \text{ cm}^{-3}$) (eau de mer).

g : accélération gravitationnelle ($g = 9,806 \text{ m/s}^2$ à 45° de latitude et au niveau de la mer).

L : longueur de la particule cylindrique (pelote).

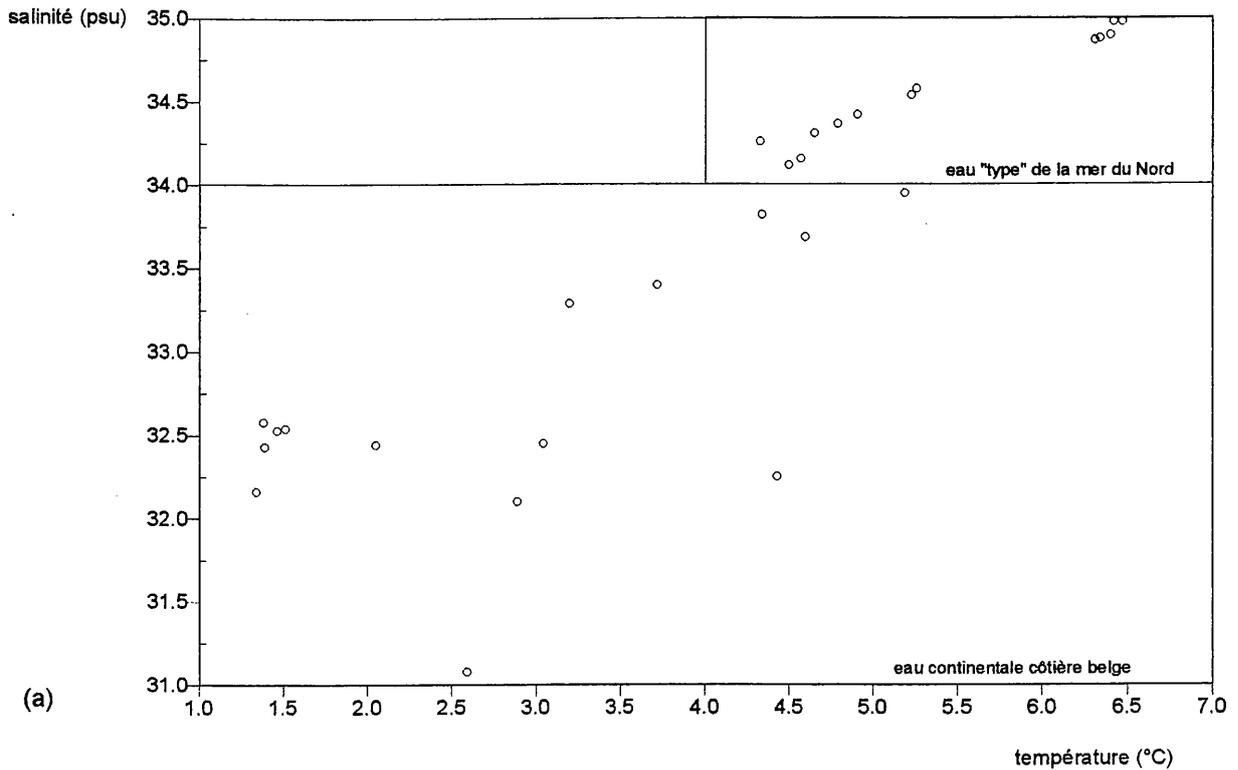
D : largeur de la particule cylindrique.

Cette équation est applicable quant $\rho w_s L / \mu < 2$, ce qui est le cas pour les pelotes que nous avons étudiées (Komar *et al.*, 1981).

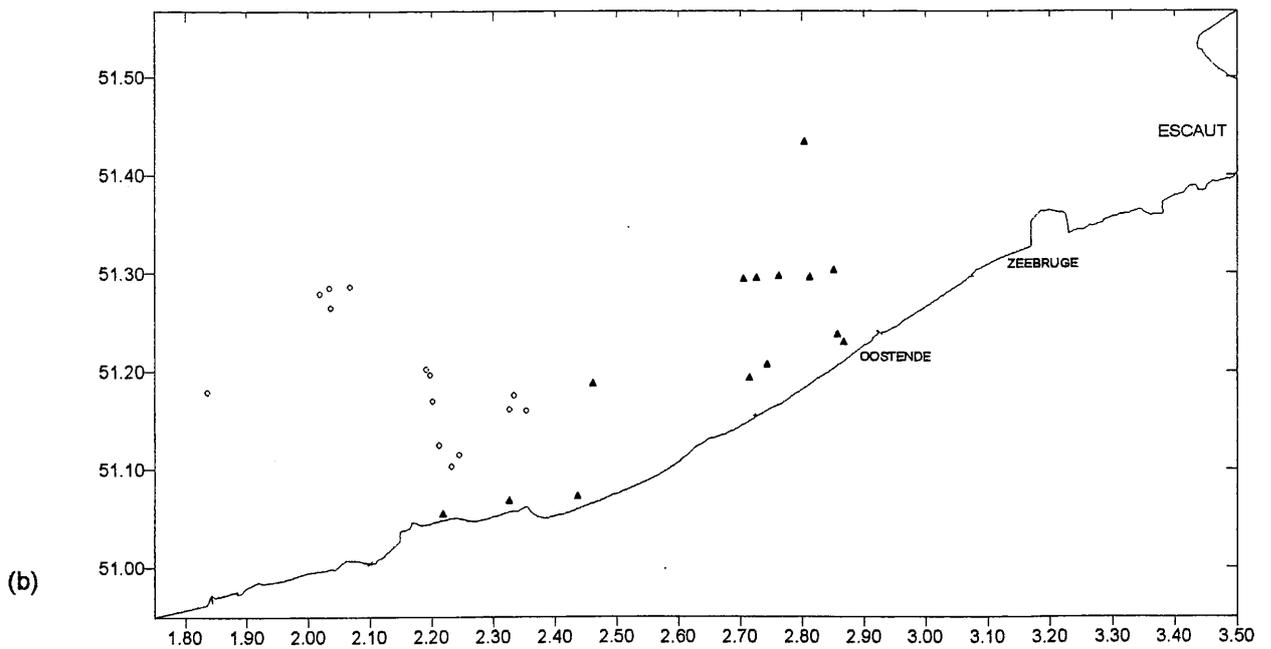
2.5. Analyse statistique

Les informations acquises durant les campagnes d'échantillonnage en mer donnent lieu à la constitution de fichiers de données de base (un exemple est montré en annexe 2). Avant l'analyse des données des campagnes des diagrammes T-S, pour chacune de celles-ci, ont été réalisés. Un exemple est donné par la figure 2.4.. Les données des campagnes sont ensuite traitées séparément suivant leur appartenance à une masse d'eau particulière. Cette séparation des données est effectuée dans le but d'identifier des aires à comportement significativement différent, pour la production et la sédimentation de matière fécale d'origine phytoplanctonique.

La déviation de la distribution normale des variables dépendantes (vitesse de sédimentation et production de pelotes fécales) a été étudiée à l'aide du test de comparaison de Kolmogorov-Smirnov (D) choisi pour sa puissance. Les variables ont été transformées de façon logarithmique à chaque fois qu'un meilleur accord avec la distribution normale était possible.



(a)



(b)

figure 2.4. Sur base d'un diagramme T-S (a) les stations de la campagne (19/02/96 au 29/02/96) ont été séparés en deux groupes (b). Les cercles représentent les stations appartenant à la masse d'eau "type" de la mer du Nord (NSQSR, 1993), les triangles représentent les stations appartenant à la masse d'eau continentale côtière belge.

Des régressions linéaires simples ont été calculées afin de décrire la relation entre la variable dépendante "vitesse de sédimentation", et la variable explicative "volume des pelotes".

Pour la variable dépendante "production des pelotes fécales", la description de la forme de relation avec les variables explicatives (température, salinité, biomasse, % de chaque espèce) a été effectuée par une régression multiple. Une sélection de variables explicatives à contribution significative a été réalisée grâce à une sélection "pas à pas" (*Stepwise*). La contribution de l'ensemble des variables explicatives à la variation totale de la variable dépendante est exprimée par le coefficient de corrélation multiple (R^2).

Dans certains cas, quand l'examen des coefficients de régression mènent à un modèle mal interprétable, la sélection "pas à pas" est répétée après enlèvement d'une variable du modèle. Ceci a permis de donner une forme plus explicative au modèle de régression. Cette procédure est réalisée après examen des corrélations entre chaque paire de variables et uniquement quand la diminution du coefficient de corrélation multiple est faible.

La comparaison des moyennes a été réalisée à l'aide du test-t de Student ($\alpha=0,01$).

3. ETUDE D'UNE PROCEDURE ADAPTEE POUR LA RECOLTE ET L'ETUDE DES PELOTES FECALES.....	24
3.1. COMPARAISON DES DIFFERENTES METHODES DE RECOLTE DE PELOTES FECALES DE COPEPODES	24
3.1.1. <i>Les pièges à sédiment (in situ)</i>	24
3.1.2. <i>Les bouteilles Niskin (in situ)</i>	25
3.1.3. <i>La mise en culture de copépodes (in vitro)</i>	26
3.1.4. <i>Le collecteur de pelotes (ce travail)</i>	27
3.2. MISE AU POINT D'UNE METHODE QUANTITATIVE DE MESURE DE VITESSE DE SEDIMENTATION.....	29
3.2.1. <i>Hypothèses de travail</i>	29
3.2.2. <i>Optimisation de quelques étapes expérimentales</i>	29
3.2.2.1. <i>Injection des pelotes dans la colonne</i>	29
3.2.2.2. <i>Durée d'expérience</i>	30
3.2.3. <i>Analyse des distributions de taille et de vitesse</i>	31
3.2.3.1. <i>Relation entre le volume des pelotes et leur vitesse de sédimentation</i>	31
3.2.3.2. <i>Relation entre les vitesses de sédimentation mesurée et théorique</i>	32
3.2.3.3. <i>Estimation des vitesses de sédimentations in situ</i>	33
3.2.3.4. <i>Etude statistique des histogrammes de fréquences de vitesses de sédimentation</i>	33
3.2.4. <i>Conclusions, avantages de la méthode</i>	34

3. ETUDE D'UNE PROCEDURE ADAPTEE POUR LA RECOLTE ET L'ETUDE DES PELOTES FECALES

3.1. Comparaison des différentes méthodes de récolte de pelotes fécales de copépodes

Les fèces ont toujours bénéficié d'un intérêt particulier en écologie car elles intègrent une quantité non négligeable d'informations sur l'animal qui les produit, mais aussi sur son biotope. D'un autre côté, il est plus aisé, et souvent aussi fructueux, d'étudier les excréta que d'observer directement et de manière suivie leurs producteurs.

Les pelotes fécales d'organismes marins ont souvent posé des problèmes d'échantillonnage et d'analyse parce qu'elles sont: i) très diluées dans le milieu, ii) de taille généralement petite, iii) tributaires des masses d'eau et, donc, rapidement dispersées. Si la récolte des pelotes de macrocrustacés peut se faire à la main par des plongeurs autonomes (Aldredge *et al.*, 1987); pour les copépodes, il a fallu élaborer des systèmes qui permettaient d'obtenir des quantités suffisantes de pelotes pour permettre leur analyse. Plusieurs méthodes existent.

3.1.1. Les pièges à sédiment (*in situ*)

Ils sont constitués d'un ensemble de tubes faisant quelques centimètres de diamètre et placés verticalement (Honjo, 1978 et 1979; Knauer *et al.*, 1979) ou alors d'une grille placée horizontalement et contenant dans chacune de ses mailles un filtre (Wiebe *et al.*, 1976). Les pièges sont placés à différentes profondeurs (pendant 24h ou plusieurs jours) et permettent la récolte du matériel qui sédimente dans la colonne d'eau surjacente. Pour prévenir la décomposition et le développement microbien, un fixateur peut être placé à l'intérieur des tubes.

Avantages:

- Ce système permet de récolter, à de grandes profondeurs, des pelotes fécales produites en surface.

- La distribution verticale, l'abondance de pelotes ainsi que la variation de leur contenu (pigments, carbone, ...) en fonction de la profondeur, peuvent être obtenus par cette méthode.

- L'analyse du contenu des pièges permet de connaître la contribution des pelotes au flux total du carbone et sa variation verticale en rapport avec les autres éléments "capturés" par le piège (Gonzalez *et al.*, 1994; Gowing et Silver, 1983; Honjo et Roman, 1978; Knauer *et al.*, 1979, Sasaki *et al.*, 1988; Small *et al.*, 1987; Urrère et Knauer, 1981).

- Ce procédé permet de calculer des flux verticaux réels de matière, puisqu'en intégrant toute la colonne d'eau, il tient compte des processus de dégradation, de l'effet de la turbulence, de l'advection horizontale, ...

Inconvénients:

- L'origine et l'âge du matériel récolté (pelotes comprises) sont inconnus (Wiebe *et al.*, 1976; Small *et al.*, 1979; Fowler et Fisher, 1983). L'analyse au microscope des pelotes permet de les séparer en catégories suivant leur morphologie et leur couleur (Emerson et Roff, 1987; Honjo et Roman, 1978). Parfois, ces caractéristiques peuvent donner des indices sur le groupe d'organismes qui les a produites (euphausiacés, copépodes) (Fowler et Fisher, 1983; Gonzalez *et al.*, 1994) ou sur leur origine (benthique ou planctonique) (Martens et Krause, 1990), mais il n'est pas possible de connaître précisément quelle espèce les a produites.

- Le matériel récolté contient également des particules inorganiques (Smayda, 1969) et des organismes zooplactoniques. Il est donc nécessaire d'effectuer une séparation, souvent fastidieuse, des pelotes avant de procéder à leur analyse (Knauer *et al.*, 1979).

- La dégradation des pelotes peut déjà avoir commencé avant leur entrée dans le piège, au cours de la sédimentation.

