

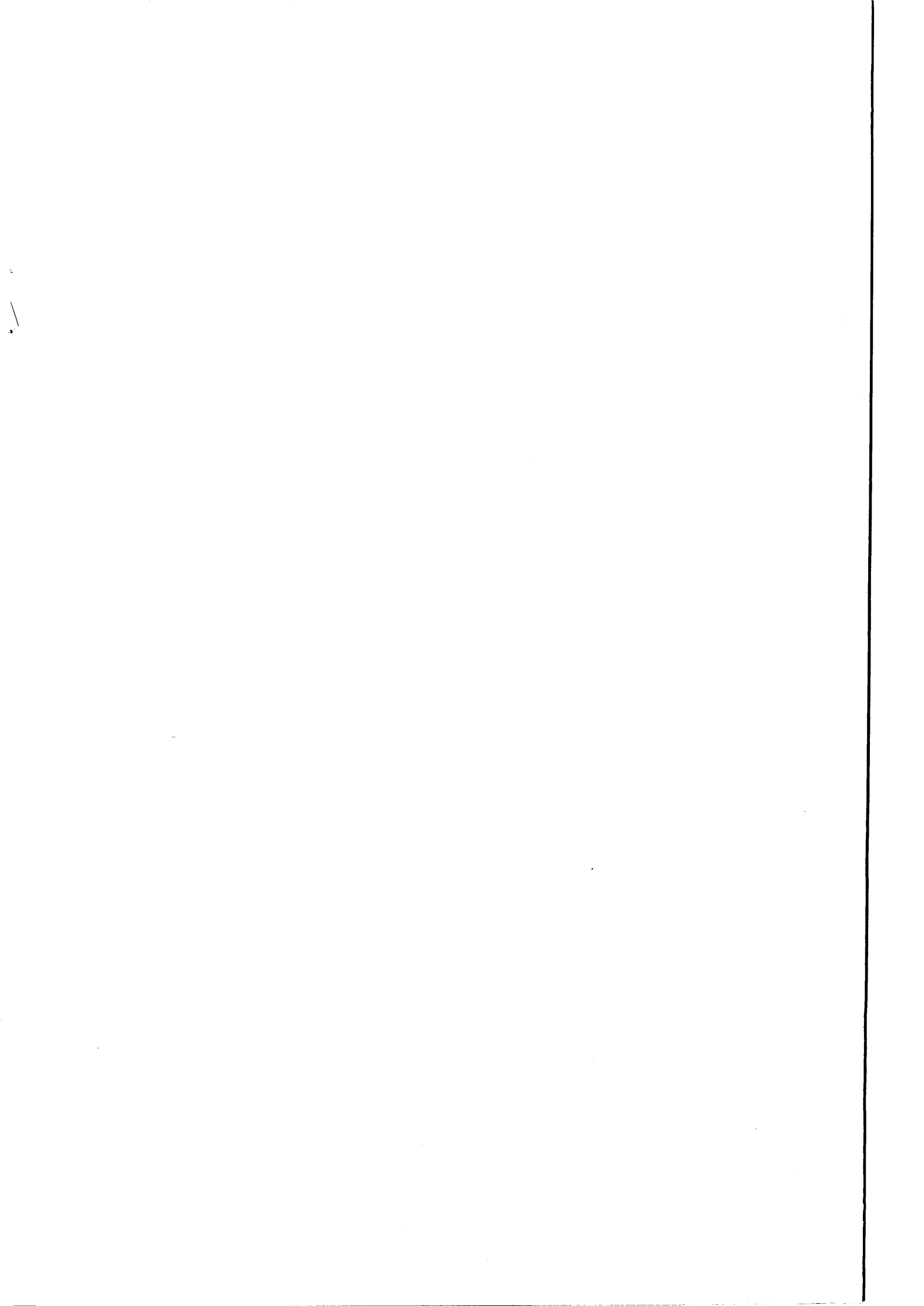
Programme d'Impulsion en Sciences Marines
Services du Premier Ministre
Programmation de la Politique Scientifique
1992-1996
contrat n° MS/12/090

***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.

Annexe 5

Université de Liège, Unité d'Ecohydrodynamique





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

Annexe 5

***Modélisation Ecologique en Région Septentrionale
de la Mer du Nord: Application à la Campagne de
Mesures du Flandren Ground 1976 (FLEX'76).***

F. Touratier et J.H. Hecq.

Université de Liège, Unité d'Ecohydrodynamique

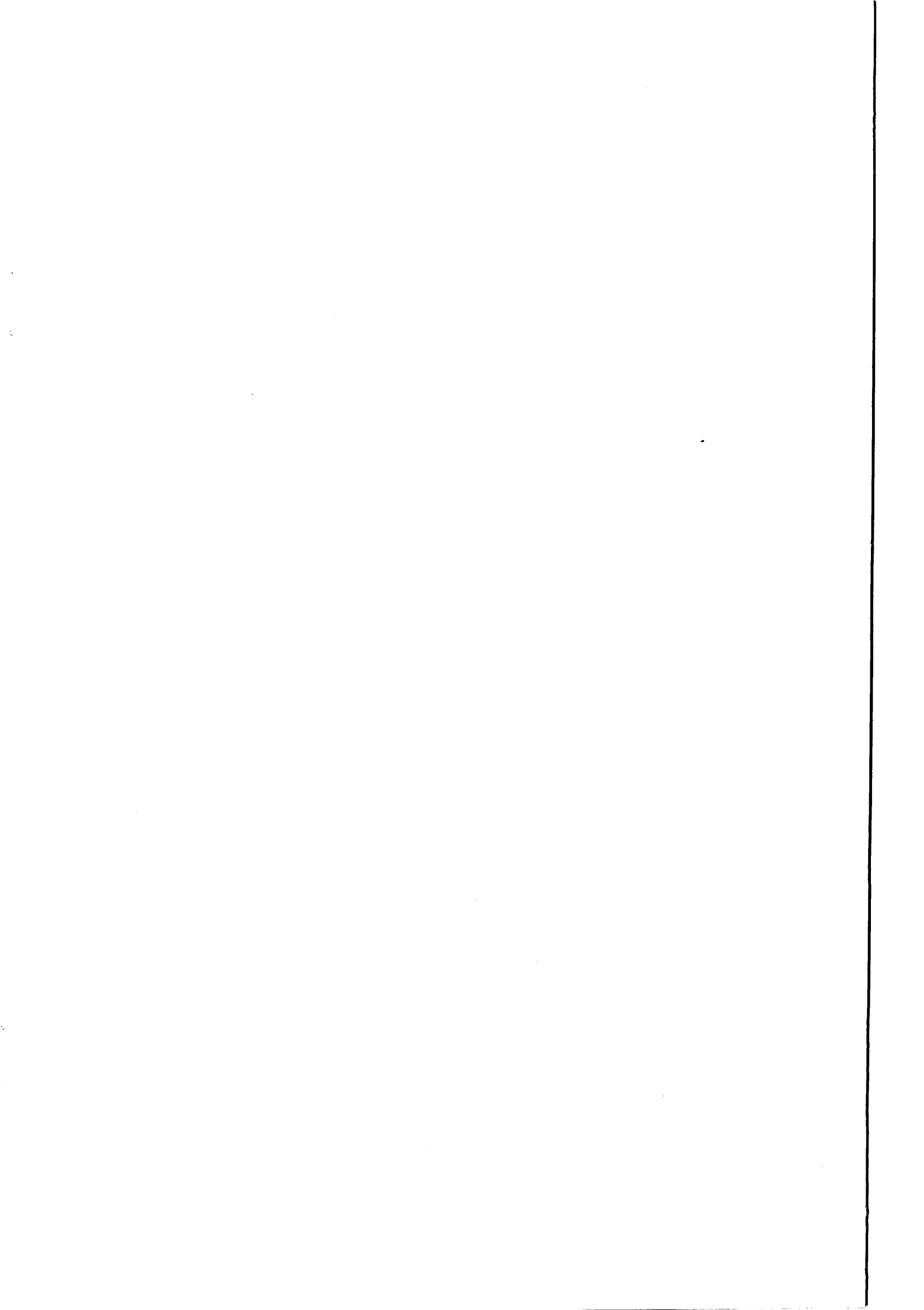


Table des matières.

Introduction

Chapitre I

1	Observations et modèles écologiques de la Mer du Nord.....	1
1.1	Océanographie et écologie marine descriptive de la Mer du Nord.....	1
1.1.1	Caractéristiques physico-chimiques.....	1
1.1.1.1	Géographie physique et subdivisions.....	1
1.1.1.2	Origines et constitution des fonds marins.....	2
1.1.1.3	La circulation transitoire.....	4
1.1.1.4	La circulation résiduelle.....	7
1.1.1.5	Structures verticales des masses d'eau.....	9
1.1.1.6	Répartition des nutriments.....	12
1.1.2	Description des principaux compartiments biologiques.....	14
1.1.2.1	Le phytoplancton.....	14
1.1.2.2	Le zooplancton.....	18
1.1.2.3	Les poissons.....	21
1.1.2.4	Bactéries - Matière Organique Dissoute (DOM) - Matière Organique Particulaire (POM).....	21
1.1.3	Utilisation des ressources et conséquences.....	23
1.2	Modèles écologiques de la Mer du Nord.....	25
1.2.1	Les modèles de 'Budget de masse'.....	25
1.2.2	Les modèles mathématiques.....	28
1.2.2.1	Les modèles sans dimension spatiale 0D(t).....	28
1.2.2.2	Les modèles unidimensionnels 1D(z,t) sans résolution verticale (modèles 'couches').....	29
1.2.2.3	Les modèles unidimensionnels 1D(z,t) résolus verticalement.....	29
1.2.2.4	Les modèles bidimensionnels 2D(x,z,t) résolus verticalement.....	31
1.2.2.5	Les modèles bidimensionnels 2D(x,y,t) sans résolution horizontale (modèles 'boîtes').....	31
1.2.2.6	Les modèles bidimensionnels 2D(x,y,t) résolus horizontalement.....	34
1.2.2.7	Les modèles tridimensionnels 3D(x,y,z,t) résolus horizontalement et verticalement.....	34

Chapitre II

2.1	Observations et mesures pendant le FLEX'76 experiment.....	37
2.1.1	Les origines et les buts du FLEX'76 experiment.....	37
2.1.2	Structure physique de la colonne d'eau à la Station Centrale.....	39
2.1.2.1	Structure thermique et turbulence.....	39
2.1.2.2	Mesure des paramètres optiques.....	41
2.1.2.3	Validité de l'hypothèse de 'l'homogénéité horizontale'.....	42
2.1.3	Distribution des nutriments et limitation de la croissance phytoplanctonique.....	44
2.1.3.1	Distribution des éléments nutritifs.....	44
2.1.3.2	Limitation de la croissance phytoplanctonique.....	45
2.1.4	Les matières organiques particulaires.....	48

2.1.4.1	Définition et composition.....	48
2.1.4.2	Distribution des matières organiques particulières.....	48
2.1.4.3	Relation POM - phytoplancton pendant un bloom.....	50
2.1.5	Evolution et composition du phytoplancton.....	51
2.1.5.1	Méthodes de mesures et concentrations des chlorophylles a totale et active.....	51
2.1.5.2	Méthodes de mesures et concentrations du phytoplancton en terme de carbone, rapport C/Chl a.....	54
2.1.5.3	Succession des principaux groupes phytoplanctoniques.....	59
2.1.5.4	Les estimations de la production primaire.....	64
2.1.6	Distribution, consommation et production du zooplancton.....	70
2.1.6.1	Abondance des principales espèces du zooplancton.....	71
2.1.6.2	Ingestion et production des copépodes.....	84
2.1.7	Les matières organiques dissoutes.....	94
2.1.7.1	Définition et composition.....	94
2.1.7.2	Méthodes de mesures.....	94
2.1.7.3	Sources et transformations de la DOM.....	94
2.1.7.4	Distribution et évolution du DOC.....	95
2.1.7.5	Comparaison des mesures du DOC et de la production primaire.....	97
2.1.8	Les bactéries pélagiques.....	97
2.1.9	Flux des matières vers le sédiment.....	99
2.1.9.1	Efficacité des trappes.....	99
2.1.9.2	Composition du matériel récolté.....	100
2.1.9.3	Estimation des flux de sédimentation.....	101
2.1.10	Le milieu benthique.....	102
2.1.10.1	Abondance annuelle et distribution verticale de la méiofaune.....	102
2.1.10.2	Stratégies énergétiques de la méiofaune.....	103
2.1.10.3	Demande de carbone et production.....	104
2.2	Les modèles biologiques du FLEX'76 experiment.....	105
2.2.1	Les modèles de Radach (1980, 1982, 1983) et Radach & al. (1984).....	105
2.2.1.1	Buts et stratégie.....	105
2.2.1.2	Structure et problèmes de validation.....	106
2.2.1.3	Aperçu des résultats.....	109
2.2.1.3.1	Les résultats du modèle physique de Friedrich (1983).....	109
2.2.1.3.2	Quelques résultats des modèles biologiques.....	111
2.2.2	Le modèle de Lancelot & Mathot (1989).....	113
2.2.2.1	Buts.....	114
2.2.2.2	Aperçu des résultats.....	114
2.2.3	Le modèle de Mommaerts (1980, 1981, 1982).....	115
2.2.4	Le modèle de Bossicart (1980 b).....	116
2.3	Variabilité écohydrodynamique et fenêtre spectrale.....	116

Chapitre III

3.	Modélisation.....	119
3.1	Modèle physique.....	122
3.2	Modèles biologiques.....	123
3.2.1	EcoMod 1.....	123
3.2.1.1	Structure et variables d'état.....	123
3.2.1.2	Formulation mathématique des processus.....	125

3.2.1.2.1	Lumière dans la colonne d'eau.....	126
3.2.1.2.2	Croissance du phytoplancton.....	126
3.2.1.2.3	Croissance et mortalité du zooplancton.....	129
3.2.1.2.4	Excrétion du zooplancton.....	130
3.2.2	EcoMod 2.....	132
3.2.2.1	Structure et variables d'état.....	132
3.2.2.2.1	Lumière dans la colonne d'eau.....	141
3.2.2.2.2	Croissance du phytoplancton.....	144
3.2.2.2.3	Croissance et mortalité du zooplancton.....	148
3.2.2.2.4	Croissance des bactéries.....	150
3.2.2.2.5	Excrétion des bactéries et du zooplancton.....	151
3.2.3	EcoMod 3.....	154
3.2.3.1	Sous-modèle des nutriments et du phytoplancton.....	155
3.2.3.1.1	Structure et variables d'état.....	155
3.2.3.1.2	Limitations couramment utilisées.....	160
3.2.3.1.2.1	Limitation de type T(x).....	160
3.2.3.1.2.2	Limitation par la température.....	162
3.2.3.1.2.3	Lumière dans la colonne d'eau et limitation par la lumière.....	162
3.2.3.1.3	Phytoplancton de type 1.....	163
3.2.3.1.3.1	Taux d'assimilation net du carbone.....	163
3.2.3.1.3.2	Taux d'absorption de N1.....	171
3.2.3.1.3.3	Taux d'absorption de N2.....	175
3.2.3.1.3.4	Taux de réduction de $N1Q_{Px}$ en $N2Q_{Px}$	177
3.2.3.1.3.5	Taux d'assimilation de $N2Q_{Px}$	179
3.2.3.1.4	Phytoplancton de type 2.....	181
3.2.3.1.4.1	Taux d'absorption de SI.....	182
3.2.3.1.4.2	Taux d'assimilation de $N2Q_{Px}$	184
3.2.3.1.4.3	Taux d'assimilation de SIQ_{Px}	185
3.2.3.1.5	Taux d'exsudation.....	187
3.2.3.1.6	Taux de mortalité.....	190
3.2.3.1.7	Vitesses de sédimentation.....	192
3.2.3.2	Sous-modèle du zooplancton.....	198
3.2.3.2.1	Structure et variables d'état.....	199
3.2.3.2.2	Types de zooplancton et classification selon les processus.....	202
3.2.3.2.3	Taux d'ingestion ou de prédation.....	205
3.2.3.2.4	Modèle des efficacités de capture.....	208
3.2.3.2.5	Ingestion-égestion-respiration-excrétion.....	217
3.2.3.2.5.1	Taux de respiration basal.....	217
3.2.3.2.5.2	Cas n°1: $r_j = 0$	219
3.2.3.2.5.3	Cas n°2: $0 < r_j < r0_j$	220
3.2.3.2.5.4	Cas n°3: $r_j = r0_j$	222
3.2.3.2.5.5	Cas n°4: $r_j > r0_j$	223
3.2.3.2.5.6	Significations écologiques des pentes $a1_j$ et $a2_j$	228
3.2.3.2.6	Productions brutes et nettes.....	231
3.2.3.2.7	Mortalité du zooplancton.....	233
3.2.3.2.8	Taux de ponte des adultes de copépode.....	234
3.2.3.2.9	Taux d'éclosion des oeufs des copépodes.....	235

