

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

***Modélisation et simulation de la pression de broutage du
zooplancton dans l'écosystème de la mer du Nord.
Approche pratique et théorique.***

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

Rapport Final d'Activité

Université de Liège, Unité d'Ecohydrodynamique

SOMMAIRE

1.	INTRODUCTION	
	Place du plancton dans l'écosystème "mer du Nord"	1
2.	FLUX DE MATIERE ORGANIQUE PARTICULAIRE DANS LA COLONNE D'EAU	2
2.1.	Le <i>grazing</i> dans le contexte écohydrodynamique	2
2.2.	Rôle du zooplancton dans la redistribution de la matière organique	3
3.	LES PELOTES FECALES DE COPEPODES	4
3.1.	Importance écologique des pelotes fécales	4
3.2.	Description des pelotes fécales de copépodes	4
3.2.1.	La membrane péritrophique	4
3.2.2.	Contenu	5
3.2.3.	Pigments	5
3.3.	Origine et devenir des pelotes fécales	6
3.3.1.	Production	6
3.3.2.	Sédimentation	6
3.3.3.	Dégradation	7
4.	CONCEPTUALISATION DU DEVENIR DE LA PRODUCTION PRIMAIRE PARTICULAIRE	9
5.	DETERMINATION DE LA PRESSION DE BROUTAGE ET DE LA PRODUCTION DE PELOTES FECALES PAR LE ZOOPLANCTON	11
6.	ETUDE D'UNE PROCEDURE ADAPTEE POUR LA RECOLTE ET L'ETUDE DE PELOTES FECALES	15
6.1.	Comparaison des différentes méthodes de récolte de pelotes fécales de copépodes	15
6.1.1.	Les pièges à sédiment (<i>in situ</i>)	16
6.1.2.	Les bouteilles Niskin (<i>in situ</i>)	16
6.1.3.	La mise en culture de copépodes (<i>in vitro</i>)	17
6.1.4.	Le collecteur de pelotes (cette étude)	18
6.2.	Mise au point d'une méthode quantitative de mesure de vitesse de sédimentation	18
6.2.1.	Hypothèses de travail	18
6.2.2.	Optimisation de quelques étapes expérimentales	20
6.2.3.	Analyse des distributions de taille et de vitesse	26
6.2.4.	Conclusions - avantages de la méthode	28
7.	RESULTATS OBTENUS POUR LA BAIE SUD DE LA MER DU NORD	28
7.1.	Stocks et flux de carbone	34
7.2.	Importance des espèces	34
7.3.	Analyse de sites de référence en zone belge et plus au large	34
7.3.1.	Production de pelotes fécales	37
7.3.2.	Pattern de sédimentation des pelotes fécales	38
7.3.3.	Synthèse des résultats obtenus pour les stations de référence en zone belge	39
7.4.	Conclusion	

8.	RESULTATS OBTENUS POUR LE NORD DE LA MER DU NORD: CAS DU COURANT COTIER NORVEGIEN	41
	PARTIE A: Distribution of plankton parameters in the North Eastern North sea in relation to vertical physical structures	41
8.1.	Introduction	42
8.2.	Methods	43
	8.2.1. Hydrography and chemistry	43
	8.2.2. Phytoplankton biomass	44
	8.2.3. Zooplankton biomass	45
8.3.	Results and discussion	46
	8.3.1. Hydrography and chemistry	46
	8.3.2. Pigments detected by HPLC and phytoplankton distribution	47
	8.2.3. Zooplankton distribution	51
8.4.	Conclusion	54
	PARTIE B: Mesure d'activité de copépodes au niveau de la tranchée norvégienne	58
9.	CONCLUSION GENERALE - PERSPECTIVES	63
10.	ACTIVITES SCIENTIFIQUES D'ACCOMPAGNEMENT ET PUBLICATIONS	65
	10.1. Réunions scientifiques	65
	10.2. Société savante	65
	10.3. Campagnes an mer	65
	10.4. Publications	65
11.	MODELISATION ECOLOGIQUE EN REGION SEPTENTRIONALE DE LA MER DU NORD	66
12.	BIBLIOGRAPHIE	67
13.	ANNEXES	
	annexe 1: Méthodologie	
	annexe 2: The pivotal role of zooplankton in the North Sea pelagic ecosystem.	
	annexe 3: Biodiversité du mesozooplankton en Baie Sud de la mer du Nord.	
	annexe 4: Approche expérimentale pour l'étude de la production et de la sédimentation des pelotes fécales de copépodes en mer du Nord.	
	annexe 5: Modélisation écologique en région septentrionale de la mer du Nord : application à la campagne de mesures du Flanden Ground 1976 (FLEX'76).	

1. INTRODUCTION

Place du plancton dans l'écosystème "mer du Nord"

1. INTRODUCTION

Place du plancton dans l'écosystème "mer du Nord"

Située sur le plateau continental européen (mer épicontinentale), la mer du Nord est une mer peu profonde, protégée (car presque complètement entourée de terres) et relativement bien mélangée (par les marées et les tempêtes). Les eaux de la mer du Nord sont donc facilement réchauffées par le soleil. A cela s'ajoute un courant maritime chaud, le Gulf Stream qui alimente continuellement la mer du Nord par la Manche, au départ de l'océan Atlantique. Ces facteurs, conjugués aux apports de sels nutritifs de l'Escaut, de la Meuse, du Rhin, de la Tamise, de l'Elbe, de la mer Baltique, ..., permettent un développement facile des micro-organismes. Le plancton végétal et animal voient leur développement ainsi stimulé par ces conditions si favorables. Cette situation est accentuée en Baie Sud de la mer du Nord où les profondeurs sont particulièrement faibles avec une grande disponibilité en sels nutritifs.

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 (Annexe 2, Hecq et Goffart, 1996; Annexe 3, Hecq et al., 1996).

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.

En mer du Nord, l'essentiel de la biomasse zooplanctonique est constitué par les copépodes herbivores (70-80%) qui consomment entre 40 et 100% de la production phytoplanctonique (NSQSR, 1993). C'est pourquoi, dans le cadre de cette étude, nous avons considéré prioritairement les copépodes.

L'objectif central des recherches effectuées a été de déterminer qualitativement et quantitativement la pression qu'exerce les organismes zooplanctoniques sur la production phytoplanctonique en tant que consommateurs primaires. Et ce, dans le but de 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.

**2. FLUX DE MATIERE ORGANIQUE PARTICULAIRE
DANS LA COLONNE D'EAU**

2. FLUX DE MATIERE ORGANIQUE PARTICULAIRE DANS LA COLONNE D'EAU (Annexe 4, Frangoulis, 1996)

L'étude des flux et transports de substances naturelles ou anthropiques dans l'océan nécessite 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 faut donc 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.

2.1. Le *grazing* dans le contexte écohydrodynamique

Si les caractéristiques physiques déterminent les échelles spatiales des processus écologiques, ce sont les organismes vivants qui en déterminent les échelles temporelles. L'espérance de vie d'un grand mammifère marin peut atteindre les 100 ans, celle des poissons varie entre 1 et 10 ans, alors que les phytoplanctons ont des temps de doublement de l'ordre de quelques jours et les bactéries de quelques heures. Il s'en suit que les fluctuations en nombre des petits organismes sont plus rapides que celles des organismes plus grands. Du fait que chaque type d'organisme tend à se nourrir d'organismes de taille inférieure à la sienne, les processus de transferts trophiques ont un effet de lissage sur les fluctuations rapides. Inversement, les prédateurs peuvent imposer à leurs proies des fluctuations à plus long terme qui correspondent aux fluctuations du nombre de prédateurs.

L'hétérogénéité à petite échelle, ou patchiness, dans la distribution de phytoplancton constitue un facteur déterminant dans la nutrition des organismes planctoniques marins. On sait qu'une forte concentration en nourriture, sous forme de couche ou de patch, est indispensable à la survie des larves de certaines espèces de poisson (Lasker, 1975, 1978). Le zooplancton herbivore, lui aussi, ne peut se maintenir que si son taux de filtration est suffisamment rentable, donc, que si celui-ci se nourrit dans un milieu où la concentration en phytoplancton est assez élevée.

Les profils verticaux continus des différents phytopigments montrent que la répartition du phytoplancton dans la colonne d'eau est souvent hautement structurée (e.g. Derenbach *et al.*, 1979; Veeschkens *et al.*, 1994). Toutefois, peu d'informations concernant le comportement alimentaire à court terme des copépodes sont disponibles. Ce qui rend difficile toute tentative de compréhension de l'interaction qui existe entre lieux de forte production primaire et zooplancton herbivore et donc, à l'échelle de l'écosystème entier, du devenir même de la matière organique au sein de la chaîne trophique.

L'importance du contenu stomacal des copépodes dans leur milieu peut varier de manière très significative avec la profondeur mais aussi au cours d'une période de 24h (Mackas & Bohrer, 1976; Dagg & Grill, 1980). L'hétérogénéité dans la distribution en nourriture contribue vraisemblablement à cette variation. En effet, si l'on considère qu'un copépode fait fonctionner de manière continue ses appendices de capture au sein d'un environnement présentant une distribution de nourriture en patch, celui-ci ingérera différentes quantités par unité de temps. Une autre raison pour expliquer cette variation serait un changement dans le comportement alimentaire des copépodes. La contribution relative de ces deux facteurs (patchiness de la nourriture et comportement alimentaire) à la variation du contenu stomacal des copépodes ne peut être estimée sans une description de l'environnement en tant que source de nourriture (biomasses et composition du phytoplancton, ...) et sans comprendre le comportement alimentaire à court terme des copépodes herbivores.

Les surfaces de discontinuité qui séparent des masses d'eau de propriétés différentes

(salinité, température, densité, concentration en nutriments, stabilité,...) constituent d'excellents systèmes résonants. La stabilité d'eaux stratifiées associée à des eaux mélangées et riches en nutriments est, en effet, favorable à une production primaire accrue. Ces zones particulières sont donc des lieux privilégiés où processus hydrodynamiques et biologiques sont susceptibles d'interagir.

C'est au niveau du système frontal du courant côtier norvégien, système résonant important en mer du Nord, que nous avons développé une méthode originale pour la mesure des taux de grazing. Les valeurs ainsi obtenues ont pu être mises en rapport avec le contexte hydrologique caractéristique de cette zone.

2.2. 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 isolées étant faible (0.3-30m/j), 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 (Angel, 1984; Gauld, 1957; Mc Cave, 1975; Bishop, 1977; Lampitt, 1985; Paffenhöfer and Knowles, 1979; Wiebe, 1976; Knauer, 1979; Honjo, 1980; Urrere and Knauer, 1981; Sasaki, 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, 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 & Knauer, 1983).

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 l'excrétion et que les vitesses de migration sont de l'ordre de 10 à 100m/h (Bougis, 1974; Hardy & 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, la dispersion de la matière organique ingérée. Ainsi, en zone belge, par exemple, le mouvement oscillant des masses d'eau (mouvements transitoires dûs 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 and 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 composition de cette neige marine (Silver, 1978; Alldredge, 1988).

3. LES PELOTES FECALES DE COPEPODES

3. LES PELOTES FECALES DE COPEPODES (Annexe 4, Frangoulis, 1996)

3.1. Importance écologique des pelotes fécales

Les pelotes fécales, qui ne sont en fait qu'un 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, 1967; Frankenberg & Smith, 1967; Paffenhöfer & Knowles, 1979; Youngbluth, 1989; Honjo & Roman, 1978).

Les pelotes fécales peuvent transporter de la matière organique de haute qualité nutritive vers les couches plus profondes (Fowler & 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.

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, 1979; Small *et al.*, 1983).

b) dépos 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 explique 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 suite au phénomène de coprophagie (cfr. § 3.3.3.) (Turner & Ferrante 1979).

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

3.2. Description des pelotes fécales de copépodes

3.2.1. La membrane péritrophique:

La présence d'une membrane péritrophique chez les copepodes a été décrite pour la première fois par Gauld en 1957. La nature chitineuse (Ferrante, 1977) de cette membrane est mise en doute (Honjo & Roman, 1978).

Une caractéristique propre aux copepodes 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) 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 sa vitesse de sédimentation (Honjo & 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).

3.2.2. 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 retrouvés à grandes profondeurs (Turner & Ferrante, 1979; Sasaki, 1988; Schrader, 1971). Il est même possible de retrouver des cellules vivantes et toujours capables de se diviser (Fowler, 1983). Ces phénomènes ne seraient pas dus à une alimentation superflue (broutage à faible taux d'assimilation, en présence d'une haute concentration phytoplanctonique). Ce type de comportement n'apparaît pas normalement en milieu naturel (Conover, 1966). Des diatomées, des coccolithophoridés et des silicoflagellées ont été identifiées dans les pelotes (Bathman *et al.*, 1987; Sasaki, 1988; Fowler, 1983).

3.2.3. Pigments:

Les pelotes contiennent essentiellement des pigments chlorophylliens (chlorophylle a, a', c) ainsi que leurs produits de dégradation phaeophytine a et phaeophorbines (Bathmann, 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 3.1.). Cette diminution en chlorophylle est directement liée à la disparition de diatomées intactes à l'intérieur des pelotes. (Bathman & Liebezeit, 1987).

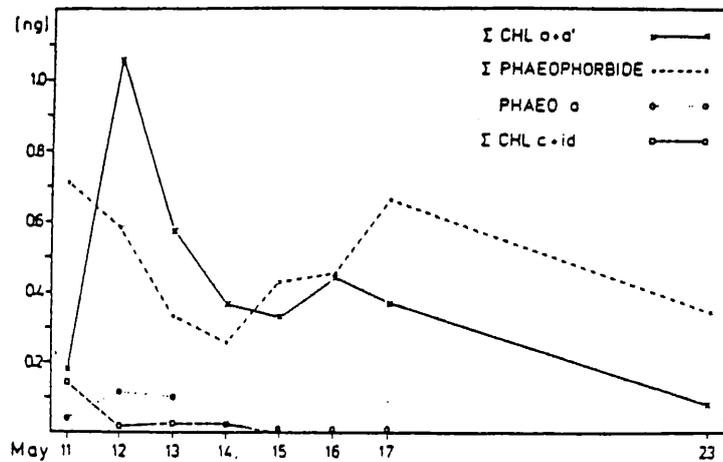


fig.3.1.: Contenu en pigments des pelotes (ng/ pelote fécale) de *Pseudocalanus elongatus* à la fin de l'efflorescence phytoplanctonique (Baltique centrale). D'après Bathmann et Liebezeit (1986).

b. Propriétés des pelotes:

i) La taille des pelotes fécales (Alldredge *et al.*, 1987; Komar *et al.*, 1981; Small *et al.*, 1979; Smayda, 1979; 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 & Kaname, 1994; Martens & Krause, 1990; Paffenhofer & Knowles, 1979).

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

ii) La forme des pelotes fécales. Elles peuvent être cylindriques, elliptiques, sphériques ou tabulaires. Le flux de pelotes de forme cylindrique (principalement de copepodes) est significativement corrélié au flux de carbone, au contraire du flux total de pelotes (Sasaki *et al.*, 1988). Ceci montre bien l'importance des copépodes dans le transport de la matière organique d'origine phytoplanctonique.

iii) La densité des pelotes qui dépend du type de cellule ingérée.

Si les copépodes sont en présence de flagellés ou de diatomées ayant peu de silice, les pelotes produites seront légères, elles sédimenteront 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 & Roman, 1978; Schrader, 1971; Small *et al.*, 1979).

iv) L'agrégation.

le compactage de pelotes en agrégats plus volumineux et plus denses va accélérer la sédimentation du matériel fécal (cfr. § 6.2.).

3.3.3. Dégradation:

Son échelle de temps est de l'ordre du jour à la semaine. Elle 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 vitesse de ce phénomène est très lente comparée au temps de résidence des pelotes fécales entières dans les couches de 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 & Krause, 1990).

a. Dégradation par les microorganismes:

Elle est effectuée par les bactéries et les protozoaires ciliés et elle débute à la surface des pelotes par des microorganismes ne provenant pas de l'intestin des copepodes (Honjo & Roman, 1978). Pour Gowing, la dégradation se fait de manière importante à l'intérieur car

3.3. Origine et devenir des pelotes fécales

3.3.1. Production:

La présence de phytoplancton dans les pelotes fécales indique bien qu'elles sont originaires des couches de surface (Schrader 1971).

La quantité de pelotes fécales produites dépend:

a) de ses **producteurs**, les copépodes dans notre cas.

Elle dépendra donc: - de leur concentration (Martens, 1990; Hofmann, 1981; Paffenhofer, 1979).

- de leur taux de *grazing*

- de leur taille ou leur stade de développement.

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 de pelotes produites. Le reste des pelotes est produit par les nauplii (Hofmann *et al.*, 1981; Martens & Krause, 1990; Paffenhöfer & Knowles, 1979).

b) de la quantité de **nourriture**.

La relation entre quantité de pelotes produite et concentration en nourriture suit une courbe à saturation de type Ivlev (fig) (Martens & Krause, 1990; Paffenhofer & Knowles, 1979). Il existe donc un seuil de concentration minimale et un plateau de saturation. Quand la concentration en nourriture est faible, les pelotes sont plus petites, moins denses et plus fragiles (Small 1979).

c) du **temps**

La quantité de pelotes produites dépend du moment de la journée et varie suivant un cycle de 24 heures (Martens & Krause, 1990; Belkhiria *et al.*, 1996). Une variation saisonnière avec des maxima associés aux efflorescences phytoplanctoniques est également observée (Krause, 1981).

3.3.2. Sédimentation:

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

a. Conditions hydrodynamiques:

La formation de cellules de Langmuir et la turbulence peut ralentir la sédimentation mais ne suffit pas à 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.*, 1987).

Les upwelling pourraient ralentir la sédimentation à cause des courants ascendants (Alldredge, 1987) mais ceci est contrecaré 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 1979).

La température et la salinité peuvent influencer la sédimentation mais dans une moindre mesure que les paramètres biologiques (Martens & 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 passer en dessous de la thermocline (Krause, 1981).

les bactéries y sont plus nombreuses (Gowing & Silver, 1983).

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

Coprochalie et coprorhexie agissent sur quelques heures, c'est-à-dire plus rapidement que les processus de biodégradation bactérienne qui opèrent sur quelque jours ou semaine. Elles peuvent réduire la sédimentation des pelotes de 25 à 50% (Noji *et al.*, 1990).

iii) Coprophagie:

Les pelotes de copépodes possèdent une valeur nutritive qui dépend de la taille de la pelote, de sa forme, de son taux de sédimentation et de son contenu en azote et en carbone (Paffenhofer & Knowles, 1979; Frankenberg & Smith, 1967).

L'activité microbienne modifie le contenu en azote et en carbone des pelotes (Honjo & Roman, 1978; Turner, 1979; Frankenberg & Smith, 1967). La colonisation par des bactéries et des ciliés (assimilables par les copépodes) peut influencer la coprophagie. Les pelotes sont surtout consommées avant et au début du processus de biodégradation, c'est à dire quand elles sont "jeunes". Il y aurait ainsi une période critique, dépendant de la température, ou une profondeur particulière où les pelotes atteignent leur optimum de valeur nutritive, ensuite celle-ci diminuerait (Turner, 1979).

La quantité des pelotes présentes ne semble pas influencer la coprophagie à part aux faibles concentrations. Certains copépodes mangent pratiquement autant de pelotes que de phytoplancton de même taille (Paffenhofer, 1979).

Il faut aussi tenir compte du fait que certaines compositions de taille d'individu des populations de copépodes (individus grands et petits) donneront des interactions de coprophagie (les plus grands copépodes peuvent manger les pelotes des plus petits, l'inverse n'est pas vrai) (Paffenhofer & Knowles, 1979).

**4. CONCEPTUALISATION DU DEVENIR DE LA
PRODUCTION PRIMAIRE PARTICULAIRE**

4. CONCEPTUALISATION DU DEVENIR DE LA PRODUCTION PRIMAIRE PARTICULAIRE

Dans les écosystèmes pélagiques, deux types de cheminement du carbone biogénique vers les organismes hétérotrophiques peuvent être considérés, d'un côté la chaîne herbivore et de l'autre la boucle microbienne. En Baie Sud de la mer du Nord, divers travaux réalisés de 1970 à 1981 ont mis en évidence la forte production primaire dans le secteur de la côte belge et l'importance du recyclage de cette matière organique d'origine végétale (Joiris *et al.*, 1981). Cependant, l'abondance des niveaux trophiques supérieurs (zooplancton herbivore, poissons,...), la circulation résiduelle locale, suggèrent une exportation de la matière organique locale via le zooplancton (Nihoul, 1980; Nihoul et Hecq, 1984; Nihoul *et al.*, 1989).

D'autre part, le taux d'ingestion d'un zooplancton herbivore peut varier indépendamment de la concentration en nourriture. La composition, la qualité, ainsi que l'abondance des aliments peuvent jouer un rôle déterminant dans le mécanisme de nutrition. Il semblerait, en effet, que les copépodes puissent trier leur nourriture sur base d'informations sensorielles (Klepper et Piepper, 1984).

Les méthodes de marquage au C_{14} , de fluorescence, enzymatiques... donnent des informations quantitatives mais non qualitatives sur les contenus stomacaux. La comparaison directe des contenus qualitatifs stomacaux avec la composition de ces particules nutritives dans le milieu environnant est nécessaire pour expliquer la complexité des relations entre les niveaux trophiques. Cette comparaison se fait sur base d'une analyse pigmentaire par HPLC développée par notre laboratoire (cf. *Data quality Assurance report 1993*) et complétée par l'identification au microscope des parties non digérées (dans les contenus stomacaux et dans les pelotes fécales).

D'une manière générale, le devenir de la production primaire peut être schématisé comme suit (fig.4.1.):

Une fois ingéré, le matériel phytoplanctonique est "emballé" dans les pelotes fécales. Ces pelotes vont séjourner plus ou moins longtemps dans la colonne d'eau. Deux tendances sont à envisager:

- La production primaire est dominée par un pic de diatomées (phyto1). Cette situation est typique des périodes de bloom printanier. Le matériel phytoplanctonique est rapidement soustrait aux couches de surface et envoyé vers les couches plus profondes via le broyage intense du mésozooplancton qui produit des pelotes fécales denses (voie préférentielle 1).
- Dominance de dinoflagellés ou présence de petites diatomées (phyto2). Cette situation est typique des périodes hivernales et de post-bloom. Elle conduit à la production de pelotes fécales beaucoup moins denses, ce qui augmente le temps de résidence de la matière organique consommée dans les couches de surface où elle subira une dégradation bactérienne (voie préférentielle 2). Cette reminéralisation en surface favorise le maintien d'un niveau de production assez élevé dans une colonne d'eau déjà fortement stratifiée (production régénérée).

Il est intéressant de constater qu'une "adaptation comportementale" typique des copépodes (coprochalie, coprohéxie et coprophagie) contribue à l'accélération de la décomposition bactérienne en surface, notamment pendant les périodes où la colonne d'eau est stratifiée et les couches de surface sont appauvries en nutriments.