3.1.2. Les bouteilles *Niskin* (*in situ*)

Une autre méthode de prélèvement de pelotes consiste à filtrer l'eau en provenance d'une bouteille *Niskin* placée à une profondeur donnée (Emerson et Roff, 1987; Krause, 1981; Martens et Krause, 1990).

Avantages:

En plus des trois premiers points cités pour les pièges à sédiment, cette méthode permet de mesurer des concentrations en matériel fécal (par m³ d'eau) à différentes profondeurs. Ainsi,

il est possible, par exemple, de connaître le profil vertical, depuis la surface jusqu'au fond, d'un élément particulier entrant dans la constitution des pelotes.

Inconvénients:

La méthode présente les mêmes inconvénients que dans les pièges à sédiment (*in situ*). De plus, la bouteille *Niskin*, même si elle est de grande capacité, ne prélève que de petites quantités de pelotes fécales.

3.1.3. La mise en culture de copépodes (*in vitro*)

Quelques individus d'une espèce choisie de copépodes (2 à 100 individus selon qu'il s'agisse de petits ou grands copépodes) sont placés pendant plusieurs heures (2-24h) dans des flacons remplis d'eau de mer filtrée (0,1-5 litres, suivant la taille et le nombre des animaux) et contenant une ou plusieurs espèces phytoplanctoniques. L'expérience est effectuée à l'abri de la lumière et à température constante (Dagg et Walser, 1986; Gamble, 1978; Honjo et Roman, 1978; Noji *et al.*, 1991; Uye et Kaname, 1994; Turner, 1977).

Avantages:

Les expériences de culture en laboratoire permettent d'étudier l'influence d'un seul facteur à la fois, puisque les autres paramètres peuvent être contrôlés (température, intensité lumineuse, alimentation, etc...). Ainsi, l'alimentation d'une espèce zooplanctonique avec du phytoplancton d'origine également connue permet l'étude de la production de pelotes d'une espèce soumise à différents régimes.

Inconvénients:

- Un des désavantages de cette méthode est que la quantité de pelotes récoltées est souvent insuffisante pour certaines analyses (La Rosa, 1976). Ceci peut être dû à l'action qu'ont les organismes sur leurs propres pelotes (coprophagie, coprohéxie, coprochalie) qui provoque la perte ou la fragmentation d'une partie des pelotes (La Rosa, 1976). Pour Dagg et Walser (1986), les moyens de culture utilisant de l'ordre de cinq copépodes dans deux litres d'eau ne permettent pas la récolte d'un grand nombre de pelotes en peu de temps ou sans grand investissement de matériel.

- Plus important encore, cette méthode, comme toute méthode *in vitro*, provoque

automatiquement l'éloignement des conditions naturelles. Il faut garantir la non-altération des conditions des copépodes lors de leur transport au laboratoire (La Rosa, 1976). De plus, la croissance des bactéries sur les pelotes s'avère être différente en laboratoire et en milieu naturel (Gowing et Silver, 1983).

- Comme la méthode n'étudie que quelques espèces (tant zooplanctoniques que phytoplanctoniques), celle-ci ne se prête pas à l'étude d'une zone de la mer où interagissent, de manière variable dans le temps et dans l'espace, plusieurs espèces (aussi bien de copépodes que de phytoplancton).

3.1.4. Le collecteur de pelotes (ce travail)

Le dispositif a été décrit dans le chapitre 2 (§ 2.3.3.). La méthode peut être considérée comme étant semi *in situ* car elle se situe entre les méthodes *in situ*, au sens strict, comme les pièges à sédiment, et les méthodes de culture, dites *in vitro*. Cette méthode présente plusieurs avantages. D'autre part, elle semble être la plus adaptée à notre stratégie d'échantillonnage.

Avantages:

- Elle respecte assez bien les conditions naturelles. En effet, les copépodes sont prélevés au filet puis immédiatement mis dans le collecteur de pelotes où le stress dû à la lumière artificielle est minimisé et où la température est maintenue très proche de celle du milieu. L'oxygénation, elle, est assurée par le renouvellement continu de l'eau contenue dans le collecteur.

- L'origine des pelotes peut être approchée. Pour chaque expérience, une partie de l'échantillon mésozooplanctonique est observée sous la loupe binoculaire. Les individus étant toujours vivants, il est possible d'observer la formation de pelotes et, éventuellement, d'attribuer un type de pelote à une espèce de copépode.

- La méthode se prête bien aux analyses du contenu biochimique, vu qu'elle permet de récolter des fractions "quasi pures" de pelotes (Small *et al.*, 1979). En effet, l'eau qui alimente le collecteur est préalablement filtrée ce qui évite toute contamination du dépôt de pelotes par d'autres particules. Les seules autres particules susceptibles d'être présentes sont les oeufs de copépodes.

- Un autre avantage de cette méthode est que la biodégradation est limitée. Les pelotes, une fois produites, sédimentent et passent au travers d'une toile de filtration ne laissant pas

passer les copépodes. Celles-ci sont donc rapidement soustraite à l'action de fragmentation des individus mésozooplanctoniques. En outre, la fixation des pelotes quelques heures (maximum 5h) après leur production ne permet pas leur dégradation microbienne qui nécessite plus de temps.

- Cet appareil permet d'obtenir des pelotes à partir d'échantillons mésozooplanctoniques effectués de manière synoptique. En d'autres termes, la méthode permet de couvrir le maximum de stations (signification des mesures) en un minimum de temps (cohérence temporelle), dans la limite des moyens techniques et financiers disponibles.

Inconvénients:

- La méthode nécessite un certain nombre de manipulations qui, obligatoirement, stressent les organismes zooplanctoniques et pourraient provoquer des modifications des vitesses des processus physiologiques et, en particulier, des taux de production de pelotes fécales. Néanmoins, tous les échantillons ont été traités de la même manière. Ils restent donc comparables entre eux.

- Le contenu des pelotes fécales produites dans le collecteur pourrait être altéré du fait de l'épuisement progressif du milieu en phytoplancton. En effet, l'eau qui assure le maintien des valeurs de température et d'oxygène, est filtrée (dans notre cas, sur 50 μ m), ce qui pourrait provoquer une modification des assemblages phytoplanctoniques initiaux.

Toutefois, la méthode ne prétend aucunement pouvoir maintenir les copépodes en vie en fournissant un apport de nourriture (à l'opposition de la culture en laboratoire). Le but est uniquement de "vidanger" le tube digestif des copépodes dans une eau filtrée contenant un minimum de particules. Les pelotes produites contiendront les espèces phytoplanctoniques ingérées *in situ* juste avant la capture des copépodes à la station d'échantillonnage concernée, ce qui est plus conforme à la situation réelle.

3.2. Mise au point d'une méthode quantitative de mesure de vitesse de sédimentation

Dans les méthodes classiques (Small *et al.*, 1979; Smayda, 1969; Turner, 1977), les vitesses de sédimentation sont des mesures individuelles. En effet, la vitesse est calculée en chronométrant le temps que met une pelote, choisie et mesurée au départ, pour parcourir toute la colonne. Ceci implique de suivre la sédimentation des pelotes *de visu*. La mesure est donc plus subjective et moins reproductible. Elle devient irréalisable pour les pelotes de petite taille, invisibles à l'oeil nu.

La structure de la colonne de sédimentation ainsi que le protocole expérimental de mesure de la vitesse sont décrits dans le second chapitre (§ 2.4.3.).

3.2.1. Hypothèses de travail

La colonne d'eau représentée dans le cylindre de verre est supposée être une colonne stable où les effets de parois sont nuls.

Les vitesses mesurées sont des "vitesses potentielles" qui ne tiennent compte d'aucun phénomène de turbulence dans la colonne d'eau. De telles valeurs seront particulièrement intéressantes pour la paramétrisation des équations d'un modèle écohydrodynamique 1D couplé physique/biologie qui décrit les flux verticaux de matière organique liés aux variables zooplanctoniques.

Dans le calcul du volume des pelotes fécales, leur forme est supposée être parfaitement cylindrique. Le calcul surestime donc légèrement le volume réel des pelotes.

3.2.2. Optimisation de quelques étapes expérimentales

3.2.2.1. Injection des pelotes dans la colonne

Pour chaque expérience de sédimentation, un grand nombre de pelotes fécales était disponible (la plupart du temps entre 100 et 1000). Leur introduction dans la colonne d'eau doit être simultanée (toutes les pelotes en une fois) et lente (avec vitesse initiale quasi nulle).

Elle doit aussi se faire sous la surface de l'eau pour éviter les effets de tension de surface. Afin de satisfaire au mieux ces conditions, les pelotes sont accumulées à l'extrémité d'une pipette Pasteur que l'on plonge juste sous la surface de l'eau (voir § 2.4.3.2.). Par une légère pression, le matériel fécal est expulsé et le chronomètre n'est actionné qu'une fois les pelotes descendues de 5cm dans la colonne afin de réduire l'accélération provoquée par la propulsion.

Toutefois, l'empilement des pelotes dans la pipette a conduit à la formation d'agrégats de pelotes qui sédimentent beaucoup plus rapidement (vitesses supérieures d'un ordre de grandeur).

Ainsi les premières expériences effectuées présentaient des résultats très variables. La figure 3.1. en est un exemple. Une discontinuité caractéristique dans la distribution des vitesses de sédimentation est remarquée, surtout du côté des valeurs élevées. Ceci indique l'arrivée, par paquets, des pelotes fécales. La variabilité du volume moyen des pelotes montre qu'il s'agit d'agrégats formés de grandes et de petites pelotes à la fois, ou même d'agrégats formés presque exclusivement de petites pelotes (comme c'est le cas pour les deux mesures de vitesse situées entre 900 et 1050m j⁻¹ sur la figure 3.1.).

Des valeur de vitesse allant jusqu'à 1163m j⁻¹ ont été mesurées. Les données de la littérature donnent une fourchette de valeurs situées entre 30 et 400m j⁻¹ pour les vitesses de sédimentation de pelotes fécales de copépodes. Ceci confirme bien la formation d'agrégats.

Il est improbable que, dans le milieu naturel, des agrégats de pelotes fécales se forment de la sorte, du moins avec une aussi grande quantité de pelotes. Nous ignorons, dans l'état actuel de notre recherche, si une telle situation peu s'observer *in situ* et avoir un impact significatif sur les flux de matière organique particulaire. C'est pourquoi, dans ce qui suit, aucune discussion ne sera faite a propos des vitesses de sédimentation d'agrégats mesurées.

Pour supprimer cet "artefact", un filtre de 300µm de largeur de maille, ne laissant pas passer les agrégats, est immergé horizontalement dans les cinq premiers centimètres de la colonne (voir § 2.4.3.2.).

3.2.2.2. Durée d'expérience

Le temps t_0 (voir § 2.4.3.2.) est pris peu avant l'arrivée des premières pelotes dans le fond de la colonne à sédimentation. Celles-ci sont toujours visibles à l'oeil nu. Par contre, les dernières pelotes qui sédimentent deviennent trop petites pour être observées. Au départ, nous

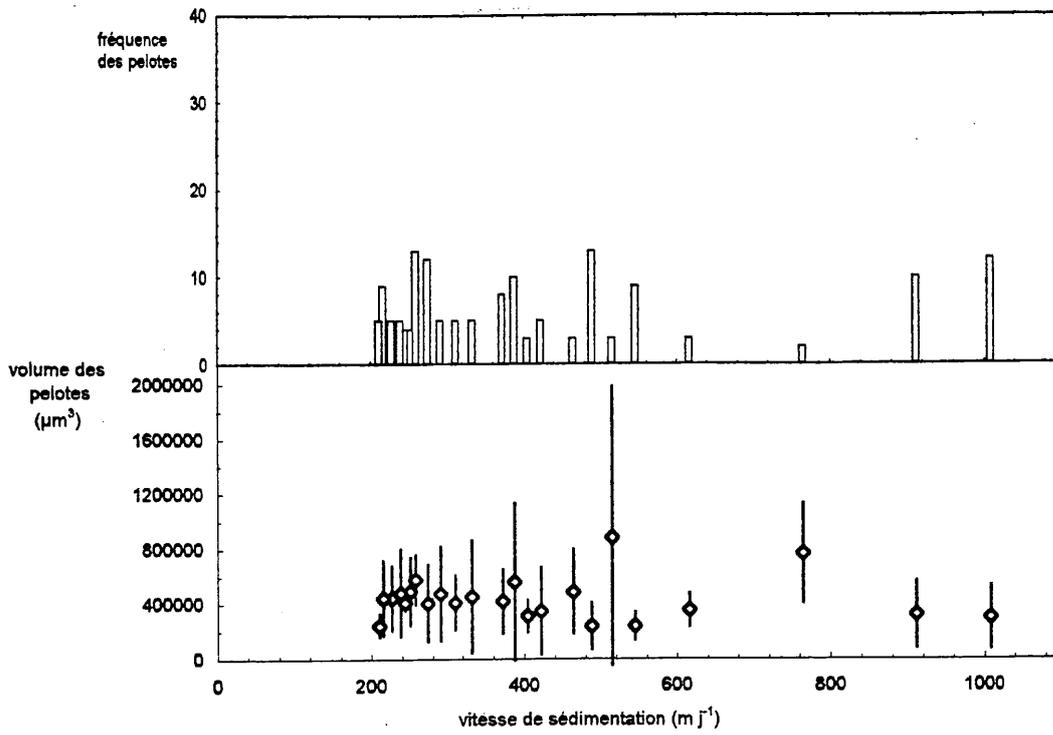


Figure 3.1. Vitesse de sédimentation des pelotes fécales de copépodes (agrégats compris) en fonction de la fréquence et du volume moyen des pelotes.

n'avions donc aucune indication sur l'estimation de t_n (temps de fin d'expérience). C'est la raison pour laquelle les premières expériences ont été interrompues trop tôt, avant que les plus petites pelotes ($\pm 50\mu\text{m}$) aient sédimenté. C'est le cas de l'expérience représentée par la figure 3.2.(a) où la distribution de fréquence des vitesses montre une forme en cloche tronquée dans sa partie gauche. Le temps d'expérience a donc été prolongé afin d'obtenir des distributions complètes, comme le montre la figure 3.2.(b).