3.2.3.2.10	Taux de développement des copépodes.....	235
3.2.3.2.11	Vitesses de migration verticale des copépodites de <i>Calanus finmarchicus</i>	238
3.2.3.3	Sous-modèle POM-DOM-bactéries.....	245
3.2.3.3.1	Structure et variables d'état.....	246
3.2.3.3.2	Apports par exsudation du phytoplancton.....	249
3.2.3.3.3	Apports par égestion du zooplancton et mortalité de tous les organismes.....	250
3.2.3.3.4	Décomposition des POMx en DOM2.....	252
3.2.3.3.5	Hydrolyse de DOM2 en DOM1.....	252
3.2.3.3.6	Bactéries libres.....	253
3.2.3.3.6.1	Taux d'assimilation de DOM1 et taux de respiration pour la maintenance.....	254
3.2.3.3.6.2	Cas n°1: $\mu_{BA} = 0$	255
3.2.3.3.6.3	Cas n°2: $0 < \mu_{BA} < \mu_{0BA}$	256
3.2.3.3.6.4	Cas n°3: $\mu_{BA} = \mu_{0BA}$	257
3.2.3.3.6.5	Cas n°4: $\mu_{BA} > \mu_{0BA}$	258
3.2.3.3.6.6	Productions brutes et nettes.....	261
3.2.3.3.6.7	Mortalité des bactéries.....	261
3.2.3.4	Relations entre les sous-modèles.....	263
3.2.4	Résolution spatiale et discrétisation.....	264
3.2.5	Stabilité numérique et conservation des masses.....	264
3.2.6	Conditions initiales.....	266
3.2.7	Conditions aux limites.....	270
3.2.8	Temps de calcul et parallélisation.....	270
3.2.9	Analyse de sensibilité.....	273

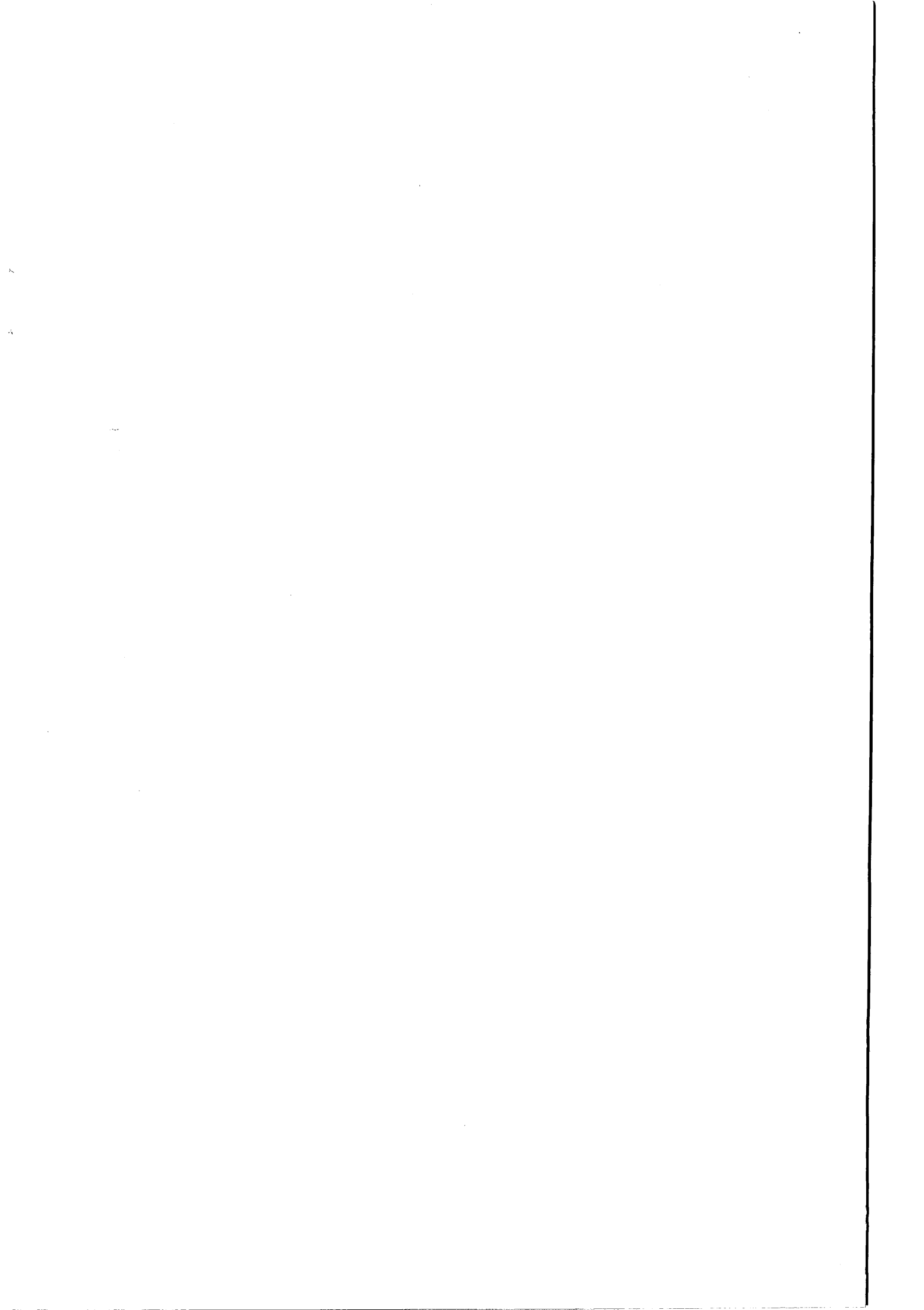
Chapitre IV

4	Résultats et discussion.....	275
4.1	Résultats du modèle physique.....	275
4.2	Quelques résultats préliminaires des modèles EcoMod.....	276
4.2.1	Résultats de EcoMod 1.....	276
4.2.2	Résultats de EcoMod 2.....	279
4.2.3	Résultats de EcoMod 3.....	282
4.3	Comparaisons des résultats obtenus avec ceux des autres modèles du FLEX'76..	291
4.4	Quelques aspects sur le manque de parallélisme des cycles du carbone et de l'azote.....	293
4.4.1	Influences du rapport C/N du phytoplancton.....	293
4.4.2	Influences de l'exsudation du phytoplancton.....	294
4.4.3	Influences sur les bactéries.....	296
4.4.4	Influences sur le zooplancton.....	299

Conclusions.

Annexe.

Bibliographie.



Introduction.

De nombreux efforts ont été fournis dans le seul but de mieux comprendre les cycles biogéochimiques des éléments essentiels tels que le carbone, l'azote, le phosphore, la silice et d'autres encore. Au niveau des systèmes marins, la plupart des unités de mesures des concentrations, des biomasses et des flux sont basées sur ces éléments et il paraît donc essentiel de déterminer les chemins et les transformations des matières. Ces matières peuvent être inorganiques ou organiques, dissoutes ou particulaires, vivantes ou mortes, elles sont donc de natures et de constitutions très variées. La modélisation des écosystèmes marins est une méthode relativement récente qui permet l'étude et la compréhension de ces cycles. Le modèle mathématique est un outil scientifique grâce auquel une synthèse des connaissances acquises devient réalisable quand les systèmes deviennent complexes. Son autre avantage réside dans sa capacité à tester nos hypothèses qui peuvent être une source de progrès scientifique.

Les modèles mathématiques qui décrivent les écosystèmes marins sont nombreux mais la plupart d'entre eux ne modélisent qu'un seul cycle, bien souvent celui de l'azote ou celui du phosphore. Bien sûr, le choix d'un élément n'est pas arbitraire, il correspond le plus souvent à l'élément qui limite la production primaire.

Nous avons donc cherché à savoir si le choix de tel ou tel autre élément était justifié. Un élément bien spécifique peut être à l'origine d'une limitation de la croissance des cellules végétales planctoniques mais cette limitation et le choix de cet élément sont-ils valables si l'on s'intéresse aux autres composants du système? Nous savons que le carbone ne limite habituellement pas la production primaire mais, par exemple, les bactéries et le zooplancton peuvent-ils être limités par cet élément? Les cycles biogéochimiques sont-ils parallèles ou couplés?

Pendant cette étude, nous essayerons de donner quelques éléments de réponse à ces questions fondamentales qui peuvent remettre en cause la viabilité des structures que nous donnons à nos modèles.

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.

Chapitre I

1 Observations et modèles écologiques de la Mer du Nord.

Dans ce chapitre, nous présenterons très brièvement les principales caractéristiques qui font de la Mer du Nord un écosystème unique. Cette courte description nous permettra de replacer le sujet de notre étude dans son contexte et nous essayerons de préciser les signes distinctifs de la région septentrionale.

1.1 Océanographie et écologie marine descriptive de la Mer du Nord.

Le but n'est pas de présenter des études trop spécifiques qui concernent des aspects très particuliers d'un endroit très précis et à une échelle temporelle très petite mais bien au contraire de cerner les caractéristiques générales qui peuvent être retrouvées d'année en année. La littérature sur la Mer du Nord est impressionnante et nous avons sélectionné celle qui nous permettait d'établir la succession des principaux événements physiques, chimiques et biologiques. Bien sûr les phénomènes à plus petite échelle ne seront pas écartés de cette analyse si leurs rôles sont essentiels dans la succession des événements (par exemple la circulation transitoire dans certaines aires de la Mer du Nord).

1.1.1 Caractéristiques physico-chimiques.

Cette analyse commencera par une description des facteurs physiques, puis chimiques qui conditionnent la distribution et le développement des organismes vivants qui dépendent de leur masse d'eau (plancton). Des aspects plus généraux (situation géographique, subdivisions, nature des fonds marins) seront avant tout abordés afin de mieux comprendre les descriptions qui suivront.

1.1.1.1 Géographie physique et subdivisions.

L'exploitation, par l'homme, des ressources nutritives marines des plateaux continentaux représente 90 % des ressources marines mondiales utilisées (Postma & Zijlstra, 1988). Bien que la surface de ces zones néritiques soit de 8 % de celle de l'océan mondial, ces zones hautement productives sont d'un intérêt capital pour l'humanité.

La Mer du Nord est ouverte au sud sur la Manche et au nord sur l'Océan Atlantique. Elle communique avec la Mer Baltique à l'est via le Skagerrak et le Kattegat. La Mer du Nord est une sous-région du Plateau Continental Nord-Ouest Européen qui est défini par l'isobathe des 200 m à l'ouest, par le 48^{ème} parallèle au sud et par le 61^{ème} parallèle au nord (figure 1.1). La surface de cette mer épicontinentale et du Skagerrak est de 575 000 km², le volume total est de 42 294 km³ pour une profondeur moyenne de 74 m (Lee, 1980).

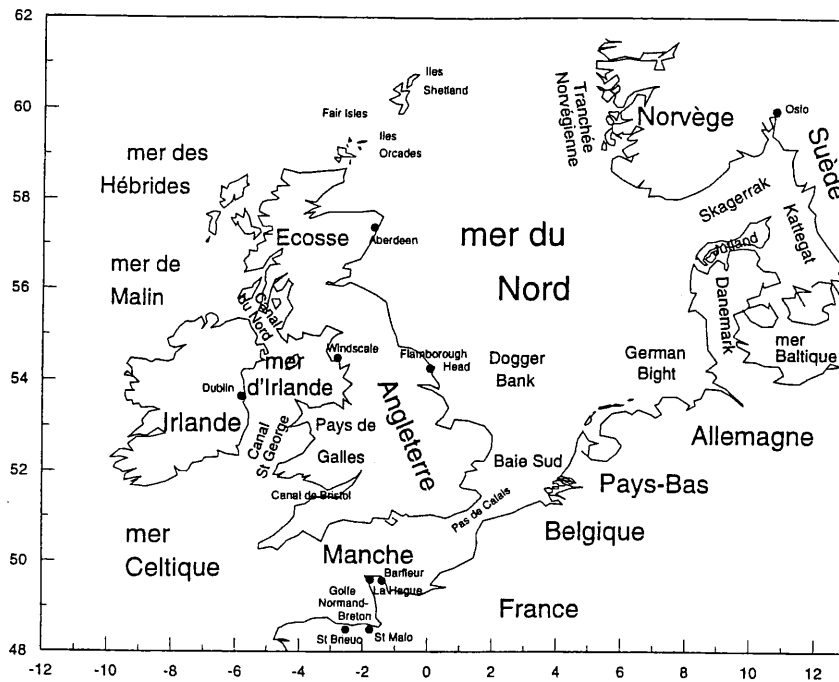


Figure 1.1: Mers du Plateau Continental Nord-Ouest Européen (PCNOE).

Pour des raisons pratiques et selon des critères hydrographiques, la Mer du Nord était successivement divisée en sous-régions par Leavatsu (1963), pour l'utilisation du CPR (Continuous Plankton Recorder), par le Flushing Times Group (ICES, 1983) et par Reid & al. (1990). Nous ferons principalement référence à la subdivision proposée par la NSTF (North Sea Task Force) (figure 1.2). Le Fladen Ground, lieu de cette étude, chevauche la frontière commune des aires 1 et 2b. Nous focaliserons plus particulièrement notre attention sur le sud de la sous-région 1 où la Station Centrale du FLEX'76 experiment était localisée (58° 55' N, 0° 32' E). Les limites nord, sud, est et ouest de cette sous-région sont respectivement de 62° N, 58.5° N, 3° E et 1° O. Sa surface est de 83 000 km², son volume est de 13 100 km³ pour une profondeur moyenne de 158 m. La seule terre émergée est la partie nord-est des Iles Shetland (NSTF (4)).