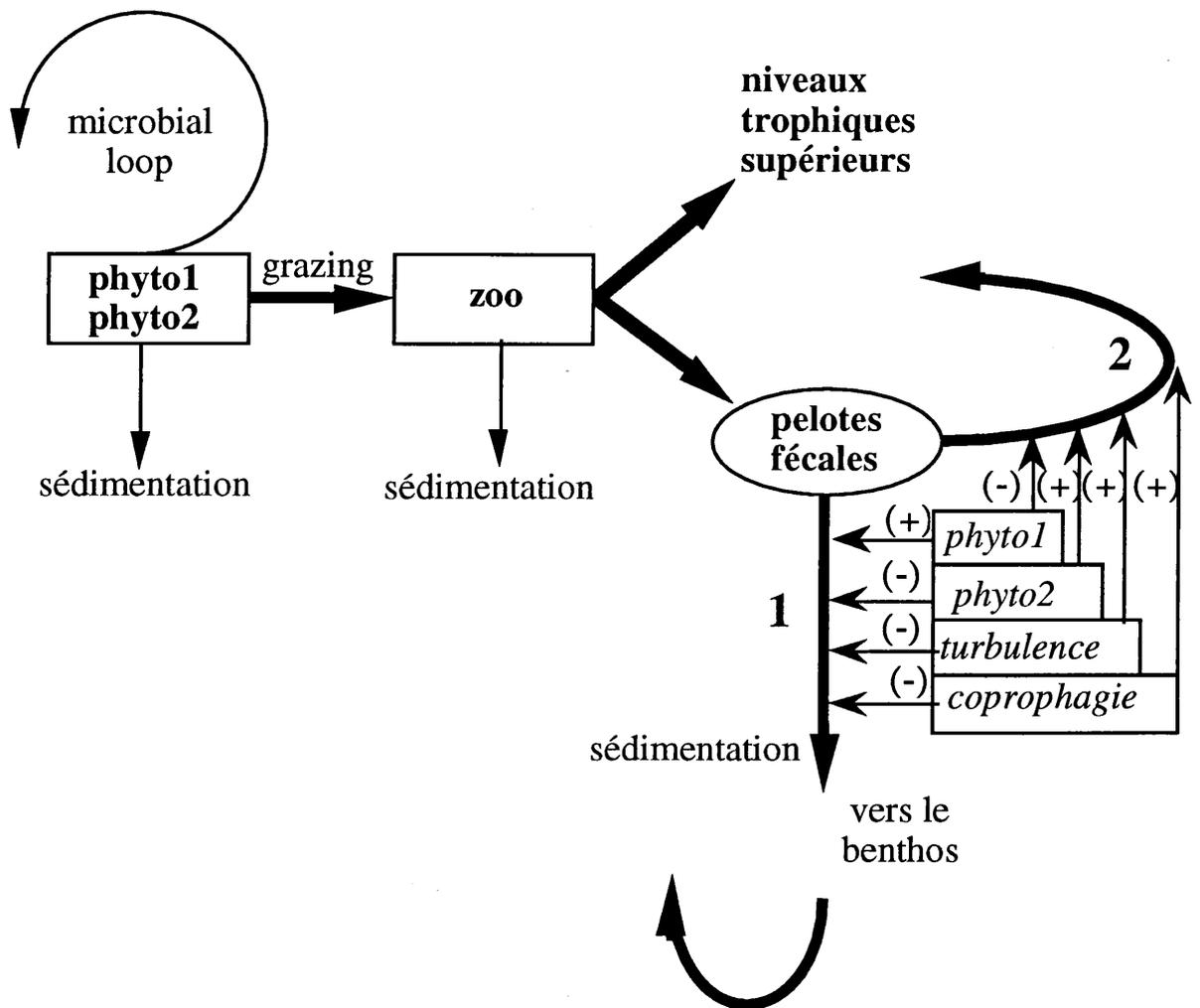


fig.4.1.: Conceptualisation du devenir de la production primaire

**5. DETERMINATION DE LA PRESSION DE BROUTAGE
ET DE LA PRODUCTION DE PELOTES FECALES
PAR LE ZOOPLANCTON**

5. DETERMINATION DE LA PRESSION DE BROUTAGE ET DE LA PRODUCTION DE PELOTES FECALES PAR LE ZOOPLANCTON

DETERMINATION OF ZOOPLANCTON GRAZING PRESSURE AND FAECAL PELLET PRODUCTION IN A FRONTAL ZONE OF THE NORTH SEA

Sami BLKHIRIA, Anne GOFFART and Jean-Henri HECQ (1996)

published in: Royal Academy of Belgium (editor) Progress in Belgian Oceanographic Research. Proceedings of the annual workshop on Belgian Oceanographic Research, 19-22.

The processes of grazing are key-terms in modelling the interactions between phyto and zooplankton in marine ecosystems. Coupled hydrodynamic/biological models need grazing information specifically expressed in terms of vertical and horizontal exportation of organic material by migration of individuals, sedimentation of faecal pellets, etc... (Nihoul *et al.*, 1989; Hecq *et al.*, 1993; Goosse and Hecq, 1994).

Several interdisciplinary works performed in areas of high primary production in the North Sea have pointed out the significant local recycling of this organic matter (Bouquegneau *et al.*, 1982; Joiris *et al.*, 1982; Billen *et al.*, 1990). However, the abundance of higher trophic levels (herbivorous zooplankton, fish, ...) suggests a large secondary production and exportation of organic matter by zooplankton through the pelagic food web, and along the general residual circulation (Hecq, 1982; Nihoul & Hecq, 1984; Hecq, 1992).

In this preliminary study, an original method of grazing estimation has been elaborated and applied for measurement on copepods in the *Norwegian Coastal Current* area (NCC) where the strong relation between phytoplankton and zooplankton distributions and frontal mechanisms have already been identified (Veeschkens, 1992, Veeschkens *et al.* 1994; Belkhiria, 1995).

The method consists in the determination of the gut content in copepods immediately after ingestion and of the residence time of food in the digestive tract (gut passage time). Phyto-pigment concentration in food and gut content is analysed using HPLC technique.

The method is in progress relatively to classical methods which usually determine grazing by measuring changes in the food medium that are caused by the individual's activities. In those methods, lengthy incubation periods are required for the food medium to be significantly modified (Corner *et al.*, 1972; Frost, 1977; Deason, 1980; Harris, 1982), unless unnaturally high concentrations of copepods are used. So changes in feeding processes that occur over short periods cannot be ascertained with such an approach.

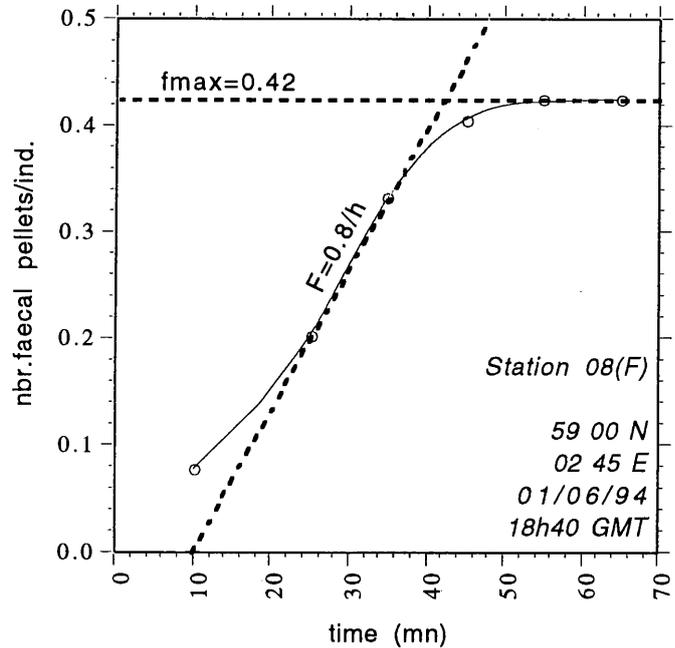
The approach we adopted presents other advantages: (1) by measuring changes in the gut content of individuals instead of changes in the food medium, an increase in sensitivity is obtained because we reduce the smoothing effect of trophic transfer processes on rapid fluctuations (Mann *et al.*, 1991); (2) the use of natural sea water as food is more representative; (3) using phyto-pigments and their degradation products as tracers provides more information and more accuracy in defining grazing processes; (4) this approach provides instantaneous and synoptical zooplankton data that can be directly compared with hydrological and chemical data.

Key words: faecal pellets, grazing, copepods, ecohydrodynamics, North Sea.

Mots clés: pelotes fécales, broutage, copépodes, écohydrodynamique, mer du Nord.

Practically, zooplankton is collected with a 300µm mesh-sized net. Draughts are vertical and/or horizontal depending on the water column physical structure. About 100 copepods are isolated in 60ml of natural sea water and the number of produced faecal pellets is monitored at regular time-intervals under a binocular microscope. Faecal pellet production evolves on the schema of a sigmoidal curve. Initial values of the kinetic are probably disturbed by the sampling method. The faecal pellet production rate (F) are determined by measuring the maximum slope of the curve (fig.1). In general, the gut passage time of copepods fluctuates between 40 and 60 minutes. But many values do not exceed 20 minutes in the Norwegian frontal area.

Fig.1: An example of a faecal pellet production in function of time (frontal area of the NCC, ECOFRONT cruise, 27/05/94-09/06/94). Zooplanktonic samples are essentially represented by *Calanus finmarchicus* late-stadium copepodites. The zero-time on the x-axis corresponds to the 'catch time' or the 'end-of-draught time' when the zooplankton is removed from the collector. Dots are the experimental values of faecal pellets countings and the curve is a regression or an interpolation computed by *Cricket Graph III* software.



Grazing rate (GRZ) is calculated using the rate of faecal pellet production (F) and the assimilation coefficient (a).

$$GRZ = \frac{F}{(1-a)} \quad \text{or} \quad a = \frac{(GRZ - F)}{GRZ}$$

where (GRZ-F) is the assimilation rate (A) $a = \frac{A}{GRZ}$

The assimilation coefficient is mainly located between 0.4 and 0.8 for Calanoid copepods (Conover, 1966). We have considered, in a first approach, the mean value of 0.6 for *Calanus finmarchicus*, which is the dominant species encountered in our samples.

The method has been intensively applied during *ECOFRONT 94* cruise across the NCC (at a latitude of 59°00 N, May-June 1994) in order to define zooplanktonic characteristics in the different water-masses associated with the front.

Zooplankton biomass and activity in terms of faecal pellet production and ammonium excretion have been measured in the different characteristic water masses.

In this particular area and during the cruise period, zooplanktonic community is essentially dominated by mesozooplankton with *Calanus finmarchicus* as the major representative.

Cross-frontal transects and 24h cycles of continuous measurements at stations have shown variability in space and in time respectively.

As shown in tables 1, 2 and 3, a significant correlation between hydrological characteristics and zooplankton activity is evidenced. Both biomasses and activity rates are enhanced at the

level of the front. The results agree with the phyto and zooplanktonic data acquired during *ECOFRONT 88* (Veeschkens, 1992; Veeschkens *et al.*, 1994; Belkhiria *et al.*, 1995).

Table 1: Biomasses and activity of zooplankton above and below the pycnocline, inside and outside the frontal zone. B: biomass (mgC/m^3); F: faecal pellet production rate ($\% \text{Cwt} \cdot \text{day}^{-1}$); GRZ: grazing rate ($\% \text{Cweight} \cdot \text{day}^{-1}$); a: assimilation coefficient; E: excretion rate of ammonia ($\text{mgNH}_4/\text{mgDryWeight} \cdot \text{day}$). Rates are integrated over a 24h period.

	depth	B	F	GRZ			E	date & position
				a=0.4	a=0.6	a=0.8		
front	10m	min: 15 mean: 197 max: 261	4.8 10^{-2}	8.0	12.1	24.2	0.37	31/05- 01/06/94 59 00 N 02 51 E
	30m	min: 47 mean: 126 max: 230	4.5 10^{-2}	7.5	11.3	22.6		
outside the front	10m	min: 12 mean: 29 max: 73	4.6 10^{-2}	7.6	11.4	22.8	0.26	02-03/06/94 59 00 N 03 48 E
	30m	min: 17 mean: 31 max: 48	2.9 10^{-2}	4.8	7.2	14.5		

Grazing pressure on the primary production is estimated by multiplying grazing rate and zooplankton biomass. The phytoplanktonic carbon removed per cubic meter and per day is quite one order of magnitude greater in the frontal zone than outside (table 2).

Values of faecal pellet production integrated on the water column during 24h are summarized in table 3. The results (see also end of §3) indicate that the highest flux of material is observed in the frontal zone below the pycnocline where the maximum values of nutrient resources and phytoplankton concentration are detected (unpublished data).

Table 2: Grazing pressure ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{d}^{-1}$) in the different characteristic water masses.

	front	outside the front
above the pycnocline	17.76	3.07
below the pycnocline	11.07	1.76

Table 3: Integrated faecal pellet production ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$) over a 24h time period in 2 layers of the water column, inside (0-20 and 20-100m) and outside (0-15 and 15-100m) the frontal area.

	front	outside the front
above the pycnocline	223	21
below the pycnocline	533	78
total (0 - 100m)	756	99

The particularly high values observed comparatively to the literature (Gonzalez *et al.*, 1994) confirm the important fluxes of phytoplankton consumption and exportation by mesozooplanktonic organisms in frontal zones. However, the determined faecal pellet flux is a potential production rate without considering any degradation and recycling process during sinking of faecal material in the water column. Moreover, reevaluation of the influence of physical processes of advection, vertical stratification and turbulence on faecal pellet

production, sedimentation, and mechanical and biochemical degradations need to be approached to evaluate the potentialities of the switch role of zooplankton in redistributing the organic material coming from primary production.

Address: **Ecohydrodynamics** - University of Liège
Institut de Physique, B5 Sart-Tilman, B-4000 Liège, Belgium.

REFERENCES

- Belkhiria, S., C. Veeschkens, A. Goffart & J.H. Hecq (1995). Planktonic community structure in relation with physical discontinuities in a stratified region of the North Sea. Proceedings of the Scientific Symposium on the 1993 North Sea Quality Status Report. Ebeltoft . DK. April 18-21, 1994.
- Billen, G., C. Joiris, L. Meyer-Reil & H.J. Lindeboom (1990). Role of bacteria in the North Sea ecosystem. *Neth. J. Sea Res.*, **26**, 265-293.
- Bouquegneau, J.M., G. Billen, C. Joiris, M.H. Daro, C. Lancelot, J.H. Hecq, A. Bertels, M. Bossicart, M. Somville, J.P. Mommaerts, J. Wijnant & J.C. Wehren (1982). Carbon cycling in the Belgian coastal zone and adjacent areas. I. General structure of the ecosystem. *Int. Counc. Explor. Sea. - Biol. Oceanogr. Comm.*, C.M. 1982/L, **31**, 5-35.
- Conover, R.J. (1966). Factors affecting the assimilation of organic matter by zooplankton and the question of superfluous feeding. *Limnol. Oceanogr.* **11**, 346-354.
- Deason, E.E. (1980). Grazing of *Acartia hudsonica* (A. clausi) on *Skeletonema costatum* in Narragansett Bay (USA): influence of food concentration and temperature. *Mar. Biol.*, **60**, 101-113.
- Corner, E.D.S., R.N. Head & C.C. Kilvington (1972). On the nutrition and metabolism of zooplankton. VIII. The grazing of *Biddulphia* cells by *Calanus helgolandicus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **52**, 847-861.
- Frost, B.W. (1977). Feeding behavior of *Calanus pacificus* in mixtures of food particles. *Limnol. Oceanogr.*, **22**, 472-491.
- Gonzalez, H.E., S.R. Gonzalez & G-J. A. Brummer (1994). Short-term sedimentation pattern of zooplankton faeces and microplankton at a permanent station in the Bjornafjorden (Norway) during April-May 1992. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **105**, 31-45.
- Goosse, H & J.H. Hecq (1994). Modelling the ice-ocean-plankton interactions in the Southern Ocean. Application of the Ross Sea. *Journal of Marine Systems*, **5**, 471-484.
- Harris, R.P. (1982). Comparison of the feeding behavior of *Calanus* and *Pseudocalanus* in two experimentally manipulated enclosed ecosystems. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **62**, 71-91.
- Hecq, J.H. (1982). Distribution et dynamique du zooplancton en relation avec le cycle du carbone en baie sud de la mer du Nord. Thèse de doctorat. Université de Liège, Faculté des science, 182 pp.
- Hecq, J.H., M. Mingelbier, A. Goffart, J.M. Brylinsky & S. Djenidi (1992,a). Caractéristiques écohydrodynamiques de la Baie Sud de la Mer du Nord en régime d'été. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, **61** (1-2): 77-97.
- Hecq, J.H., P. Brasseur, A. Goffart, G. Lacroix & L. Guglielmo (1993). Modelling approach of the planktonic vertical structure in deep Austral Ocean. The example of the Ross Sea Ecosystem. *Progress in Belgian Oceanographic Research*. Proceedings of the annual workshop on Belgian Oceanographic Research, 235-250.
- Joiris, C., G. Billen, C. Lancelot, M.H. Daro, J.P. Mommaerts, A. Bertels, M. Bossicart, J. Nijs & J.H. Hecq (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. Sea Research*, **16**, 260-275.
- Mann, K.H. & J.R.N. Lazier (1991). Time scales. In: Dynamics of marine ecosystems, biological-physical interactions in the oceans. Blackwell scientific publications, p.4.
- 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.
- Nihoul, J.C.J., S. Djenidi & J.H. Hecq (1989). Modelling coastal / shelf systems with emphasis on long term trends. *International Journal for numerical Methods in Engeneering*, **27**, 113-127.
- Noji, T.T. & K.W. Estep (1991). Image analysis of faecal material grazed upon by three species of copepods: Evidence for coprohexy, coprophagy and coprochaly. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **71**, 465-480.
- Veeschkens, C. (1992). Le Courant Côtier Norvégien: Etude des paramètres physico-chimiques et caractérisation pigmentaire de ses communautés phytoplanctoniques (ECOFRONT 1988). Master in Oceanology thesis. University of Liège Belgium. 53 pp.
- Veeschkens, C., S. Belkhiria, A. Goffart, J.H. Hecq (1994). Distribution of plankton parameters in the North eastern North Sea in relation to vertical physical structures. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, **63** (1-2): 65-88.

**6. ETUDE D'UNE PROCEDURE ADAPTEE POUR LA
RECOLTE ET L'ETUDE DE PELOTES FECALES**

6. ETUDE D'UNE PROCEDURE ADAPTEE POUR LA RECOLTE ET L'ETUDE DE PELOTES FECALES (Annexe 4, Frangoulis, 1996)

6.1. 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.

6.1.1. 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).

de manière variable dans le temps et dans l'espace, plusieurs espèces (aussi bien de copépodes que de phytoplancton).

6.1.4. Le collecteur de pelotes (cette étude)

Le dispositif est décrit en annexe. 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 50mm), 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.

6.2. 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 en annexe (annexe 2).

6.2.1. 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.

6.2.2. Optimisation de quelques étapes expérimentales

i) 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. 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 6.1. 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 6.1.).

Des valeurs 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 peut 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 à propos des vitesses de sédimentation d'agrégats mesurées.

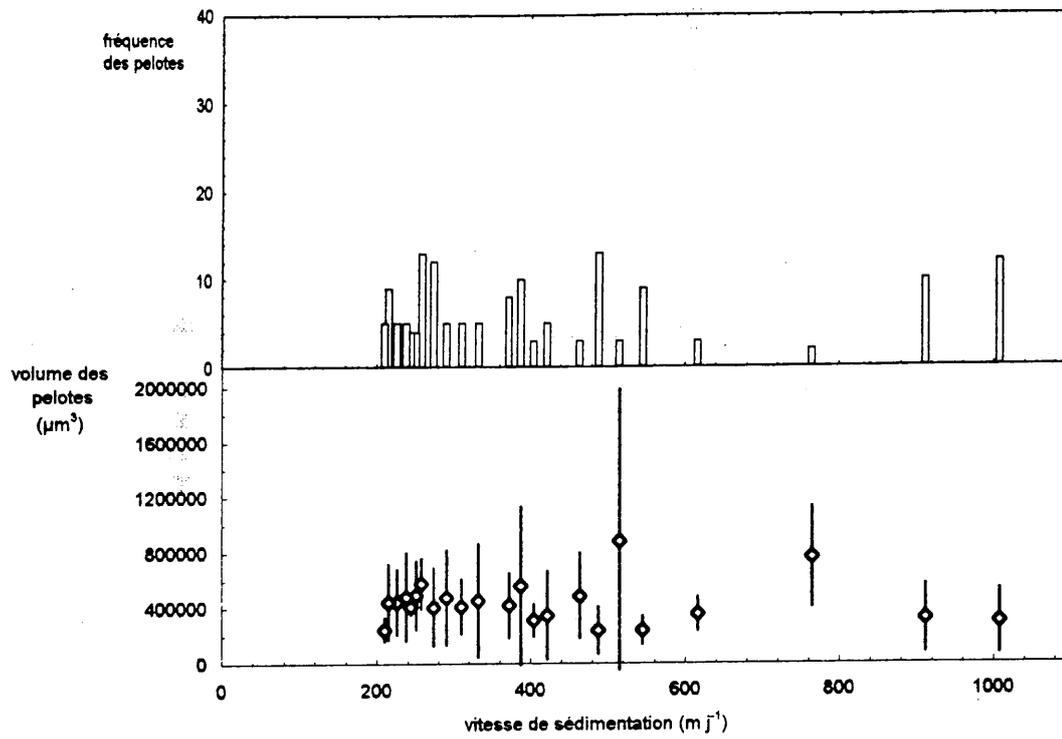


fig.6.1.: Vitesse de sédimentation des pelotes fécales de copépodes (agrégats compris) en fonction du volume moyen et de la fréquence des pelotes.

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 .

ii) Durée d'expérience

Le temps t_0 (voir annexe 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 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 6.2.(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 6.2.(b).

6.2.3. Analyse des distributions de taille et de vitesse

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

i) Relation entre le volume des pelotes et leur vitesse de sédimentation

La figure 6.3. 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 80m*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.

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 (20.104, 65.104, 81.104µm³) 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 90.104µm³. 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.

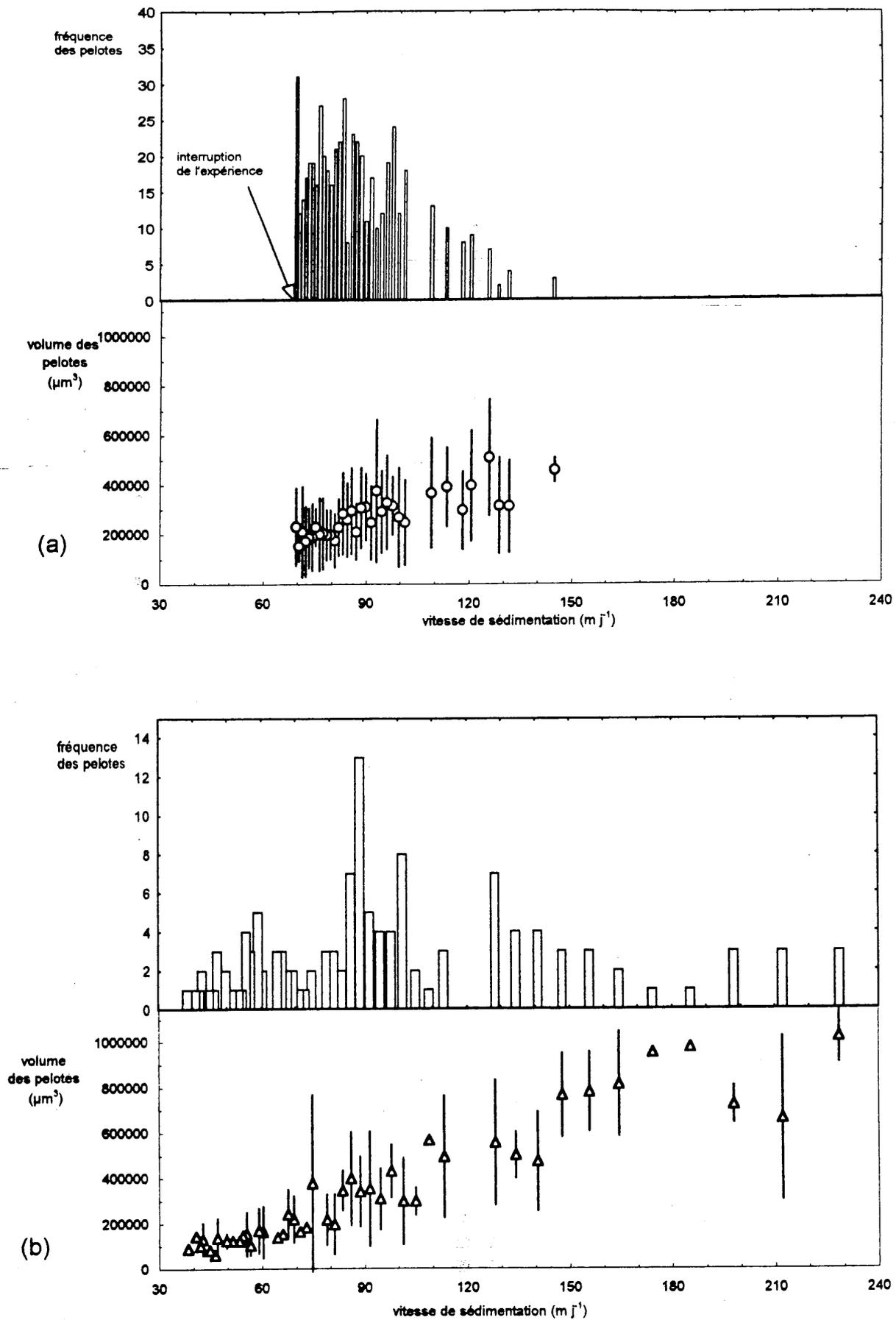


fig.6.2.: Vitesse de sédimentation des pelotes fécales de copépodes en fonction du volume moyen et de la fréquence des pelotes. (a) expérience interrompue, (b) expérience complète.