3.2.3. Analyse des distributions de taille et de vitesse

Cette analyse concerne des pelotes fécales de copépodes récoltées en zone belge.

3.2.3.1. Relation entre le volume des pelotes et leur vitesse de sédimentation

La figure 3.3. montre qu'il existe une corrélation positive entre la vitesse de sédimentation et le volume des pelotes fécales.

$$w_{\text{sed}}=50,261+0,00013 V \quad (r^2=0,62) \quad (1)$$

De fortes variations de vitesse sont observées pour un même volume de pelote. Turner ayant effectué vingt expériences de sédimentation avec la même pelote, a observé des changements de vitesse pendant le trajet de la pelote dus à des changements d'orientation de celle-ci au cours de sa chute. Ces expériences ont montré que, pour une même pelote, la vitesse de sédimentation variait de 30 à 80 m j^{-1} . Suivant Turner, ces variations ne sont pas dues au protocole expérimental, elles seraient expliquées par les faibles volumes et densités des pelotes qui les rendent sensibles aux microvariations de la densité de l'eau (Turner, 1977).

Cependant, dans nos expériences, la variation des valeurs de vitesse est, en général, plus grande que celle mesurée par Turner. Nous pensons que, dans notre cas, une autre cause se conjugue au changement d'orientation des pelotes et vient affecter la mesure de vitesse. En effet, des variations dans l'opacité des pelotes sont souvent observées lors de l'analyse microscopique. Il s'agit donc bien, pour des pelotes ayant un même volume, de modifications du contenu qui induisent des modifications de densité et, donc, de vitesse de sédimentation.

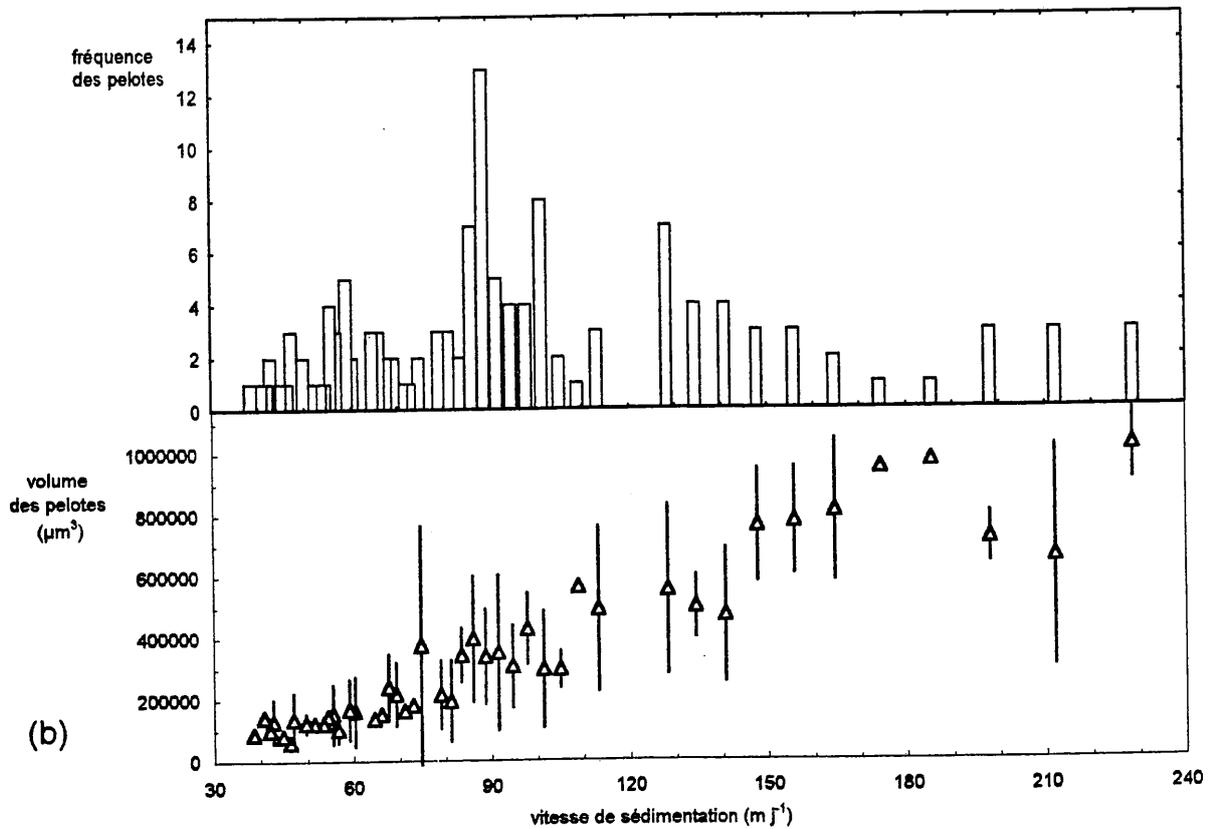
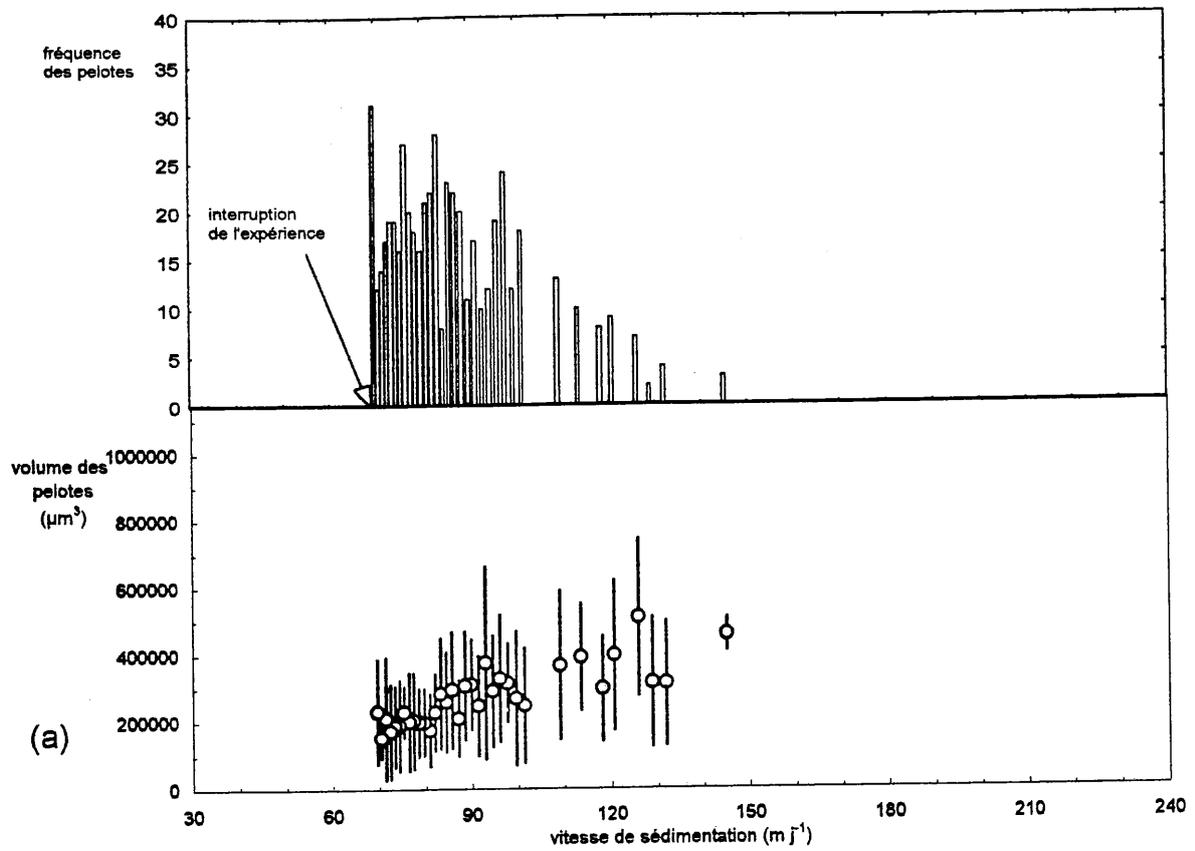


Figure 3.2. Vitesse de sédimentation des pelotes fécales de copépodes en fonction de la fréquence et du volume moyen des pelotes. (a) expérience interrompue, (b) expérience complète.

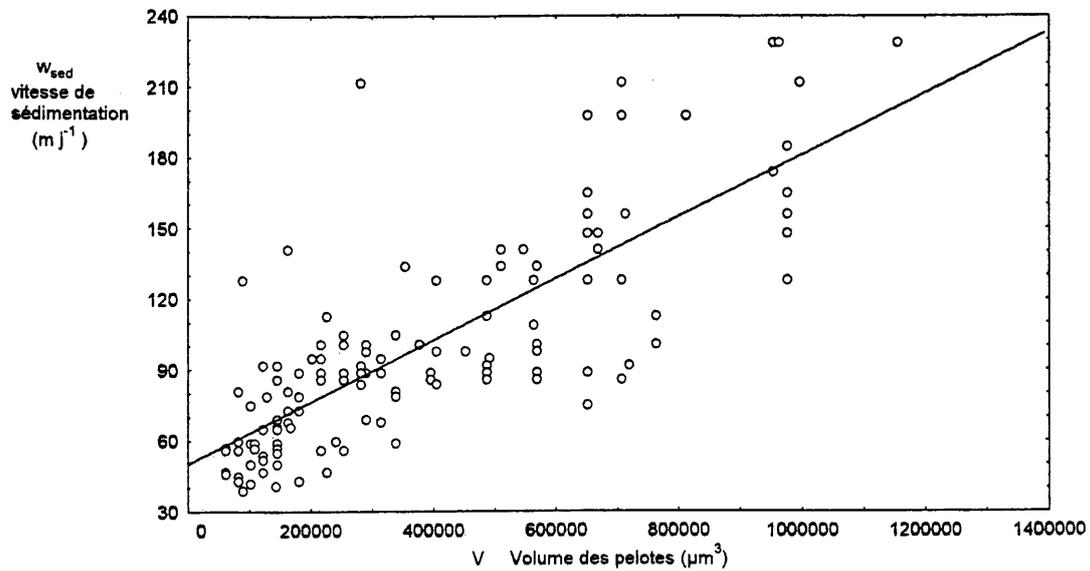


figure 3.3. : Relation entre le volume des pelotes fécales (V) de copépodes et leur vitesse de sédimentation (w_{sed}) ($r^2=0,6270$, $n=132$). Chaque point représente une pelote. L'équation de régression est $w_{sed}=50,261+0,00013 V$. Les pelotes ont été récoltées en baie Sud de la mer du Nord le 25/02/96. Les conditions d'expérimentation sont $T=25^{\circ}\text{C}$ et $S=31,2\text{psu}$.

Ces écarts sont accentués, dans notre cas de figure, car il s'agit d'une compilation de mesures qui ont été effectuées lors de campagnes différentes, à des périodes différentes.

Certains échantillons comprenaient des pelotes fécales de volume important (20.10^4 , 65.10^4 , $81.10^4 \mu\text{m}^3$) mais qui sédimentaient à des vitesses faibles (+ou- 40m j^{-1}). Habituellement, des vitesses de 40m j^{-1} sont mesurées pour des volumes avoisinant les $90.10^4 \mu\text{m}^3$. L'observation microscopique montre qu'il s'agit de pelotes apparemment vides, ou au contenu très peu dense, avec une membrane peritrophique intacte qui délimite bien la forme habituelle. Ces pelotes portent le nom générique de "pelotes fantômes". La signification écologique de ce type de déjection a déjà fait l'objet de discussions (Lampitt, *et al.*, 1990; Marshall et Orr, 1955). Suivant Lampitt, ce processus aurait comme but la capture de bactéries libres, disponibles par la suite comme nourriture pour les copépodes (Lampitt, *et al.*, 1990). Il est vraisemblable que ces pelotes fécales soient rapidement recyclées dans les couches de surface vu leur vitesse de sédimentation très faible et leur valeur nutritive élevée. Leur contribution au flux vertical de matière organique particulaire peut donc être considéré comme nul. La plupart du temps, elles seraient réingérées par les organismes zooplanctoniques qui les ont produits.

Il est possible que le procédé de récolte utilisé favorise la formation de ces "pelotes fantômes". Après avoir évacuer leur contenu intestinal, les copépodes continueraient de filtrer l'eau environnante pauvre en nourriture qui est contenue dans le collecteur. Dans ce cas, le processus de formation de pelotes fécales n'est pas interrompu.

3.2.3.2. Relation entre les vitesses de sédimentation mesurée et théorique

La figure 3.4. montre la relation entre vitesses observées et attendues. Il apparaît que la corrélation n'est pas aussi forte qu'on ne l'aurait pensé.

$$w_{\text{the}} = 11,597 + 0,5263 w_{\text{mes}} \quad (r^2=0,56) \quad (2)$$

A une valeur de vitesse théorique correspondent plusieurs valeurs de vitesses mesurées. Cette variation est certainement issue des mêmes raisons évoquées dans le paragraphe précédent.