1.1.1.2 Origines et constitution des fonds marins.

La topographie du fond est un critère important pour la circulation des masses d'eau et le mélange vertical. La Mer du Nord est caractérisée par une série de bassins de faibles profondeurs où les courants sont surtout situés au niveau de certaines aires marquées par des pentes abruptes. Dans ces zones, les courants suivent préférentiellement certains isobathes. Topographiquement, Holligan & al. (1989) scindent la Mer du Nord en trois parties:

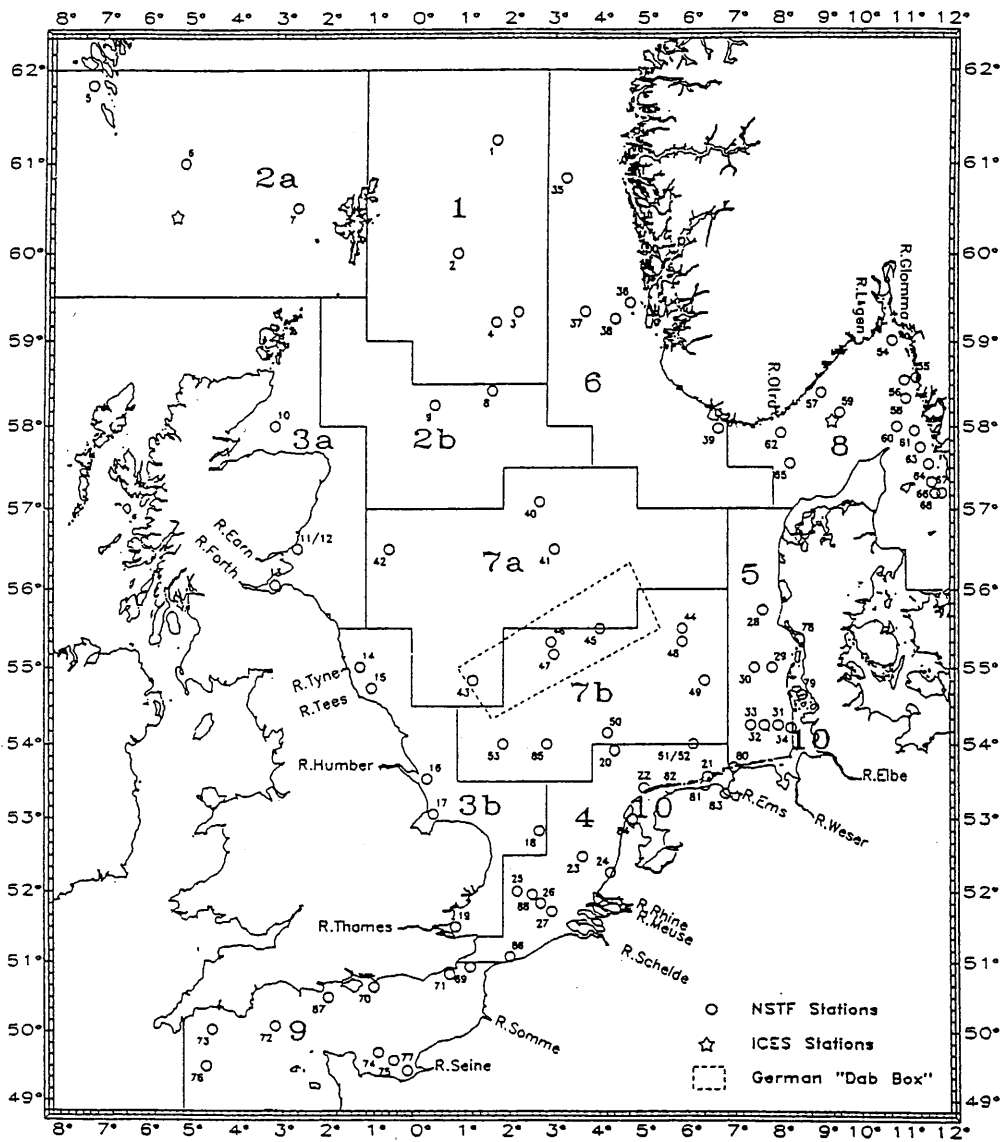


Figure 1.2: Sous-régions de la Mer du Nord définies par la North Sea Task Force (D'après NSTF (3)).

- la Baie Sud, entre les latitudes 51° N et 54° N, où les profondeurs sont généralement inférieures à 40 m.
- la région centrale située entre les latitudes 54° N et 57° N où les profondeurs sont comprises entre 40 et 100 m avec toutefois les exceptions du Dogger Bank et de la côte ouest du Danemark, zones où les profondeurs sont moins importantes.
- la région septentrionale dont la limite sud est de 57° N. Les profondeurs sont supérieures à 100 m et elles peuvent atteindre 700 m au niveau de la tranchée Norvégienne. Cette région est située entre les roches précambriennes et calédoniennes de l'ouest de la Norvège et les roches calédoniennes de l'Ecosse. Ces roches constituent le sous-sol qui a subsisté en Mer du Nord depuis la fin des temps paléozoïques. Pendant les époques paléozoïque, mésozoïque et cénozoïque une grande quantité de sédiments s'accumulait en formant une séquence non métamorphique plus ou moins continue de roches (NSTF (4)). La figure 1.3 montre la topographie de la sous-région 1 (NSTF (4)): 85 % de l'aire a une profondeur comprise entre 100 et 200 m avec une profondeur maximale de 170 m. L'isobathe des 120 m met en évidence l'existence d'une tranchée capable d'affecter la circulation de l'eau Atlantique (AW: Atlantic Water) qui pénètre dans cette région.

Le fond de la Mer du Nord est surtout sableux. Les plus importantes zones côtières de dépôt de vase sont: la Mer de Wadden, le Wash, le Skagerrak et au niveau de la tranchée Norvégienne. Creutzberg & Postma (1979) montraient que les dépôts de vase sont restreints aux aires où la vitesse des courants n'excède pas 15 cm/s à une hauteur de 15 cm au-dessus du fond. Ceci expliquerait les aires de sédiments fins qui sont prédominants et d'origine endogène dans les parties centrale et septentrionale de la Mer du Nord. La distribution des sédiments fins (taille < 63 µm de diamètre) en région septentrionale (figure 1.4) met très bien en évidence la haute corrélation entre le contenu en vase et le contenu en matières organiques (Billen & al., 1990). D'autre part, cette répartition montre que les matières particulaires de fine taille se concentrent préférentiellement au centre d'un tourbillon (NSTF (4)) que nous détaillerons par la suite. L'importance des sédiments pour le fonctionnement d'un écosystème est indéniable. Les processus au niveau de l'interface eau-sédiment (diffusion moléculaire, percolation de l'eau induite par l'action des vagues, bioturbation, etc...) régissent l'échange des substances dissoutes (Billen, 1982).

1.1.1.3 La circulation transitoire.

Cette circulation est principalement générée par les marées et les tempêtes bien que d'autres facteurs comme le vent, la variation de pression atmosphérique (qui modifie la hauteur de la surface libre) soient aussi importants.

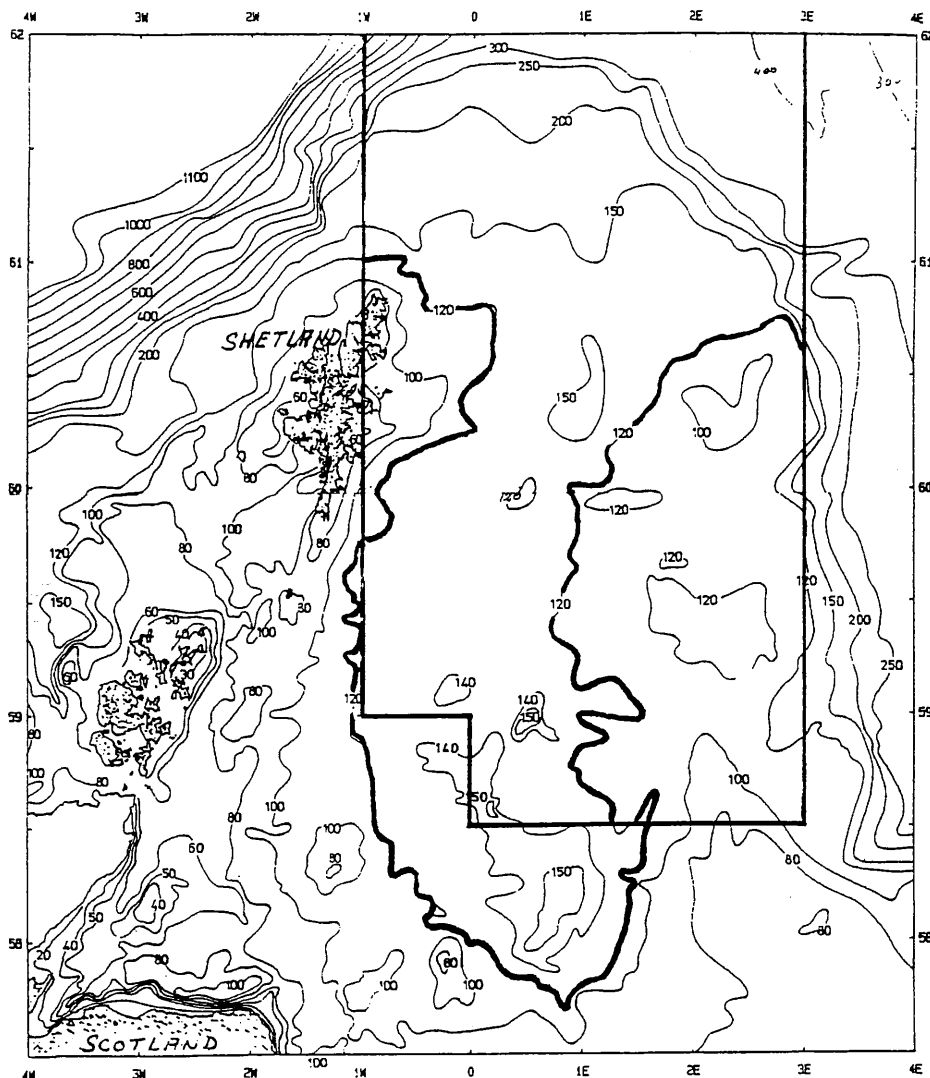


Figure 1.3: Topographie de la sous-région 1. La profondeur est exprimée en mètres. (D'après NSTF (4)).

En Mer du Nord, les marées résultent des forces gravitationnelles de la Terre et du Soleil qui agissent sur l'océan Atlantique. Les oscillations qui en résultent se propagent sur le plateau par la limite nord et la Manche et elles sont amplifiées en Mer du Nord par un phénomène de résonance avec la configuration des côtes et avec la topographie du bassin (Vincent & Le Provost, 1988). A ces latitudes, les composantes semi-diurnes des marées dominant (essentiellement la composante semi-diurne lunaire M2). Les plus forts courants de marée surviennent en Baie Sud, en Baie Germanique, sur la côte est de l'Écosse et entre les Iles Orcades et Shetland (Holligan & al., 1989). Les courants de marée agitent toute la colonne d'eau dans la plupart des aires de la Baie Sud et de la Manche. Dans les zones stratifiées, ces courants peuvent générer des ondes internes qui se propagent le long de l'interface entre deux couches. Ces ondes peuvent avoir des effets biologiques importants en raison du mélange vertical qui est augmenté.

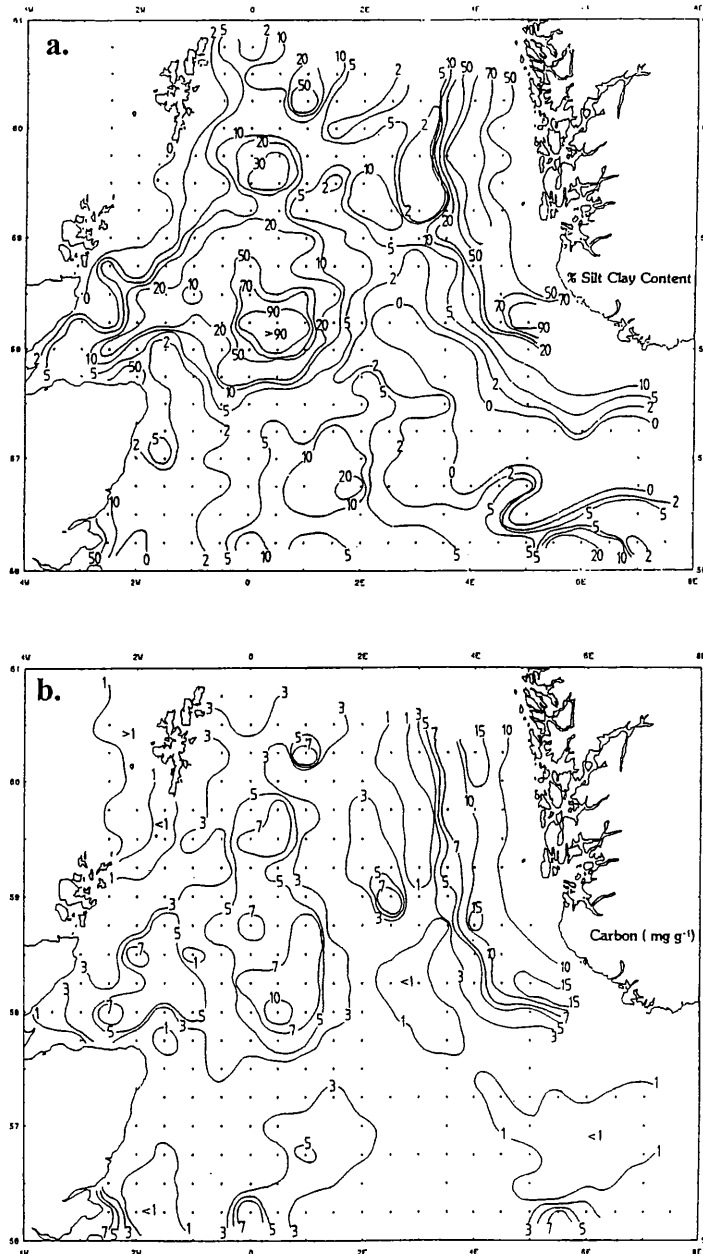


Figure 1.4: Distribution des vases/argiles et du contenu en carbone organique dans le sédiment. a: distribution des vases et des argiles (fraction $< 63 \mu\text{m}$) exprimée en pourcentage du poids total. b: distribution du carbone organique (mg C/g poids sec). (D'après NSTF (4)).

Au niveau de la sous-région 1, l'onde de marée générée en Mer de Norvège se déplace vers le sud avec des courants qui augmentent d'environ 20 cm/s à 60 cm/s près des Iles Shetland (NSTF (4)) où la colonne d'eau est homogène verticalement.

De nombreuses tempêtes sont provoquées par des dépressions atmosphériques (dont le temps caractéristique est de 3 à 5 jours) (Delhez, 1995) qui se déplacent de l'Écosse vers le Danemark. La hauteur maximale des vagues au niveau de la sous-région 1 est la plus importante en Mer du Nord (30 à 32 m , NSTF (4)).

1.1.1.4 La circulation résiduelle.

Les vitesses caractéristiques de la circulation résiduelle (quelques cm/s), en Mer du Nord, sont beaucoup plus faibles que celles de la circulation transitoire. Nihoul & Ronday (1975) définissent le courant résiduel comme le courant calculé sur un intervalle de temps suffisamment long pour couvrir plusieurs périodes de marées et pour ainsi supprimer la plupart des conditions transitoires.

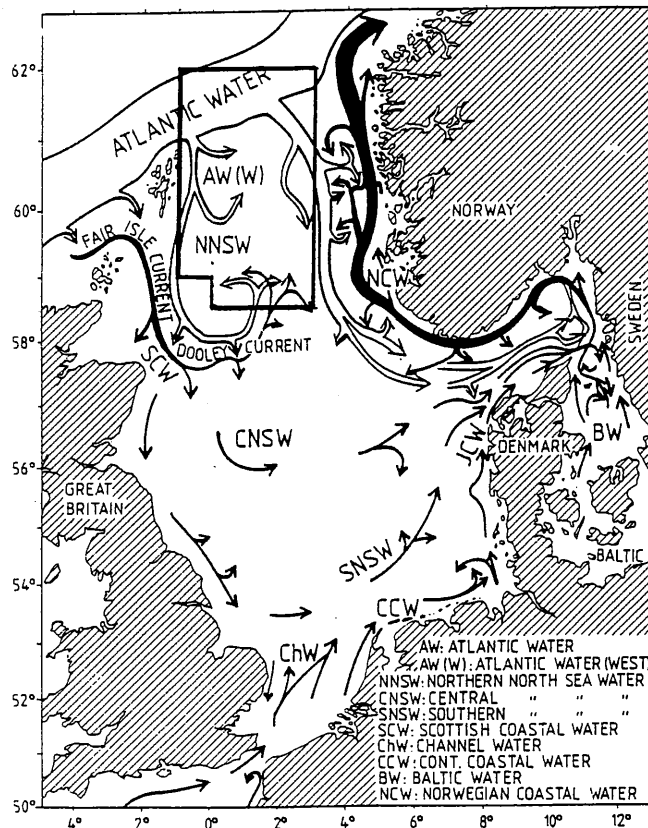


Figure 1.5: Circulation résiduelle schématique en Mer du Nord. La largeur des flèches indique l'importance du transport. Les contours de la sous-région 1 sont aussi indiqués. (D'après la NSTF (4)).