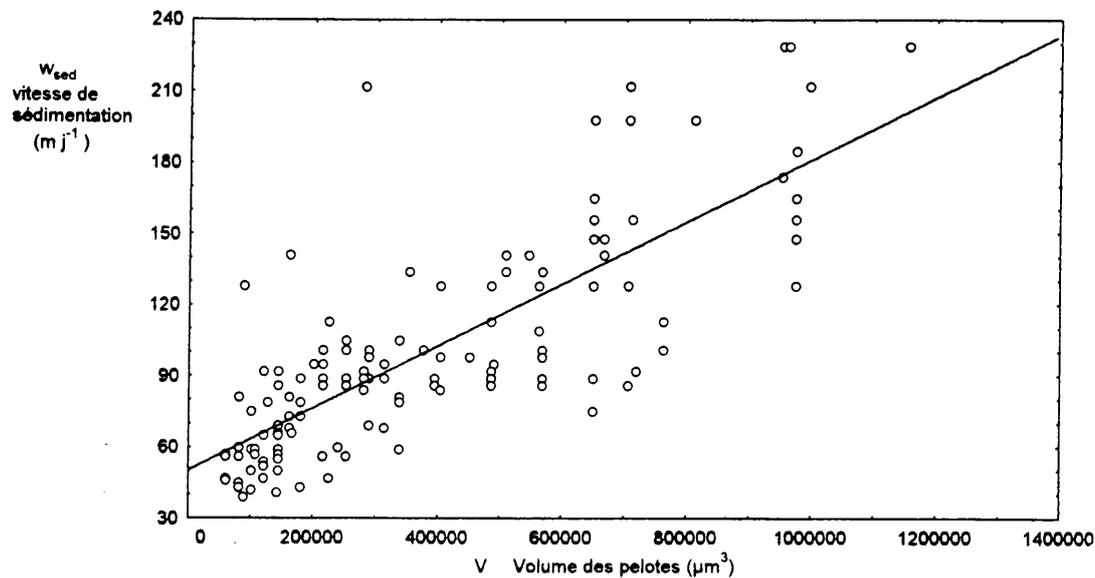


fig.6.3.: Relation entre le volume des pelotes fécales (V) de copépodes et leur vitesse de sédimentation (Wsed) ($r^2=0.6270$, $n=132$). Chaque point représente une pelote. L'équation de régression est: $Wsed=50.261+0.00013 \cdot V$. Les pelotes ont été récoltées en Baie Sud de la mer du Nord le 25/02/96. Les conditions expérimentales sont: $T=25^\circ\text{C}$ et $S=31.2\text{psu}$.

Leur contribution au flux vertical de matière organique particulière 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.

Relation entre les vitesses de sédimentation mesurée et théorique

La figure 6.4. montre la relation entre vitesses observées et attendues. Il apparaît que la corrélation n'est pas aussi forte qu'on ne l'aurait pensé.

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

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 mesurée moyenne est de $99 \text{ m} \cdot \text{j}^{-1}$ alors que la vitesse théorique moyenne est de $64 \text{ m} \cdot \text{j}^{-1}$. 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.

iii) 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 pour $T_{in situ}$ et $S_{in situ}$ (voir annexe 2).

iv) Etude statistique des histogrammes de fréquences de vitesses de sédimentation

La figure 6.5.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 6.3.) montre une vitesse de sédimentation moyenne de $99 \text{ m} \cdot \text{j}^{-1}$ (max= $229 \text{ m} \cdot \text{j}^{-1}$, min= $39 \text{ m} \cdot \text{j}^{-1}$). 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 (voir annexe 3), au seuil de 5%, montre une différence significative avec la distribution normale ($D_{obs} = 0,1290 > D_a$, $\alpha = 0,05$, $n = 132$). 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 ($190-230 \text{ m} \cdot \text{j}^{-1}$) bien individualisé. Si l'on ne tient pas compte de cette sous-population et que l'analyse est répétée (figure 6.5.b.), le test de Kolmogorov-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*.

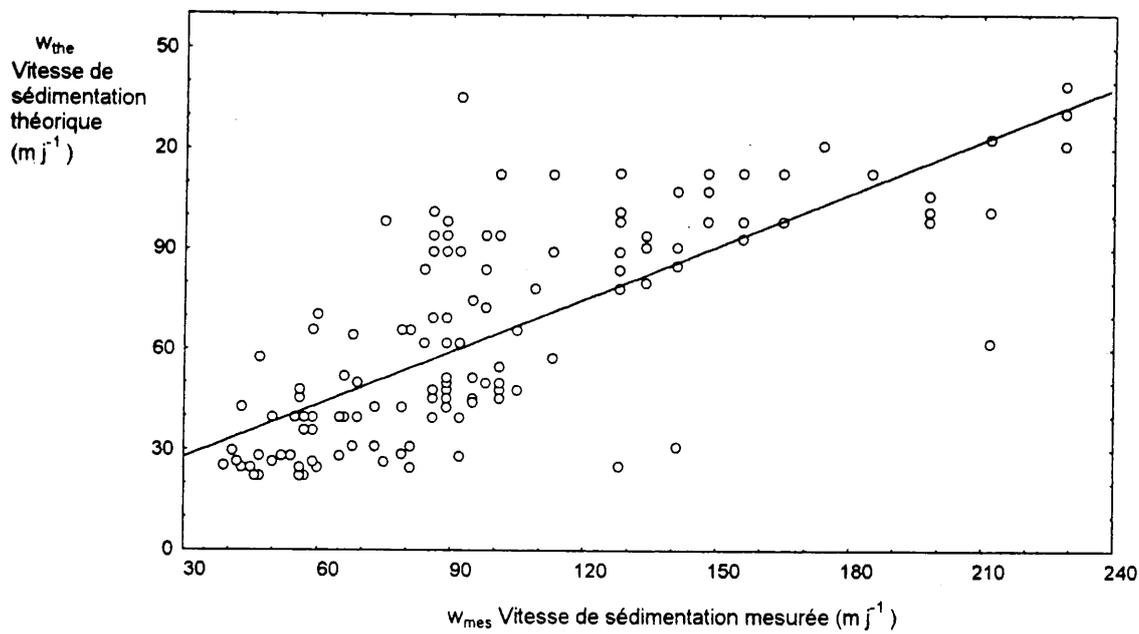


fig.6.4.: Relation entre les vitesses de sédimentation théorique (W_{the}) et mesurée (W_{mes}) des pelotes fécales de copépodes ($r^2=0.5615$, $n=132$). Chaque poin représente une pelote. L'équation de régression est: $W_{the}=11.957+0.5263*W_{mes}$. Les pelotes ont été récoltées en Baie Sud de la mer du Nord le 25/02/96. Les conditions expérimentales sont: $T=25^{\circ}\text{C}$ et $S = 31.2\text{psu}$.

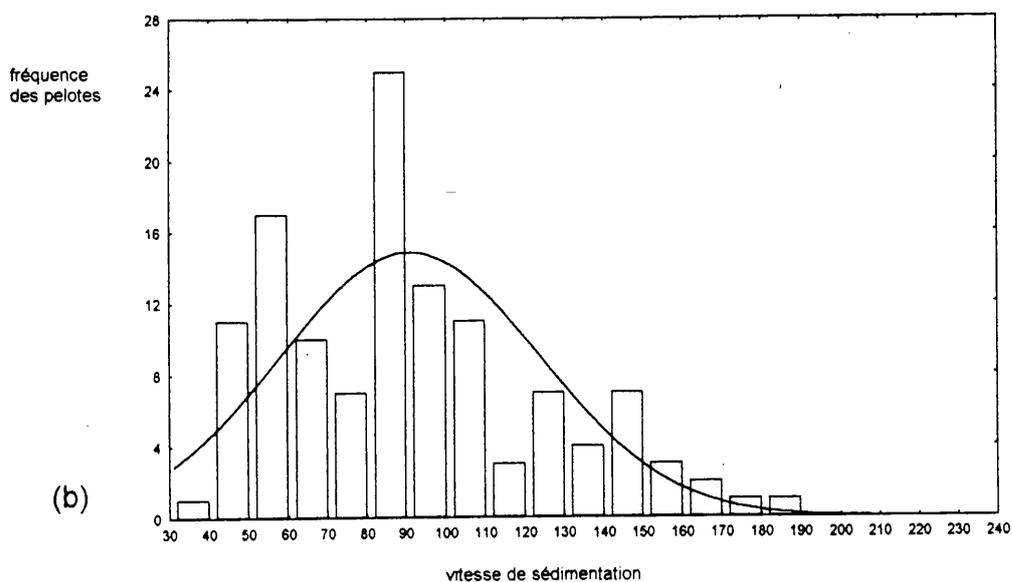
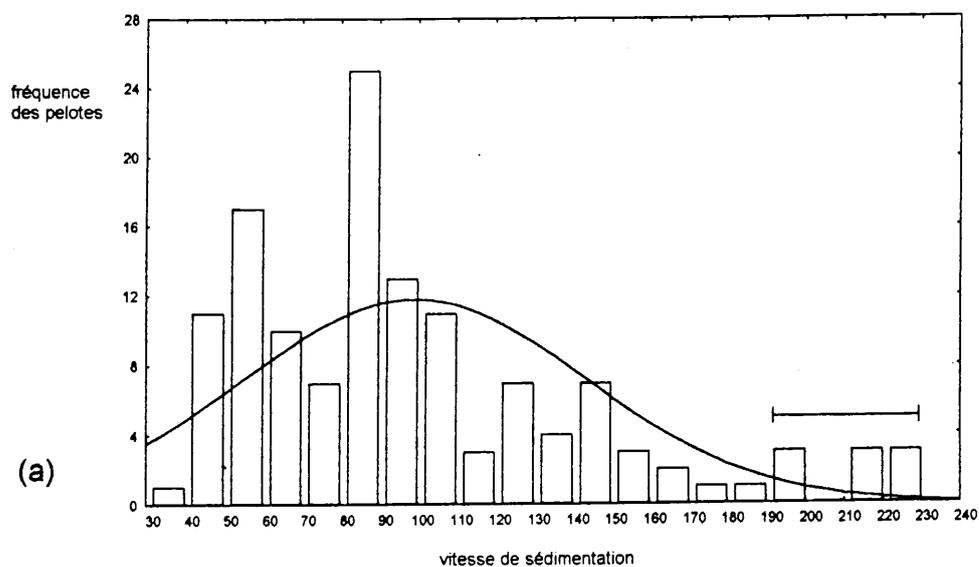


fig.6.5.: Distribution des fréquences des vitesses de sédimentation des pelotes fécales de copépodes récoltées en Baie Sud de la mer du Nord le 25/02/96. (a) La distribution de l'ensemble des pelotes est hétérogène ($D=0.1290 > D_{0.05}$, $n=132$). Si les trois premières classes de vitesse sont supprimées (b), la distribution devient homogène ($D=0.0876$, $n=123$). La courbe représente la distribution normale attendue. Les conditions expérimentales sont $T=25^{\circ}\text{C}$ et $S=31.2\text{psu}$.

6.2.4. Conclusion - avantages de la méthode

La méthode développée fournit des valeurs de vitesse de sédimentation en accord avec les valeurs disponibles dans la littérature (fig. 6.6. et tableau 6.1.).

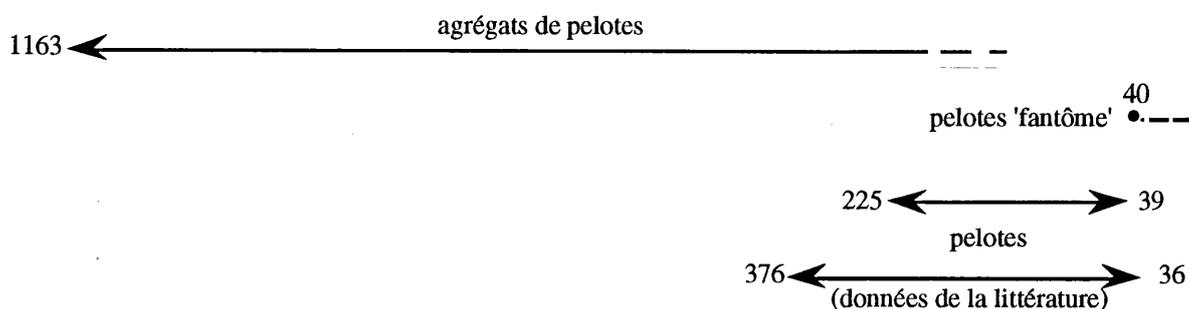


fig.6.6. Comparaison des différents domaines de vitesse de sédimentation mesurés pour la matière fécale de copépodes ($m \cdot j^{-1}$).

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).

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.

tableau 6.1.: Table 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 et al., 1979	<i>Clausocalanus arcuicornis</i> , <i>Acartia clausi</i> , <i>Centropages typicus</i>	15-150 ^b	14		collecteur		
	<i>Anomalocera patersoni</i>	25-220 ^c					
	inconnue						
Smayda, 1969	<i>Acartia clausi</i>	36-376	15	34.4	collecteur		
Turner, 1977	<i>Pontella meadit</i>	74-210	15	33.1	microflagel.	culture de copépodes	
		22-133 (54)			diat. 1		
		15-153 (66)	22	34.5	diat. 1+diat. 2		27
		23-125 (51)			chlorophycée		28
		15-117 (77)			dinoflagellé		8
Wiebe et al., 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	132-521	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 (*Sketetonema*)

diat. 2 : diatomée pennée (*Nitzschia*)

**7. RESULTATS OBTENUS POUR LA BAIE SUD DE LA
MER DU NORD**

7. RESULTATS OBTENUS POUR LA BAIE SUD DE LA MER DU NORD

7.1. Stocks et flux de carbone

En baie Sud de la mer du Nord, les profils de température et de salinité sont homogènes sur la verticale et la colonne d'eau est bien mélangée sur toute sa hauteur. Cependant, il existe une grande hétérogénéité spatiale horizontale (voir les gradients de température (fig.7.1.a.) et de salinité (fig.7.1.b.).

La distribution de la biomasse zooplanctonique en juin-juillet (fig.7.2.) montre une nette concentration des stocks le long des rives orientales de la Baie Sud. Trois points d'accumulation peuvent être distingués:

- la zone du Pas-de-Calais
- la zone du delta Escaut-Rhin-Meuse
- la frise
- Une quatrième zone d'accumulation tend à s'individualiser plus au nord, au niveau du Dogger Bank.

Toutes ces zones sont connues pour favoriser une activité biologique accrue de part leur caractère frontal. Fronts qui sont conditionnés essentiellement par un gradient de salinité au niveau des plumes estuariennes et par un gradient de température plus au nord là où il y a discontinuité entre masses d'eau mélangées et masses d'eau thermiquement stratifiées.

Des mesures de production de pelotes fécales ont été réalisées en juin-juillet (fig.7.3. & fig.7.4.) afin d'évaluer les flux sortants de matière organique au travers du compartiment mésozooplanctonique. Une valeur moyenne de $100\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ a été observée pour l'ensemble des stations réalisées durant la campagne *belgica95/17* en Baie Sud et des valeurs extrêmes $>500\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{j}^{-1}$ ont été mesurées près des côtes belges.

En zone belge, le broutage du zooplancton recycle près de 50% de la production primaire particulaire (tableau 7.1.). Bien que le recyclage bactérien intervienne pour une grande part, il n'en reste pas moins que les flux au travers du zooplancton sont considérables vu l'importance des biomasses et l'activité intense des copépodes (des valeurs de biomasse mésozooplanctonique $>100\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}$ et de taux de broutage $>1\text{mgC}\cdot\text{mgCcop}^{-1}\cdot\text{j}^{-1}$ sont fréquemment observées en face des côtes belges en période estivale).

Tableau 7.1.: Valeurs moyennes de quelques stocks et flux de carbone dans l'écosystème pélagique de la mer du Nord en Baie Sud et au niveau de la zone côtière belge durant la période de juin-juillet. P: production primaire particulaire ($\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$); B: biomasse du mésozooplancton >300 microns ($\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}$); F: taux de production de pelotes fécales ($\text{mgC}\cdot\text{mgCcop}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$); GRZ: taux de broutage ($\text{mgC}\cdot\text{mgCcop}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$); C out: production de pelotes fécales intégrée sur la colonne d'eau ($\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$); %P.rec: pourcentage de la production primaire particulaire qui est recyclée par les copépodes.

	P	B	F	GRZ	C out	%P.rec
Baie Sud		35	0.12	0.30	101	
zone belge	500 (1)	73	0.21	0.53	231	46.2

(1): Cushing (1971); Joiris *et al.* (1982)

Ces valeurs confirment bien le rôle que tient la zone côtière belge en tant que source importante de matière organique d'origine phytoplanctonique pour la Baie Sud et, d'une manière générale, pour la mer du Nord dans son entièreté.

fig. 7.1.a

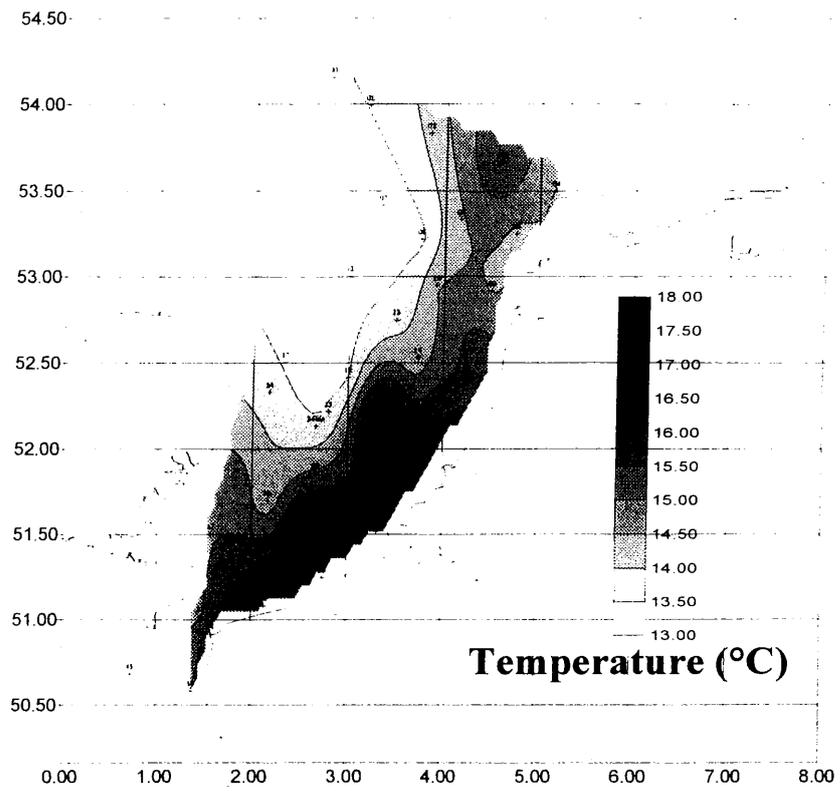


fig. 7.1.b

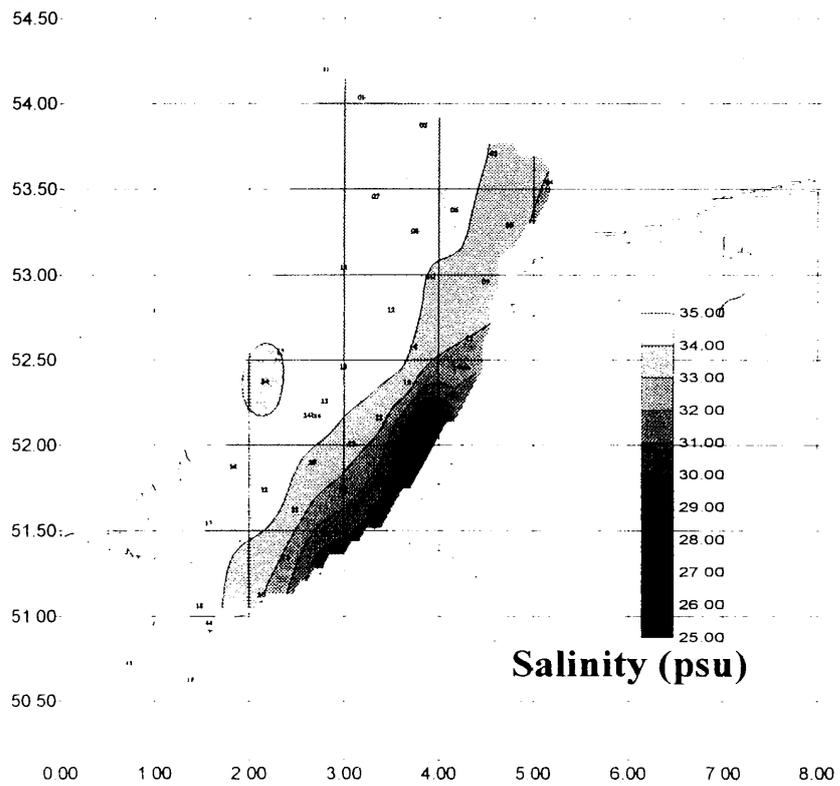


Fig. 7.2.

Mesozooplanktonic Biomass (mgC/m³)

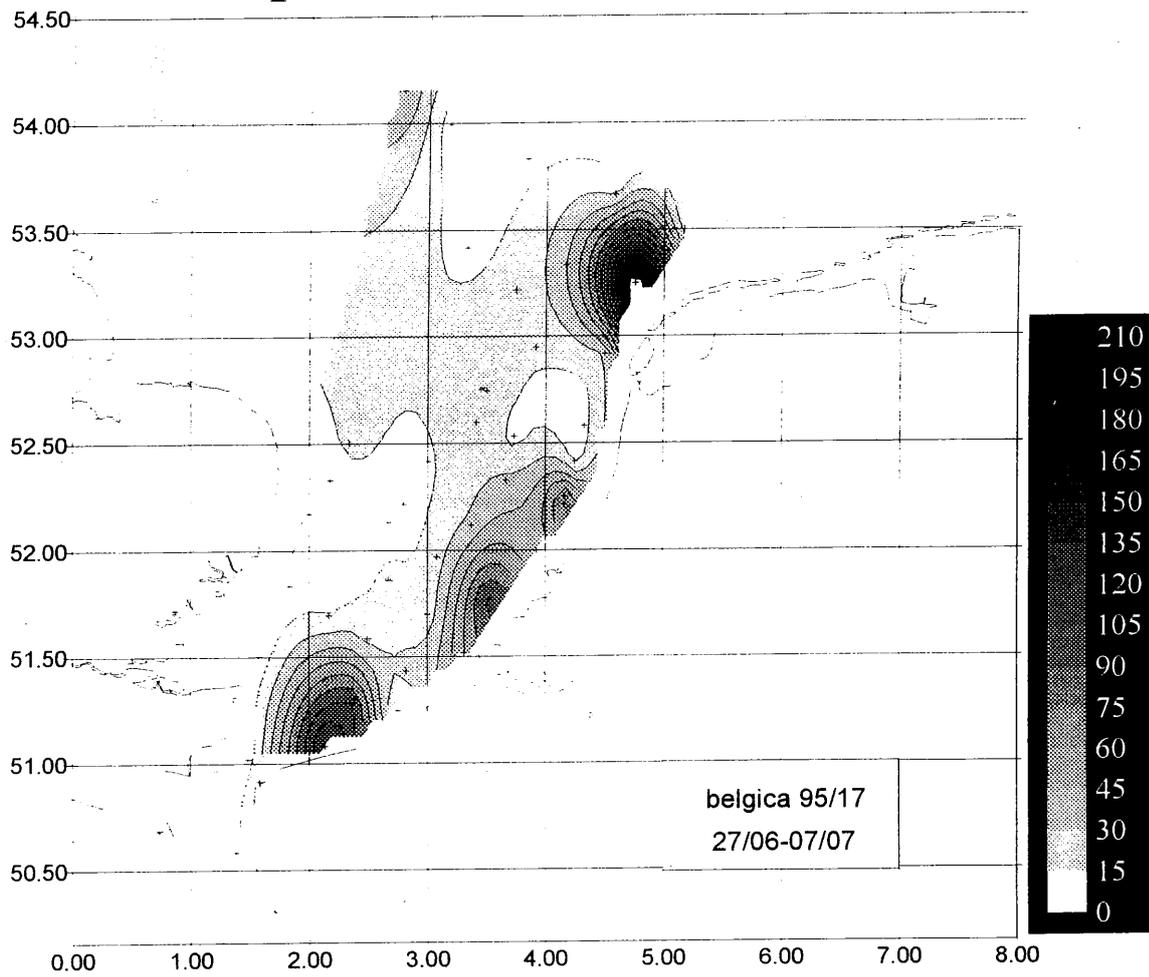


Fig. 7.3.