Les valeurs théoriques sont près de 40% plus faibles que les valeurs mesurées. La vitesse

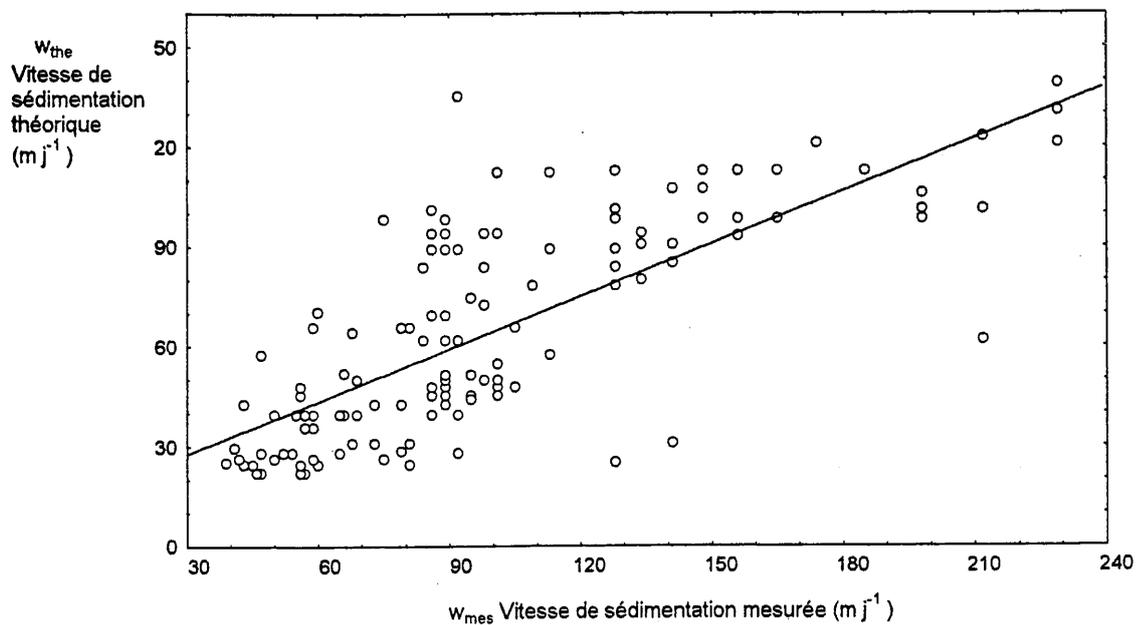


figure 3.4. : Relation entre la vitesse de sédimentation théorique (w_{the}) et mesurée (w_{mes}) des pelotes fécales de copépodes ($r^2=0,5615$, $n=132$). Chaque point représente une pelote. L'équation de régression est $w_{the}=11,957+0,5263 w_{mes}$. Les pelotes ont été récoltées en baie Sud de la mer du Nord le 25/02/96. Les conditions d'expérimentation sont $T=25^{\circ}\text{C}$ et $S=31,2\text{psu}$.

mesurée moyenne est de 99 m j^{-1} alors que la vitesse théorique moyenne est de 64 m j^{-1} . Ce désaccord suggère que les pelotes récoltées en zone belge ont une densité moyenne plus élevée que la valeur moyenne calculée ($1,28 \text{ g/cm}^3$) par Komar pour des pelotes de copépodes (Komar *et al.*, 1981). Le calcul de ces moyennes est basé sur des données de pelotes fécales de copépodes récoltés au large de Monaco de mi-février à début mai (Small *et al.*, 1979). La récolte des pelotes en Méditerranée, mer oligotrophe, expliquerait probablement leur faible densité comparée à la densité des pelotes de la mer du Nord.

3.2.3.3. Estimation des vitesses de sédimentations *in situ*

Les vitesses de sédimentation de pelotes fécales ont été mesurées sous des conditions (T, S) de laboratoire différentes de celles caractérisant la masse d'eau dans laquelle les copépodes ont été prélevés. La vitesse de sédimentation *in situ* peut, néanmoins, être estimée. Elle sera différente de la vitesse de sédimentation réelle car les phénomènes turbulents et les processus de dégradation n'ont pas été pris en compte.

La régression linéaire entre vitesse théorique et vitesse mesurée étant connue, il est possible d'ajuster la valeur mesurée en donnant à w_{the} , dans l'équation (2), sa valeur calculée (voir § 2.4.3.3.) pour $T_{\text{in situ}}$ et $S_{\text{in situ}}$.

3.2.3.4. Etude statistique des histogrammes de fréquences de vitesses de sédimentation

La figure 3.5.a. représente le cas particulier d'une expérience réalisée avec des pelotes récoltées le 25/02/96 en baie Sud de la mer du Nord. Comme vu plus haut, l'examen des 132 pelotes (figure 3.3.) montre une vitesse de sédimentation moyenne de 99 m j^{-1} ($\text{max}=229 \text{ m j}^{-1}$, $\text{min}=39 \text{ m j}^{-1}$). Une grande proportion de la variation de la vitesse de sédimentation des pelotes est expliquée par la variation du volume ($r^2=0,6270$).

L'histogramme des vitesses de sédimentation a été examiné pour savoir si la distribution était normale. Le test de Kolmogorov-Smirnov, au seuil de 5%, montre une différence significative avec la distribution normale ($D_{\text{obs}}=0,1290 > D_{\alpha}$, $\alpha=0,05$, $n=132$). Il s'agit donc là d'une population hétérogène. En effet, la distribution des valeurs de vitesse fait ressortir un lot de pelotes à grandes vitesses ($190\text{-}230 \text{ m j}^{-1}$) bien individualisé. Si l'on ne tient pas compte de cette sous-population et que l'analyse est répétée (figure 3.5.b.), le test de Kolmogorov-

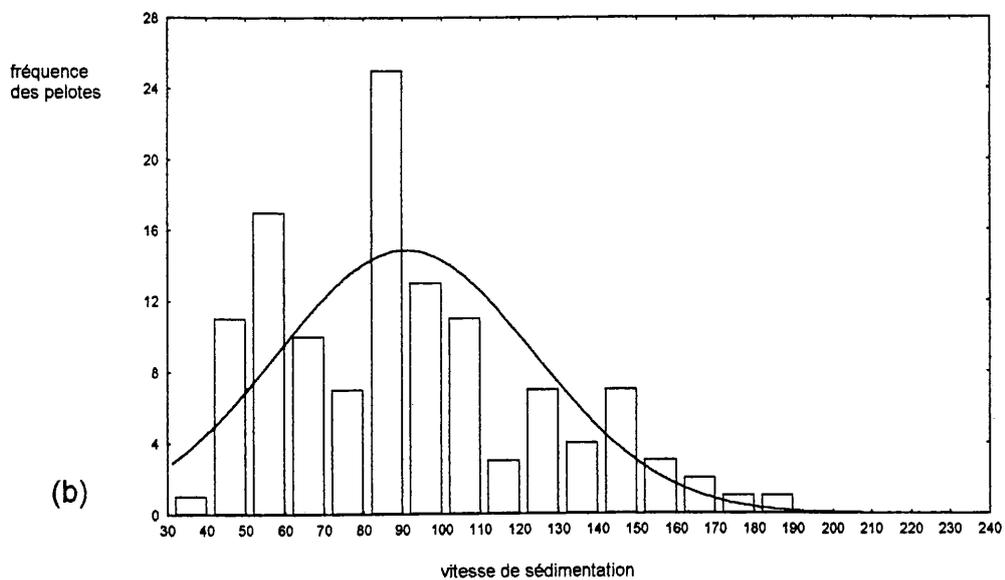
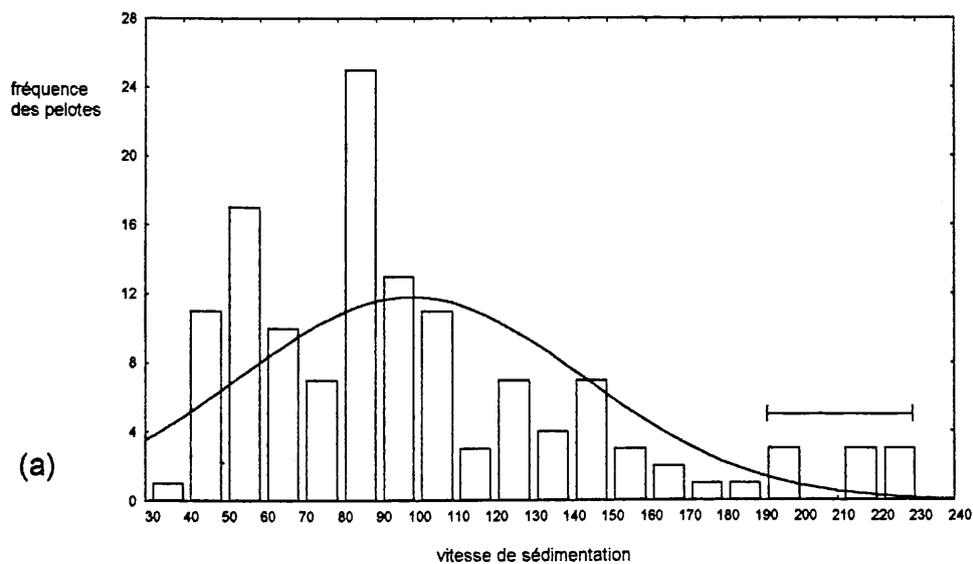


figure 3.5. : Distribution des fréquences des vitesses de sédimentation des pelotes fécales de copépodes récoltés en baie Sud de la mer du Nord le 25/02/96. (a) La distribution de l'ensemble des pelotes est hétérogène ($D=0,1290 > D_{0,05}$, $n=132$), mais si les trois premières classes de vitesse sont supprimées (b), la distribution devient homogène ($D=0,0876$, $n=123$). La courbe représente la distribution normale attendue. Les conditions d'expérimentation sont $T=25^{\circ}\text{C}$ et $S=31,2\text{psu}$.

Smirnov montre une différence non significative avec la distribution normale ($D_{obs}=0,0876$, $n=123$). Il s'agit donc bien de deux populations de pelotes. Dans ce cas précis, la quasi-totalité des pelotes est produite par *Temora longicornis*. Les plus grosses pelotes sont produites par des gros individus de *Centropages hamatus*.

3.2.4. Conclusions, avantages de la méthode

La méthode développée dans ce travail fournit des valeurs de vitesse de sédimentation en accord avec les valeurs disponibles dans la littérature (fig. 3.6. et tableau 3.1.). La comparaison entre expériences faites avec des pelotes récoltées avec des pièges à sédiment et avec des collecteurs dans le tableau 3.1 n'est probablement pas possible. En effet, les pelotes issues des pièges peuvent être réduites en taille et leur forme n'est plus cylindrique, dû à leur dégradation dans la colonne d'eau (Small *et al.*, 1979).

Mais plus important encore, cette méthode identifie et caractérise les différentes populations de pelotes, en un point donné, puisque la composition spécifique des prélèvements zooplanctoniques effectués est représentative des assemblages *in situ*. Chaque expérience donne ainsi une sorte de "spectre fécal" propre à l'échantillon zooplanctonique réalisé.

Par les atouts qu'elle présente, cette méthode simple et rapide est désormais utilisable pour l'analyse d'échantillons en série.

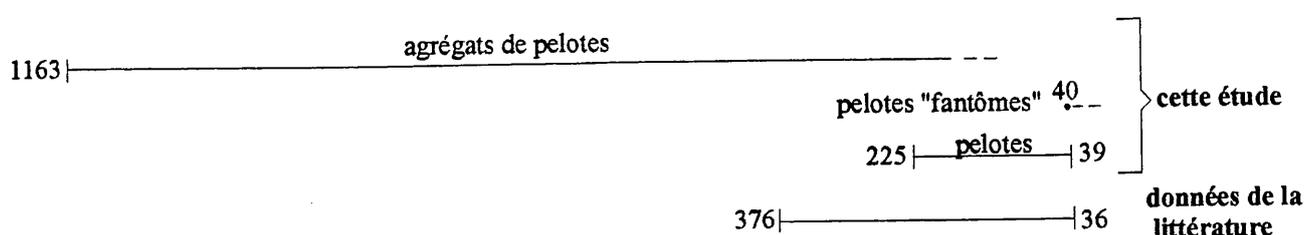


figure 3.6. Comparaisons des vitesses de sédimentation des pelotes fécales de copépodes.

La principale originalité de la procédure employée est d'être plus quantitative. Elle apporte plus d'informations que les méthodes classiques. Pour chaque expérience, elle traite un plus grand nombre de pelotes fécales (521 pelotes ont pu être étudiées en une seule expérience).

Tableau 3.1. Tableau synthétique des données de la littérature sur les vitesses de sédimentation des pelotes fécales de copépodes. Toutes les vitesses ont été mesurées à l'aide de colonnes à sédimentation.

Auteur	Espèce	Vitesse de sédimentation (m/J)	Conditions d'expérimentation		méthode d'obtention des pelotes
			T(°C)	S (psu)	
Bienfang, 1980	<i>Calanus sp.</i>	70-171	15	29.2	culture de copépodes
		51-152			
Honjo et Roman, 1978	<i>Acartia tonsa</i>	50-100	5		culture de copépodes
		80-150 (120)	15		
	120-140	5			
	180-220	15			
Small <i>et al.</i> , 1979	<i>Clausocalanus arcuicornis</i> , <i>Acartia clausi</i> , <i>Centropages typicus</i>	15-150 ^b	14		collecteur
		25-220 ^c			
Smayda, 1969	inconnue	36-376	15	34.4	collecteur
Smayda, 1971	<i>Acartia clausi</i>	74-210	15	33.1	collecteur de copépodes
		22-133 (54)			
Turner, 1977	<i>Pontella meadii</i>	15-153	22	34.5	culture de copépodes
		(66)			
		23-125 (51)			
		15-117 (77)			
Wiebe <i>et al.</i> , 1976	inconnue	50-225	5		piège à sédiment
		171	15		
cette étude	<i>Calanus finmarchicus</i> <i>Temora longicornis</i> , <i>Pseudocalanus elongatus</i> <i>Centropages hamatus</i> , <i>Acartia clausi</i>	39-229	25	31.2	collecteur

^a Nombres calculés à partir de la figure 5 de Bienfang (1980).

^b Estimation à partir de la figure 2 de Small *et al.* (1979).