Les principales causes de variabilité à long terme sont:

- les échanges de chaleur en surface qui sont essentiellement conditionnés par le climat: il a été démontré que la couverture nuageuse, pendant l'hiver, est importante car elle modifie le contenu en chaleur de l'eau dans la région septentrionale de la Mer du Nord (NSTF (3)). La sous-région 1 est caractérisée par un climat marin typique (doux et humide) avec des températures hivernales relativement hautes (1-2°C) et des températures estivales plutôt basses (13-14°C) (NSTF (4)).

- les champs de vent qui proviennent, en moyenne, de l'ouest en apportant beaucoup de précipitations. Les vents de la sous-région 1 sont de secteur sud-ouest durant l'hiver et l'automne et de secteur nord au printemps et au début de l'été.
- le courant entrant de l'eau Atlantique (AW) qui a de profondes répercussions sur la circulation générale et sur l'écologie de la Mer du Nord. Ce courant est responsable du remplacement de l'eau de la plus grande partie de la Mer du Nord (Turrell & al., 1992).
- les apports d'eau douce par les grands fleuves côtiers.

Le courant nord Atlantique (salinité $> 35 \text{ ‰}$) pénétrant en Mer du Nord par la limite nord et la Manche associé à l'effet de rotation de la Terre (force de Coriolis) induit une circulation cyclonique (figure 1.5). Pratiquement toutes les masses d'eau quittant la Mer du Nord transitent par la tranchée Norvégienne en restant localisées dans les couches de surface. Une des branches du courant nord Atlantique occupe les couches de fond en suivant la pente ouest de la tranchée Norvégienne. Au centre de la Mer du Nord, la circulation résiduelle est variable et elle est principalement forcée par les vents et les marées.

Les différences de température et les variations de salinité rencontrées en Mer du Nord sont plus importantes que celles mesurées en Atlantique nord: ceci est attribué à son caractère semi-fermé (NSTF (3)). Selon la région, les températures et les salinités sont fortement influencées par les échanges de chaleur avec l'atmosphère et par les apports locaux d'eau douce (figure 1.6).

Tout au long de l'année et dans les aires bien mélangées, les mouvements à grande échelle sont généralement indépendants de la profondeur. Pour des régions plus profondes ($> 70 \text{ m}$), le mouvement des eaux de fond présente un très fort signal saisonnier: elles ne bougent pas pendant l'été et ceci résulte en une dépression des niveaux d'oxygène. Toutefois, les zones adjacentes aux pentes de fond font exception car les courants qui leur sont associés permettent un renouvellement des eaux (NSTF (3)).

La NSTF a défini, selon des critères hydrographiques, les sous-régions 1 et 2b (zones où se situe la boîte du FLEX'76 experiment):

- sous-région 1: les eaux bougent lentement et elles sont stratifiées en été.
- sous-région 2b: ce sont des eaux côtières et océaniques mélangées, assez rapides et partiellement stratifiées en été.

En fait, ces régions présentent des structures plus complexes et variables au cours de l'année (Turrell & al., 1992). Svendsen & al. (1991) ont démontré la présence d'un tourbillon semi-permanent (figure 1.7) conditionné par la topographie avec une échelle spatiale caractéristique de 100 km. Ce tourbillon est associé au courant ouest entrant de l'eau Atlantique (AW(W)) et aux courants de Fair Isle et de Dooley (figure 1.5). Pour une étude plus approfondie de l'hydrographie régionale nous nous référerons aux résultats de l'ACE (Autumn Circulation Experiment) analysés par Turrell & al. (1992).

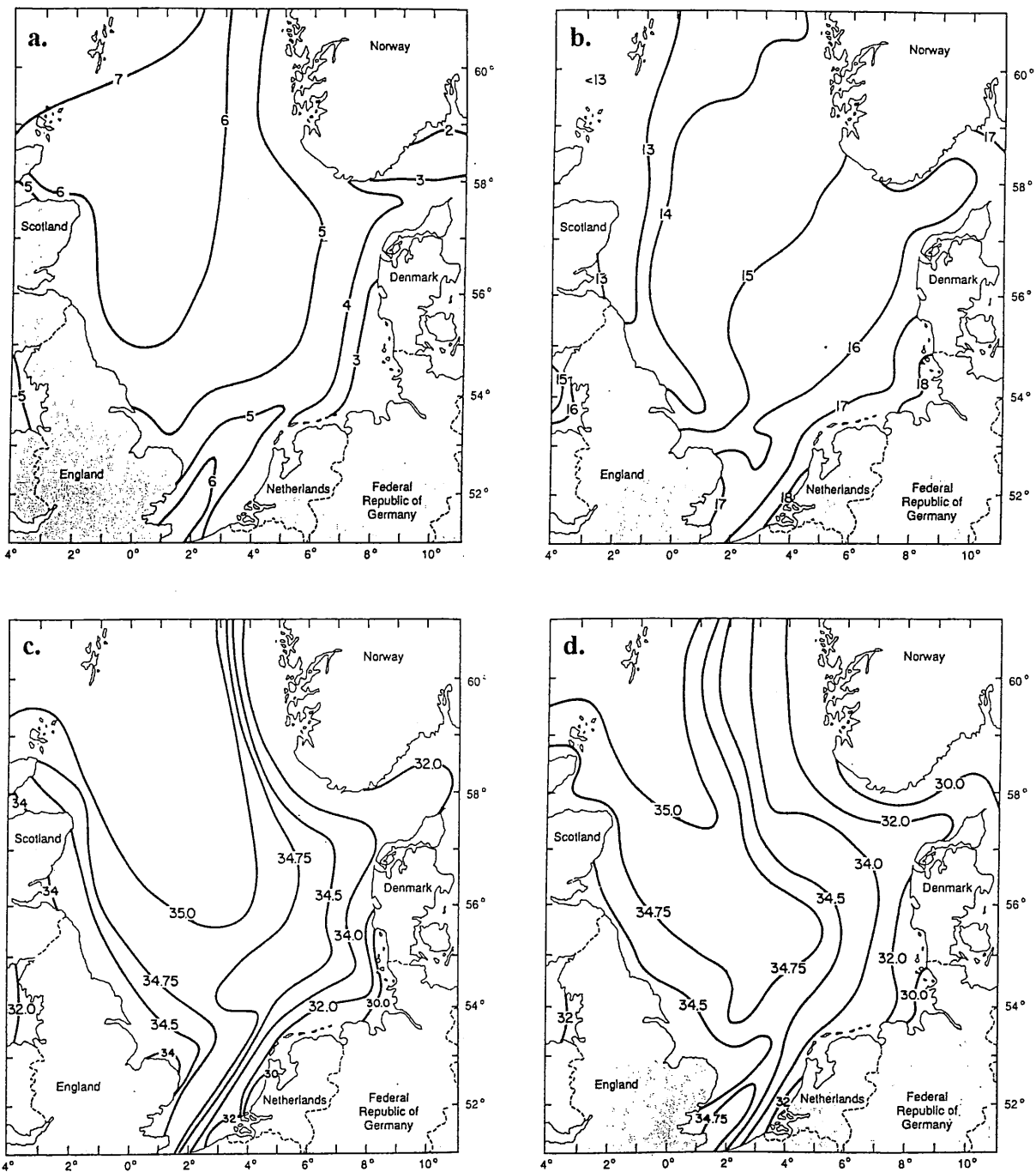


Figure 1.6: a: température moyenne (°C) de surface en hiver (mois de février). b: température moyenne (°C) de surface en été (mois d'août). c: salinité moyenne (‰) de surface en hiver (mois de février). d: salinité moyenne (‰) de surface en été (mois d'août). (D'après Holligan & al., 1989).

1.1.1.5 Structures verticales des masses d'eau.

La circulation horizontale, l'intensité des courants de marée, la topographie et les apports de chaleur sont autant de facteurs qui conditionnent la structure verticale des masses d'eau. Il existe des zones de stratification haline permanentes au niveau du Skagerrak et le long des côtes Norvégiennes (Lee, 1970) car les eaux côtières Norvégiennes sont très peu salées. Dans ces zones, les gradients de salinité semblent être des facteurs très importants qui contrôlent la distribution du

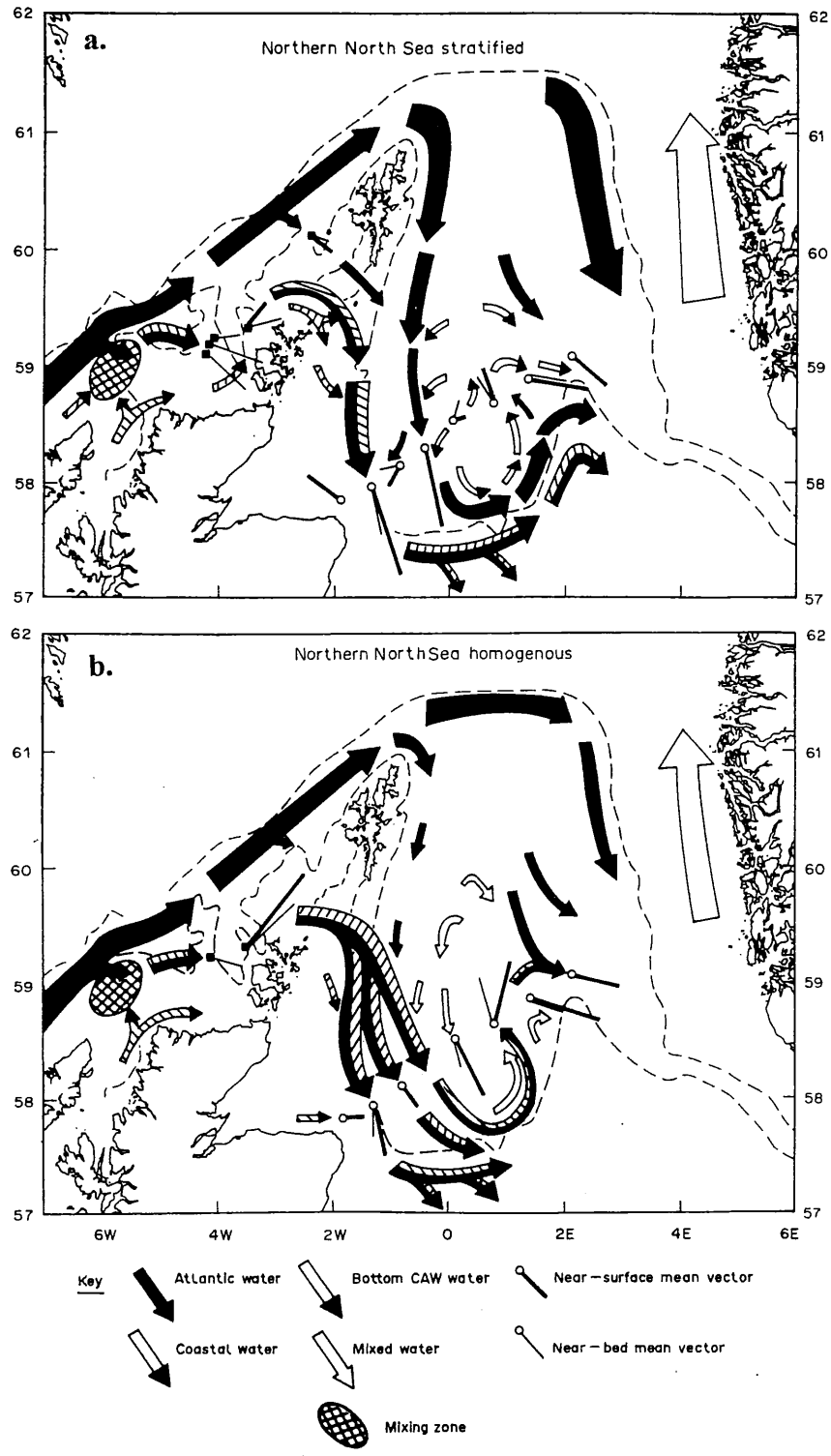


Figure 1.7: Schéma représentant les circulations résiduelles saisonnières dans la région septentrionale de la Mer du Nord. a: situation au printemps. b: situation en automne (D'après Turrell & al., 1992).

phytoplancton dans la colonne d'eau (Veeschkens & al., 1994). A l'exception des zones estuariennes, la structure verticale du reste de la Mer du Nord est homogène durant tout l'hiver. Dès le printemps, l'expansion thermique (provoquée par un flux de chaleur air-mer positif) de la couche de surface s'oppose à la turbulence générée par les marées, les vents de surface et le cisaillement des courants. Les eaux de la Baie Sud et celles des zones côtières restent mélangées la plupart du temps (aux temps caractéristiques de la mésoéchelle, des stratifications locales peuvent apparaître). Les parties centrale et nord de la Mer du Nord développent une stratification, essentiellement thermique, durant tout l'été et plus ou moins stable au printemps et en automne. La stratification est habituellement associée à une diminution de la vitesse des vents ainsi qu'à une diminution de la fréquence des tempêtes. Entre ces régions stratifiées et mélangées, il existe des zones frontales souvent étroites (moins de 10 km de large) avec des structures hydrographiques et écologiques complexes (figure 1.8). L'une des caractéristiques fondamentales de ces fronts est qu'ils freinent ou empêchent le transport des substances entre les zones stratifiées et bien mélangées. La profondeur de la thermocline diffère de façon régionale et elle atteint typiquement 50 m dans la région septentrionale de la Mer du Nord (NSTF (3)).

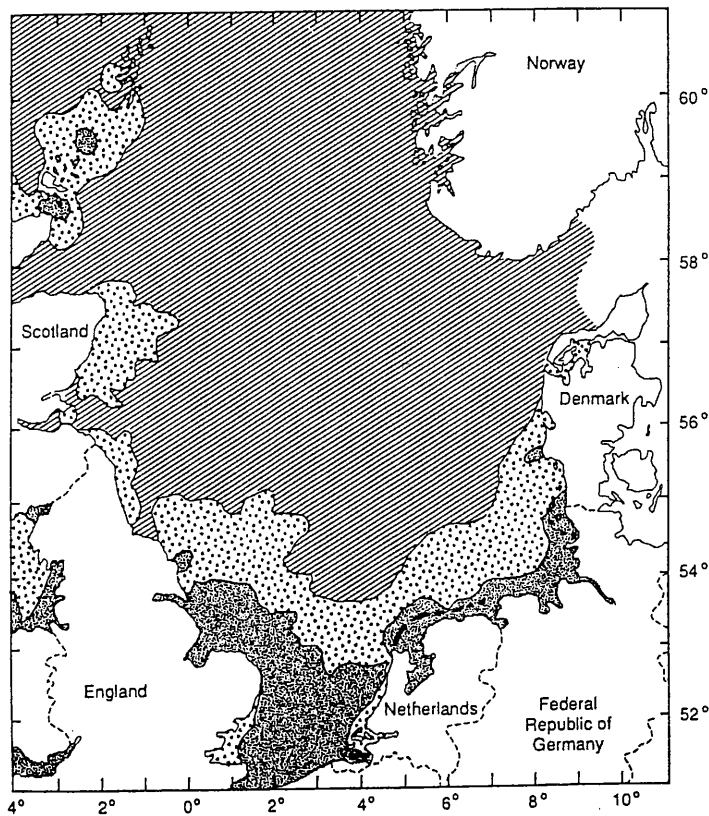


Figure 1.8: Emplacements des zones stratifiées, frontales et bien mélangées pendant l'été. ▨: zones stratifiées; ▩: zones frontales; ▧: zones bien mélangées. (D'après Holligan & al., 1989).

1.1.1.6 Répartition des nutriments.

Les concentrations et les distributions des éléments nutritifs définis comme étant les constituants biogènes primordiaux de la production phytoplanctonique sont le résultat de nombreux facteurs physiques, chimiques et biologiques.

Les éléments nutritifs de la Mer du Nord proviennent de plusieurs sources:

- l'océan Atlantique qui est la source majeure d'apport en nitrates, phosphates et silicates avec des concentrations hivernales typiques respectivement égales à 12 $\mu\text{mol/l}$, 0.8 $\mu\text{mol/l}$ et 6 $\mu\text{mol/l}$ (NSTF (3)).
- les décharges directes et diffuses de la côte: en Baie Sud, 75 % des apports sont réalisés par le Rhin et l'Elbe (NSTF (2)). Les concentrations des nutriments dans les principaux fleuves de cette région sont environ cinquante fois plus importantes que celles de l'eau Atlantique (NSTF (3)).
- les apports atmosphériques qui représentent la troisième source d'azote et qui constituent une source plus importante, dans la région centrale, que l'apport par les rivières. L'atmosphère n'est pas reconnue comme étant une source majeure de phosphore (NSTF (2)).
- les bateaux et les plates-formes avec des apports très localisés.