Faecal Pellet Production Rate (mgC/mgCcop*d)

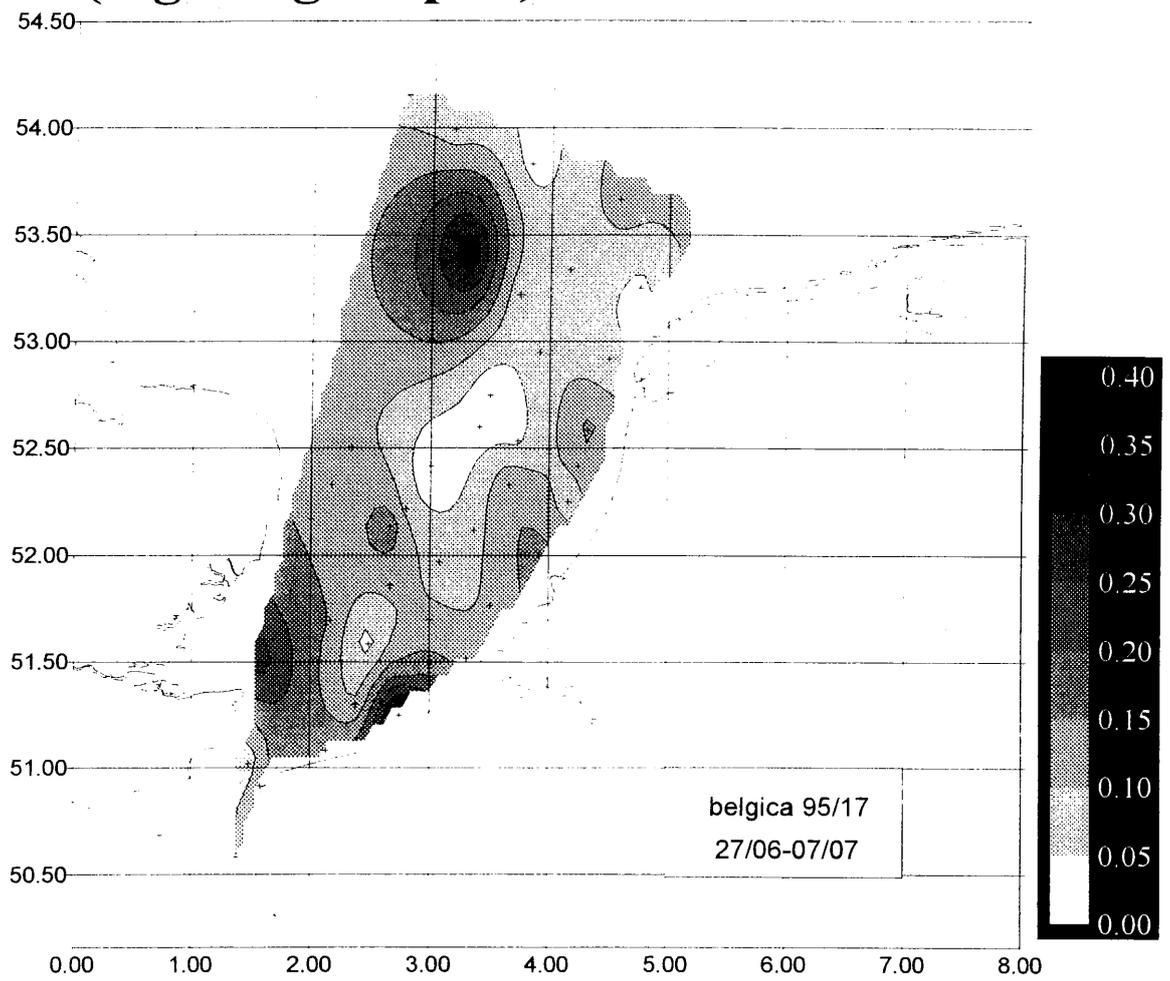


Fig. 7.4.

Copepod Faecal Pellet Flux (mgC/m²*d)

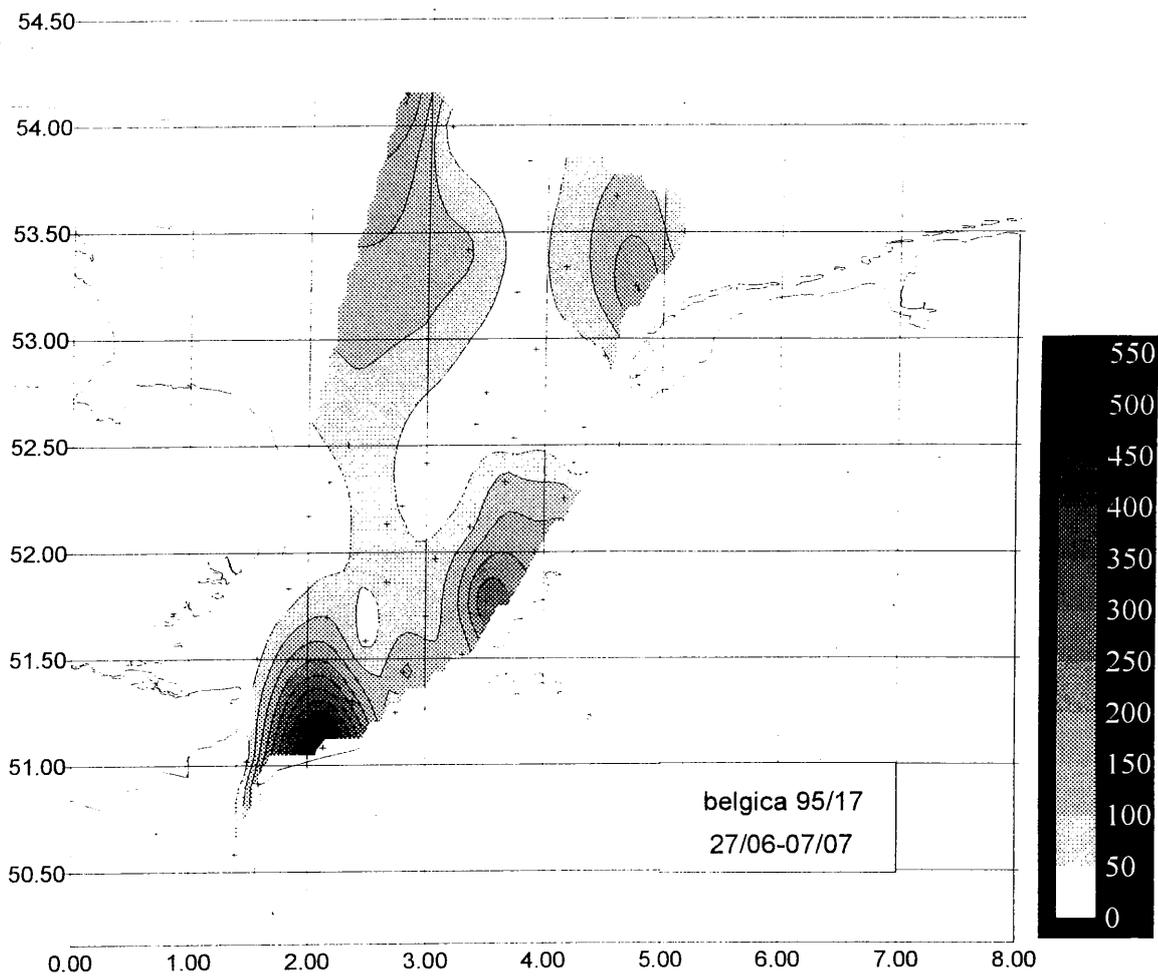
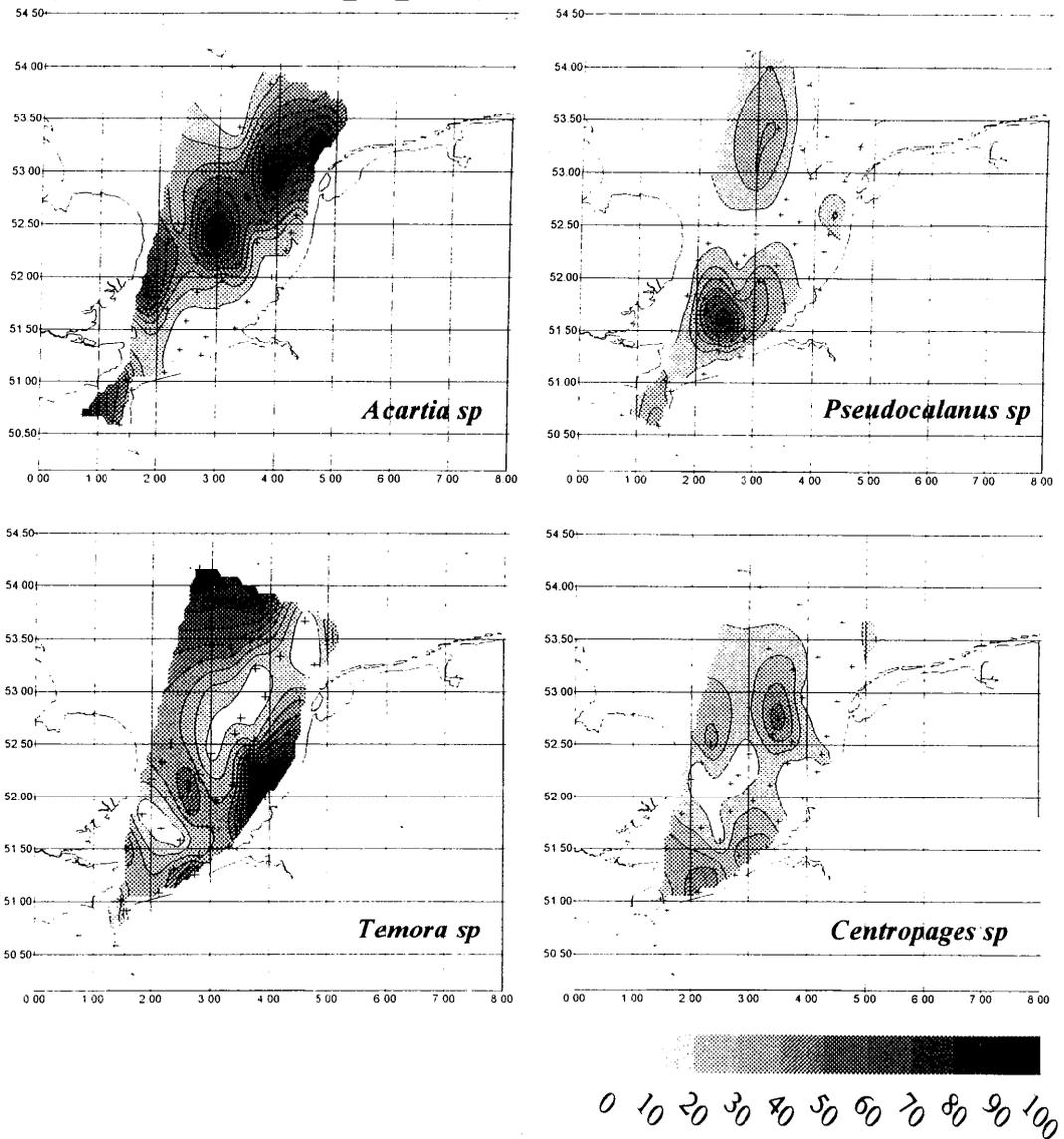


Fig. 7.5.

Distribution of four mesozooplanktonic taxa (% of total copepod)



7.2. Importance des espèces

De l'analyse de la composition spécifique (fig. 7.5.), il ressort que *Temora longicornis* et *Acartia sp* ont des aires de distribution complémentaires et dominant largement en Baie Sud. *Temora* est essentiellement localisée le long des côtes, au sud et au nord de l'embouchure de l'Escaut ainsi qu'au niveau du 'Dogger Bank'. *Acartia* se trouve au centre de la Baie Sud et à l'entrée de la manche. On observe un pic de *Pseudocalanus sp* au large de l'estuaire de L'Escaut. Par contre, *Centropages sp* ne présente aucune distribution particulière si ce n'est qu'elle est quasiment uniforme.

Ces différents patrons spatiaux de distribution vont influencer considérablement le devenir du matériel phytoplanctonique ingéré. En effet, ces espèces, ayant des préférences différentes vis à vis des espèces et des tailles phytoplanctoniques consommées, vont produire des pelotes fécales de composition différentes donc de forme, de taille et de densité différentes. Ce qui va déterminer leur temps de résidence dans la colonne d'eau puisque certaines vont sédimenter directement sur le fond et seront disponible pour le benthos alors que d'autres, plus légères, vont subir tous les processus de dégradation mécanique et bactérienne dans les couches de surface. D'autre part, les pelotes fécales plus légères seront transportées sur de plus grandes distances car elles vont être advectées avec la masse d'eau.

Si l'on superpose le pattern de production de pelotes fécales à la composition spécifique du mésozooplancton et en sachant, qu'en Baie Sud, les pelotes fécales constituent l'essentiel de la matière organique particulaire, il apparaît que *Temora* est de loin l'espèce la plus active. Elle contribue donc pour une large part à véhiculer la matière organique d'origine phytoplanctonique vers les niveaux trophiques supérieurs.

D'autre part, sachant que *Temora* produit des pelotes fécales plus denses et plus grosses qu'*Acartia*, il devient possible d'individualiser les zones de sédimentation où la matière organique particulaire est rapidement soustraite à une dégradation consécutive en plein eau.

C'est ainsi que la plume de l'Escaut, celle du Rhin et de la meuse et le 'Dogger Bank' constituent des zones où une sédimentation rapide du matériel phytoplanctonique ingéré est nettement favorisée par rapport à un recyclage en surface. Alors qu'au large de 'la frise', la matière organique particulaire séjourne plus longtemps dans la colonne d'eau.

7.3. Analyse de sites de référence en zone belge et plus au large

7.3.1. Production de pelotes fécales

Le tableau suivant (tableau 7.2.) 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 7.3.).

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 annexe 3).

tableau 7.2.: Valeurs moyennes du taux de production de pelotes fécales de copépodes (nbr.pel.*h⁻¹*cop.⁻¹). Entre parenthèses sont indiqués les minima et les maxima.

	février	mars	avril	juin
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 ; 2.20)
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)

tableau 7.3: Table synthétique des valeurs de taux de production de pelotes fécales de copépodes (F en nbr.pel.*h⁻¹*cop.⁻¹).

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
	<i>Pseudocalanus elongatus</i>	1,94 (B)		4,6	18/03-19/03	
	<i>Centropages hamatus</i>	1,22 (N)		5,0		
	<i>Acartia clausi</i>	1,63 (B)		4,0	26/04	
	<i>Calanus finmarchicus</i>	0,7 (B)		7,8	17/06-01/07	
		1,57 (N)		14,4		
		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 huxlei* et *Cruciplacolithus neohelis*

(B) : Pelotes récoltées en zone belge

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

Les mesures de taux de production de pelotes fécales de février et de mars ont été analysées à l'aide d'une régression multiple en fonction de la température, de la salinité, de la biomasse et du pourcentage de chaque espèce de copépodes (voir annexe 3). Les résultats sont représentés ci-dessous (tableau 7.4.). Les autres périodes ne justifiaient pas une analyse statistique car le nombre de mesures effectuées dans les zones caractéristiques considérées n'était pas assez important.

tableau 7.4.: Comparaison de la relation de production de pelotes avec la température, la salinité, la biomasse et le pourcentage de chaque espèce de copépodes, entre février et mars.

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) eau type la mer du Nord	% espèce non déterminée	0,63	0,35	1,57	0,1347 (n.s.)
		% <i>T. longicornis</i>	0,53	0,84	5,00	0,0005
	18-29/03	c) zone belge eau cont. côtière	Salinité	0,73	0,46	2,75
Biomasse			0,51	0,64	3,93	0,0013
% <i>A. clausii</i>			0,59	-0,31	-1,92	0,0736 (n.s.)
d) eau type la mer du Nord		% <i>C. finmarchicus</i>	0,62	0,19	1,23	0,2374 (n.s.)
	% <i>T. longicornis</i>	0,36	0,60	1,99	0,0865(n.s.)	

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

Le taux moyen de production de 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 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 que le modèle de régression est mal interprétable, en ce sens que le taux de production est lié négativement au pourcentage des espèces (tableau 7.4. cas a1). Or l'examen des corrélations significatives ($\alpha=0,05$) indique une forte corrélation négative 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 7.4. cas a2).

Il est important de noter que l'équation de régression obtenue permettra d'exprimer le logarithme du taux de production de pelotes en fonction des variables sélectionnées.

Dans les eaux "types" de la mer du Nord et à la même période, le taux moyen de production 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 (Dobs=0,1088 < Da, $\alpha=0,01$, 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 7.4. cas b). De nouveau l'examen des corrélations significatives ($\alpha=0,05$) indique une forte corrélation négative 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 peut être attribué à *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, le taux moyen de production de 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 (Dobs=0,2178 < Da, $\alpha=0,01$, 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 du taux de production de pelotes fécales (tableau 7.4. cas c). Contrairement au mois de février, l'examen des corrélations significatives ($\alpha=0,05$) n'indique, cette fois, quasiment pas de corrélation entre les espèces *Acartia clausii* et *Temora longicornis* ($r = 0,01$).

Dans les eaux "types" de la mer du Nord, le taux moyen de production de 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 (Dobs=0,1810 < Da, $\alpha=0,01$, 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 être non significative au seuil sélectionné (tableau 7.4. cas 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 de pelotes est plus élevé en zone belge ($2,02 \pm 0,24$ (max=2,20, min=1,84)) qu'en zone située plus au large ($1,57 \pm 0,24$ (max=1,77; min=1,38)). Cette différence n'est toutefois pas significative (P=0,23).

7.3.2. Pattern de sédimentation de pelotes fécales

Le tableau suivant (tableau 7.5.) reprend les valeurs moyennes de vitesse de sédimentation de pelotes fécales de copépodes récoltées en zone belge, en hiver et en été.

Tableau 7.5.: Vitesses moyennes de sédimentation des pelotes fécales de copépodes en zone belge, en hiver et en été. Entre parenthèses sont indiqués les minima et maxima (n: nombre de pelotes analysées).

	W_{mes}	W_{th}	$W_{in situ}$
hiver (février) (n=132)	99 ± 44 (39 ; 229)	64 ± 31 (22 ; 139)	54 ± 37 (4 ; 143)
été (juin) (n=251)	87 ± 15 (70 ± 145)	52 ± 23 (19 ; 108)	55 ± 34 (7 ± 138)

L'estimation des vitesses de sédimentation *in situ* des pelotes fécales ne montre pas de différence significative pour la sédimentation de la matière fécale entre les saisons d'été et d'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 annexe 2).

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 étant plus denses que les dinoflagellés).

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

valeur de fluorescence en hiver: 12,1 $\mu\text{g/l}$
valeur de fluorescence en été: -1,2 $\mu\text{g/l}$

Rq: 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 & Berger, 1981; Deuser *et al.*, 1981; Scheidegger & 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" (Small *et al.*, 1979) des pelotes fécales pourrait expliquer la discordance observée plus haut.

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

tableau 7.6.: Composition spécifique (%) des assemblages de copépodes; F: taux de production ($\text{nbr.} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{cop}^{-1}$) et $W_{in situ}$: vitesse de sédimentation ($\text{m} \cdot \text{j}^{-1}$) des pelotes fécales aux stations de référence en zone belge, en hiver et en été.

		hiver	été
F		3.18	1.77
$W_{in situ}$		54	55
composition spécifique	<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

7.4. Conclusion:

Les valeurs des taux de production et de 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 7.6.). 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.

De l'analyse de la composition spécifique du mésozooplancton, il ressort que *Temora longicornis* est, de loin, l'espèce dominante dans les zones étudiées. D'autre part, la mesure des taux de production de pelotes fécales a montré, de manière générale, que *Temora* était 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.

D'autre part, 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 que la zone côtière belge constitue une zone où une 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.

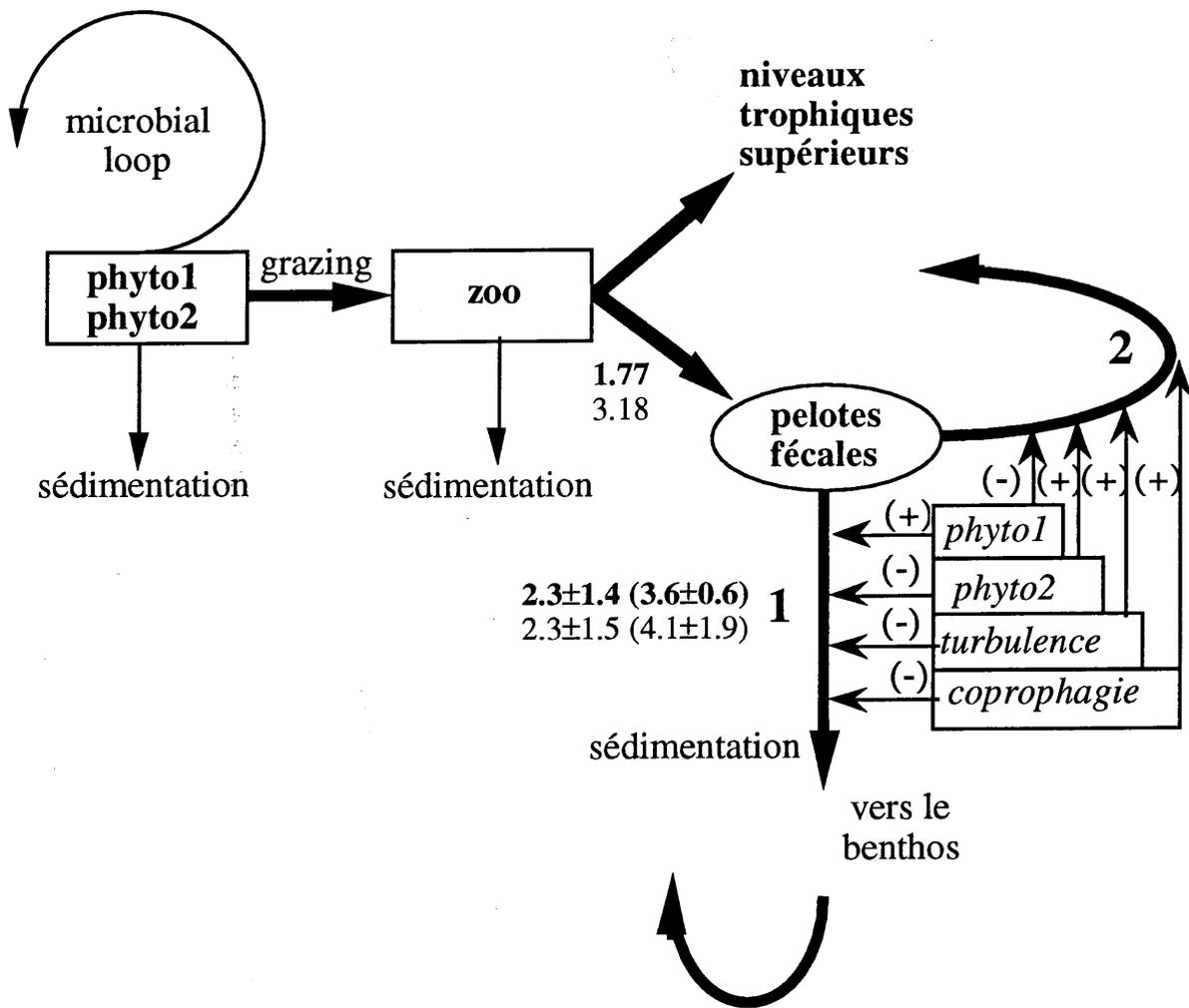


fig.7.6.: Schéma conceptuel du devenir de la production primaire particulaire. Evaluation des processus de production et de sédimentation des pelotes fécales de copépodes en zone belge, en hiver (en clair) et en été (en gras). Les valeurs de vitesses de sédimentation *in situ* sont calculées par conversion des valeurs (entre parenthèses) obtenues en laboratoire

**8. RESULTATS OBTENUS POUR LE NORD DE LA MER
DU NORD: CAS DU COURANT COTIER NORVEGIEN**

8. **RESULTATS OBTENUS POUR LE NORD DE LA MER DU NORD:
CAS DU COURANT COTIER NORVEGIEN**

PARTIE A

*DISTRIBUTION OF PLANKTON PARAMETERS IN THE NORTH EASTERN NORTH SEA IN
RELATION TO VERTICAL PHYSICAL STRUCTURES*

Christine VEESCHKENS, Sami BELKHIRIA, Anne GOFFART and Jean-Henri HECQ (1994)

published in: Bull. Soc. Royale Sc. Liège, Vol. 63, 1-2, 1994, pp. 65-88

Abstract

The distribution of the phytoplankton pigments has been investigated in relation to physical vertical structure and the zooplankton distribution along three transects across the Norwegian Coastal Current in the Northeastern North Sea. Pigments have been analysed by High Performance Liquid Chromatography (HPLC) and used as bio-indicators to estimate the quantitative and qualitative algal composition. The vertical structure due to the strong salinity gradient appear to be a major factor controlling the distribution of pigments in the water column. In the upper Norwegian Coastal Current, flagellates, prymnesiophyceae, and copepods, as grazers, dominate and seem to correspond to a regenerated production. However, below the pycnocline due essentially to a strong haline gradient, in Atlantic origin waters, diatom pigments are dominant acting as new producers and macrozooplankton grazers are dominant. It seems that Atlantic waters reaching the euphotic zone in the sub-surface can maintain a nutrient support to the new production during the summer. Despite a distance of 100 km between the transects, a constant pattern has been observed.

KEY WORDS: Ecohydrodynamics - Vertical distribution - Front - Plankton - Norwegian Coastal Current
MOTS CLES: Ecohydrodynamique - Distribution verticale - Front - Plancton - Courant Côtier Norvégien

8.1. INTRODUCTION

One of the most important features in plankton ecology is that the vertical variations of organisms are one or two orders of magnitude greater than horizontal variations.