^c Estimation à partir de la figure 4 de Small *et al.* (1979).

diat.1 : diatomée centrique (*Skeletonema*)

diat.2 : diatomée pennée (*Nitzschia*)

4. RESULTATS DES CAMPAGNES ET DISCUSSION

4.1. Production de pelotes fécales

Le tableau suivant (tableau 4.1.) reprend les valeurs moyennes de taux de production de pelotes fécales de copépodes mesurés pendant différentes campagnes d'échantillonnage. Ces valeurs, mesurées *in situ*, se situent dans la gamme des valeurs trouvées dans la littérature (tableau 4.2).

Les diagrammes T-S de ces données ont permis de caractériser, à chaque fois, deux masses d'eau bien individualisées (définies par l'ICES) (NSQSR, 1993), l'eau continentale côtière belge et une masse d'eau "typique" des zones situées plus au large (voir § 2.5.).

tableau 4.1. Moyennes, par campagne, des taux de production de pelotes fécales de copépodes (nbr pel. /h cop.). Entre parenthèses sont indiqués les minima et les maxima.

	février 19 au 29/02/96	Mars 18 au 29/03/96	Avril 26/04/96	Juin 17/06 au 01/07/96
zone belge	1,94±1,18 (0,32; 5,67)	1,63±0,89 (0,42; 4,12)	0,70	2,02±0,26 (1,84; 2,2)
mer du Nord	1,98±1,02 (0,32; 4,01)	1,22±0,24 (0,87; 1,61)		1,57±0,24 (1,38; 0,28)

Les mesures de production de pelotes du mois de février et du mois de mars ont été examinées par une régression multiple en fonction de la température, la salinité, la biomasse et le pourcentage de chaque espèce de copépodes (voir § 2.5.). Les résultats sont représentés ci-dessous (tableau 4.3.). Les autres périodes ne justifient pas une analyse statistique car le nombre de mesures effectuées dans les zones caractéristiques considérées n'est pas assez important.

Tableau 4.2. Tableau synthétique des données de la littérature sur les taux de production de pelotes fécales de copépodes (F).

Auteur	espèce(s)	F (nbr pel./h cop.)	Conditions d'expérimentation			Commentaire
			nourriture	T(°C)	période	
Gamble, 1978 ^c	<i>Calanus finmarchicus</i>	1,2-5,8 ^a	eau de mer	8.5-10	25/05-02/06	culture
		0,1-2 ^a		± 9	04/06-05/06	
		0,2-1,6 ^a		± 8	08/06-15/06	
Honjo et Roman, 1978 ^c	<i>Acartia clausii</i>	1,0	eau de mer	12		culture
		3,8	coccolithoph			
Marshall et Orr, 1955	<i>Calanus finmarchicus</i>	6-12	abondante			
Paffenhöfer et Knowles, 1979 ^c	<i>Temora turbinata</i> <i>Eucalanus pileatus</i>	3,3-5,0	diatomée	20		culture
cette étude	<i>Temora longicornis</i>	1,98 (N)		5,2	19/02-29/02	Mesures <i>in situ</i> en baie Sud de la mer du Nord
		1,94 (B)		4,6		
	<i>Pseudocalanus elongatus</i>	1,22 (N)		5,0	18/03-19/03	
		1,63 (B)		4,0		
	<i>Acartia clausi</i>	0,7 (B)		7,8	26/04	
	<i>Calanus finmarchicus</i>	1,57 (N)		14,4	17/06-01/07	
		2,02 (B)		15,1		

		F (nbr pel./h cop.) en fonction de la nourriture ^b					
		phaeoph.	diat. 1	diat. 2	diat. 3	diat. 4	chloroph
Gaudy, 1974 ^c	<i>Calanus helgolandicus</i>	0,5-1,5	0,4-10,4	1,0-8,7			
	<i>Centropages typicus</i>	0,1-0,6	0,04-0,1	0,2-1,0	0,4-1,45	0,2-1,6	0,08-1,0
	<i>Temora stylifera</i>	0,08-1,0	0,08-3,1	0,4-1,0	1,6-2,0	0,4-3,1	0,4
	<i>Acartia clausi</i>	0,04-0,6	0,08-0,3	0,08-0,25	0,4-1,4	0,08-0,8	0,2

^a Estimation à partir de la figure 11 de Gamble (1978).

^b Estimation à partir de la figure 1 de Gaudy (1974).

^c Les valeurs présentées sont des conversions des valeurs de l'auteur (nbr pel./j. cop.) en nombre de pelotes par heure et par copépode.

phaeoph. : *Phaeodactylum tricorutum*

diat. 1 : *Skeletonema costatum*

diat. 2 : *Asterionella japonica*

diat. 3 : *Ditylum brightwellii*

diat. 4 : *Lauderia borealis*

chloroph. : *Dunaliella sp.*

coccolithoph. : *Emiliana huxleyi* et *Cruciplacolithus neohelis*

(B) : Pelotes récoltées en zone belge

(N) : Pelotes récoltées dans des eaux "types" de la mer du Nord

tableau 4.3. Comparaison entre février et mars de la relation de la production de pelotes avec la température, la salinité, la biomasse et le pourcentage de chaque espèce de copépodes.

période	Masse d'eau	Variables sélectionnées	R ²	Coefficient de régression	t	p
19-29/02	a1) zone belge eau cont. côtière (1ere analyse)	% <i>A. clausii</i>	0,44	-0,66	-4,79	0,0001
		% <i>C. finmarchicus</i>	0,60	-0,44	-3,16	0,0050
		Salinité	0,64	0,19	1,39	0,1794 (n.s.)
	a2) zone belge eau cont. côtière (2me analyse)	% <i>T. longicornis</i>	0,42	0,88	4,20	0,0005
		% <i>C. finmarchicus</i>	0,46	-0,50	-2,47	0,0243
		Salinité	0,49	0,31	1,65	0,1170 (n.s.)
		% <i>P. elongatus</i>	0,57	0,61	2,47	0,0241
	b) zone belge eau cont. côtière la mer du Nord	% espèce non determinée	0,63	0,35	1,57	0,1347 (n.s.)
		% <i>T. longicornis</i>	0,53	0,84	5,00	0,0005
		Salinité	0,73	0,46	2,75	0,0203
18-29/03	c) zone belge eau cont. côtière	Biomasse	0,51	0,64	3,93	0,0013
		% <i>A. clausii</i>	0,59	-0,31	-1,92	0,0736 (n.s.)
		% <i>C. finmarchicus</i>	0,62	0,19	1,23	0,2374 (n.s.)
	d) zone belge eau cont. côtière la mer du Nord	% <i>T. longicornis</i>	0,36	0,60	1,99	0,0865(n.s.)

n.s. : non significatif ($\alpha=0,05$)

La production moyenne des pelotes en zone belge au mois de février est de $1,94 \pm 1,18$ (max=5,67, min=0,32). Pour obtenir un accord avec la distribution normale, les données de production de pelotes ont été transformées de façon logarithmique. Après transformation, le test de Kolmogorov-Smirnov montre une différence non significative avec la distribution normale ($D_{obs}=0,1699 < D_{\alpha}$, $\alpha=0,01$, $n=23$).

Les résultats de la régression multiple et l'examen des coefficients de régression indiquent un modèle mal interprétable, en ce sens que la production est liée négativement au pourcentage des espèces (tableau 4.3. a.1.). Or l'examen des corrélations significatives ($\alpha=0,05$) indique une corrélation négative forte entre les espèces *Acartia clausii* et *Temora longicornis* ($r=-0,79$). Si la sélection "pas à pas" est répétée, après enlèvement de la variable "pourcentage de l'espèce *Acartia clausii*" du modèle, le pourcentage de l'espèce *Temora longicornis* explique à lui seul 42% de la variation de la production de pelotes fécales (tableau 4.3. a.2.). Il est important de noter que l'équation de régression obtenue permettra d'exprimer le logarithme de la production de pelotes en fonction des variables sélectionnées.

Dans les eaux "types" de la mer du Nord et à la même période, la production moyenne de pelotes est de $1,98 \pm 1,02$ (max=4,01, min=0,32). Le test de Kolmogorov-Smirnov montre une différence non significative des données avec la distribution normale ($D_{\text{obs}}=0,1088 < D_{\alpha}$, $\alpha=0,01$, $n=13$). Cette fois le pourcentage de l'espèce *Temora longicornis* explique à lui seul 53% de la variation de la production de pelotes fécales (tableau 4.3.b.). De nouveau l'examen des corrélations significatives ($\alpha=0,05$) indique une corrélation négative forte entre les espèces *Acartia clausii* et *Temora longicornis* ($r = -0,87$).

Cette analyse montre que, au mois de février, les variables *Acartia clausii* et *Temora longicornis* sont liées aussi bien en zone belge que dans les eaux "types" de la mer du Nord. L'essentiel de la production de matière fécale est expliqué par *Temora longicornis* et les taux de production de pelotes fécales ne sont pas significativement différents d'une zone à l'autre ($p=0,92$).

En mars, la production moyenne des pelotes en zone belge est de $1,63 \pm 0,89$ (max=4,12, min=0,42). Le test de Kolmogorov-Smirnov montre une différence non significative des données avec la distribution normale ($D_{\text{obs}}=0,2178 < D_{\alpha}$, $\alpha=0,01$, $n=19$).

La régression multiple avec sélection "pas à pas" (*Stepwise*) des variables explicatives indique que la biomasse explique à elle seule 51% de la variation de la production de pelotes fécales (tableau 4.3.c.). Contrairement au mois de février, l'examen des corrélations significatives ($\alpha=0,05$) n'indique cette fois presque aucune corrélation entre les espèces *Acartia clausii* et *Temora longicornis* ($r = 0,01$).

Dans les eaux "types" de la mer du Nord, la production moyenne des pelotes est de $1,22 \pm 0,24$ (max=1,61, min=0,87). Le test de Kolmogorov-Smirnov montre une différence non significative des données avec la distribution normale ($D_{\text{obs}}=0,1810 < D_{\alpha}$, $\alpha=0,01$, $n=9$). Les résultats de la régression multiple avec sélection "pas à pas" (*Stepwise*) montre que la seule variable sélectionnée est le pourcentage de l'espèce *Temora longicornis*, qui s'avère non significatif au seuil sélectionné (tableau 4.3.d.). En mars, les taux de production de pelotes fécales ne sont pas significativement différents d'une zone à l'autre ($p=0,19$).

En juin, le taux moyen de production des pelotes est plus élevé en zone belge ($2,02 \pm 0,24$ (max=2,20, min=1,84)) que dans la zone située plus au large ($1,57 \pm 0,24$ (max=1,77; min=1,38)) mais cette différence n'est pas significative ($p=0,23$).

4.2. Vitesse de sédimentation

Le tableau suivant (tableau 4.4.) reprend les valeurs moyennes de vitesse de sédimentation de pelotes fécales de copépodes récoltées en zone belge, en hiver et en été.

Tableau 4.4. Vitesse de sédimentation moyenne des pelotes fécales de copépodes en zone belge, en hiver et en été. Entre parenthèses sont indiquées les minima et maxima (n : nombre de pelotes analysées).

	W_{mes}	W_{the}	$W_{in.situ}$
hiver (février) (n=132)	99,18±44,47 (39; 229)	64,16±31,24 (22,23; 139,10)	54,29±37,16 (4,41; 143,43)
été (juin) (n=251)	86,88±14,68 (69,70; 145,05)	51,59±22,56 (19,43; 107,63)	54,57±33,50 (6,83; 137,79)

L'estimation des vitesses de sédimentation des pelotes fécales *in situ* ne montre pas de différence significative pour la sédimentation de la matière fécale entre l'été et l'hiver ($p=0,93$).

En hiver, la vitesse théorique représente 65% de la valeur mesurée. En été, cet écart augmente légèrement puisque la valeur théorique ne représente plus que 59% de la valeur mesurée. De prime abord, ceci suggère que les pelotes produites en été sont un peu plus denses que celles produites en hiver. En effet, pour le calcul des vitesses théoriques, nous avons gardé, à chaque fois, la même valeur de densité des pelotes (voir §2.4.3.3.).

Cette observation est en contradiction avec la plupart des schémas conceptuels décrivant les systèmes pélagiques. En effet, les efflorescences successives d'espèces phytoplanctoniques au cours d'une poussée printanière typique devraient mener à la production de pelotes fécales plus denses vers la fin de l'hiver qu'en été (les diatomées sont plus denses que les dinoflagellés).

De plus, l'observation en mer a montré qu'aux stations de référence submentionnées, les valeurs de fluorescence *in situ* ne justifiaient pas cette situation inverse.

valeur de fluorescence en hiver: 12,1 µg/l

valeur de fluorescence en été: -1,2 µg/l

Ces mesures ne représentent pas des valeurs absolues exactes. Elles sont données à titre indicatif, uniquement dans le but de montrer la variation qui existe entre les deux mesures.

L'observation microscopique confirme ces mesures. A la station de référence, en été, les stocks phytoplanctoniques *in situ* sont pratiquement épuisés. En hiver, la concentration en phytoplancton est encore relativement faible, mais les copépodes, en l'occurrence *Temora longicornis*, arrivent à se nourrir de petites diatomées.

Il est néanmoins possible que les pelotes fécales, qui ont été produites en été, contiennent, en plus des particules biogéniques, des quantités considérables de particules alumino-silicatées (Dunbar et Berger, 1981; Deuser *et al.*, 1981; Scheidegger et Krissek, 1983; Krishnaswami *et al.*, 1985). Fowler (1986) et Brongersma-Sanders (1983) soulignent l'importance du transport vers le fond de fines particules minérales suite à la filtration passive, par les copépodes, de matière détritique en suspension dans la colonne d'eau.

Dans une eau particulièrement chargée en particules inorganiques et pauvre en phytoplancton, comme ce fut le cas à la station de référence d'été, l'apparition de ce phénomène de "lestage" des pelotes fécales pourrait expliquer la discordance observée plus haut (Small *et al.*, 1979).

4.3. Synthèse des résultats obtenus pour les stations de référence en zone belge

tableau 4.5. Composition spécifique (%) des assemblages de copépodes. F: taux de production (nbr/h cop) et $W_{in situ}$ (m/j) des pelotes fécales aux stations de référence en zone belge, en hiver et en été.