Sous l'action des marées et des tempêtes, les nutriments sont périodiquement relâchés à partir des sédiments. Les vitesses et les voies de minéralisation sont différentes selon les éléments nutritifs: les minéralisations des ions ammonium et des phosphates sont plus rapides que celle des nitrates. Le temps de minéralisation des silicates est plus long car il dépend de la dissolution des tests siliceux des diatomées.

En hiver, les plus hautes concentrations sont trouvées dans les eaux côtières et dans le courant entrant Atlantique (figure 1.9). Les gradients verticaux sont inexistantes sauf pour les phosphates dans des aires très profondes comme la tranchée Norvégienne et dans le nord-ouest des Iles Orcades et Shetland où les concentrations dépassent 1 $\mu\text{mol/l}$.

En été (figure 1.10), l'influence des eaux Atlantiques est reconnue par les hautes concentrations de nutriments à la limite nord. On enregistre une diminution nette des concentrations de surface au profit des producteurs primaires. Dans la région septentrionale, donc stratifiée, les concentrations de phosphates, au fond, sont équivalentes aux concentrations hivernales. On observe cependant une augmentation des concentrations d'ammonium dans les couches de fond que l'on peut attribuer essentiellement aux activités excrétoires des bactéries et du zooplancton via la décomposition et la consommation des biomasses phytoplanctoniques. Les concentrations de silicates sont très faibles dans toute la Mer du Nord sauf en région centrale où elles dépassent 2 $\mu\text{mol/l}$. Même les concentrations dans les couches de fond sont plus faibles que les concentrations hivernales (1 à 2.5 $\mu\text{mol/l}$ plus basses) ce qui suggère un transfert de la couche de fond vers la couche de mélange associé à une très faible régénération de la silice.

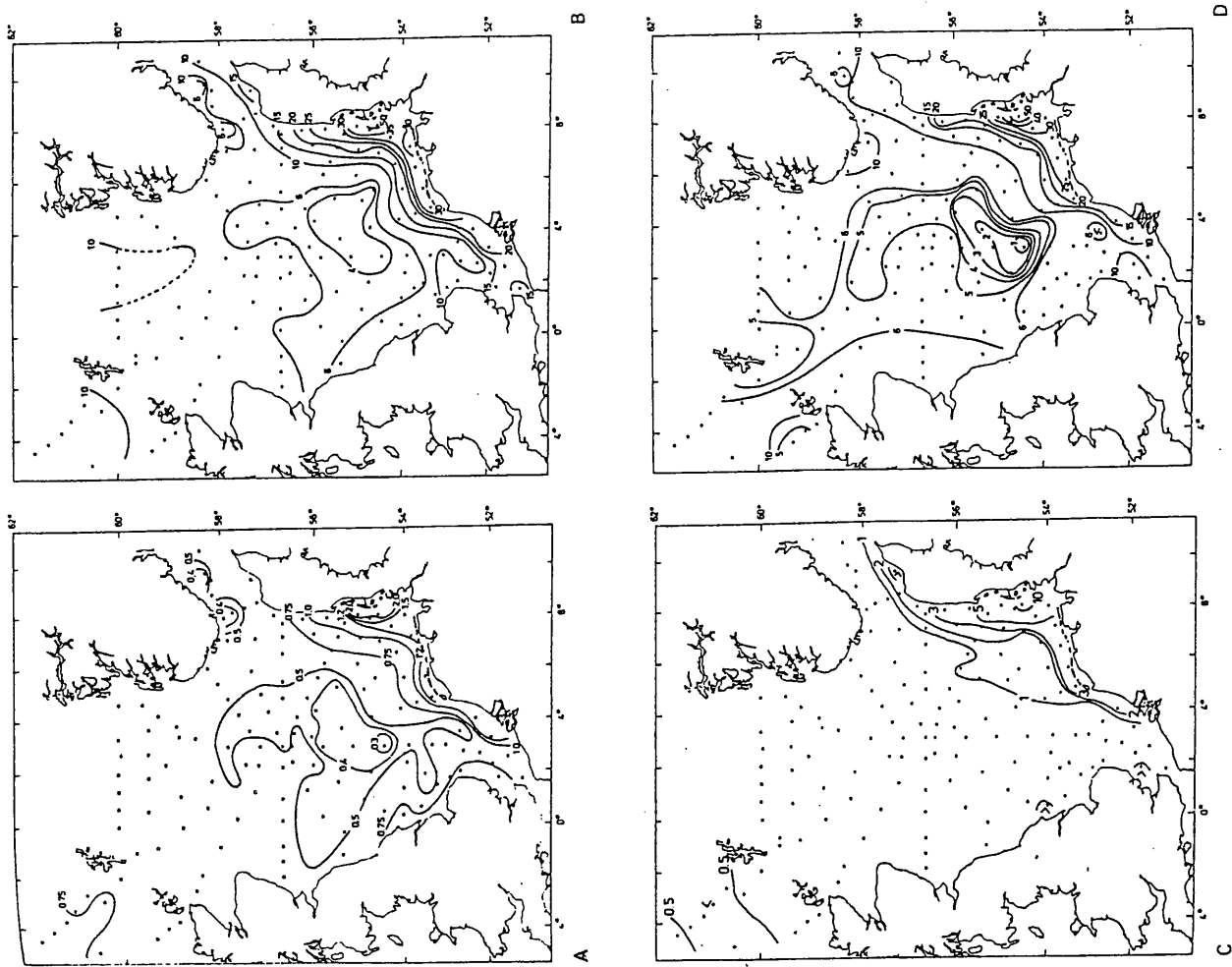


Figure 1.9: Distribution en surface et en hiver (janvier-mars 1987) des ortho-phosphates (a), des nitrates+nitrites (b), de l'ammonium (c) et des silicates (d). Les unités sont exprimées en $\mu\text{mol/l}$. (D'après Brockmann & al., 1990).

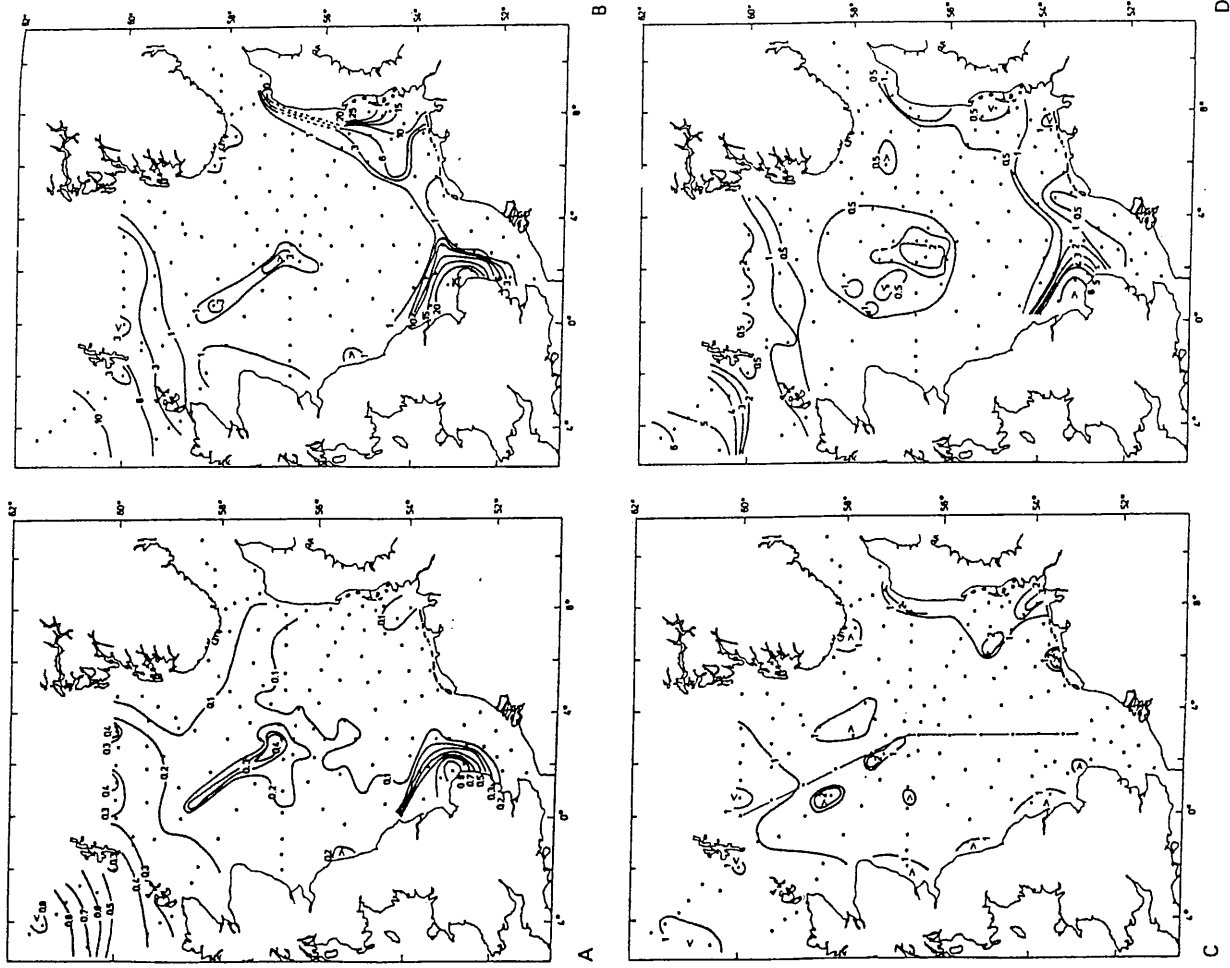


Figure 1.10: Distribution en surface et à la fin du printemps (mai-juin 1986) des ortho-phosphates (a), des nitrates+nitrites (b), de l'ammonium (c) et des silicates (d). Les unités sont exprimées en $\mu\text{mol/l}$. (D'après Brockmann & al., 1990).

La silice paraît donc être l'élément le plus limitant de la production primaire associée aux diatomées. Les valeurs du rapport N/P (nitrates+nitrites+ammonium/phosphates) donnent une indication grossière sur le facteur qui limite la croissance phytoplanctonique (figure 1.11). Il est intéressant de comparer ces valeurs à celle du rapport N/P = 16/1 de Redfield & al. (1963) qui représente le rapport d'assimilation de ces nutriments par le phytoplancton quand ils ne sont pas limitants. Selon la figure 1.11., les rapports N/P sont supérieurs à 30 dans presque toutes les eaux côtières continentales, dans les eaux côtières Britanniques et dans le courant côtier Norvégien ce qui indiquerait une limitation par les phosphates. Les rapports de la région centrale sont compris entre 4 et 10 indiquant cette fois-ci une limitation par les nutriments azotés. Dans la partie septentrionale, aux alentours des Iles Orcades et Shetland, le rapport est environ égal à 15 ce qui démontre encore une fois la forte influence des eaux Atlantiques pénétrant en Mer du Nord et qui sont caractérisées par un rapport hivernal N/P de 15 (12/0.8), valeur légèrement inférieure à celle de Redfield. D'autre part, les concentrations régionales durant l'été (figure 1.10) sont encore assez élevées: il est possible que ni les nutriments azotés, ni les phosphates soient limitants dans cette partie de la Mer du Nord.

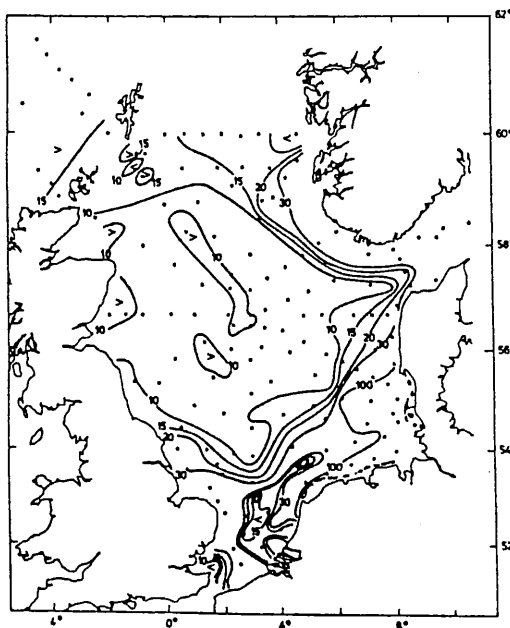


Figure 1.11: Rapport N/P (rapport d'atomes) en surface et à la fin du printemps (mai-juin 1986). (D'après Brockmann & al., 1990).

1.1.2 Description des principaux compartiments biologiques.

1.1.2.1 Le phytoplancton.

Les eaux du Plateau Continental Nord-Ouest Européen sont en moyenne trois fois plus productives que les eaux de l'océan ouvert (Holligan, 1989).

La distribution des biomasses phytoplanctoniques dépend d'une balance entre la croissance et la mortalité (au sens large). Ces processus sont gouvernés par des facteurs physiques (lumière, température, stabilité de la colonne d'eau), par des facteurs chimiques qui modifient les niveaux de nutriments, par des facteurs physiologiques et par les interactions avec les niveaux trophiques supérieurs. La matière organique issue de la production primaire se partage entre trois voies concurrentielles (Billen & al., 1990):

- une consommation directe par le zooplancton.
- une utilisation bactérienne des substrats dissous.
- une sédimentation permettant le développement des chaînes nutritives benthiques.

En Mer du Nord, la taille du phytoplancton est généralement comprise entre 1 et 300 μm (diamètre de la sphère équivalente) (Reid & al., 1990). La structure de taille d'une communauté phytoplanctonique est importante car elle détermine l'efficacité de transfert de l'énergie, via le réseau nutritif, jusqu'aux espèces d'intérêt commercial. La gamme de taille des cellules phytoplanctoniques s'étend sur au moins sept ordres de grandeur en terme de volume cellulaire ($< 1 \mu\text{m}^3$ jusque $10^7 \mu\text{m}^3$). La concentration des cellules n'est donc pas un bon moyen pour évaluer les biomasses totales ou relatives. Essentiellement deux approches sont utilisées pour résoudre ce problème: la détermination des pigments (surtout la chlorophylle a) par échantillonnage direct, par fluorométrie in situ ou par l'imagerie satellitaire; la deuxième approche nécessite la conversion des comptages cellulaires ou des concentrations de chlorophylle en carbone phytoplanctonique.

La flore de la Mer du Nord est avant tout composée d'espèces méroplanctoniques autochtones et de formes océaniques qui proviennent de l'Atlantique. On reconnaît plus de trente taxons dans les blooms de la Mer du Nord dont environ 1/3 peuvent être toxiques (Reid & al., 1990).

En hiver, la croissance du phytoplancton est très faible sauf sur le Dogger Bank où les concentrations de nutriments et particulièrement celles des silicates sont faibles ce qui suggère une domination du phytoplancton par les diatomées (figure 1.9).

Selon les données du CPR (Continuous Plankton Recorder), les blooms de diatomées surviennent entre les mois de mars et avril. Ces algues planctoniques se développent d'abord au large des côtes sud de la Norvège (au mois de mars) dans les eaux stratifiées du flux sortant de la Mer Baltique. Les blooms se propagent ensuite vers le nord-ouest en coïncidence avec le développement de la stratification. Au printemps et en automne, dans les zones stratifiées, on trouve des maximums de chlorophylle a en surface (surtout des diatomées). L'été est caractérisé par des maximums de sub-surface (surtout des dinoflagellés). Dans les zones bien mélangées, on a juste un pic de chlorophylle a en été avec une distribution homogène selon la verticale. La figure 1.12. montre les changements annuels de la production primaire nette du phytoplancton selon le milieu considéré.