Because of strong vertical gradients, light, windstress, pycnocline, sedimentation, the biological particles are structured vertically.

This vertical biological structuration is time dependant but mainly physics dependant and follows a common scheme which can be observed during the transition from the spring bloom to oligotrophic summer profiles in the major part of oceanic ecosystems. The subsurface maximum is the final oligotrophic aspect of that oligotrophic regime which forms each summer in various temperate ocean (Steele, 1964; Strickland, 1968; Anderson, 1969 and 1972; Cullen and Eppley, 1981).

In reality, little is known about the mechanisms of its formation and its relations to the spring plankton bloom.

Various authors (Steele and Yentsch 1960), have simulated the deep chlorophyll (Chl.) maximum with a mathematical model introducing a sinking rate of phytoplankton cells which was assumed to vary with light and nutrient concentration, and parameterized as varying with depth. Jamart *et al.* (1977) extended the latter model, parameterizing sinking speed in terms of nutrient concentration, and including: a vertically-varying eddy diffusivity, light varying with depth and time, respiration, nutrient limitation and grazing. Jamart *et al.* (1979) showed that nutrient-dependent sinking rate was not essential for the formation of a chlorophyll maximum in this model.

Nevertheless many authors (e.g. Cullen and Eppley, 1981; Bienfang *et al.*, 1983) still argue that the subsuperficial chlorophyll maximum may be caused by a decrease in the sinking speed.

The North-Eastern North Sea which has been recognized as a biologically productive area for a long time, presents a strong stratification during summer. Some previous works suggested that the general structure of the Norwegian Coastal Current and its relations with North Sea and Atlantic waters could be responsible of that high productivity (Rey, 1981, Sakshaug *et al.* 1981). The Norwegian Coastal Current (NCC) constitutes the current going out the Baltic Sea. It is composed for the two thirds of Baltic waters and includes waters coming from the Southern Bight of the North Sea and Norwegian coastal effluents (Mork, 1981). The NCC presents a great instability; it is influenced by winds and shows meanders visible at the level of the front between Baltic waters (salinity ≤ 34 PSU) and deeper Atlantic waters coming from the North (salinity ≥ 35 PSU). The front oscillates at a distance of 20 to 100 km from the coast. (McClimans and Lonseth, 1985).

In the Atlantic and offshore North Sea waters, the stratification depends only on the level of solar radiation. In the NCC waters where a haline stratification is quite continuously present, the spring bloom occurs sooner (end of March-April) than in Atlantic waters where stratification of the upper layers occurs more tardively (April-May) (Rey, 1981; Sakshaug *et al.*, 1981).

Two factors determine generally the beginning of phytoplanktonic spring bloom; the increase in solar radiation and the stabilization of the water column by thermal stratification could have the effect of greatly stimulating primary production. It is actually known that the depth of the mixed layer influences the primary production. There is therefore a critical depth of the mixed layer at which integrated production just equals respiration (Sverdrup, 1953). At shallower mixed layer depths the phytoplankton population has an excess of production, and therefore grows. At greater depths of the mixed layer it fails to grow. It must be noted that the effect of grazers has not been considered up to this point.

Diatoms dominate the spring bloom. However, at the end of the spring, Coccolithophorids are the major component in the NCC and they are codominant with the Diatoms in Atlantic type waters.

At the end of the bloom, phytoplankton biomasses decrease in relation to nutrient depletion and grazing pressure.

The primary production can maintain relatively high levels later in the season by nutrients availability from fjord vicinity and at the level of local upwelling. Foyn and Rey (1981) emphasised a relatively continuous supply of nutrient by upwelling of Atlantic origin deep waters in upper euphotic layers, for those authors nutrient supply should be the principal source of nutrients for the phytoplanktonic bloom.

The distribution of zooplanktonic organisms determines the coincidence of food and consumers, this allows us to make a first approximation of the potential food supply. Patchiness of zooplankton will enhance the growth or survival of populations under heterogeneous physical environmental conditions (Steele, 1978). There is little knowledge concerning basic causes of distribution of zooplankton populations, although in oceanic areas spatial patterns in zooplankton populations are explained partially by biological interactions (Haury and Wiebe, 1982). In coastal areas physical features generally appear to be the principal cause of the observed distributions (Haury *et al.*, 1978). Examples of zooplanktonic accumulation in oceanic fronts were given by Steele (1978 and 1979) and Herman *et al.* (1981). This work investigates the situation in northern North Sea where two types of communities coexist simultaneously.

The spatial distribution of phytoplankton specific pigments, degradation products and zooplankton biomass have been measured along three transects across NCC in North-Eastern North Sea during the cruise ECOFRONT 88. Pigments have been analysed by High Performance Liquid Chromatography (HPLC) and used as bio-indicators to estimate the quantitative and qualitative algal composition. Pigment and zooplankton distributions were compared with physical (S, T, D) and nutrient (nitrate) vertical structure.

8.2. METHODS

8.2.1. Hydrography and Chemistry

A General Oceanic CTD equipped with a rosette sampler was used to collect physical data and water samples from various depths at each hydrocast station during the ECOFRONT cruise in Northeastern North Sea and especially in the area of the Norwegian Coastal Current on board of *R.V. Belgica* (6 to 28 June 1988) (Fig.8.1.). Physical data were processed on board with a HP computer system using methods given in Veeschens (1992).

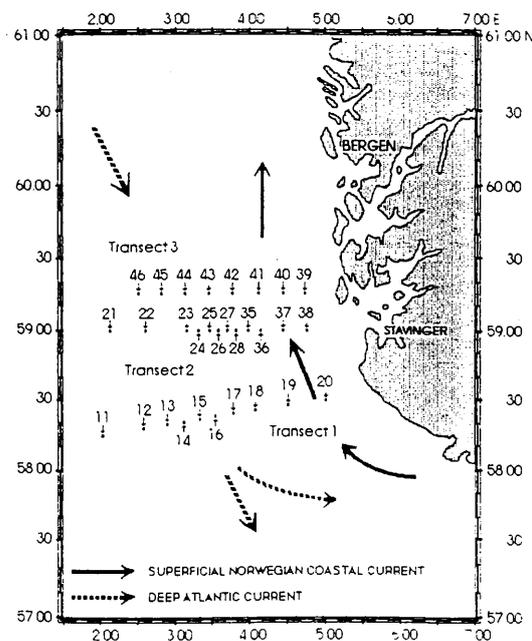


Fig. 8.1.: Stations location for ECOFRONT cruise in the North-Eastern North Sea and main currents

Nutrient samples were collected from the rosette sampler using polypropylene Niskin bottles. The samples were processed with minimal storage time using a Technicon Autoanalyzer II. Chemical methods were modified for small-volume manifold glassware to optimise stability and sensitivity. The basic techniques and reagents for nitrate analysis were described by Hansen et Grassof (1983). The values are expressed in μM and are significant at $0.01\mu\text{M}$.

8.2.2. Phytoplankton biomass

For the phytoplankton, nearly all pigments and their degradation products were separated and quantified by reverse phase HPLC, following a method adapted from Mantoura and Llewellyn (1983), Goffart & Hecq (1989), Hecq *et al.* (1992 a et b), Saggiomo *et al.* (1994) (Fig.8.2.).

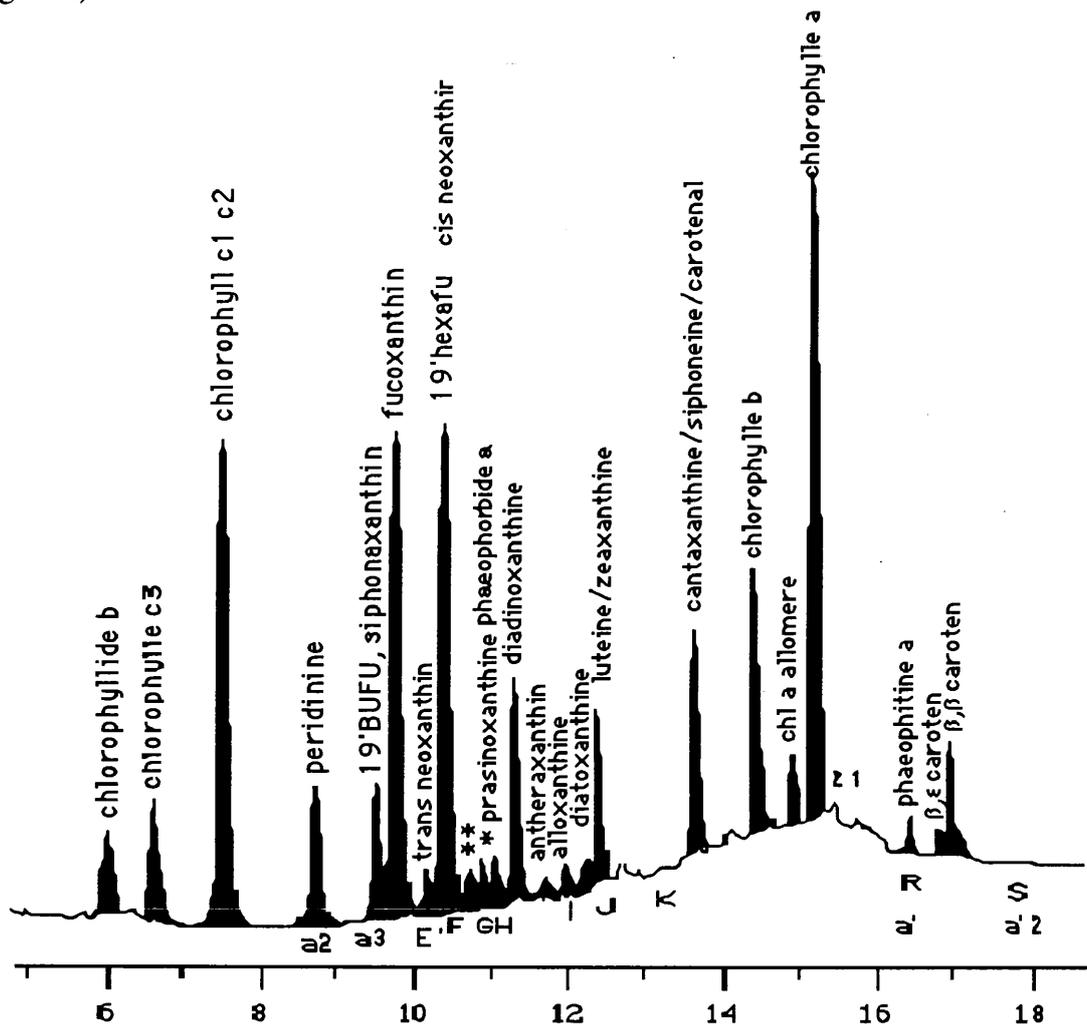


Fig. 2: Reverse phase HPLC chromatogram illustrating the separation and elution order of phytoplankton pigments and degradation products investigated during ECOFRONT cruise (retention times are referred in minutes).

Water samples (0.5 to 1 liter) were filtered through 47 mm Whatman GF/F filters and immediately stored at $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ until their analysis at the laboratory during the month. Frozen filters were extracted in 100 % methanol using mechanic grinder and refiltration to remove cellular debris. An aliquot of 500 μl of filtered extract was mixed with 250 μl of tetrabutylammonium acetate ion pairing reagent (Mantoura and Llewellyn, 1983) and 200 μl

were injected into a Pharmacia LKB HPLC system. Pigments were separated by a LKB Bromma 2150 HPLC pump in a Chromspher C18 column and the separation of chlorophylls from their degradation products was optimized using a solvent gradient system (LKB 2152 LC Controller). The gradient program consisted of a linear increase from solvent A (methanol : ion pairing solution : water, 8:1:3) to solvent B (methanol : acetone, 7:3) in 14 minutes, followed by 10 minutes in solvent B and regeneration in solvent A. Each chromatography took 30 minutes. Pigments were detected at 440 nm by a LKD 2151 wavelength monitor. A fluorescence Milton Roy III detector was also used (excitation at 440 nm; emission between 500 and 700 nm). The chromatograms were recorded with a two channels Spectraphysics recorder. Calibration for chl *a*, a standard SIGMA have been used. Other pigments were identified and calibrated by reference to retention time and specific extinction coefficients from Mantoura & Llewellyn (1983), Bidigare (1985), Bidigare *et al.* (1987), Gieskes & Kraay (1986), Klein & Sournia (1987), Barlow *et al.* (1993, a and b). The concentrations are expressed in ng/l. The limit of detection is 0.1 ng/l for chl *a*.

8.2.3. Zooplankton biomass

Zooplankton biomass samples were obtained on horizontal continuous measurements and vertical profiles along E-W axis from the coast to about 300 km offshore. The whole Norwegian Current and the frontal structures were traversed on each transect. On each survey, two transects, one seaward and one shoreward, each of about 12 hours duration, were made aboard *R.V. Belgica* in order to estimate the short temporal and spatial variations.

Vertical collections were carried out using a triple net with three different mesh sizes (200, 300 and 500 μm). A modified high speed plankton collector was used for continuous records (Fig. 8.3.). The sampler is based on the marketed high speed plankton collector "Nackthai". The plankton net bucket is replaced by a flexible plastic pipe which end is connected to a powerful pump placed on board. The collector is lowered at sea and towed at about 5 meters depth with a mean speed of 5 knots. Water is continuously pumped up and passed alternately through two filters of 200 microns mesh size. Every 15 minutes the flowing out water is commuted from one filter to another and planktonic material is removed. In this way, each sample integrates plankton over a 1.4 km transect. More than 20 taxonomic categories were identified. Most of them were identified to species. Counts of the organisms were made on aliquots and converted to percentages of total number of individuals for each sample. Samples were preserved with buffered formalin after which they were transferred to shore for processing.

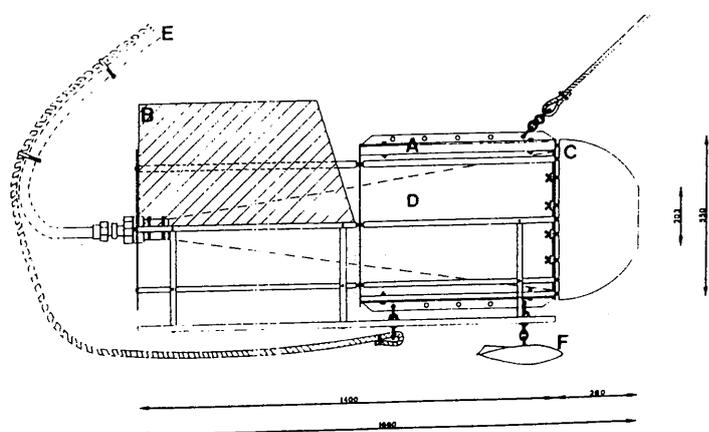


Fig. 8.3.: Sampling system for zooplankton acquisition. A: aluminium frame, B: tail fins, C: fibreglass nose cone, D: nylon net, E: pipe connected to the pump on board, F: depressor

8.3. RESULTS AND DISCUSSION

Three transects are discussed (Fig.8.4.to 8.9.): Transect 1 (T1) from station 11(N 58° 14' 51", E 02° 00' 13") to station 20 (N 58° 29' 51", E 05° 00' 33"), Transect 2 (T2) from station 21 (N 59° 00' 00", E 02° 00' 00") to station 38 (N 58° 59' 48", E 04° 45' 00"), Transect 3 (T3) from station 39 (N 59° 14' 37", E 04° 44' 6") to station 46 (N 59° 15' 8", E 02° 29' 52").

8.3.1. Hydrography and Chemistry

For every transect, (Fig.8.4., Fig.8.6. and Fig.8.8.) temperature diagrams present a vertical stratification from the surface (13°C) to 40m (7.5°C). A maximum is observed at the surface at stations (St.) 16-17 (T1), 23-25 (T2) et 45-44 (T3). The isotherms indicate warmer superficial water mass, parallel to the coast, 50km offshore. Salinity distribution confirms the existence of a well defined water mass. A low salinity water mass (≤ 34 PSU) is present in the center of the transect in the 20 first meters. Isopycnal distribution follows strictly the isohaline one. This situation confirms that salinity is strongly forcing the density field. These water masses have the same characteristics than those of the Baltic and correspond probably to the Upper Norwegian Coastal Current.

Moreover below 20 meters other water masses or hydrological tendencies can be identified. At the level of the western slope of the Norwegian Trench (more or less 120km far from the coast), cold and dense water masses ($T < 7^{\circ}\text{C}$, $S > 35$ PSU) are observed and reach the upper layers. Those waters have the characteristics of southward streaming Atlantic waters.

Another cold water mass exists along the coast ($T < 6^{\circ}\text{C}$, $34 \text{ PSU} < S < 35 \text{ PSU}$), but with lower salinities. A fjord origin can be suggested for those waters. Between these two cold water masses, not far from the coast the deepening of the isopycnals suggests the existence of warmer and especially lower saline waters. Their origin could be associated to waters coming from the southern North Sea going northward parallelly to the Baltic waters. Between the northern Atlantic waters and those southern North Sea waters, a strong frontal density gradient exists.

The general distribution of isopycnals in these described waters allows us to suppose vertical homogeneity (due to vertical mixing by turbulence or by other vertical transport ?) in subsuperficial waters reaching the euphotic zone. In the " North Atlantic Water" high density dome and along the coast, the "deep origin waters" characteristics are predominant. However, in the low density tongue supposed from "southern North Sea", characteristics of superficial waters are found in deeper layers.

Tab. 8.1.: Correspondence between stations and hydrological areas.

Area	Transect 1	Transect 2	Transect 3
Offshore	No stations	St. 21	St. 46
Northern Atlantic dense waters dome	St. 15-16-17	St. 22-23-24-25-26	St. 43-44-45
Front	St. 17-18	St. 26-27	St. 42-43
Baltic and southern North Sea tongue	St. 18-19	St. 27-28-35-36	St. 40-41-42
Coastal	St. 20	St. 37-38	St. 39

The distribution of nitrate along each transect follows approximately that of density. Nitrate concentration is near zero in the 25 first meters indicating a quite absolute depletion of that nutrient in surface water. A nitracline is observed between 25 and 50 meters depth. Below the nitracline, a maximum is observed in the eastern side of "North Atlantic" dome with maxima respectively for each transect 1, 2 and 3, of 10 μM (St.15-16), 12 μM (St. 23-25) and 14 μM (St.44) which suggest a consumption from the South to the North. The nutrient isocurves distribution confirms the hypothesis of an upward transport in the dome and a downward transport in the low density southern North Sea tongue. The analysis of the data suggests the existence of various region hydrologically distinct and summarised in table 8.1.

8.3.2. Pigments detected by HPLC and phytoplankton distribution

During the last decade, photosynthetic pigments have proved to be extremely useful biotracers for elucidating composition, transformation and degradation of phytoplankton. While chlorophyll *a* is universally used as an indicator of phytoplankton biomass, other chlorophylls and carotenoids are powerful chemotaxonomic biomarkers (Taylor, 1980; Jeffrey, 1980; Gieskes & Kraay, 1983 and 1986; Williams & Claustre, 1991; Barlow *et al.*, 1993 a and b, Saggiomo *et al.*, 1994) that, obviously, do not supplant taxonomic investigations but can be used as biological tracers of water masses. Moreover, the physiological state of phytoplankton populations and the grazing pressure can be assessed by measuring specific chl *a* degradation products, mainly phaeophorbids (Phids), chlorophyllids and in smaller proportion phaeophytin *a* (Phtin *a*) and phaeophytin *a*-like (Jeffrey, 1974; Bidigare *et al.*, 1986; Klein & Sournia, 1987).

The spatial distribution of dominant phytopigments and their degradation products, accurately separated and quantified by HPLC is presented (Fig.8.5., Fig.8.7. and Fig.8.9.). For each pigment, specificity for algal types, physiological state of phytoplankton and degradation processes is commented.

Chlorophyll *a* is present in all autotrophic organisms, except in Prochlorophytes, where it is replaced by di-vinyl chlorophyll *a* (Chisholm *et al.*, 1988). For each transect, significant concentrations of chl *a* (up to 3 $\mu\text{g/l}$ at station 16) are found in the euphotic zone at the level of the western slope of Norwegian Trench. Significant values (0.9 $\mu\text{g/l}$) are also observed near the coast. The chl *a* maximum is generally found between 20 and 35 m depth and the biomass declines with increasing depth. The pattern of chlorophyll *c1 + c2* present in Diatoms, Dinoflagellates, Prymnesiophytes and also in Chrysophytes, is very similar to that of chl *a*, already discussed.

Two types of phaeopigments are considered here: phaeophytins and phaeophorbids. Phaeophytin *a* is formed by the loss in the phytoplanktonic cell of the magnesium atom (Shuman & Lorenzen, 1975), and is generally found in fecal pellets containing uncompletely digested cells (Engelkes, 1985; Klein & Sournia, 1987; Vernet & Lorenzen, 1987). Phaeophytin *a*-like seems also to occur mainly during superfluous feeding conditions and is attributable to Copepods as well as to other herbivorous organisms. Moreover, the relative proportion of phaeophytin *a* and phaeophytin *a*-like varies probably with the residence time of plant material in the zooplankton digestive system (Bidigare *et al.*, 1986).

In surface, small amounts of phaeophytin *a* (< 0.2 $\mu\text{g/l}$) are restricted to the coastal area and to the NCC area. In the coastal current, the Phtin / Chl *a* ratio is important (≈ 0.7) and suggests that phytoplankton produced in the upper layers of the water column is not completely consumed by herbivores. Cellular senescence and superfluous feeding appear to be the two main causes involved in the degradation of chlorophyll *a* in phaeophytin which is transported below the euphotic layer by sinking, active transport or downwelling mechanisms. The observed relatively high concentrations in phaeophytin *a* are not surprising in this particular marine environment which is influenced by fresh water runoff containing generally more phaeophytins. Below the pycnocline, the ratio (Phtin / Chl *a*) can increase. A value of zero is found at the level of the "Atlantic water dome".

Phaeophorbids are the major degradation products found in fecal pellets (Jeffrey, 1974;

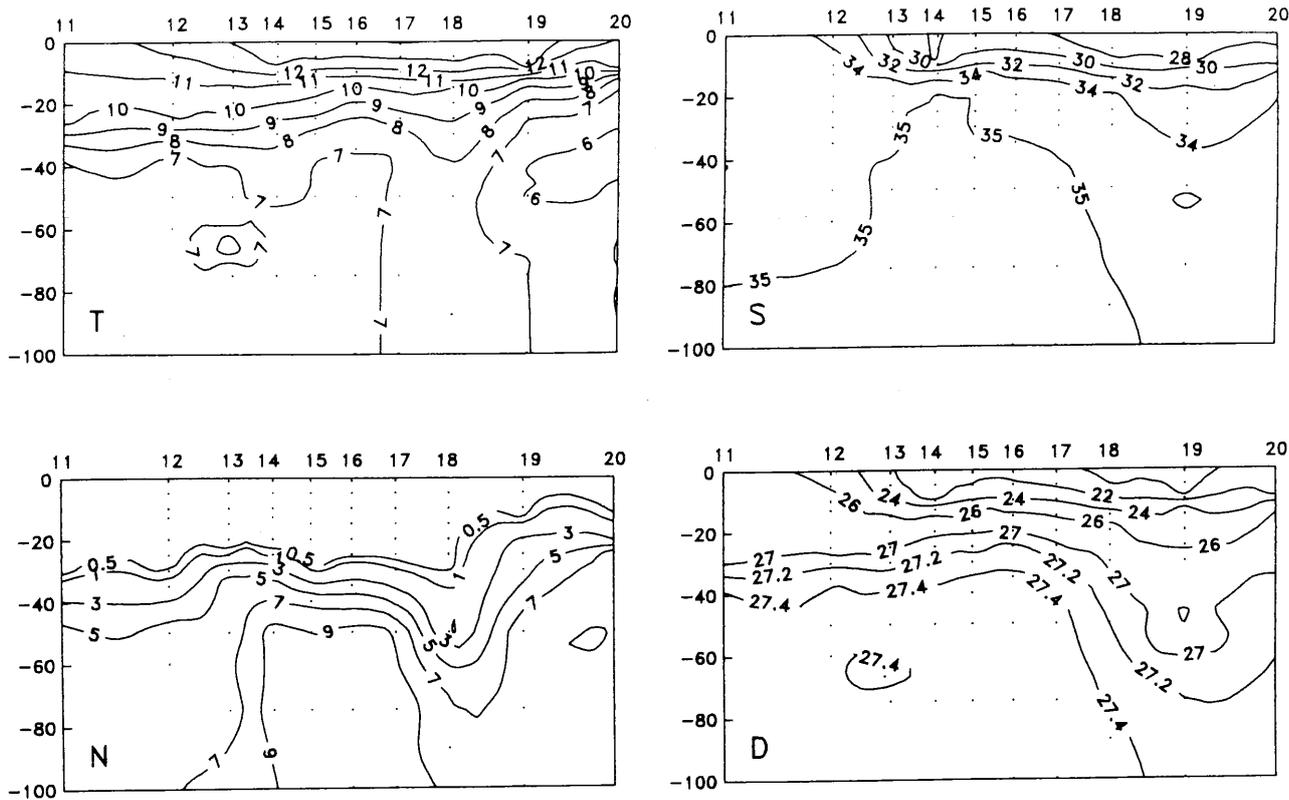


Fig84: Distribution of *T* - Temperature ($^{\circ}\text{C}$), *S* - Salinity (PSU), *D* - Density (σ_t), and *N* - Nitrate concentration (μM) along transect 1 (vertical axis: depth in meters).