		Hiver	Eté
Espèce	<i>Temora longicornis</i>	87	54
	<i>Pseudocalanus elongatus</i>	12	27
	<i>Centropages hamatus</i>	1	10
	<i>Acartia clausi</i>	1	8
	<i>Calanus finmarchicus</i>	0	1
F		3,18	1,77
$W_{in situ}$		54,29	54,57

5. CONCLUSION

De l'analyse de la composition spécifique du mésozooplancton, il ressort que *Temora longicornis* est, de loin, l'espèce dominante dans les zones étudiées. De plus, la mesure des taux de production de pelotes fécales a montré, de manière générale, que *Temora* est très active. Elle produit, en moyenne, 3-4 pelotes/heure dans un milieu où les concentrations et les tailles phytoplanctoniques sont adéquates. La vitesse potentielle moyenne de sédimentation *in situ*, et en eau calme, de ce matériel fécal est de 55 mètres/jour. En sachant, qu'en baie Sud de la mer du Nord, les pelotes fécales constituent l'essentiel de la matière organique particulaire, il est logique de penser que *Temora* contribue pour une large part à véhiculer la matière organique d'origine phytoplanctonique vers les niveaux trophiques supérieurs.

Par ailleurs, sachant que *Temora* produit des pelotes fécales plus denses et plus grosses que celles produites par *Acartia* et *Pseudocalanus*, il devient possible d'individualiser les zones de sédimentation où la matière organique particulaire est rapidement soustraite à une dégradation conséquente en plein eau.

C'est ainsi, qu'au niveau de la zone côtière belge, la sédimentation rapide du matériel phytoplanctonique ingéré par les copépodes est nettement favorisée par rapport à un recyclage en surface. Alors que, plus au large, cette matière organique particulaire séjourne plus longtemps dans la colonne d'eau.

Les valeurs des taux de production, et des vitesses de sédimentation des pelotes fécales produites par le mésozooplancton en zone belge, sont reportées sur le schéma conceptuel considéré au début de cette étude (figure 5.1.). En général, et dans ce cas précis, les copépodes sont plus actifs en hiver qu'en été. Par contre, la vitesse de sédimentation des pelotes fécales ne varie quasiment pas.

Les différentes campagnes réalisées en mer du Nord nous ont permis d'adapter la prise et le traitement d'échantillons dans une mer très productive et influencée par l'activité anthropique (utilisation de filtres et maillages de filet adéquats, purification des différentes fractions planctoniques avant leur analyse, ...). La démarche adoptée permet d'effectuer, de manière synoptique, des mesures *in situ*.

La méthode utilisée pour la mesure des taux de production de pelotes fécales a permis l'observation directe du processus d'éjection et, donc, l'identification des différents types de

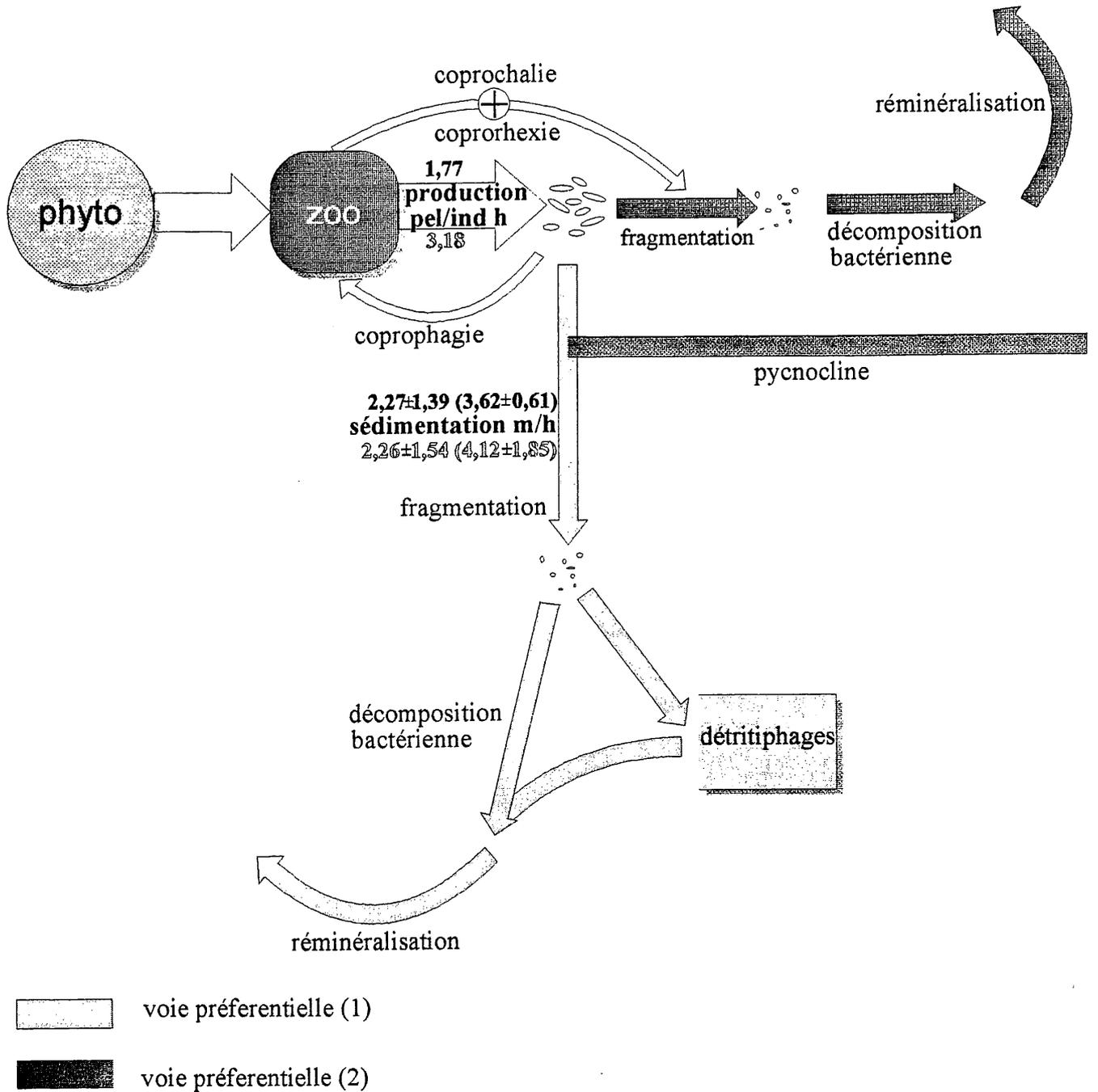


figure 5.1. : Schéma conceptuel de l'origine et de la destinée des pelotes fécales de copépodes. Les valeurs des taux de production et des vitesses de sédimentation des pelotes fécales en zone côtière belge sont indiquées (été en noir, hiver en gris). Les valeurs des vitesses de sédimentation *in situ*, sont calculées par conversion des valeurs obtenues sous conditions expérimentales en laboratoire (entre parenthèses).

pelotes et de leur producteurs respectifs.

Le protocole mis au point pour la mesure des vitesses de sédimentation de cette matière fécale possède l'avantage d'individualiser les différentes populations de pelotes.

La cohérence des résultats obtenus est confirmée par la comparaison avec les valeurs disponibles dans la littérature.

Cependant, de part l'importante variabilité spatio-temporelle des composantes et des processus zooplanctoniques, il est nécessaire d'affiner les mesures effectuées dans le cadre de ce travail. Un relevé systématique de données plus rapprochées dans le temps, en baie Sud mais aussi dans d'autres zones de la mer du Nord, ainsi que des séries de mesures en continu, en station, sont indispensables.

De plus, plusieurs points restent à envisager, dans un proche avenir, afin d'évaluer les flux effectifs de matière au travers des compartiments zooplanctoniques.

Améliorations de la méthode:

- Les échantillons de pelotes fécales ont été fixés au formol. Cette fixation peut provoquer une légère modification de leur densité et interférer sur les vitesses de sédimentation mesurées. Il serait utile d'étudier un nouveau moyen de fixation ou d'estimer cette variation.
- Améliorer la structure de la colonne de sédimentation utilisée afin de pouvoir recueillir un maximum de pelotes et de rendre la mesure encore plus quantitative.
- Adaptation d'une formule à chaque type de pelotes fécales pour le calcul du volume.
- Procéder à des mesures de vitesse de sédimentation en recréant les conditions de température et de salinité pendant les expériences en laboratoire afin d'éviter l'estimation des valeurs de vitesse *in situ* par calcul.

Perspectives:

- Etude de la dynamique de population des différentes espèces de copépodes étudiées afin de tenir compte des différents stades de développement.
- Analyse détaillée des assemblages phytoplactoniques *in situ* et du contenu biochimique

des pelotes fécales.

- Approche des différents processus de dégradation des pelotes fécales et étude de la distribution verticale des copépodes (coprophagie, migrations, dégradation bactérienne,...).

- Insertion des paramètres mesurés dans un modèle échohydrodynamique 1D couplé physique/biologie afin de tenir compte de la turbulence et de l'advection.

6. BIBLIOGRAPHIE

- Allredge, A.L., & C.C. Gotschalk (1988). In situ settling behavior of marine snow. *Limnol. Oceanogr.*, **33**, 339-351.
- Allredge, A.L., C.C. Gotschalk & S. MacIntyre (1987). Evidence for sustained residence of macrocrustacean fecal pellets in surface waters off Southern California. *Deep-Sea Research*, **34**, 1641-1652.
- Bainbridge, R. (1961). Migrations in *The physiology of Crustacea* II. Waterman Academic press ed., 461-463.
- Bathmann, U.V., & G. Liebezeit (1986). Chlorophyll in copepod faecal pellets: changes in pellet numbers and pigment content during a declining Baltic spring bloom. *Marine Ecology*, **7**, 59-73.
- Bathmann, U.V., T.T. Noji, M. Voss & R. Peinert (1987). Copepod fecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in Norwegian Sea in May/June 1986. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **38**, 45-51.
- Becker, G., & G. Wegner (1993). North Sea surface temperature means 1981-1990. *ICES CM* 1993/C: 47.
- Belkhiria, S., A. Goffart & J.H. Hecq (1996). Determination of zooplankton grazing pressure and faecal pellet production in a frontal zone of the North Sea. *Progress in Belgian Oceanographic Research*, 19-22.
- Bienfang, P.K. (1980). Herbivore diet affects fecal pellet settling. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **37**, 1352-1357.
- Bishop, J.K.B., J.M. Edmond, D.R. Ketten, M.P. Bacon & W.B. Silker (1977). The chemistry, biology, and vertical flux of particulate matter from the upper 400 m of the equatorial Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research*, **24**, 511-548.
- Böhnecke, G. (1922). *Veröff. Inst. Meeresk. Univ. Berl.*, N. F., A. Geogr.-naturwiss. R.M., **10**, 1-34.
- Bougis, P. (1974). Zooplancton. Ecologie du plancton marin, Collection d'écologie 3, tome II, Masson et CIE ed.
- Brongersma-Sanders, M. (1983). Unconsolidated phosphorites, high barium and diatom abundances in some Namibian shelf sediments. *Coastal upwelling : its sediment record. Part A. Responses of the sedimentary regime to present coastal upwelling*. E. Suess and J.Thiede, ed., Plenum Press, pp 421-437.

- Conover, R.J. (1966). Factors affecting the assimilation of the organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding. *Limnol. Oceanogr.*, **11**, 346-354.
- Currie, R.I. (1962). Pigments in zooplankton faeces. *Nature*, **193**, 956-957.
- Dagg, M.J., & W.E. Walser, Jr. (1986). The effect of food concentration on fecal pellet size in marine copepods. *Limnol. Oceanogr.*, **31(5)**, 1066-1071.
- Deuser, W.G., E.H. Ross & R.F. Anderson (1981). Seasonality in the supply of sediment to the deep Sargasso Sea and implications for the rapid transport of matter to the deep ocean. *Deep-Sea Research*, **28**, 495-505.
- Djenidi, S., J.C.J. Nihoul, F. Ronday & A. Garnier (1986). Modèles mathématiques de courants résiduels sur le plateau continental Nord Européen. La baie de Seine (Greco-Manche), Université de Caen, IFREMER, Actes de Colloques, **4**, 73-84.
- Dunbar, R.B., & W.H. Berger (1981). Fecal pellet flux to modern bottom sediment of Santa Barbara Basin (California) based on sediment trapping. *Geological Society of America Bulletin*, part. 1, **92**, 212-218.
- Elder, D.L., & S.W. Fowler (1977). Polychlorinated Biphenyl's: Penetration into the deep ocean by zooplankton fecal pellet transport. *Science*, **197**, 459-461.
- Emerson, C.W., & J.C. Roff (1987). Implications of fecal pellet size and zooplankton behaviour to estimates of pelagic-benthic carbon flux. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **35**, 251-257.
- Ferrante, J.G., & J.I. Parker (1977). Transport of diatom frustules by copepod fecal pellets to the sediments of Lake Michigan. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 92-98.
- Forster, G.R. (1953). Peritrophic membranes in the Caridea (Crustace Decapoda). *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, **32**, 315-318.
- Fowler, S.W. (1977). Trace elements in zooplankton particulate products. *Nature*, **269**, 51-53.
- Fowler, S.W. (1991). Biologically mediated removal, transformation, and regeneration of dissolved elements and compounds. *Ocean Margin processes in Global Change*. R.F.C. Mantoura, J.-M. Martin & R. Wollast ed., 127-143.
- Fowler, S.W., & G.A. Knauer (1986). Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column. *Prog. Oceanog.*, **16**, 147-194.
- Fowler, S.W., & N.S. Fisher (1983). Viability of marine phytoplankton in zooplankton fecal pellets. *Deep-Sea Research*, **30**, 963-969.
- Frankenberg, D., & K.L. Smith, Jr. (1967). Coprophagy in marine animals. *Limnol. Oceanogr.*, **12**, 443-450.