En plus de ces principaux pics, on doit noter la présence du nanophytoplancton qui est relativement peu connu à l'exception de certaines espèces telles que *Phaeocystis* sp. ou *Emiliana huxleyii*. On peut placer dans cette catégorie les coccolithophores qui ont fréquemment été enregistrés par le CPR. Ils peuvent former des blooms spectaculaires dans les régions centrale et

septentrionale durant l'été (Cadée, 1985; Gieskes & Kraay, 1986). La présence de cellules eucaryotiques et procaryotiques photosynthétiques de tailles inférieures à 2 μm est reconnue depuis une dizaine d'années (Murphy & Haugen, 1985) sous des conditions de très forte stabilité.

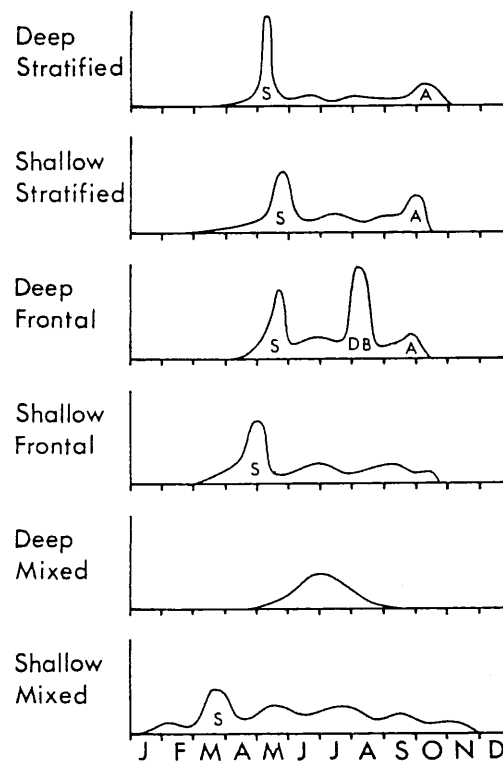


Figure 1.12: Variations annuelles de la production primaire nette selon le type du milieu. S: bloom printanier; A: bloom d'automne; DB: bloom de dinophycee. L'axe des ordonnées indique seulement une amplitude relative (Holligan, 1989).

Les méthodes de mesure de la production primaire sont nombreuses et variées, elles possèdent toutes leurs avantages et leurs défauts. La production primaire se réfère théoriquement à la fixation du carbone photosynthétique par les cellules phytoplanctoniques. Reid & al. (1990) et Holligan (1989) regroupent les données disponibles de la production primaire et les classent selon les milieux caractéristiques de la Mer du Nord (zones stratifiées ou homogènes verticalement). Les niveaux de production primaire nette sont (Reid & al., 1990):

- baie Sud: 200 g C/m²/an avec des valeurs maximales qui atteignent 400 g C/m²/an dans les zones côtières (Cadée, 1992).
- région centrale: environ 250 g C/m²/an
- région septentrionale: environ 150-200 g C/m²/an

Sur le Fladen Ground, au printemps (figure 1.13), la composante la plus importante de la biomasse phytoplanctonique est représentée par les diatomées (*Chaetoceros cinctum*, *C. compressum*, *C.*

debilis, *C. affinis*, *Skeletonema costatum*, *Nitzschia delicatissima*, *Thalassiosira decipiens*, *Thalassiothrix longissima*). Ce bloom printanier a une durée de quelques semaines et la biomasse des diatomées représente 70 à 95 % de la biomasse totale. Juste après ce bloom, la communauté phytoplanctonique est de plus en plus dominée par des petits flagellés appartenant aux classes des Prymnesiophyceae, Chrysophyceae et Cryptophyceae. C'est ainsi que Gieskes & Kraay (1986) mettaient en évidence un bloom de *Corymbellus aureus*, espèce proche de *Phaeocystis* sp., en mai 1983. En été, la stratification thermique inhibe le transfert vertical des nutriments vers les couches de surface et la plus grande partie de la croissance phytoplanctonique prend place au niveau de la thermocline; la biomasse du phytoplancton est alors dominée par de grands dinoflagellés. Durant cette période, le picophytoplancton peut aussi jouer un rôle essentiel une fois que la stratification verticale est intense et que la plupart des nutriments sont issus de la régénération dans les couches supérieures de la colonne d'eau (Owens & al., 1990).

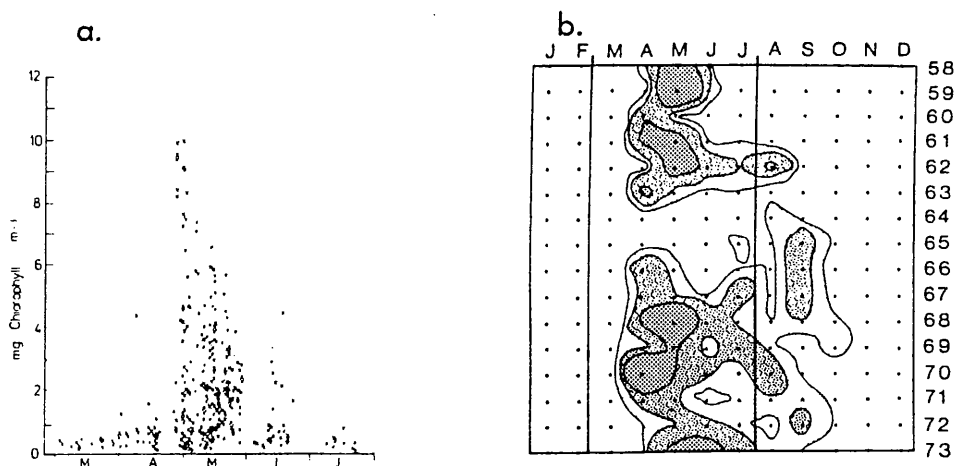


Figure 1.13: Concentrations de la chlorophylle a dans la région septentrionale de la Mer du Nord. a: Mesures entre 1961 et 1970 (D'après Steele & Henderson, 1977). b: Index du pigment mesuré par le CPR (1958-1973). Les niveaux de la chlorophylle a correspondent à 1.0; 1.6 et 3.4 mg/m³ (D'après Holligan, 1989).

En automne, quand la thermocline s'enfonce, les communautés changent avec l'apparition de flagellés ou de dinoflagellés du genre *Ceratium*.

En hiver, quand la biomasse de phytoplancton est faible, le stock est composé de petites cellules appartenant aux classes des Prymnesiophyceae, Chrysophyceae, Cryptophyceae et des Dinophyceae. Dans de nombreux cas, ces organismes fonctionnent aussi comme des hétérotrophes en plus de leur mode de vie communément autotrophe (NSTF (4)).

Au cours du FLEX'76 experiment, les niveaux de chlorophylle a atteignaient 13 mg /m³ et les valeurs de production primaire étaient comprises entre 0.2 et 3 mg C/m²/j (NSTF (4)). La production primaire cumulée sur la période considérée (avant le bloom jusque la mi-juin) était de 105 g C/m². La North Sea Task Force (NSTF (4)) en déduisait une production primaire annuelle d'environ 150 g C/m²/an, un niveau assez proche des valeurs présentées précédemment.

1.1.2.2 Le zooplancton.

De même que pour le phytoplancton, le zooplancton (holoplancton et méroplancton) peut être subdivisé en classes de taille:

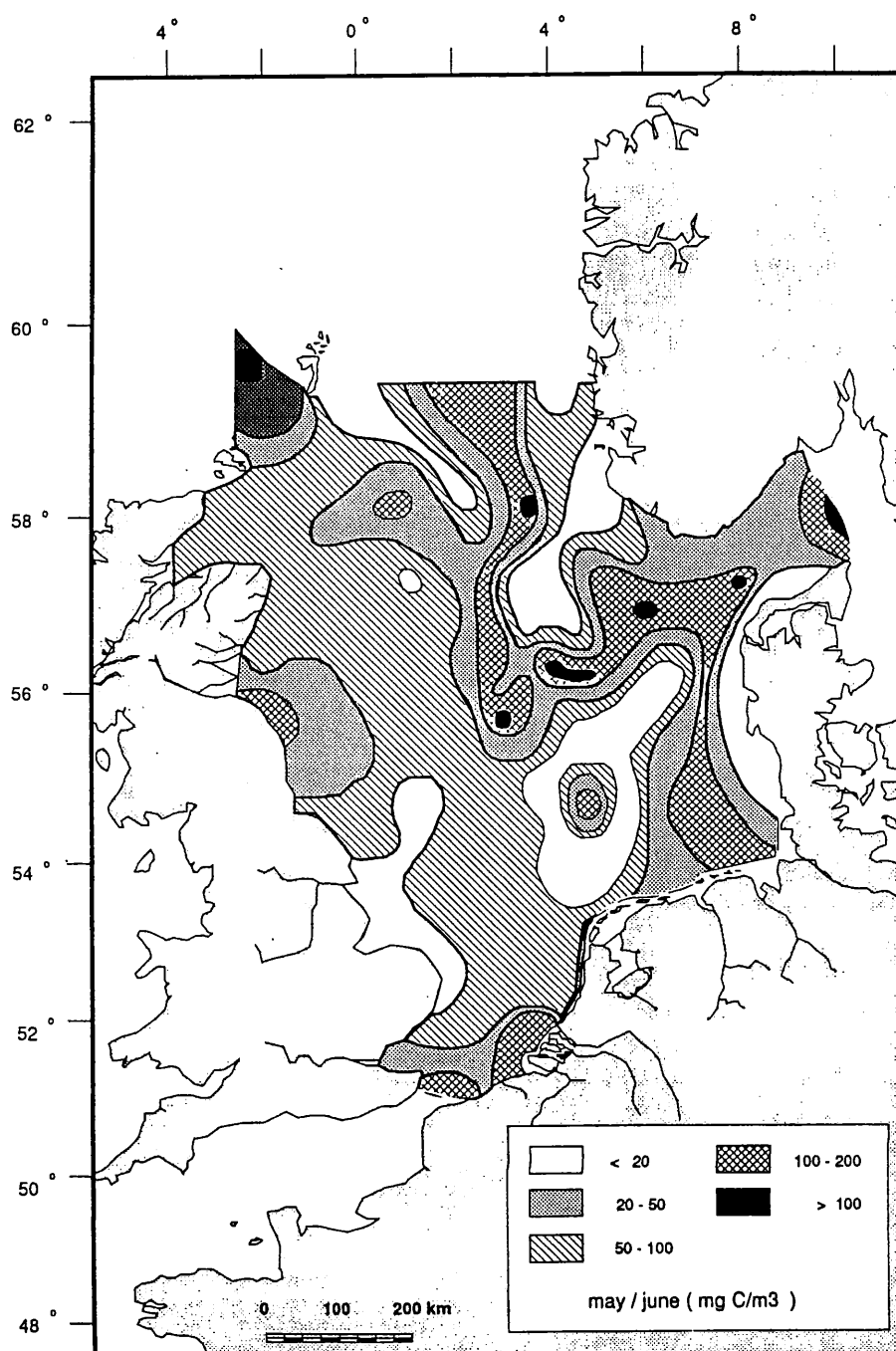


Figure 1.14: Distribution de la biomasse du zooplancton (mg C/m³) dans la couche d'eau 0-20 m et au printemps 1986. (D'après NSTF(1)).

- le microzooplancton (< 200 µm) qui réunit principalement des protozoaires parmi lesquels des flagellés, des rhizopodes (foraminifères), des actinopodes (acanthaires, radiolaires) et des ciliés holotriches et spirotriches (tintinnides). On y trouve également les jeunes stages des copépodes. De nombreux protozoaires et quelques autres animaux incorporent des algues comme symbiontes (Stoecker & al., 1987) et ils peuvent contribuer de façon importante aux niveaux de chlorophylle et à la production primaire. Les protozoaires tels que les tintinnides ainsi que *Noctiluca* sp. peuvent jouer un rôle clé dans la réduction des blooms de *Phaeocystis* sp. (Reid & al., 1990).
- le mésozooplancton, de taille comprise entre 200 et 2000 µm, est principalement représenté par les copépodes qui comptent pour 70 à 80 % de la biomasse du zooplancton en Mer du Nord (figure 1.14). Ils représentent le principal lien entre le phytoplancton et les larves de poisson.
- le macrozooplancton de taille supérieure à 2000 µm où l'on trouve notamment des euphausiacées telle que *Thysanoessa inermis* qui est bien représentée en région septentrionale bien que son effet sur le stock de phytoplancton soit considéré comme négligeable (Lindley & Williams, 1980). Durant l'été et l'automne, un grand nombre de prédateurs peut être présent comme les cténophores, les chétognathes (*Sagitta* sp.) et les méduses.

En hiver, il n'y a pas de corrélation apparente entre les biomasses de phytoplancton et de zooplancton (Hay & al., 1991). Pendant l'ACE (Autumn Circulation Experiment) on assiste à un déclin général de l'abondance du zooplancton et en particulier des copépodes. Parmi les grands copépodes calanoides, on trouve surtout *Calanus finmarchicus* qui est principalement localisé en région septentrionale, *Calanus helgolandicus* qui est essentiellement présent en Baie Sud ainsi que *Metridia lucens*. Des petites espèces de copépodes calanoides sont aussi trouvées: *Acartia clausi*, *Centropages typicus*, *C. hamatus*, *Temora longicornis*, *Pseudocalanus elongatus* et *Paracalanus parvus*. Les copépodes cyclopoïdes sont surtout dominés par *Oithona similis* qui montre une tendance nord-sud avec des biomasses plus importantes dans les régions centrale et nord.

En Mer du Nord, les copépodes se développent et se reproduisent tout au long de l'hiver. Ils utilisent plusieurs stratégies adaptatives pour passer cette saison:

- de nombreuses espèces accumulent des réserves de lipides durant les périodes d'abondance et ils peuvent arrêter leur développement sous forme de stage copépodite CV dans les eaux profondes et froides du large comme l'ont montré des observations précédentes (Hirche, 1983; Hopkins & al., 1984). C'est, par exemple, le cas de *Calanus finmarchicus* (Marshall & Orr, 1955) et de *Calanus helgolandicus* (Boucher, 1988).
- chez plusieurs petites espèces nérotiques, les oeufs peuvent rester sur le fond jusqu'au printemps suivant.

Au printemps et en été, l'abondance des stages de développement des copépodes coïncide avec de hautes valeurs de production primaire. Les copépodes des régions nord et centrale sont dominés par des espèces océaniques et surtout par *Calanus finmarchicus* dont le développement est

étroitement lié au courant entrant de l'eau Atlantique (AW) qui est considéré comme un important régulateur de la composition des espèces et des biomasses. La région sud et les zones côtières sont essentiellement peuplées par des espèces néritiques telle que *Temora* sp. Bien que la biomasse des copépodes représente un haut pourcentage de la biomasse zooplanctonique, la production secondaire moyenne, en Mer du Nord, qui leur est associée est relativement faible (5 à 20 gC/m²/an) (NSTF, (3)) en comparaison avec les valeurs de la production primaire.

En fait, la production secondaire dépend largement des populations phytoplanctoniques: une population dominée par des petites cellules est hautement productive mais le flux de matières allant vers le prochain niveau supérieur est faible alors qu'une population dominée par du phytoplancton de grande taille (diatomées, dinoflagellés) se caractérise par un transfert beaucoup plus efficace de l'énergie vers le zooplancton. C'est non seulement le nombre des étapes impliquées dans la chaîne nutritive qui est important mais aussi le type d'organisme associé à chaque étape: le carbone phytoplanctonique peut largement être consommé par les micro-hétérotrophes mais le transfert d'énergie vers un niveau supérieur est probablement assez bas car les activités respiratoires et excrétoires de ces organismes sont très élevées.