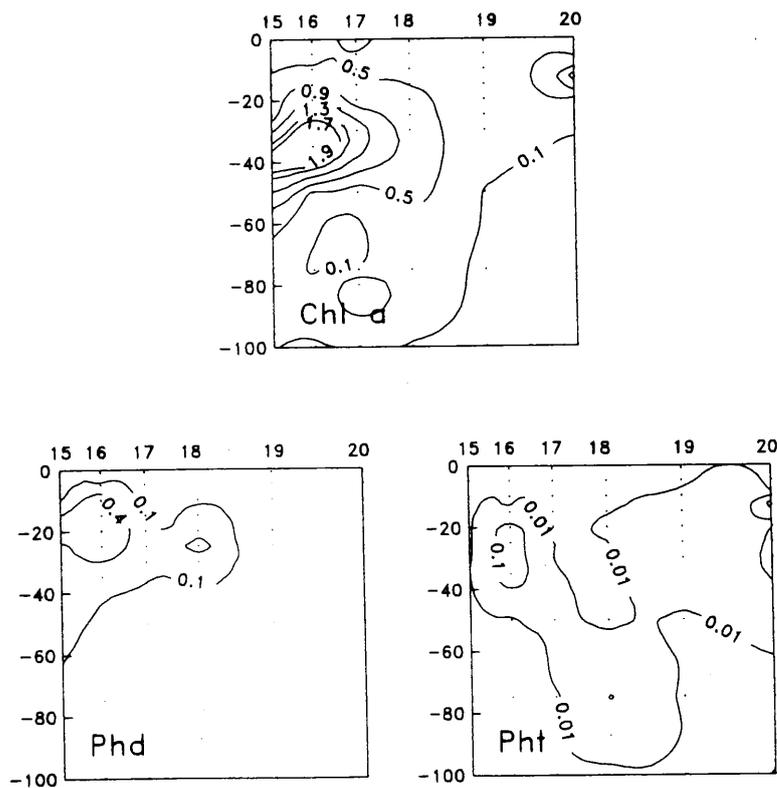


Fig85: Distribution of *Chl a* - Chlorophyll a, *Phd* - Phaeophorbids and *Pht* - Phaeophytin ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) along transect 1 (vertical axis: depth in meters).

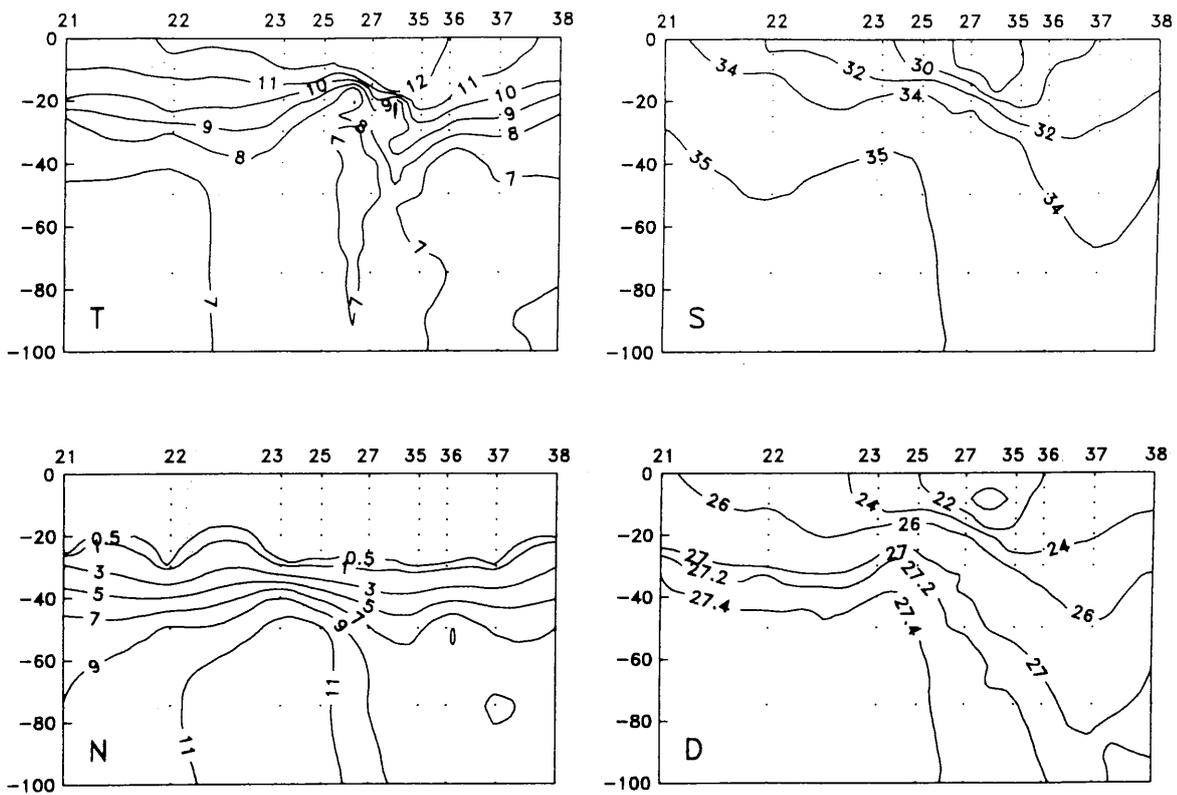


Fig86: Distribution of *T* - Temperature ($^{\circ}\text{C}$), *S* - Salinity (PSU), *D* - Density (σ_t), and *N* - Nitrate concentration (μM) along transect 2 (vertical axis: depth in meters).

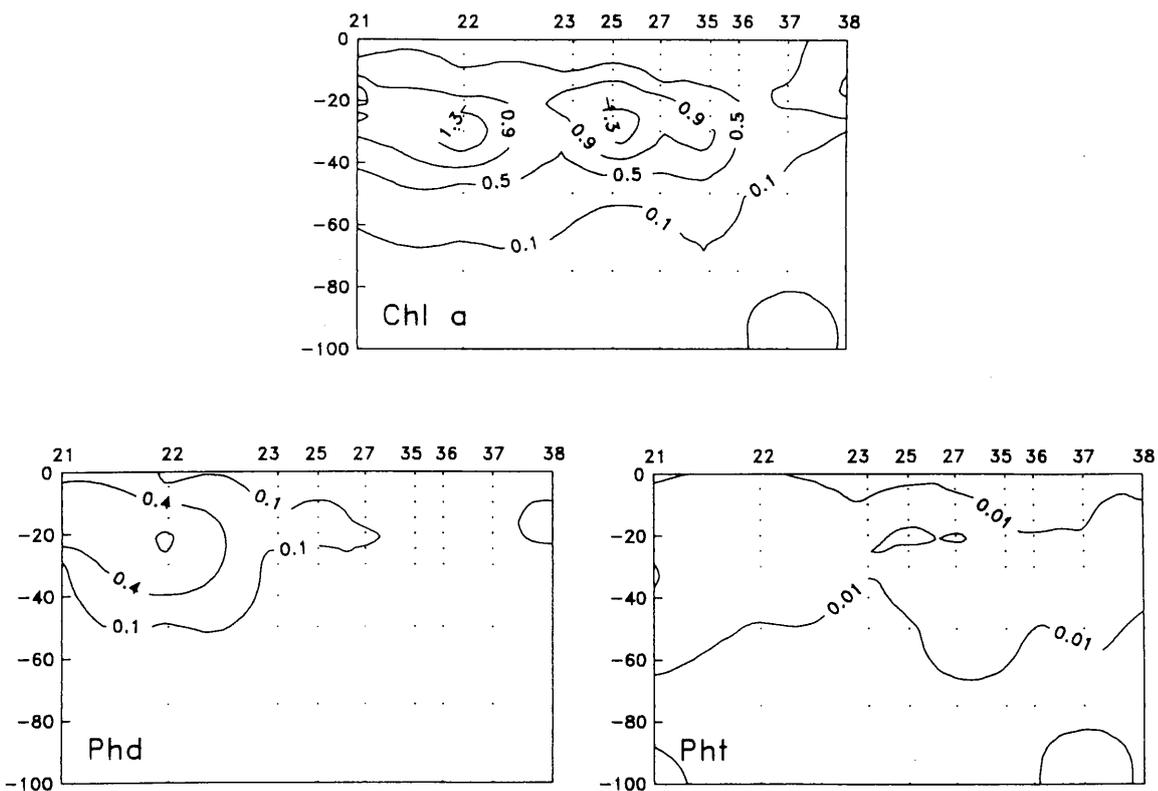


Fig87: Distribution of *Chl a* - Chlorophyll a, *Phd* - Phaeophorbids and *Pht* - Phaeophytin (mg.l^{-1}) along transect 2 (vertical axis: depth in meters).

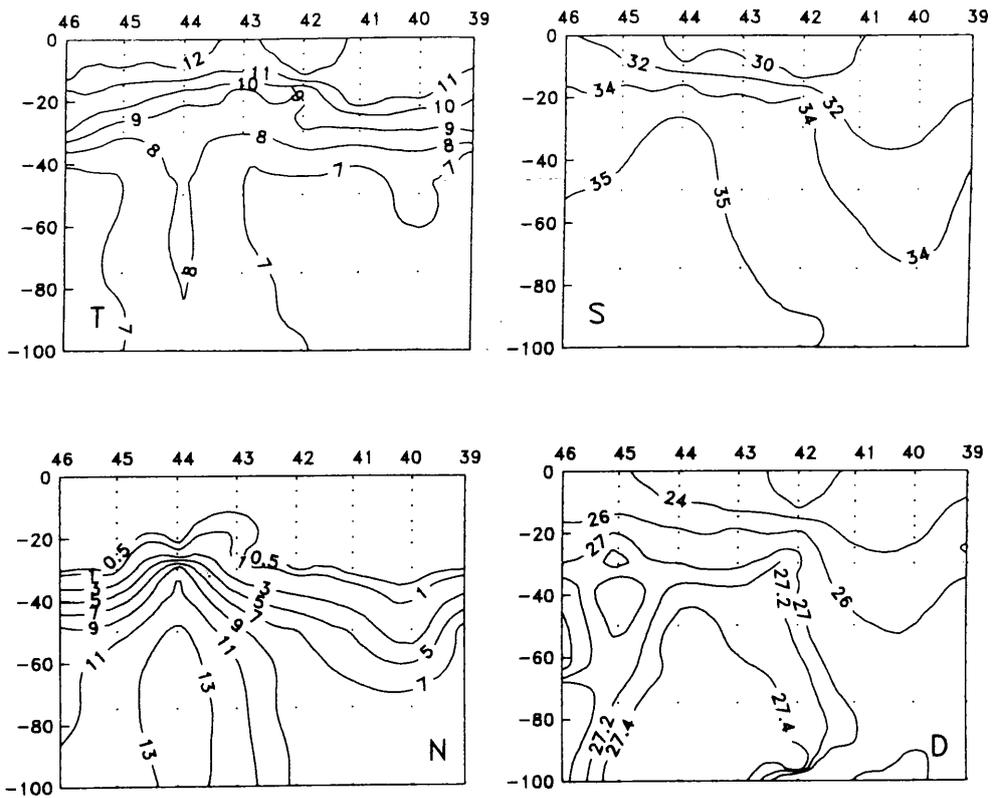


Fig. 8: Distribution of **T** - Temperature ($^{\circ}\text{C}$), **S** - Salinity (PSU), **D** - Density (σ_t), and **N** - Nitrate concentration (μM) along transect 3 (vertical axis: depth in meters).

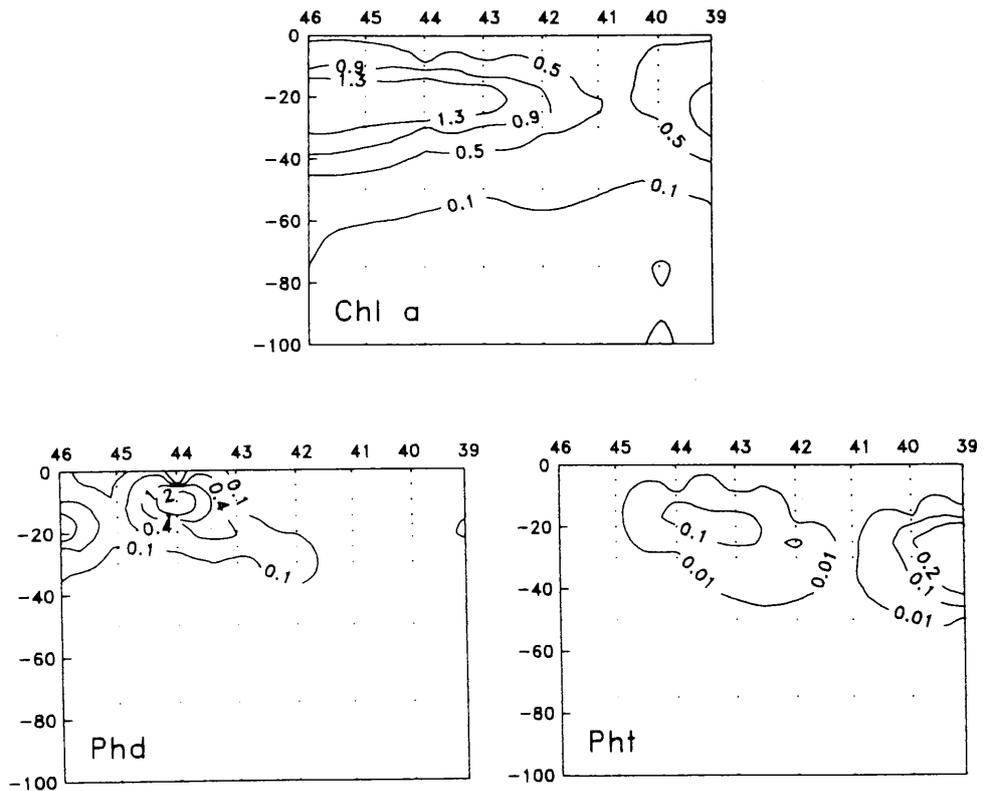


Fig. 9: Distribution of **Chl a** - Chlorophyll a, **Phd** - Phaeophorbids and **Pht** - Phaeopigments (mg.l^{-1}) along transect 3 (vertical axis: depth in meters).

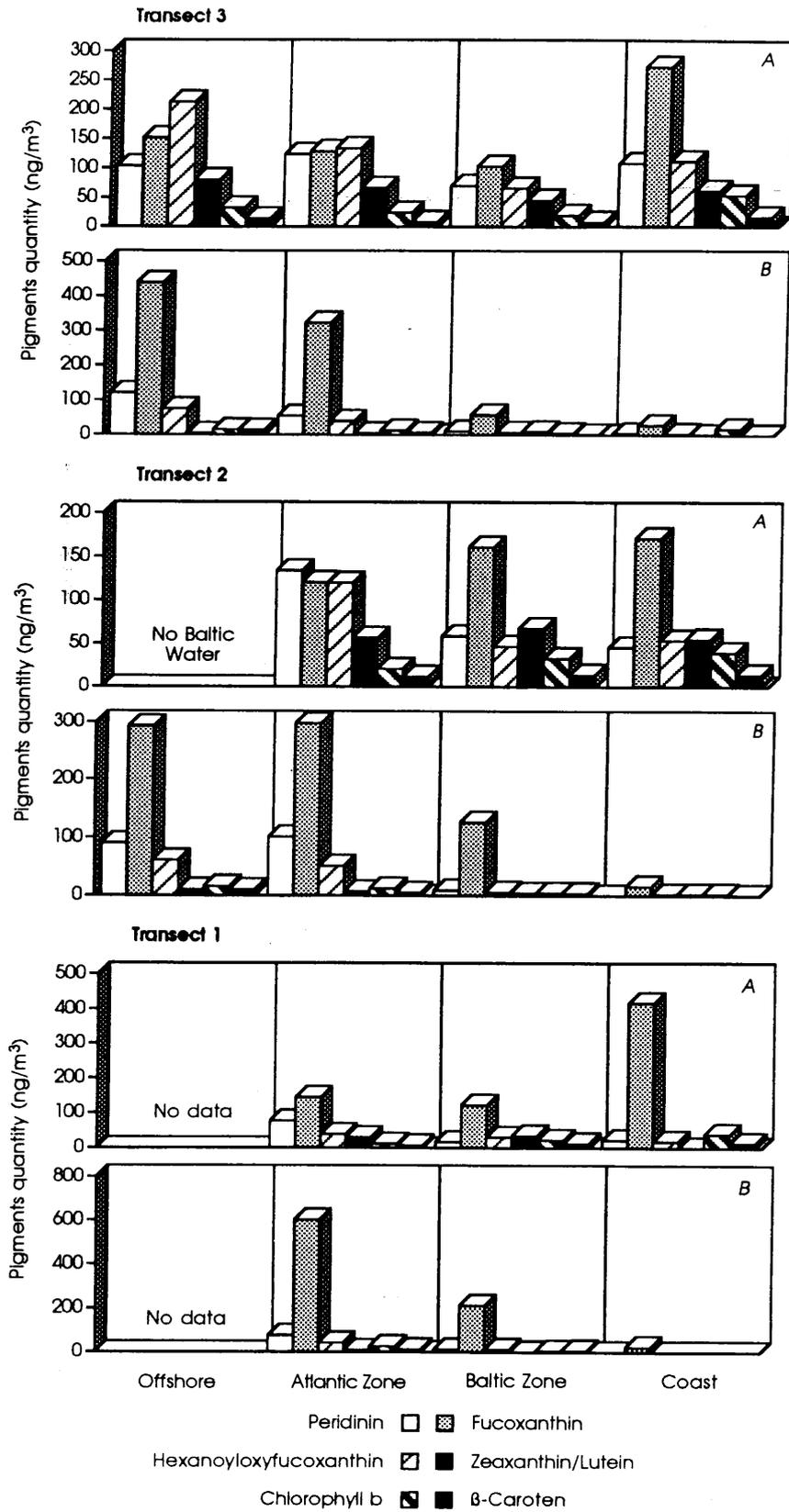


Fig.10: Variation of integrated mean concentration (ng.l^{-1}) of various secondary pigments above (A) and below (B) the isohaline of 34 PSU along the three investigated transects.

Welschmeyer & Lorenzen, 1985). They are the result of the breakdown of chl *a* (loss of Mg⁺⁺ and phytol chain) by the enzymatic activity of the zooplankton digestive system. They are apparently not assimilated and can be used as a conservative tag for the detection of ingested phytoplankton during feeding conditions of herbivores.

The distribution of phaeophorbids shows maximum values at the level of the western slope of the trench in the dome of Atlantic water, with distinct maxima occurring in the upper layers of the water column (5-30 m) a few meters above the maximum of chlorophyll *a*. In this area, the absence of other chlorophyll *a* degradation products in significant concentrations, as well as the correlation between high levels of phaeophorbids and an increase of the phytoplankton biomass, provide evidence of an efficient grazing characteristic of a balanced spring food chain.

The distribution of other pigments shows a strong correlation with the presence of halocline which separates the upper Norwegian coastal waters (< 34 PSU) and the deeper Atlantic and North Sea waters (> 34 PSU). Figure 8.10. presents the values of integrated mean concentration (in ng l⁻¹) of various secondary pigments above and below the isohaline of 34 PSU.

Chlorophyll *b* is an accessory pigment found in Chlorophytes, Euglenophytes, Prasinophytes and Prochlorophytes (Jeffrey, 1974; Chisholm *et al.*, 1988). It is essentially confined to the upper layer.

Lutein is found in green algae (Chlorophytes, Chrysophytes and some Prasinophytes) (Jeffrey, 1974), while zeaxanthin is characteristic of Cyanobacteria and Prochlorophytes, but occurs also in some other classes (Guillard *et al.*, 1985; Gieskes *et al.*, 1988). Lutein and zeaxanthin coelute and cannot be separated from each other.

Spatial distribution of lutein and/or zeaxanthin shows the same general trend as that of chlorophyll *b*. It is absent in deeper waters.

Assuming a constant ratio chl *b* / lutein as reported for Chlorophytes in the literature (Everitt *et al.*, 1990), the hypothetical lutein content has been computed on the basis of the chl *b* measurements. These results compared with coeluting lutein / zeaxanthin values indicate that only lutein occurs with reduced quantities of zeaxanthin, suggesting that Cyanobacteria are not an important component of phytoplankton in the area. Moreover, the calculated lutein concentrations sometimes overlap with the measured ones. This is probably due to the presence of other chl *b* containing organisms, like Euglenoids (that lack lutein) or Prasinophytes (with only small quantities of zeaxanthin).

19'hexanoyloxyfucoxanthin indicates the presence of Prymnesiophytes but it is also detected in some Dinoflagellates, belonging to the genera Gyrodinium and Gymnodinium (Gieskes & Kraay, 1986). Its distribution shows a pattern similar to those of chl *b* and lutein.

Peridinin which is a specific pigment characteristic of Dinoflagellates indicates the presence of that group in upper waters.

However, fucoxanthin, which is typical of Diatoms but also detected in smaller proportion in Chrysophytes and in Prymnesiophytes (Sournia *personal communication*), shows maximum values (> 600 ng/l) below the pycnocline where it is quite the only secondary pigment present. That suggests that Diatoms are the dominant phytoplankton group below the pycnocline and take an important place in the subsuperficial maximum of chlorophyll *a*. Moreover, at the level of the Atlantic water dome, fucoxanthin is dominant. This can explain the presence of Diatoms by enrichment of nutrients due to divergence mechanisms favouring the new production. Significant quantities of fucoxanthin are also present in the coastal upper layer. These quantities could be due to pigment association with 19'hexanoyloxyfucoxanthin in Prymnesiophytes or to small quantities of Diatoms in surface waters.

8.3.3. Zooplankton distribution

Continuous superficial zooplankton records emphasize a drastic different composition in surface mesozooplankton (table 8.2., Fig.8.11. and Fig.8.12.) on both sides of the front separating NCC and Atlantic and Central North Sea waters. Copepods are dominant on the

"coastal side" of the front while Cladocera outnumber the other groups on the "offshore side" of the front. More southerly, Cladocera are replaced by Hyperidea and Pteropods.

Table 8.2.: 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. (1) deep distributed taxa; (2) taxa distributed on southern transects; (3) typically coastal taxon.

Taxa	Offshore Zone	Frontal Zone	Inshore Zone
Ctenophores			
<i>Beroë cucumis</i>	+++ (1)		+++ (1)
<i>Pleurobrachia pileus</i>	+ (1)		+ (1)
Chaetognaths			
<i>Sagitta sp</i>	+		
Cladocerans			
<i>Podon leuckarti</i>	++	+	+
<i>Evadne nordmanni</i>	+++	+	+
Copepods			
<i>Calanus finmarchicus</i>	+	++	+++
<i>Temora longicornis</i>			+
<i>Metridia lucens</i>	+		
<i>Centropages typicus</i>			+
<i>Acartia clausi</i>			+
<i>Oithona helgolandica</i>	+	++	+++
<i>O. nana</i>	+	++	+++
<i>O. plumifera</i>	+	++	+++
<i>Microsetella norvegica</i>		++ (2)	+ (2)
Hyperids			
<i>Hyperia sp</i>	+++ (2)		
Pteropods			
<i>Spiratella helicina</i>	+++ (2)	+ (2)	
<i>Clione limacina</i>	++ (2)	+ (2)	
Euphausiid larvae			
<i>Meganyctiphanes norvegica</i>	+	+	
Lamellibranch larvae			++
Decapod larvae	++	+	
Nauplii			
<i>Balanus balanoides</i> (5th)		+ (3)	+++ (3)

Our observations in the Norwegian front give a first information on the spatial distribution of the zooplanktonic populations, which is neither a continuum nor a random succession of patches. The frontal water masses appeared as a particular biotope favouring the development of some groups of organisms.

Results from vertical sampling records show no significant changes in the structure of mesozooplanktonic populations. The mesozooplanktonic signature observed in surface layers is maintained over the whole euphotic water column.

The two biomass maxima measured on each side of the front are essentially due to the gelatinous macrozooplankton patches (mainly *Beroë* genus) localized at the pycnocline level and around the upwelling regions where the grazing factor (Phids / Chl *a*) is maximum. The phytoplanktonic population adjacent to these areas of maximum grazing is strongly dominated by Diatoms. This situation is characteristic of an active early bloom population associated with the high availability of nutrients.