- Gamble, J.C. (1978). Copepod grazing during a declining spring phytoplankton bloom in the Northern North Sea. *Mar. Biol.*, **49**, 303-315.
- Gaudy, R. (1974). Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.*, **25**, 125-141.
- Gauld, D.T. (1957). A peritrophic membrane in calanoid copepods. *Nature, Lond.*, **179**, 325-326.
- González, H.E., S.R. González & G.-J. A. Brummer (1994). Short-term sedimentation pattern of zooplankton, faeces and microplankton at a permanent station in the Bjørnafjorden (Norway) during April-May 1992. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **105**, 31-45.
- Gowing, M.M., & M.W. Silver (1983). Origins and microenvironments of bacteria mediating fecal pellet decomposition in the sea. *Mar. Biol.*, **73**, 7-16.
- Hecq, J.H. (1982). Distribution et dynamique des communautés zooplanctoniques en relation avec le cycle du carbone en baie Sud de la mer du Nord. Thèse de doctorat, Université de Liège, 249 p.
- Hecq, J.H., & A. Gaspar (1980). Composition biochimique du zooplancton de la mer du Nord. Approche écologique. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, **110**, 2, 105-113.
- Hill, H.W. (1973). Currents and Water Masses. *North Sea Science*, E.D. Goldberg ed., 17-42.
- Hofmann, E.E., J.M. Klinck & G.-A. Paffenhöfer (1981). Concentrations and vertical fluxes of zooplankton fecal pellets on a continental shelf. *Mar. Biol.*, **61**, 327-335.
- Honjo, S. (1978). Sedimentation of materials in the Sargasso Sea at a 5.367 m deep station. *J. Mar. Res.*, **36**, 469-492.
- Honjo, S. (1979). Material fluxes and modes of sedimentation in the mesopelagic and bathypelagic zones. *J. Mar. Res.*, **38**, 53-97.
- Honjo, S. (1980). Material fluxes and modes of sedimentation in the mesopelagic zones. *J. Mar. Res.*, **38**, 53-94.
- Honjo, S., & M.R. Roman (1978). Marine copepod fecal pellets: production, preservation and sedimentation. *J. Mar. Res.*, **36**, 45-57.
- ICES (1962). Mean monthly temperature and salinity of the surface layer of the North Sea and adjacent waters. *ICES*, Charlottenlund.
- Karl, D.M., G.A. Knauer & J.H. Martin (1988). Downward flux of particulate organic matter in the ocean: a particle decomposition paradox. *Nature*, **332**, 438-440.
- Knauer, G.A. (1981). Primary production and carbon-nitrogen fluxes in the upper 1.500 m of the northeast Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, **26**, 181-186.

- Knauer, G.A., J.H. Martin & K.W. Bruland (1979). Fluxes of particulate carbon, nitrogen, and phosphorus in the upper water column of the northeast Pacific. *Deep-Sea Research*, **26**, 97-108.
- Komar, P.D., A.P. Morse, L.F. Small & S.W. Fowler (1981). An analysis of sinking rates of natural copepod and euphausiid fecal pellets. *Limnol. Oceanogr.*, **26**(1), 172-180.
- Krause, M. (1981). Vertical distribution of faecal pellets during FLEX '76. *Helgoländer Meeresunters*, **34**, 313-327.
- Krishnaswami, S., M. Baskaran, S.W. Fowler & M. Heyraud (1985). Comparative role of salps and other zooplankton in the cycling and transport of selected elements and natural radionuclides in Mediterranean waters. *Biogeochemistry*, **1**, 353-360.
- La Rosa, J. (1976). A simple system for recovering zooplanktonic faecal pellets in quantity. *Deep-Sea Research*, **23**, 995-997.
- Lampitt, R.S. (1985). Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. *Deep-Sea Research*, **32**, 885-897.
- Lampitt, R.S., T. Noji & B. von Bodungen (1990). What happens to zooplankton faecal pellets? Implications for material flux. *Mar. Biol.*, **104**, 15-23.
- Lee, A. (1970). The currents and water masses of the North Sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, **8**, 33-71.
- Marshall, S.M., & M.A. Orr (1955). The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus*. Oliver & Boyd ed.
- Martens, P., & M. Krause (1990). The fate of faecal pellets in the North Sea. *Helgoländer Meeresunters.*, **49**, 9-19.
- McCave, I.N. (1975). Vertical flux of particles in the ocean. *Deep-Sea Research*, **22**, 491-502.
- Nihoul, J.C.J. (1980). Residual circulation, long waves and mesoscale eddies in the North Sea. *Oceanologica Acta*, **3**, 309-316.
- Nihoul, J.C.J., & F. Runday (1975). The influence of the "tidal stress" on the residual circulation. *Tellus*, **XXVII**, 484-490.
- Nihoul, J.C.J., & J.H. Hecq (1984). Influence of the residual circulation on the physico-chemical characteristics of water masses and the dynamics of ecosystems in the Belgian coastal zone. *Continental Shelf Research*, **3**, 167-174.
- Noji, T.T., K.E. Estep, F. Macintyre & F. Norrbin (1991). Image analysis of faecal material grazed upon by three species of copepods: evidence for coprorhexy, coprophagy and coprochaly. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **71**, 465-480.

- North Sea Quality Status Report (NSQSR) (1993). ICES (International Council for the Exploration of the Sea) ed.
- Otto, L., J.T.F. Zimmerman, G.K. Furnes, M. Mork, R. Saetre & G. Becker (1990). Review of the physical oceanography of the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, **26**, 161-238.
- Paffenhöfer, G.-A., & S.C. Knowles (1979). Ecological implications of fecal pellet size, production and consumption by copepods. *J. Mar. Res.*, **37**, 36-47.
- Reeve, M.R. (1963). The filtering of *Artemia*. III. Faecal pellets and their associated membranes. *J. Exp. Biol.*, **40**, 215-221.
- Sasaki, H., H. Hattori & S. Nishizawa (1988). Downward flux of particulate organic matter and vertical distribution of calanoid copepods in the Oyashio Water in summer. *Deep-Sea Research*, **35**, 505-515.
- Scheidegger, K.F. & L.A. Krissek (1983). Zooplankton and nekton : natural barriers to the seaward transport of suspended terrigenous particles off Peru. *Coastal upwelling : its sediment record. Part A. Responses of the sedimentary regime to present coastal upwelling*. E. Suess and J. Thiede, ed., Plenum Press, pp 303-333.
- Schrader, H.-J. (1971). Fecal pellets: role in sedimentation of pelagic diatoms. *Science*, **174**, 55-57.
- Silver, M.W., A.L. Shanks & J.D. Trent (1978). Marine snow: microplankton habitat and source of small-scale patchiness in pelagic populations. *Science*, **201**, 371-373.
- Small, L.F., G.A. Knauer & M.D. Tuel (1987). The role of sinking fecal pellets in stratified euphotic zones. *Deep-Sea Research*, **34**, 1705-1712.
- Small, L.F., S.W. Fowler & M.Y. Ünlü (1979). Sinking rates of natural copepod fecal pellets. *Mar. Biol.*, **51**, 233-241.
- Small, L.F., S.W. Fowler, S.A. Moore & J. La Rosa (1983). Dissolved and fecal pellet carbon and nitrogen release by zooplankton in tropical waters. *Deep-Sea Research*, **30**, 1199-1220.
- Smayda, T.J. (1969). Some measurements of the sinking rate of fecal pellets. *Limnol. Oceanogr.*, **14**, 621-625.
- Smayda, T.J. (1970). The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, **8**, 353-414.
- Smayda, T.J. (1971). Normal and accelerated sinking of phytoplankton in the sea. *Marine Geol.*, **11**, 105-122.

- Turrell, W.R. (1992). New hypotheses concerning the circulation of the northern North Sea and its relation to North Sea fish stock recruitment. *ICES J. mar.Sci.*, **49**, 107-123.
- Turner, J.T. (1977). Sinking rates of fecal pellets from the marine copepod *Pontella meadii*. *Mar. Biol.*, **40**, 249-259.
- Turner, J.T. (1979). Microbial attachment to copepod fecal pellets and its possible ecological significance. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, **98**, 131-135.
- Turner, J.T., & J.G. Ferrante (1979). Zooplankton fecal pellets in aquatic ecosystems. *BioScience*, **29**, 670-677.
- Urrère, M.A., & G.A. Knauer (1981). Zooplankton fecal pellet fluxes and vertical transport of particulate organic material in the pelagic environment. *J. Plankton Res.*, **3**, 369-387.
- Uye, S., & K. Kaname (1994). Relations between fecal pellet volume and body size for major zooplankters of the Inland Sea of Japan. *J. Oceanography*, **50**, 43-49.
- Wiebe, P.H., S.H. Boyd & C. Winget (1976). Particulate matter sinking to the deep-sea floor at 2000 m in the Tongue of the Ocean, Bahamas, with a description of a new sedimentation trap. *J. Mar. Res.*, **34**, 341-354.
- Youngbluth, M.J., T.G. Bailey, P.J. Davoll, C.A. Jacoby, P.I. Blades-Eckelbarger & C.A. Griswold (1989). Fecal pellet production and diel migratory behavior by the euphausiid *Meganyctiphanes norvegica* effect benthic-pelagic coupling. *Deep-Sea Research*, **36**, 1491-1501.

7. ANNEXES

7.1. Le navire océanographique

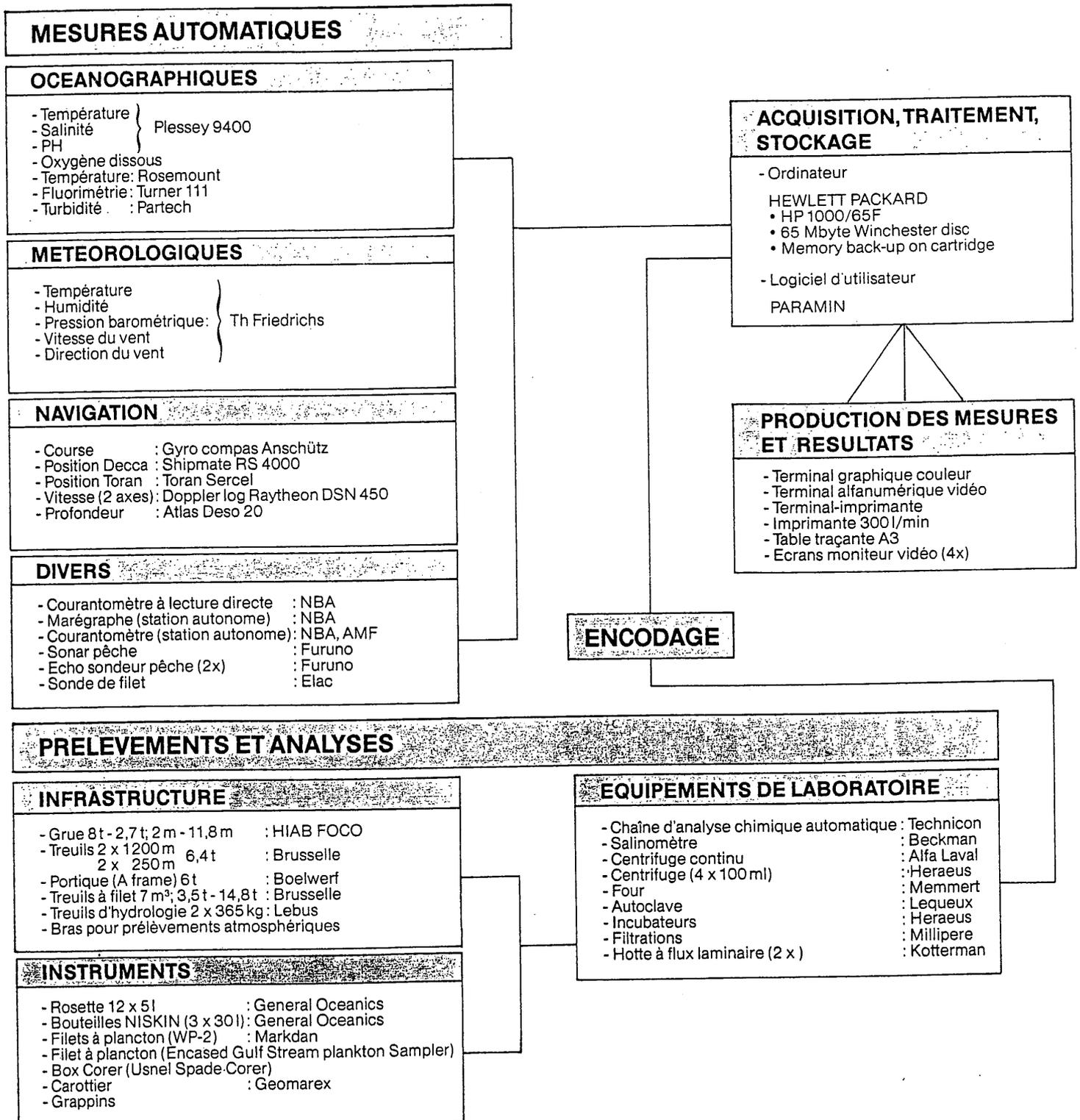
La protection et la mise à profit d'une ressource comme la mer sont souvent deux choses opposées, difficiles à marier.

Pour mieux gérer ces ressources, tout en sauvegardant l'équilibre de l'écosystème, les pouvoirs publics belges ont développé, et utilisent, le modèle mathématique de la mer du Nord et de l'estuaire de l'Escaut. Pour valider les informations de ce modèle, afin de l'améliorer, des informations doivent être prises sur le terrain. La collection de ces informations se fait grâce au navire océanographique de service public, le BELGICA.

Comme la Belgique est signataire des Conventions internationales d'Oslo et Paris pour la prévention de la pollution marine, ce navire a acquis une double fonction. Non seulement la collection de données et la recherche scientifique en général, mais aussi la surveillance de la qualité des eaux marines.