Les communautés zooplanctoniques (surtout les copépodes) sont-elles responsables de la chute des blooms phytoplanctoniques? Cette question a suscité de nombreuses discussions: selon Cushing (1955), la chute du bloom est classiquement expliquée par la haute pression de broutage exercée par le zooplancton. Pour Steele (1974), la plupart de l'énergie transférée arrive dans le zooplancton herbivore. Pendant l'été, la consommation des copépodes rivalise avec la production primaire dans toutes les aires de la Mer du Nord (Fransz & Gieskes, 1984). La North Sea Task Force (NSTF (3)) est plus nuancée: le broutage du zooplancton est un des principaux facteurs qui contrôle les populations de phytoplancton bien que certaines espèces puissent éviter les prédateurs. Le mésozooplancton ingère 40 à 100 % de la production phytoplanctonique mais *Phaeocystis* sp. est évitée (Davies & al., 1992). Dans ce cas, une proportion plus importante de la biomasse phytoplanctonique sédimente. Par contre, Reid & al. (1990) pensent que, en Mer du Nord et dans les mers adjacentes, le broutage du zooplancton ne contribue pas de façon significative à la réduction du phytoplancton juste après les blooms du printemps et de l'automne.

Il est raisonnable de penser que l'efficacité écologique (rapport de la production secondaire sur la production primaire) dépend de nombreux facteurs (régions, composition des communautés phytoplanctoniques, taux de croissance et tailles relatives des proies et des prédateurs). Il semble toutefois que l'efficacité écologique est plus élevée dans les régions centrale et nord que dans la Baie Sud et les zones côtières.

Dans les régions stratifiées et notamment au niveau de la sous-région 1, la distribution du zooplancton est fortement associée au gradient de densité vertical. Après la chute du bloom de phytoplancton, au printemps, les vieux stages copépodites de *Calanus finmarchicus* commencent une migration verticale nyctémérale pour finalement entrer dans une phase de diapause (Krause & Trahms, 1982). Les données relatives à la sous-région 1 sont fortement imprégnées du FLEX'76 expériment que nous détaillerons par la suite. Il est d'ores et déjà intéressant de mentionner que l'on retrouve le même type de problème soulevé auparavant, à savoir le rôle et l'impact du zooplancton sur l'écosystème: Williams & Lindley (1980 b) considéraient que la

pression de consommation était un facteur réduisant le stock de phytoplancton au printemps 1976. Cependant, le retard de la production secondaire sur la production primaire indiquait qu'une portion considérable de la biomasse phytoplanctonique n'était pas ingérée par les copépodes mais qu'elle a pu être consommée par les bactéries et les protozoaires.

1.1.2.3 Les poissons.

Au total, 224 espèces de poissons pélagiques et démersaux ont été enregistrées en Mer du Nord dont les tailles varient entre 5 cm (*Pomatoschistus* sp.) et 10 m (*Cetorhinus maximus*) (NSTF (3)). On estime que 20 de ces espèces représentent 95 % de la biomasse totale des poissons dont beaucoup font l'objet d'une pêche commerciale. A partir de la production totale des poissons, Daan & al. (1990) considèrent qu'environ 1/3 est consommé par les poissons eux-mêmes, 1/3 est utilisé par d'autres prédateurs ou tués par les maladies et enfin 1/3 est directement utilisé par l'homme.

La croissance et la survie des poissons pendant leur vie planctonique dépendent des conditions nutritives, des niveaux de prédation et du transport des larves vers des aires favorables de développement (nurseries). En effet, la dispersion des larves de poisson, et ce jusqu'à leur métamorphose en petit poisson (approximativement 1 à 7 mois après la ponte selon les espèces), est largement déterminée par la circulation de l'eau. Cette période est critique car elle détermine l'abondance des classes annuelles. Les marges côtières peu profondes et surtout la Baie Sud sont des zones primordiales pour les juvéniles de nombreuses espèces de poissons.

Le microzooplancton semble jouer un rôle déterminant dans le développement des larves de poissons, c'est ainsi que les larves de hareng consomment du zooplancton dont la taille est inférieure à 1 mm. Les nauplii de copépodes semblent être un composant essentiel de leur ration alimentaire (Mullin, 1988).

Quelques espèces de poissons entreprennent une migration annuelle entre la Mer du Nord et des mers adjacentes (ex: le maquereau); d'autres migrent en Mer du Nord exclusivement (ex: le hareng) (NSTF (3)).

1.1.2.4 Bactéries - Matière Organique Dissoute (DOM) - Matière Organique Particulaire (POM).

Le rôle des bactéries en tant qu'organisme clé dans le cycle des matières organiques n'était pas reconnu jusqu'au début des années 1970. Cependant, il existe une grande incertitude sur leur fonction: quelle proportion du flux de carbone, allant vers les niveaux trophiques supérieurs, passe par les bactéries ?

Les observations de Joint & Williams (1985) indiquent que les micro-hétérotrophes sont des organismes relativement peu importants pour la chaîne nutritive (sauf par leur contribution

apportée à la reminéralisation) alors que des considérations théoriques aboutissent à une conclusion inverse (Newell & Lindley, 1984). Selon Billen & al. (1990), il existe deux voies possibles:

- un 'shunt' de la chaîne nutritive classique car l'activité bactérienne peut résulter en une rapide reminéralisation d'une partie des matières issues de la production primaire, ce qui représenterait une perte pour le zooplancton.
- un 'link' entre les produits dissous de la production primaire et la production des niveaux supérieurs car les bactéries peuvent initier une nouvelle chaîne nutritive vers la chaîne nutritive classique zooplancton-poissons via les protozoaires.

La biomasse bactérienne a bien souvent été décrite par le fameux 'million de bactéries par millilitre'. Billen & al. (1990) ont compilé les données existantes sur l'abondance et la biomasse bactérienne en Mer du Nord: ils ont mis en évidence des variations saisonnières ainsi que géographiques. Le fait le plus marquant est un retard du pic de biomasse bactérienne, avec un délai d'environ 7 à 10 jours, sur le pic de biomasse phytoplanctonique. Selon les données, ce délai semble être une tendance générale pour toute la Mer du Nord et après chaque bloom de phytoplancton.

Dans les zones stratifiées, on observe des biomasses bactériennes plus faibles sous la pycnocline. Durant l'été et dans des zones bien mélangées, ils observent des biomasses plus faibles et moins fluctuantes. L'hiver est marqué, dans toutes les aires, par une abondance bactérienne qui chute à $0.2-0.5 \cdot 10^6$ bactéries/ml.

La production bactérienne est d'environ $20 \text{ g C/m}^2/\text{an}$ dans la zone continentale côtière et la proportion de la production primaire nette utilisée est estimée à 57 % alors que pour les régions centrale et nord, ce pourcentage doit être beaucoup plus faible (Billen & al., 1990). Dans les régions stratifiées, la plus grande partie de la production primaire est probablement consommée par le zooplancton.

Les données de la Mer Celtique, dont les caractéristiques sont comparables à la partie centrale de la Mer du Nord, indiquent une biomasse moyenne annuelle de $2.5 \mu\text{g C/l}$ et une production bactérienne annuelle de $2.2 \text{ gC/m}^2/\text{an}$ (Joint & Pomroy, 1987). Nielsen & Richardson (1989) ont mesuré l'abondance, la biomasse et la production bactérienne à l'est de la région 2b en mars et mai/juin 1988: les rapports des biomasses bactéries/phytoplancton sont plus élevés que ceux des zones sud indiquant une importance relative plus grande des processus bactériens. Les biomasses de pré-bloom (mars) et de post-bloom étaient respectivement de 1.6 et $2.7 \mu\text{g C/l}$ pour les bactéries et de 0.1 et $0.3 \mu\text{g C/l}$ pour les nanoflagellés hétérotrophes.

Le rôle de la DOM (matières organiques dissoutes) est mal connu car la plus grande partie des composés n'ont pas été identifiés. En été, les concentrations de DOM augmentent dans toute la Mer du Nord et les pics de DOM suivent généralement ceux du phytoplancton. Cette succession indique que la biosynthèse phytoplanctonique s'oriente vers des produits d'accumulation

(carbohydrates, lipides) qui sont relâchés quand les réservoirs intracellulaires phytoplanctoniques sont pleins, une fois que les nutriments sont épuisés (Brockmann & al., 1990).

Les concentrations de DOC (carbone organique dissous) varient généralement entre 0.5 et 2 mg C/l (Williams, 1975) et peuvent atteindre des valeurs beaucoup plus hautes (5 mg C/l) pendant des blooms de *Phaeocystis* sp. (Eberlein & al., 1985; Billen & Fontigny, 1987).

Dans les régions stratifiées, Postma & Rommets (1984) et Cadée (1986) trouvent que les plus hautes concentrations de POC (carbone organique particulaire) sont localisées dans les eaux de surface et au printemps. Au-dessus de la thermocline, une relation linéaire entre les concentrations de POC et de chlorophylle a souvent été mise en évidence. Cependant, les mesures de POC ne sont pas très utiles pour l'estimation de la biomasse phytoplanctonique car il n'est pas possible de faire la distinction entre le carbone détritique et le carbone phytoplanctonique. L'utilisation des rapports isotopiques $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ sont de bons indicateurs de la matière organique d'origine végétale et ces rapports peuvent être utilisés pour distinguer les apports planctoniques des apports terrestre et benthiques (Dauby & al., 1994). Dans des blooms importants, les algues peuvent représenter 100% de la partie labile du POC (Reid & al., 1990).

1.1.3 Utilisation des ressources et conséquences.

La Mer du Nord (surtout la Baie Sud) est l'une des régions les plus industrialisées du monde et ceci entraîne des rejets importants de polluants par des voies directes et indirectes.

Toutefois, la sous-région 1 ne présente pas de problème particulier (NSTF (1)): cette région est éloignée des aires industrialisées de la région sud de la Mer du Nord. L'eau Atlantique est relativement propre et cette région est considérée comme l'une des régions les moins contaminées de toute la Mer du Nord.

La région nord-est des Iles Shetland a une densité de population qui est inférieure à 50 habitants/km². Le tourisme est depuis longtemps une importante activité sur ces îles: la pêche sportive présente un grand intérêt tout le long de la côte.

Le trafic maritime est intense, il est principalement dû aux activités liées à la pêche et à l'exploitation du pétrole. L'implantation des plates-formes de forage, l'existence de canalisations d'hydrocarbure constituent des facteurs à risques pour l'écosystème: la dispersion des hydrocarbures a un impact marqué sur une aire d'environ 2000 km² et des effets plus subtils peuvent survenir sur une aire plus importante. Cette pollution est surtout visible dans un rayon de 5 km autour des plates-formes au niveau de la vie benthique et des poissons (NSTF (4)).

Actuellement, 30 à 40 % de la biomasse des espèces de poissons exploitées commercialement, en Mer du Nord, est prélevée chaque année. En plus de cette capture de poissons cibles, la pêche implique une capture d'espèces non exploitables qui sont éliminées. (NSTF (3)). Le Fladen Ground, le Viking Bank et le Shetland (figure 1.15) sont des terrains de pêche privilégiés. Les poissons prélevés sont essentiellement le hareng et le maquereau (NSTF (4)).

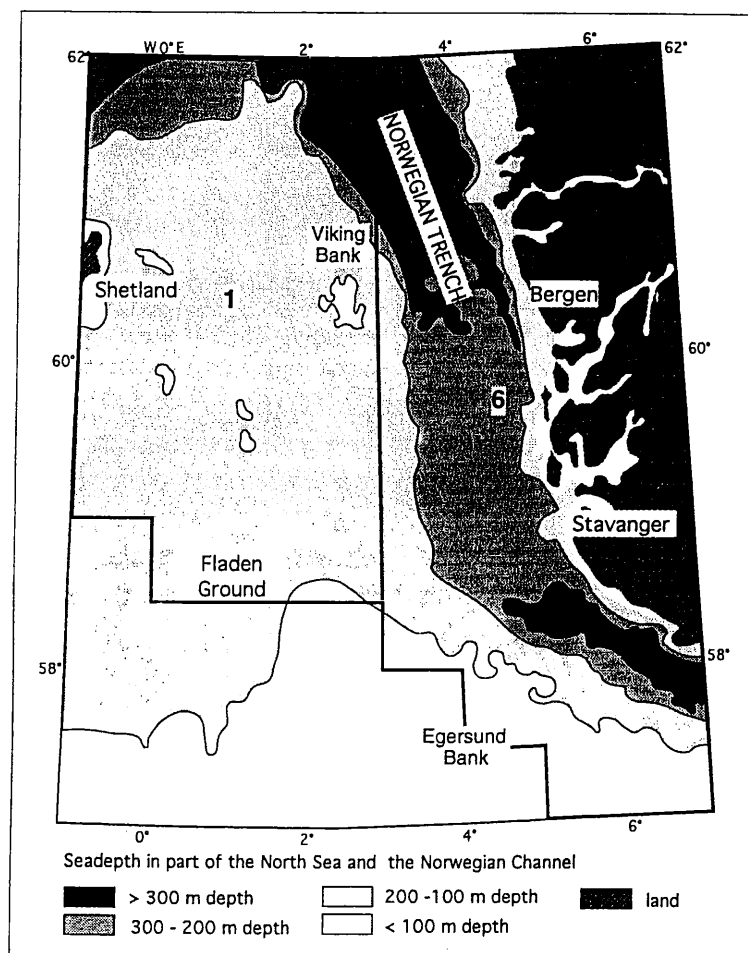


Figure 1.15: zones de pêche dans la sous-région 1. (D'après NSTF (4)).

Il n'y a aucun effet évident d'eutrophisation dans cette région. Rappelons tout de même la définition et les principales conséquences de l'eutrophisation. Le terme 'eutrophisation' provient d'études en eaux douces où il a une définition et une signification claire (Reid & al., 1990). Ce terme était, par la suite, adaptés aux problèmes du milieu marin. La définition de la North Sea Task Force (NSTF (1)) est la suivante: 'Processus d'enrichissement de l'eau de mer avec les nutriments, surtout composés d'azote et de phosphore, conduisant a une augmentation du phytoplancton'. Cette définition concerne donc des pollutions liées aux activités humaines et aux phénomènes naturels (par exemple les 'upwelling'). Les principales conséquences de l'eutrophisation (Brockmann & al., 1990) sont:

- une augmentation générale de la production du phytoplancton et de sa biomasse.
- des changements dans la composition des espèces.
- des changements dans les cycles annuels des écosystèmes.

- une diminution de la diversité des espèces.
- un raccourcissement des chaînes nutritives.
- un épuisement de l'oxygène.
- une mortalité des organismes par manque d'oxygène.

1.2 Modèles écologiques de la Mer du Nord.

Après avoir décrit, de façon très succincte, les principaux 'acteurs' qui interviennent en Mer du Nord, nous focaliserons notre attention sur un des nombreux moyens d'étude des écosystèmes marins: la modélisation écologique.

En fait, la modélisation mathématique est le seul outil scientifique capable d'analyser et de décrire, de façon quantitative, les voies causales entre les phénomènes à différents niveaux de complexité (Fransz & al., 1991). Selon un avis déterministe de Nihoul (1989): 'Le modèle idéal serait nécessairement quadri-dimensionnel et comporterait une infinité de variables d'état. Ce modèle ne serait rien d'autre que la nature elle-même'. En supposant, qu'un jour, nous ayons acquis toutes les connaissances, que nous possédions tous les moyens informatiques nécessaires et que le déterminisme soit prouvé, ce modèle aurait une valeur prédictive si et seulement s'il fonctionnait plus rapidement que la nature elle-même. Réalisable ou irréalisable: là n'est pas notre préoccupation, le plus important est que nous n'en avons pas les moyens actuellement et que cet état de fait nous impose des contraintes. Si nous voulons modéliser un système il est donc nécessaire de simplifier, de se limiter à l'essentiel. Il n'est plus question de parler d'un 'modèle idéal' mais de 'modèles imparfaits' dont les caractéristiques dépendent entièrement de l'image perçue, par le modélisateur, de l'écosystème marin. L'un des principaux buts de la modélisation est d'unifier les concepts fondamentaux afin de mieux comprendre la structure générale du système marin.

Le nombre et la diversité des modèles mathématiques de la Mer du Nord reflètent la grande variété des écosystèmes qui la composent ainsi que les buts spécifiques que se sont fixés les modélisateurs. Notre intention n'est pas de présenter tous les modèles écologiques de la Mer du Nord, mais de donner un aperçu de leur variété et de leurs buts en invitant les personnes intéressées à s'y référer. La liste des modèles que nous mentionnerons ne se veut pas exhaustive: par exemple, les modèles stochastiques ne seront jamais cités.