It is obvious that there is a spatial segregation of the different zooplankton taxa which can be related to the special hydrological context characterising the studied area, either directly (accumulation of organisms in convergence areas) or indirectly (grazed populations impart their spatial pattern to consumers by the means of the trophic relations). The second process is evidently more likely to be effective with mobile filtering zooplankters like *Calanus sp.*, *Spiratella sp.* and Ctenophores.

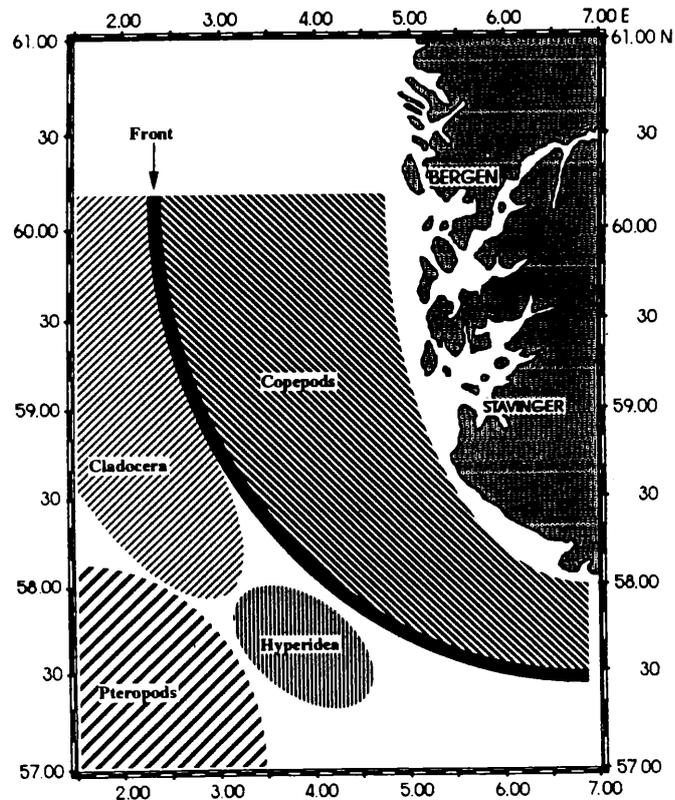


Fig.8.11: Subsuperficial schematic distribution of different zooplankton groups in relation of the position of Norwegian Coastal Current and the front.

In frontal zones trophic conditions are particularly favourable for planktonic filter feeders. The frontal zone is adjacent to the maxima of phytoplankton biomass (in terms of chlorophyll *a*), where nutrients and stability conditions should activate primary productivity. In the Norwegian front we saw that the phytoplanktonic features, and therefore the available food for zooplankton, are highly variable over distances of a few kilometers. But no exact co-occurrence of phytoplankton and zooplankton biomasses peaks was found. However we strongly stress that, in establishing such a relationship, other factors such as grazing pressure and quality of primary production in terms of age and nature of phytoplankters must be taken into account, as it has already been suggested by previous authors (Herman *et al.*, 1981).

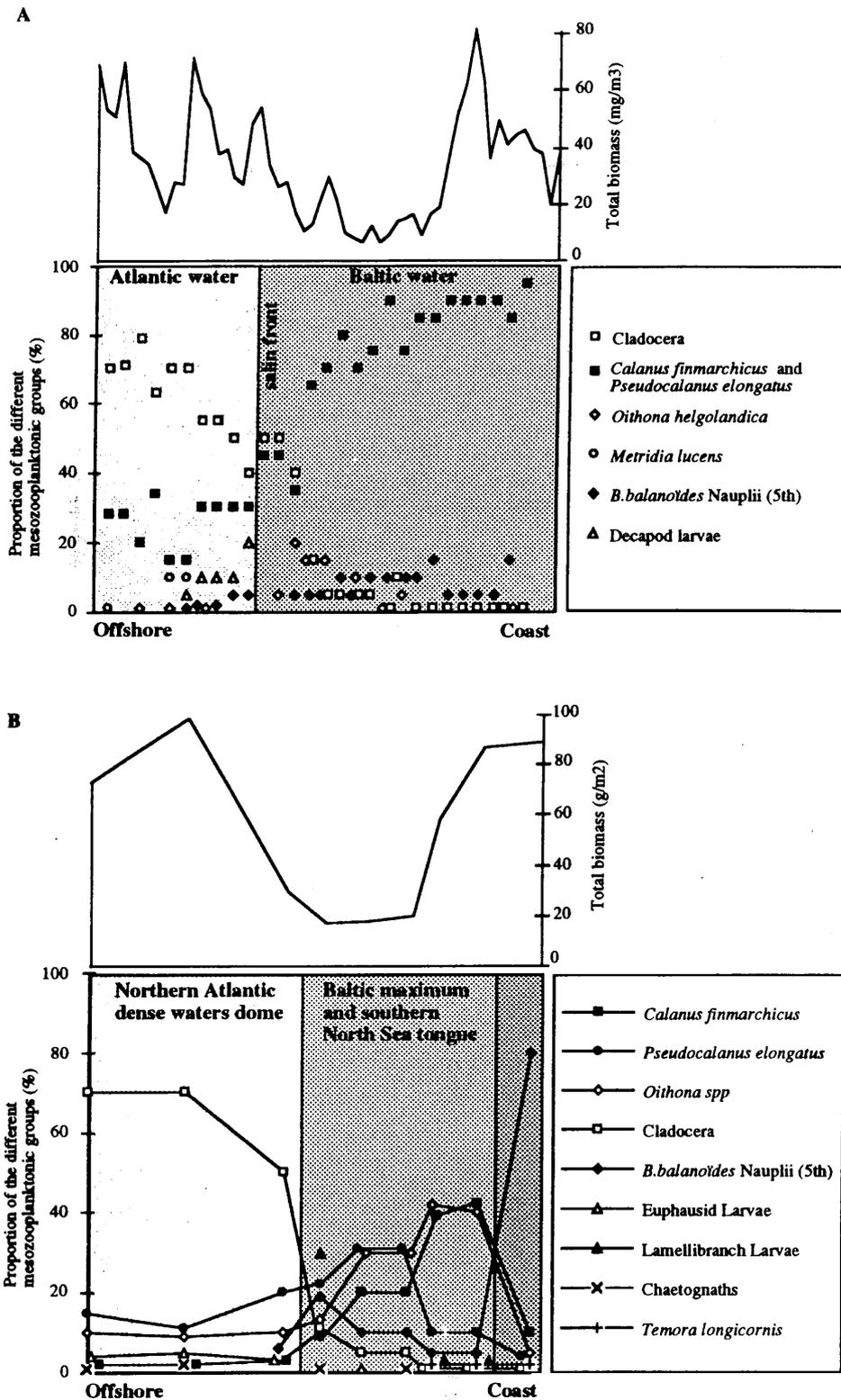


Fig. 12: Section across the Norwegian Coastal Current and front showing total zooplanktonic biomass and composition of mesozooplankton. A: subsurface data; B: data integrated over a 100m depth water column.

8.4. CONCLUSION

Two types of plankton communities have been recognised in the northeastern part of the North Sea. The upper "Norwegian Coastal Current" waters where nitrate is limited present a phytoplankton community essentially composed of Prymnesiophytes, Dinoflagellates and Chlorophytes. The biomasses are reduced. The consumers are Copepods. This situation characterises an old stage of the planktonic community functioning on the standards of regenerated production.

On the other hand in the southward flowing deep Atlantic Current, a subsuperficial strong maximum of biomass is observed. This maximum is due to Diatoms which benefit by the nitrate arising from the lower nutrient rich waters. Grazing is important and contributes to the formation of fecal pellets detected by the traces of phaeophorbids. This system is characteristic of a new production. This type of communities exists also but in a mixed form along the coast. Such informations suggest that the summer subsuperficial 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 subsuperficial maximum.

It is interesting to note that if the strong vertical structure, due to the haline gradient is generally responsible of an acceleration of the oligotrophy above the pycnocline (Sakshaug *et al.*, 1981, Rey 1981). In our case, the same structure maintain the pycnocline in the upper level of the euphotic layer, and is associated with vertically homogenous, nutrient rich deep waters. This constraint maintains a high new production during a long time below the pycnocline where light is available (Nihoul & 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 (fig.8.13.). Phytoplankton and zooplankton distributions in the Norwegian front in summer are essentially controlled by two prevalent hydrological structures at these period of the year. In one hand, 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. Secondly, the vertical homogeneity in the subsuperficial 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 which occurs along the coast.

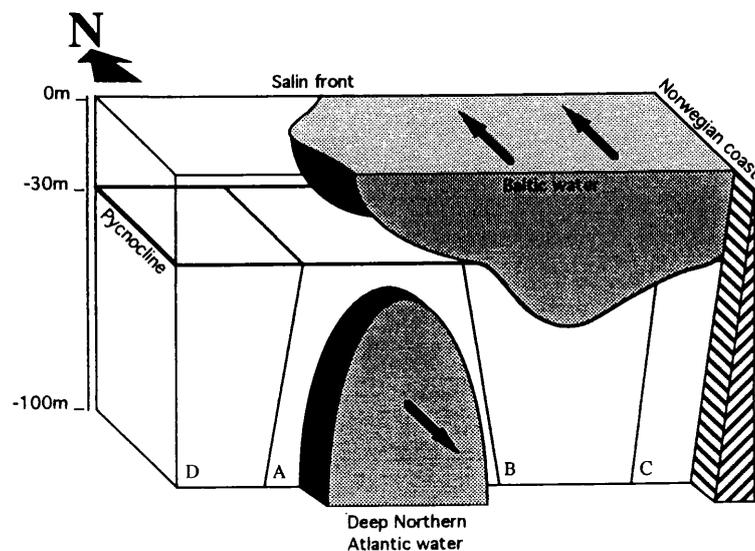


Fig. 8.13.: Schematic diagram of a transect across Norwegian Coastal Current. A: Maximum biomass, early bloom population, new production; B: Late and diversified population, regenerated production; C and D: Intermediate population

The results were established in early summer, so the following questions remained unanswered: what is the evolution of the physical structure during the year and its impact on the spatial distribution of planktonic populations throughout their annual cycle? Are such distributions characteristic of the other planktonic populations inhabiting the area? These questions will be the aim of the next ECOFRONT cruises together with an exhaustive identification of the trophic links (with a particular attention to population dynamics) and the quantification of matter and energy fluxes between phytoplankton and the higher trophic levels in the ecosystem.

ACKNOWLEDGEMENTS

This work is a part of the Belgian Research Program in North Sea and North European Shelf founded by the French Community of Belgium Ministry of Education and Science Policy Office and by the National Program of Marine Research National Ministry of Science Policy (SPPS Project Brussels Belgium). Dr L. Prieur and D. Tailleux, A. Pollentier and one anonymous referee have participated to this work and have to be thanks by their criticism.

The *Belgica* Captain & Crew and Dr. G Pichot (UGMM) have to be thanks for logistic support.

Address: Ecohydrodynamics
University of Liège
Institut de Physique, B 5
Sart-Tilman
B - 4000 LIEGE (Belgium)

REFERENCES

- Anderson, C.C. (1969). Subsurface chlorophyll maximum in the northeastern Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* **14**: 386-391.
- Anderson, C.C. (1972). Aspects of marine phytoplankton studied near the Columbia River, with special reference to a subsurface chlorophyll maximum, in A. T. Pruter and D. L. Alverson (eds.), *The Columbia River estuary and adjacent ocean waters; bioenvironmental studies*, University of Washington Press, Seattle: 219-240.
- Barlow, R.G., R.F.C. Mantoura, M.A. Gough & T.W. Fileman (1993,a). Pigment signature of the phytoplankton composition in the northeastern Atlantic during the 1990 spring bloom. *Deep-Sea Research Deep-Sea Research*, **II**, **40**: 459-477.
- Barlow, R.G., R.F.C. Mantoura, M.A. Gough and T.W. Fileman (1993,b). Phaeopigment distribution during the 1990 spring bloom in the northeastern Atlantic during. *Deep-Sea Research*, **I**, **40**: 2229-2242.
- Bidigare, R. R. (1985). Rapid determination of chlorophylls and their degradation products by high-performance liquid chromatography. *Limnol. Oceanogr.*, **30** (2): 432-435.
- Bidigare, R.R., T.J. Frank, C. Zastrow & J.M. Brooks (1986). The distribution of algal chlorophylls and their degradation products in the Southern Ocean. *Deep-Sea Research*, **33** (7): 923-937.
- Bidigare, R. R., R. C. Smith, K. S. Baker & J. Marra (1987). Oceanic primary production estimates from measurements of spectral irradiance and pigments concentrations. *Global biochemical Cycles*, **1** (3): 171-186.
- Bienfang, P.K., J. Szyper & E. Laws (1983). Sinking rate and pigment responses to light-limitation of marine diatom: implications to dynamics of chlorophyll maximum layers. *Oceanol. Acta* **6**: 55-62.
- Chisholm, S.W., R.J. Olson, E.R. Zettler, R. Goericke, J.B. Waterbury & H.A. Welschmeyer (1988). A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, **334**: 340-343.
- Cullen, J.J. & R.W. Eppley (1981). Chlorophyll maximum layers of the southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanol. Acta* . **4**: 23-32.
- Engelkes, M.M. (1985). Derivaatvorming en afbraak van algenpigmenten door copepodenbegraving gemeten na scheiding met HPLC. Studentenverslag, N.I.O.Z., Texel, The Netherlands.
- Everitt, D.A., S.W. Wright, J.K. Volkman, D.P. Thomas & E.J. Lindstrom (1990). Phytoplankton community compositions in the western equatorial Pacific determined from chlorophyll and carotenoid pigment distributions. *Deep-Sea Research*, **37**: 975-997.

- Foyn, L. & F. Rey (1981). Nutrient distribution along the Norwegian coastal current. In *The Norwegian Coastal Current, Vol. 2.*, University of Bergen: 629-648.
- Gieskes, W.W.C. & G.W. Kraay (1983). Dominance of Cryptophyceae during the phytoplankton spring bloom in the central North Sea detected by HPLC analysis of pigments. *Marine Biology*, **7**: 179-185.
- Gieskes, W. W. & W.G. Kraay (1986). Analysis of phytoplankton pigments by HPLC before, during and after mass occurrence of the microflagellate *Corymbus aureus* during the spring bloom in the open North Sea in 1983. *Marine Biology*, **92**: 45-52.
- Gieskes, W.W.C., G.W. Kraay, A. Nontji, D. Setiapermana & Sutomo (1988). Monsoonal alteration of a mixed and a layered structure in the phytoplankton of the euphotic zone of the Banda Sea (Indonesia): a mathematical analysis of algal pigments fingerprints. *Netherlands Journal of Sea Research*, **22**: 123-137.
- Goffart, A. & J.H. Hecq (1989). Zooplankton Biochemistry and Ecodynamic. *Belgian Scientific Research Programme on Antarctica. Vol 1: Plancton Ecology*. S.Caschetto, Ed. Vol 1.: 1-60.
- Guillard, R.R.L., L.S. Murphy, P. Foss & S. Liaaen-Jensen (1985). *Synechococcus* spp. as likely zeaxanthin-dominant ultraphytoplankton in the North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.* **30**: 412-414.
- Hansen, H.P. & K. Grassof (1983). Automated chemical analysis. In "Methods of seawaters analysis" 2nd Ed., Verlag Chemie, Weinheim, K. Grasshoff, M. Ehrhardt & K. Kremling Eds., 347-379.
- Haury, L.R., J.A. McGowan & P.H. Wiebe (1978). Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. In: *Spatial pattern in plankton communities*, J.H. Steele, editor, Plenum Press, New York, pp.277-327.
- Haury, L.R. & P.H. Wiebe (1982). Fine scale multi species aggregation of oceanic zooplankton. *Deep-Sea Research*, **29**: 915-921.
- Hecq, J.H., M. Mingelbier, A. Goffart, J.M. Brylinsky & S. Djenidi (1992,a). Caractéristiques écohydrodynamiques de la Baie Sud de la Mer du Nord en régime d'été. *Bull. Soc. Royal Sc. Liège*, **61** (1-2): 77-97.
- Hecq, J.H., G. Magazzu', A. Goffart, G. Catalano, S. Vanucci & L. Guglielmo (1992,b). Distribution of planktonic components related to structures of water masses in the Ross Sea area during the Vth ITALIANTARTIDE expedition *Atti del 9° Congresso A.I.O.L. S. Margherita Ligure* pp.665-678.
- Hecq, J.H. (1994). *Vertical structure of marine plankton ecosystems*. Agregation thesis, University of Liège. in preparation.
- Herman, A.W., D.D. Samaeoto & A.R. Longhurst (1981). Vertical and horizontal distribution patterns of copepods near the shelf break South of Nova Scotia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **38**: 1065-1076.
- Jamart, B.M., D.F. Winter, K. Banse, G.C. Anderson & R.K. Lam (1977). A theoretical study of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the northwestern U.S. coast. *Deep-Sea Research*, **24**: 753-773.
- Jamart, B.M., D.F. Winter & K. Banse (1979). Sensitivity analysis of a mathematical model of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the northwestern U.S. coast. *J. Plankton Res.* **1**: 267-290.
- Jeffrey, S.W. (1974). Profiles of photosynthetic pigments in the ocean using thin-layer chromatography. *Mar. Biol.*, **26**: 101-110.
- Jeffrey, S.W. (1980). Algal pigment system. In "Primary productivity in the sea", Plenum Press, New York, P. Falkowski ed., 35-58.
- Klein, B. & A. Sournia (1987). A daily study of the diatom spring bloom at Roscoff (France) in 1985. II. Phytoplankton pigment composition studied by HPLC analysis. *Marine Ecology Progress Series*, **37**: 265-275.
- Mantoura, R.F.C. & C.A. Llewellyn (1983). The rapid determination of algal chlorophyll and carotenoid pigments and their breakdown products in natural waters by reverse-phase high-performance liquid chromatography. *Analytica Chimica Acta*, **151**: 297-314.
- Mc Climans, T.A., & L. Lonseth (1985). Oscillations of frontal currents. *Continental Shelf Research*, **4** (6): 699-707.
- Mork, M. (1981). Circulation phenomena and frontal dynamics of the Norwegian coastal current. *Phil. Trans. Soc. Lond. A* **302**: 635-647.
- Nihoul, J.C.J. & S. Djenidi (1991). Hierarchy and scales in marine ecohydrodynamics. *Earth Sci. Rev.*, **31**: 255-277.
- Ondrusek, M.E., R. R. Bidigare, S. T. Sweet, D. A. Defraites & J. M. Brooks (1991). Distribution of phytoplankton pigments in the North Pacific Ocean in relation to physical and optical variability. *Deep Sea Research.*, **38** (2): 243-266.
- 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.

- Saggiomo, V., A. Goffart, G.C. Carrada & J.H. Hecq (1994). Spatial patterns of phytoplanktonic pigments and primary production related with environmental parameters of a periantarctic ecosystem: The Strait of Magellan. Accepted for publication in *Journal of Marine System*.
- Sakshaug, E., S. Mykkestad, N.K. Andresen, E. Hegseth & L. Jorgensen (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.
- Shuman, F.R. & C.J. Lorenzen (1975). Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. *Limnol. Océanogr.*, **31**, 2: 449-452.
- Steele, J.H. & C.S. Yentsch (1960). The vertical distribution of chlorophyll. *Journ. Mar. Biol. Ass.* **39**: 217-226.
- Steele, J.H. (1964). A study of production in the Gulf of Mexico. *Mar. Res.* **22**: 211-222.
- Steele, J.H. (1978). Some comments on plankton patches. In: *Spatial pattern in plankton communities*, J.H. Steele, editor. Plenum Press, New York, pp.1-20.
- Steele, J.H. & E. W. Henderson (1979). Spatial patterns in the North Sea plankton. *Deep-Sea Reserch.*, **26 A**: 955-963.
- Strickland, J.D.H. (1968). A comparison of profiles of nutrient and chlorophyll concentrations taken from discrete depths and by continuous recording. *Limnol. Oceanogr.* **13**: 388-391.
- Taylor, F.J.R. (1980). Basic biological features of phytoplankton cells. In "*The Physiological Ecology of Phytoplankton*", Blackwell Scientific Publications, I. Morris Ed., 3-55.
- Veeschkens, C. (1992). *Le Courant Côtier Norvégien: Etude des paramètres physico-chimiques et caractérisation pigmentaire de ses communautés phytoplanctoniques* (ECOFRONT 1988). Master in Oceanology thesis. University of Liège Belgium. 53. pp.
- Vernet, M. & C.J. Lorenzen (1987). The presence of chlorophyll b and the estimation of phaeopigments in marine phytoplankton. *J. Plankton Res.*, **9**: 255-265.
- Welschmeyer, N.A. & C.J. Lorenzen (1985). Chlorophyll budgets: zooplankton grazing and phytoplankton growth in a temperate fjord and the Central Pacific Gyres. *Limnol. Oceanogr.*, **30**: 1-21.
- Williams, R. & H. Claustre (1981). Photosynthetic pigments as biomarkers of phytoplankton populations and processes involved in the transformation of particulate organic matter at the Biotrans site (47°N, 20°W). *Deep Sea Res.*, **38**: 347-355.

fig. 8.15.