Instrumentation de base

Cette configuration de base permet de plus l'utilisation de nombreux appareils embarqués pour l'exécution de campagnes spécifiques.



APPAREILLAGE

Propulsion principale

Un moteur diesel turbo 6 cylindres 4 temps «ABC 6DZ» à vitesse moyenne (1030 tr/m) entraînant une hélice à pas variable. Puissance nominale pour l'hélice tournant à 360 tr/min. 1154 kW

Propulsion auxiliaire

Deux hélices transversales (étrave et poupe) entraînées par moteur hydraulique 2 X 150 kW

Alimentation électrique

Deux alternateurs entraînés par moteur diesel 2 X 275 kW
Un convertisseur statique avec régulation (220V ± 1% et 50 Hz ± 0,5%) 30 kVA

Centrale hydraulique

Les différents appareils de pont, grues, treuils etc., sont alimentés par une centrale hydraulique comprenant:

- deux pompes hydrauliques entraînées par le moteur de propulsion
- quatre pompes hydrauliques entraînées par moteurs électriques

Appareils de pont

1 treuil électrique d'ancrage combiné au treuil d'amarrage 7,5 t
2 treuils de pêche et de chalutage 6,4 t
1 treuil enrouleur de filet 7 m³/5 t
2 treuils d'hydrologie
1 treuil pour sonde de filet
1 portique arrière 8 t
1 grue hydraulique télescopique et pliante 2 t à 11 m / 8 t à 2 m

LABORATOIRES ET EQUIPEMENTS

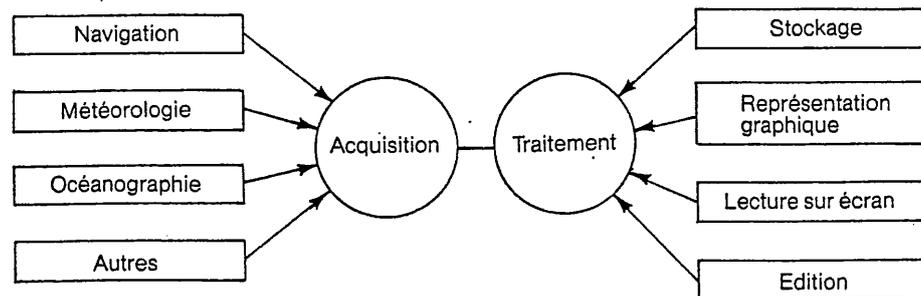
Surface ou capacité et équipements spéciaux des laboratoires		
LABO HUMIDE	20 m ²	Stockage et nettoyage des instruments d'échantillonnage, frigo, surgélateur, distillateur d'eau douce, autoclave.
LABO I Biologie	12 m ²	Table à cardan, centrifugeuse, extracteur de fumées.
LABO II Microbiologie	12 m ²	Table à cardan, hotte à flux laminaire, incubateurs, four.
LABO III Chimie	10 m ²	Table à cardan, hotte à flux laminaire, chaîne automatisée d'analyse des nutriments.
LABO DE PECHE	20 m ²	Vivier, tube de remise à l'eau des poissons marqués, table à cardan.
LABO PHOTO	4 m ²	Eclairage inactinique.
LOCAL D'ORDINATEUR	14 m ²	Système d'acquisition et de traitement des données.
LABOS CONTAINERS	13 m ²	Infrastructure de base de laboratoire en container standard de 20'.
TIMONERIE	45 m ²	Instruments de navigation, echo sondeurs, enregistreurs, station météo, appareillage de détection des poissons, contrôle à distance des treuils de pêche.
CHAMBRES FROIDES	14 m ³	Température -25°C et 0°C.

APPAREILLAGE

Log doppler à deux axes RAYTHEON DSN 450
Gyrocompas ANSCHÜTZ STD 12
Appareil de navigation SHIPMATE RS 4000
Appareil de positionnement TORAN PH
Echosondeur à 2 fréquences ATLAS DESO 20
Station météo automatisée TH FRIEDRICHS
Echosondeur de pêche FURUNO
Sonde de filet ELAC
Chaîne automatique d'analyses chimiques TECHNICON

Multisonde PLESSEY pour mesure de conductivité, température, PH, oxygène dissout et profondeur
Salinomètre BECKMAN
Fluorimètre TURNER 111 avec cellule à écoulement continu
Turbidimètre PARTECH
Centrifugeuse en continu ALPHA LAVAL
Système de prélèvement multibouteilles GENERAL OCEANIC
Carottier GEOMAREX
Box corer USNEL SPADE CORER
Courantomètre à lecture directe NBA

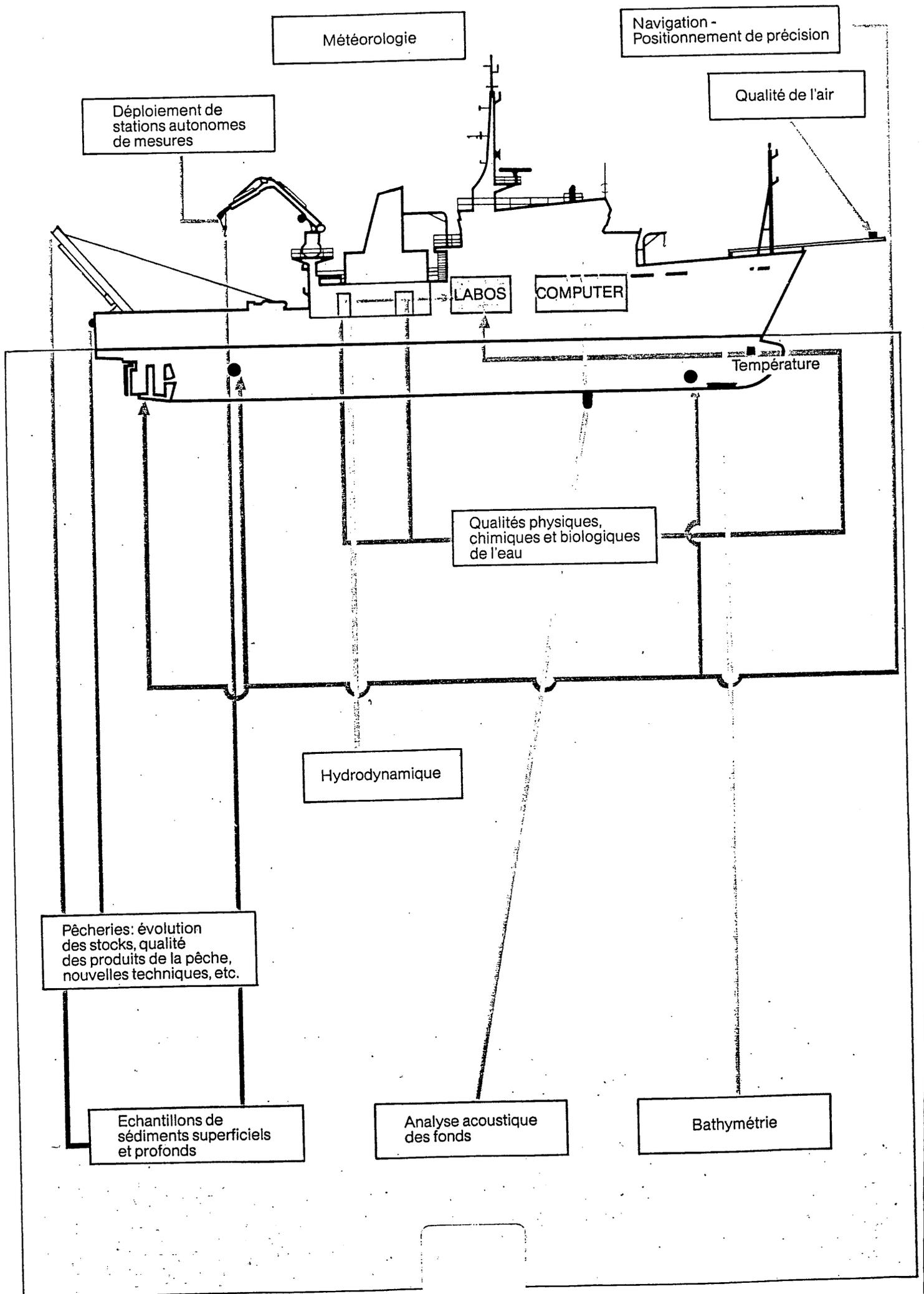
Système d'acquisition et de traitement des données DAPCOS



Les principales fonctions du DAPCOS sont résumées dans la figure suivante:

Le système d'ordinateur est basé sur un HEWLETT PACKARD HP 1000 CPU avec une mémoire à disque WINCHESTER de 65 Mb avec «back up» intégral sur bande magnétique, deux terminaux aux vidéo, deux imprimantes, une table traçante et quatre écrans moniteurs vidéo. Le logiciel d'utilisateur a été développé en collaboration avec la PARAMIN S.A.

Un équipement conçu pour des missions polyvalentes



7.2. Fichier-type

Stations	Day	time (gmt)	Northing	Easting	Depth (m)	T (°C)	S (pdu)	Fluo (mug/l)	F nbr/h ind	biomasse cop, (mg/m ³)	% en espèce								
											Temora	Centropages	Acartia	Pseudocalanus	Calanus	Nauplii			
1	18/03	15,05	51,48	2,45	33,80	6,03	34,92	15,90											
2	18/03	17,40	51,58	2,77	29,80	4,89	34,43	15,10	1,53	181,81	76,27	8,86	8,86	6,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
3	18/03	20,97	51,85	2,87	41,10	5,11	34,72	15,60	1,43	311,16	39,10	2,56	6,41	51,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
4	19/03	6,00	51,47	3,06	20,60	2,83	32,03	18,80											
5	19/03	6,50	51,44	3,14	8,70	2,65	31,49	17,90		53,14									
6	19/03	7,53	51,43	3,21	7,40	2,89	31,79	16,70		183,88									
7	19/03	8,15	51,38	3,22	10,60	2,76	29,99	16,30		25,92									
8	19/03	8,87	51,43	3,26	6,90	2,72	31,74	15,80		93,20									
9	19/03	11,17	51,43	3,30	10,20	2,82	31,52	14,60											
10	20/03	11,40	51,31	2,85	11,30	3,45	32,42	13,90	0,91	26,39	57,63	4,24	18,64	19,49	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
11	20/03	10,70	51,33	2,70	21,00	3,82	33,28	13,30	1,91	107,47	69,27	5,21	5,73	19,79	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
12	20/03	13,18	51,26	2,66	22,00	4,27	33,89	12,90	1,56	26,56	55,83	2,43	22,82	18,93	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
13	20/03	15,25	51,18	2,70	13,70	4,90	34,02	12,90		64,89									
14	21/03	5,75	51,34	2,50	16,30	5,69	34,70	12,60	0,82	187,59	32,89	2,63	1,75	62,72	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
15	21/03	16,42	51,52	3,32	11,30	3,03	32,22	13,00	0,88	442,20	14,77	0,00	3,41	81,82	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
16	21/03	18,50	51,51	3,03	26,40	3,09	32,27	12,70	4,12	4397,37	11,76	0,00	1,96	86,27	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
17	25/03	15,20	51,98	1,60	5,50	5,43	34,69	13,80	1,72	10,45	0,00	0,00	0,00	100,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
18	25/03	17,05	52,11	1,71	24,76	4,02	33,52	13,40	2,01	1,27	10,00	5,00	5,00	80,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
19	25/03	20,35	51,78	1,74	34,26	5,51	34,59	13,30	1,61	27,34	15,49	2,82	2,82	76,06	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
20	25/03	21,93	51,85	1,75	33,60	5,67	34,72	13,00	1,06	31,70	2,11	0,00	0,42	89,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
21	26/03	0,47	51,81	2,05	36,40	7,02	35,10	13,00	0,87	49,04	9,22	0,97	1,94	78,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
22	26/03	3,57	52,21	2,20	41,14	5,00	34,60	12,80	1,06	1,77	21,43	0,00	0,00	69,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
23	26/03	8,85	52,80	2,34	8,50	3,74	34,18	13,40	1,09	10,31	12,50	6,25	12,50	68,75	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
24	26/03	12,13	52,99	2,20	36,70	3,68	34,73	13,40	1,19	16,78	2,97	0,99	10,89	83,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
25	27/03	10,35	51,43	2,71	23,90	4,34	33,41	12,60	0,42	28,99	10,53	16,67	34,21	38,60	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
26	27/03	12,85	51,49	2,91	27,70	3,76	32,62	12,90	1,51	18,29	64,77	0,00	22,73	12,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
27	27/03	15,77	51,45	2,70	31,10	4,08	32,93	13,10	1,40	78,86	69,15	7,80	4,61	18,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
28	27/03	18,68	51,47	2,96	31,60	3,71	32,71	13,10	1,12	38,67	16,91	5,04	12,23	65,83	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
29	27/03	21,13	51,41	2,79	30,50	3,77	32,71	12,70	1,43	151,42	12,89	2,95	11,97	72,19	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
30	27/03	23,57	51,48	2,98	29,90	3,50	32,58	13,00	2,76	636,17	10,27	0,00	0,11	89,62	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
31	28/03	8,60	51,79	3,21	37,40	4,27	33,87	12,70	1,00	91,21	30,04	4,48	31,39	34,08	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
32	28/03	10,53	51,74	3,07	7,20	4,64	34,10	12,50	1,22	114,44	22,95	2,73	43,72	30,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
33	28/03	13,68	51,63	3,34	7,00	3,55	32,35	12,70	1,32	536,33	79,30	0,00	1,67	18,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
34	28/03	16,60	51,45	2,93	8,50	3,79	32,78	12,90	1,43	155,39	45,36	2,58	11,86	40,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
35/330	28/03	19,50	51,43	2,81		3,88	32,85	12,60	2,57	195,64	6,41	3,21	5,13	84,62	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
36/330	29/03	5,23	51,43	2,81	7,11	3,87	32,82	12,70	2,98	380,67	40,63	3,13	3,13	53,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