Transect 1

30/05/94

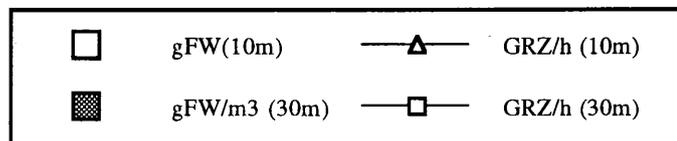
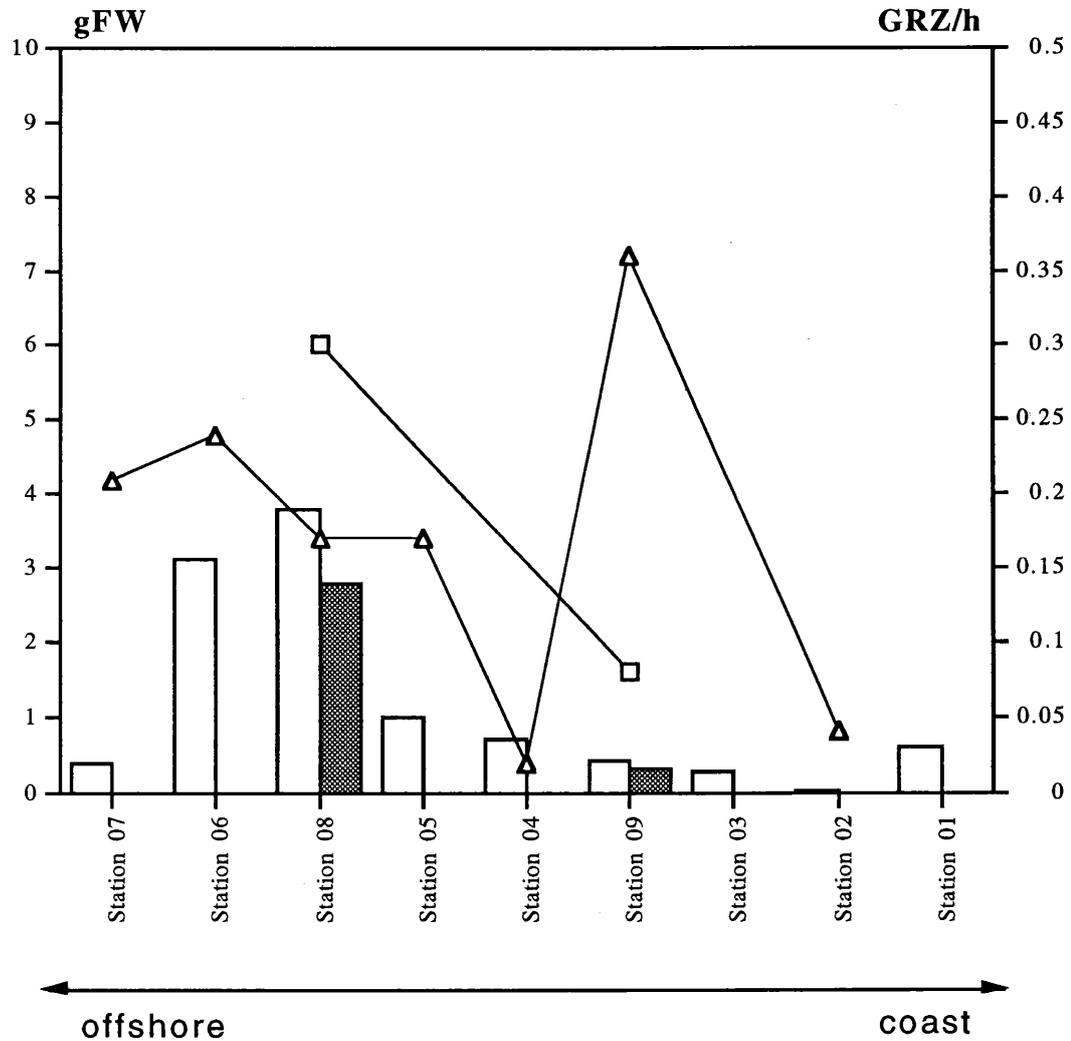
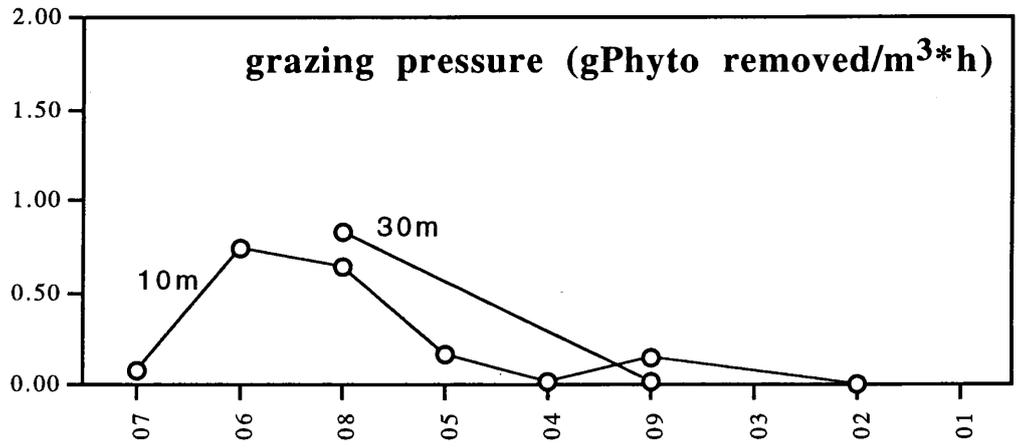
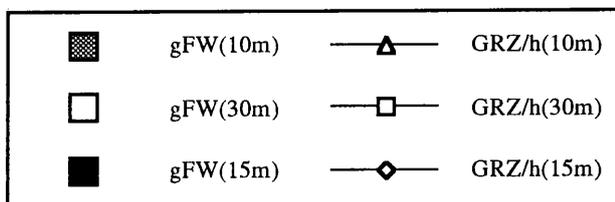
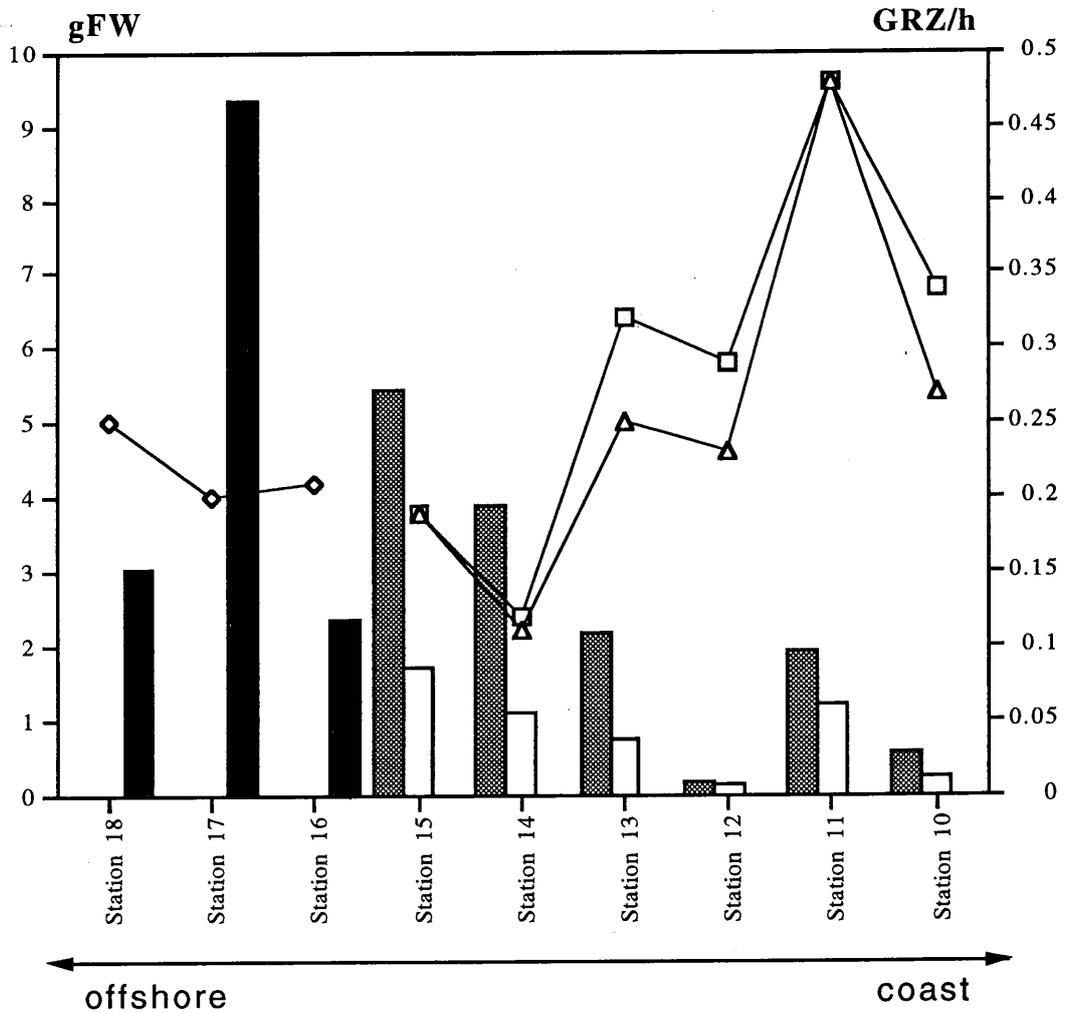
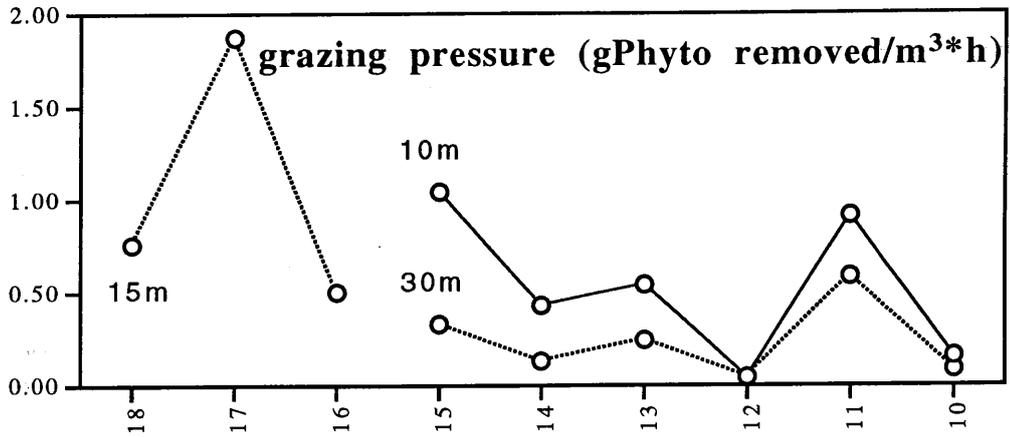


fig. 8.16.

Transect 2

06/06/94-07/06/94



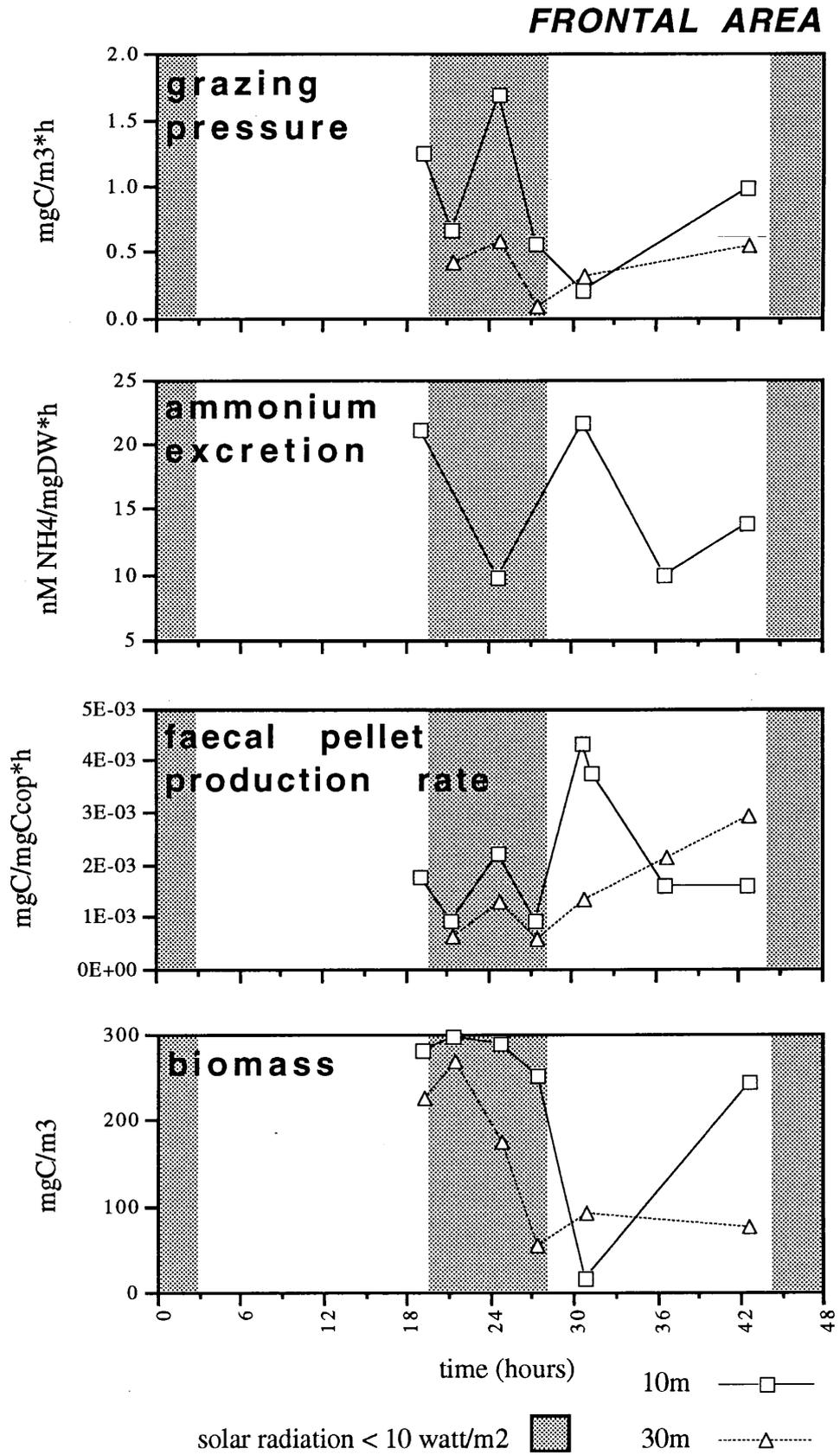


fig.8.17. Evolution des paramètres zooplanctoniques sur une période de 24h en zone frontale (Station 08)

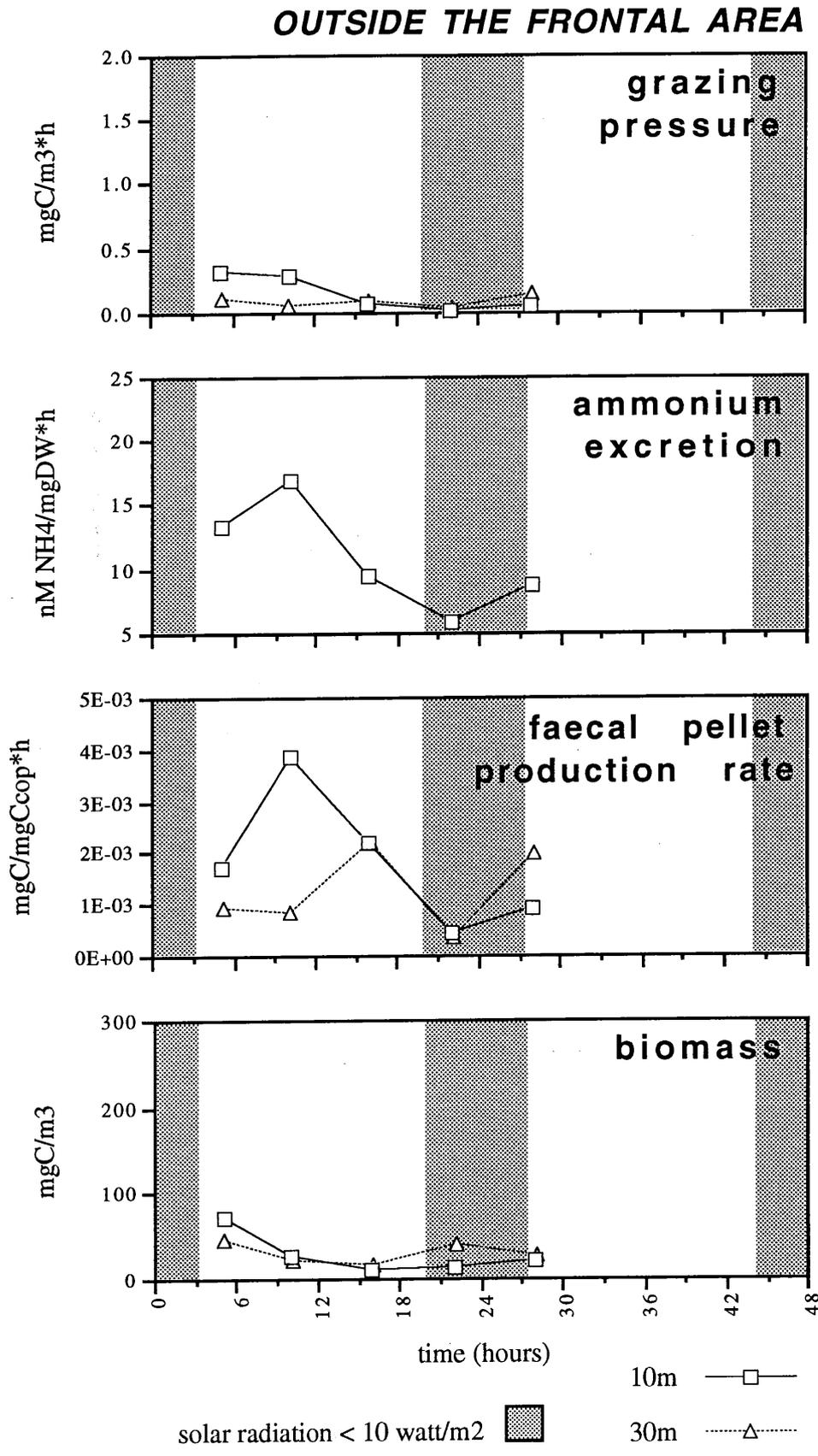


fig.8.18. Evolution des paramètres zooplanctoniques sur une période de 24h hors de la zone frontale (St 09)

9. CONCLUSIONS GENERALES - PERSPECTIVES

9. CONCLUSION GENERALE - PERSPECTIVES

Le zooplancton joue le rôle d'un véritable aiguillage dans la redistribution de la matière organique d'origine phytoplanctonique. Par le biais de comportements trophodynamiques spécifiques, il est capable de maintenir la matière organique dans les couches de surface ou de l'exporter vers différentes profondeurs, à des vitesses différentes. L'étude de la **production** et de la **sédimentation de pelotes fécales de copépodes** constitue une étape fondamentale dans la détermination des flux sortants et des processus d'exportation dans l'écosystème mer du Nord.

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'égestion et, donc, l'identification des différents types de 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 spatiotemporelle des composantes et des processus zooplanctoniques, il est nécessaire d'affiner les mesures. Un relevé systématique de données plus rapproché 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.

méthode de mesure des taux de production

@ La mesure d'activité de *grazing* par cinétiques d'excrétion de pelotes fécales est une technique assez lourde et n'est reproductible que si les comptages sont effectués par une seule personne. L'analyse pigmentaire par HPLC permet d'identifier, à de très faibles concentrations, les différents pigments photosynthétiques et les produits résultant de leur dégradation par les enzymes digestives du zooplancton. Cette méthode constitue donc un excellent moyen pour préciser et quantifier les flux au travers du zooplancton et, par conséquent, pour connaître le devenir de la matière organique au sein de l'écosystème. Mais l'utilisation des pigments comme biotraceurs présente toutefois certaines inadéquations liées à la nature même des échantillons zooplanctoniques, elle nécessite encore quelques améliorations.

L'extraction des pigments phytoplanctoniques présents dans le contenu stomacal des zooplanctontes _ en particulier, les copépodes _ par la méthode mise au point pour le phytoplancton (cf. *Data Quality Assurance report 1993*) entraîne toute une série de lipides qui viennent colmater la colonne de séparation et rendent difficile, par la même occasion, l'analyse des spectrogrammes.

Solution envisagée: extraction des pigments dans solvant + phase aqueuse, centrifugation, purification de l'extrait à l'aide d'un *Sep-Pak C18-Bondapak*.

méthode de mesure des vitesses de sédimentation

- @ 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 fécale 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.

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

- @ Analyse détaillée des assemblages phytoplactoniques *in situ* et du contenu biochimique des pelotes fécales.
De quelle manière la quantité et la qualité de la nourriture induites par l'eutrophisation contrôlent la séquence des flux métaboliques sortants du zooplancton. Quels sont les budgets de matière organique, en termes de flux de carbone et d'azote, qui contrôlent ces processus.
- @ Etude de la dynamique de population des différentes espèces de copépodes étudiées afin de tenir compte des différents stades de développement.
- @ Quels sont les facteurs qui contrôlent les structures horizontale et verticale de la distribution et du métabolisme du zooplancton. Relation avec les gradients physiques, la turbulence.
- @ Approche des différents processus de dégradation des pelotes fécales et étude de la distribution verticale des copépodes (coprophagie, migrations, dégradation bactérienne,...).
Quelle est l'influence de la structure verticale de la distribution et du métabolisme du zooplancton sur les excréta et les métabolites dans la colonne d'eau (phaeophorbides, ammoniac, pelotes fécales, oeufs, etc...).
- @ quels sont les principaux éléments qui peuvent être responsables du transport du zooplancton à méso et macroéchelle et de la redistribution de la matière organique par celui-ci.

**10. ACTIVITES SCIENTIFIQUES D'ACCOMPAGNEMENT
ET PUBLICATIONS**

10. ACTIVITES SCIENTIFIQUES D'ACCOMPAGNEMENT ET PUBLICATIONS

10.1. Réunions scientifiques

- Participation au *Scientific Symposium on the 1993 North Sea Quality Status Report*. Ebeltoft, Denmark, 18-21 avril 1994.
- Participation au *26th International Liège Colloquium on Ocean Hydrodynamics, The coastal Ocean in a Global Change Perspective*, Liège, Belgique, 2-6 mai 1994.
- Participation au *First IOC-CEC-SCOR Workshop on Coastal Ocean, Advanced Science and Technology Study (Coasts)*, Liège, Belgique, 5-9 mai 1994.
- Participation au Symposium à l'occasion des 10 ans du *N/O Belgica* : Dialogue entre les scientifiques et les utilisateurs de la mer. Ostende - Belgique, 17-19 octobre 1994.
- Lauréat du Concours des Bourses de Voyage (Communauté Française de Belgique) pour l'année 1993.
- Participation au *"27th International Liège Colloquium on Ocean Hydrodynamics"* du 8 au 12 mai 1995.
- Participation au Workshop Progress in Belgian Oceanographic Research. Académie Royale, Bruxelles, 08-09 janvier 1996.
- Participation au *28th International Liège Colloquium on Ocean Hydrodynamics, Modelling hydrodynamically dominated marine ecosystems*, Liège, Belgique, 6-10 mai 1996.

10.2. Société savante

- membre de l'IRMA (Institut de Recherches Marines et d'Interactions Air-Mer).

10.3. Campagnes en mer

- Campagne *Belgica 26/93* (02-05/11/93) Estuaire de l'Escaut.
- Campagne *Belgica 8bis/94* (21-22/11/94) Zone côtière belge (encadrement d'étudiants en océanologie, travaux pratiques: initiation à l'acquisition de données en mer).
- Campagne *Belgica 15/94* (27/05-09/06/94) Mer de Norvège.
- Campagne *Belgica 31/94* (21-25/11/94) Baie Sud de la mer du Nord.
- Campagne *Belgica 04/95* (13-17/02/95) Baie Sud de la mer du Nord et manche orientale.
- Campagne *Belgica 10/95* (02-12/05/95) Plateau continental belge, hollandais et allemand.
- Campagne *Belgica 17/95* (27/06-07/07/95) Baie Sud de la mer du Nord et manche orientale.
- Campagne *Belgica 04/96* (19/02-29/02/96) Zone belge, étude des bancs de sables flamands.
- Campagne *Belgica 07/96* (18/03-29/03/96) Baie Sud de la mer du Nord, estuaires de l'Escaut et de la Tamise.
- Campagne *Belgica 08/96* (15/04-26/04/96) Dogger bank, mer du Nord.
- Campagne *Belgica 15/96* (17/06-30/06/96) marge continental de la mer Celtique.

10.4. Publications

- Belkhiria, S., C. Veeschkens, A. Goffart & J.H. Hecq (1996). Planktonic community structure in relation with physical discontinuities in a stratified region of the North Sea. *Proceedings of the Scientific Symposium on the 1993 North Sea Quality Status Report*. April 18-21 1994 Ebeltoft, Denmark, pp. 293-294.
- 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. *Workshop Progress in Belgian Oceanographic Research*. Brussels, January 8-9, 1996, pp. 19-22.
- Belkhiria, S., A. Goffart, C. Veeschkens & J.H. Hecq (1996). Zooplankton grazing pressure in the North Sea ecosystem - Parameterization assay in a frontal zone. *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.
- Veeschkens, C., S. Belkhiria, A. Goffart and J-H. Hecq (1994). Distribution of plankton parameters in the northeastern North Sea in relation to vertical physical structures. *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, Vol. 63, 1-2, pp.65-88.

11. MODELISATION ECOLOGIQUE EN REGION SEPTENTRIONALE DE LA MER DU NORD

11. MODELISATION ECOLOGIQUE EN REGION SEPTENTRIONALE DE LA MER DU NORD (Ce point est détaillé dans l'annexe 4).

Les résultats des campagne de mesures sur l'écosystème planctonique réalisées en mer du Nord, ont été utilisés comme un moyen de référence pour comparer les simulations de trois modèles écohydrodynamiques. Une analyse critique des résultats de la partie profonde de la mer du Nord est réalisée dans le seul but de déterminer les jeux de données qui pourront être utilisés. Les modèles EcoMod (Ecohydrodynamique, Université de Liège) dont les complexités sont très variables sont des outils mathématiques qui nous servent à vérifier certaines hypothèses couramment utilisées dans la modélisation des cycles biogéochimiques marins. De nouvelles paramétrisations sont présentées, des moyens informatiques de très haute technologie sont utilisés et les résultats suggèrent l'extrême importance du manque de parallélisme entre les cycles du carbone et de l'azote. La qualité nutritive des particules ingérées par le zooplancton et la composition chimique des substrats bactériens assimilés sont étudiées au niveau du modèle complexe EcoMod 3.

Pour éviter une analyse purement théorique, nous avons choisi de traiter un cas réel et nous tenterons dans une première étape d'approcher les résultats de la campagne de mesures du Fladen Ground 1976 (FLEX'76).

Nous commencerons cette étude par une présentation de l'écosystème de la Mer du Nord et ceci nous permettra de replacer la campagne du FLEX'76 dans un contexte plus général. Ensuite, nous nous intéresserons de façon plus détaillée à cette campagne avec, je dois le dire, un regard assez critique. Dans notre troisième chapitre, trois modèles de complexités très différentes seront successivement décrits. Après cela, nous analyserons les résultats préliminaires que nous avons obtenus et nous discuterons des questions qui font l'objet de cette étude.

12. BIBLIOGRAPHIE

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. in Royal Academy of Belgium (editor) Progress in Belgian Oceanographic Research. Proceedings of the annual Workshop on Belgian Oceanographic Research. Brussels, January 8-9, 1996, pp. 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). Ver'ff. 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 phopshorites, 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 mathÈmatiques de courants rÈsiduels sur le plateau continental Nord EuropÈen. La baie de Seine (Greco-Manche), UniversitÈ 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. Paffenhofer (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. *Helgolönder 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. *Helgolönder 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. Ronday (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 coprophagy, 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. Sætre & 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. Qnl, (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 *Meganctiphanes norvegica* effect benthic-pelagic coupling. *Deep-Sea Research*, **36**, 1491-1501.