1.2.1 Les modèles de 'Budget de masse'.

Les premiers modèles que nous abordons ne sont pas des modèles mathématiques mais des schémas couramment appelés 'budget de masse' qui représentent des vues synthétiques et

statiques d'un écosystème. Les valeurs associées aux compartiments et aux flux sont le plus souvent moyennées sur l'année.

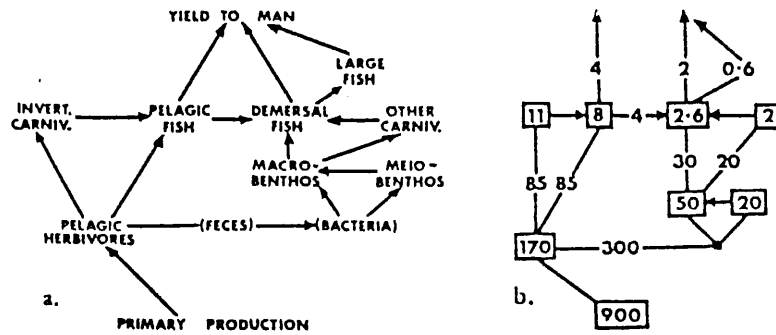


Figure 1.16: Réseau nutritif de la Mer du Nord établie par Steele (1974). a: relations entre les principaux organismes. b: productions annuelles en kcal/m²/an.

Le modèle de Steele (1974) (figure 1.16) est une mosaïque de figures collectées chez d'autres auteurs. Ce modèle a pour objet de décrire le réseau nutritif de la région septentrionale. Alors que l'unité de ce modèle est exprimée en terme d'énergie, Nihoul & Polk (1977) (figure 1.17) établissent les budgets du carbone et de l'azote pour les écosystèmes pélagique et benthique de la zone côtière Belge.

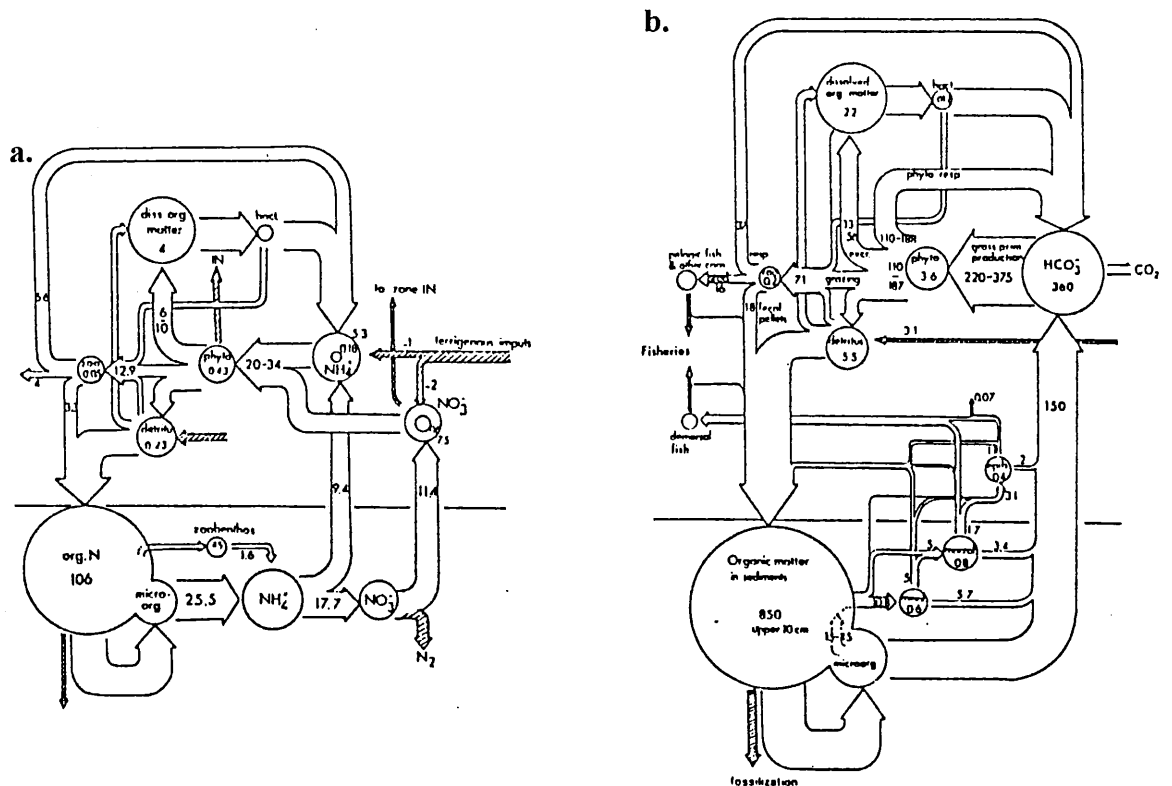


Figure 1.17: Budgets de la zone côtière Belge (Nihoul & Polk, 1977). a: budget en azote. b: budget en carbone. (D'après Fransz & al., 1991).

Une version plus récente est donnée par **Joiris & al. (1982)** (figure 1.18) où l'on peut noter une simplification du diagramme et certainement une meilleure estimation des valeurs associées aux compartiments et aux flux. Le dernier modèle que nous citons est celui de **Billen & al. (1990)** qui établissent un diagramme plus précis sur l'activité du bactérioplancton. Pour la zone continentale côtière (figure 1.19), la production primaire nette annuelle est évaluée à $170 \text{ g C/m}^2/\text{an}$. Leurs estimations indiquent qu'une partie significative de la production primaire nette (environ 57 %) passe au travers du bactérioplancton. Dans la région septentrionale, les données sont seulement disponibles pour le printemps et elles sont peu nombreuses: elles ne permettent pas d'établir un diagramme équivalent, mais la biomasse et la production bactérienne y sont beaucoup plus faibles. Une de leurs conclusions est que l'activité bactérienne semble jouer un rôle déterminant dans le cycle des matières organiques de la zone continentale côtière tandis que son importance relative est plus faible pour les régions centrale et nord où la plus grande partie de la biomasse issue de la production primaire est probablement consommée par le zooplancton.

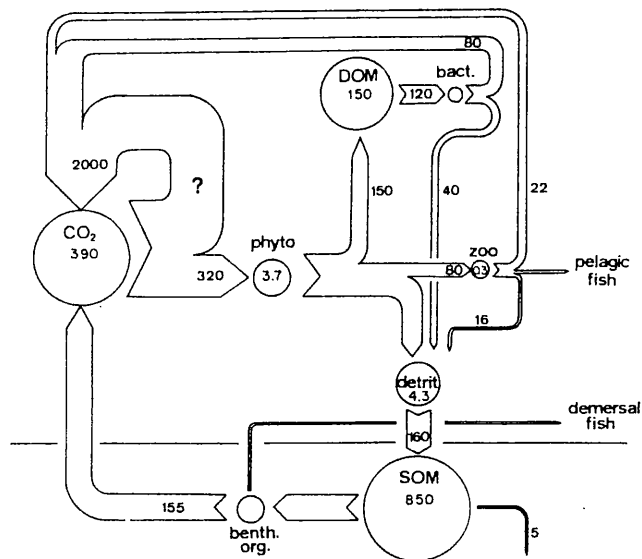


Figure 1.18: Budget annuel du carbone en zone côtière Belge (Joiris & al., 1982). Les biomasses sont exprimées en g C/m^2 ; les flux sont exprimés en $\text{g C/m}^2/\text{an}$.

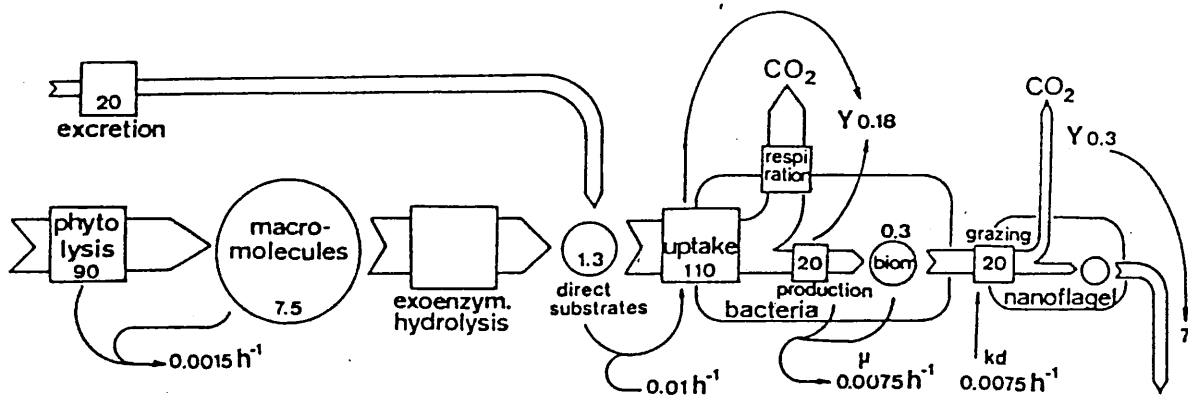


Figure 1.19: Activité du bactérioplancton dans la zone continentale côtière (Billen & al., 1990). Les biomasses sont exprimées en g C/m^2 ; les flux sont exprimés en $\text{g C/m}^2/\text{an}$.

1.2.2 Les modèles mathématiques.

Les modèles mathématiques ou 'de simulation' sont des systèmes de flux qui dépendent du temps et parfois de l'espace ce qui leur confère une valeur prédictive ou tout du moins une valeur explicative. On distingue fréquemment deux extrêmes en ce qui concerne le type des modèles: les modèles 'diagnostiques' ou 'orientés processus' associés à une description fine de l'espace d'état et les modèles 'métagnostiques' ou 'orientés système' dans lesquels la représentation de l'espace physique est soignée (Nihoul, 1993). Un modèle qui bénéficie des avantages des deux types précédents est dit 'prognostique'. L'utilisation de cette terminologie nécessite l'emploi de comparatifs (plus, moins, aussi) si l'objectif est de comparer des modèles: un modèle est plus, ou moins, ou aussi diagnostique, ou métagnostique, ou prognostique qu'un autre modèle. Il est clair cependant que les modèles diagnostiques, métagnostiques et prognostiques (sauf peut être un) sont tous des modèles 'imparfaits' alors qu'il existe peut être un modèle prognostique 'parfait' qui ne serait autre que le modèle 'idéal'. Une méthode de classification plus rigoureuse peut être trouvée en utilisant certaines caractéristiques de conceptualisation (nombre de dimension, résolution spatiale) des modèles mathématiques de la Mer du Nord que l'on peut alors regrouper selon sept catégories très distinctes.

1.2.2.1 Les modèles sans dimension spatiale 0D(t).

Les variables d'état ne dépendent, ici, que du temps et l'océan est considéré comme homogène verticalement et horizontalement. L'hydrodynamique du système (advection/diffusion) est le plus souvent négligée. Les équations différentielles sont ordinaires après une intégration verticale des équations différentielles partielles originelles. Le modèle de **Steele (1974)** est représenté par une chaîne nutritive linéaire nutriment-phytoplancton-zooplancton (3 variables d'état). Son but est de simuler l'évolution annuelle de ces composants de l'écosystème en région septentrionale. L'efficacité écologique calculée est de 19 % (en terme de carbone). **Horwood (1974)** réalisait un modèle écologique à 15 variables d'état (nutriment-phytoplancton et les 13 stages de développement d'une espèce de copépode: *Calanus finmarchicus*). Ce modèle était appliqué à l'écosystème du Loch Striven au printemps et en été. L'école Belge développait un modèle destiné à l'étude annuelle de la Baie Sud (**Pichot & Runfola, 1975**): l'accent était mis sur le cycle de l'azote et sur la reminéralisation des niveaux trophiques inférieurs en incluant les micro-organismes (le nombre des variables d'état est de 4). Dans la même école, on trouve les modèles de **Bossicart (1980 a, b)** dont un est une application spécifique au FLEX'76 experiment. Le modèle de **Fransz (1981)** a des buts plus précis: il s'intéresse aux problèmes de l'eutrophisation en Baie Sud au cours de l'année et la description du zooplancton y est déjà très complexe puisqu'il applique une structure bidimensionnelle en classes d'âge des stages de développement où chaque composant peut se nourrir sur trois sources selon des préférences différentes. Le cannibalisme peut être défini explicitement dans ce modèle. Le modèle de **Koslow (1983)** simule le développement du zooplancton en réduisant les niveaux trophiques inférieurs à une simple charge utile ('carrying capacity'). Il teste la validité d'un paradigme d'eau douce à l'environnement marin (Mer du Nord et Atlantique nord-est). Le cycle annuel des nutriments, au large de la côte est de l'Écosse, était simulé par le modèle de **Jones & Henderson (1987)** qui prend en compte, de façon explicite, la

minéralisation de la matière organique décrite par cinq variables d'état (de réfractaire à hautement labile)(figure 1.20). Dans chaque cas, les bactéries pélagiques apparaissent seulement de façon implicite au niveau des taux de décomposition.

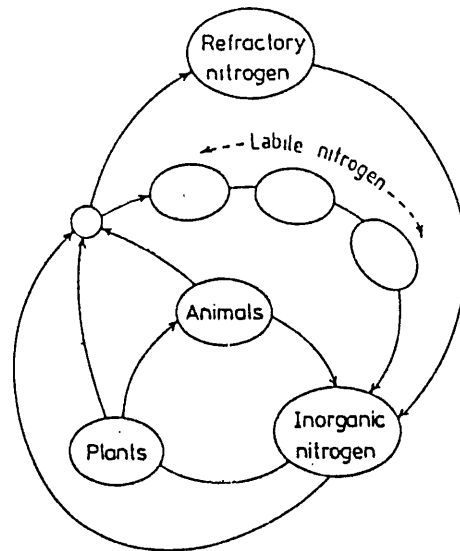


Figure 1.20: schéma conceptuel du modèle de Jones & Henderson (1987).

1.2.2.2 Les modèles unidimensionnels 1D(z,t) sans résolution verticale (modèles 'couches').

Dans ce type de modèle, le transport horizontal (advection/diffusion) est considéré comme négligeable comparé au transport vertical. La structure verticale est représentée par un certain nombre de couches qui peuvent s'échanger des matières par diffusion et/ou advection en supposant qu'une fraction constante de matériel est transportée vers le haut ou vers le bas. Ce sont, le plus souvent, des modèles archaïques qui tentent généralement de simuler une stratification verticale par un système à deux couches. Les modèles de **Steele (1958)** et **Lassen & Nielsen (1972)** ont des structures très comparables et s'inspirent directement du Modèle de **Riley & al. (1949)**. Ces modèles à deux couches étaient appliqués au Fladen Ground et ils ne possèdent que deux variables d'état (phosphate-phytoplancton). La profondeur de la thermocline est fixe et la couche de fond est supposée avoir des propriétés constantes. Cependant, les coefficients de mélange (à l'interface des deux couches) varient au cours de l'année afin de simuler la création de la thermocline au printemps et sa destruction en automne.

1.2.2.3 Les modèles unidimensionnels 1D(z,t) résolus verticalement.

Klein & Coste (1984) ont montré que les échanges de matériels selon la verticale était beaucoup moins simples et qu'une résolution verticale était nécessaire dans de nombreux cas et surtout dans le cas d'une stratification verticale. Dans ce type de modèle, des profils de diffusion turbulente verticale sont introduits pour contraindre mécaniquement la dynamique du plancton. Le plus souvent, ces profils sont issus des résultats de modèles physiques simples ou sophistiqués. Les premiers à avoir utilisé cette structure, pour une application en Mer du Nord, étaient **Radach & Maier-Reimer (1975)**: la colonne d'eau considérée avait une profondeur de 250 m et la résolution verticale était de 2.5 m. Ce modèle simulait le bloom printanier sur une période de 90 jours. Les variables d'état sont les phosphates, le phytoplancton et la lumière. Une de leurs conclusions est que l'auto-ombrage du phytoplancton est une caractéristique essentielle et nécessaire dans les modèles.

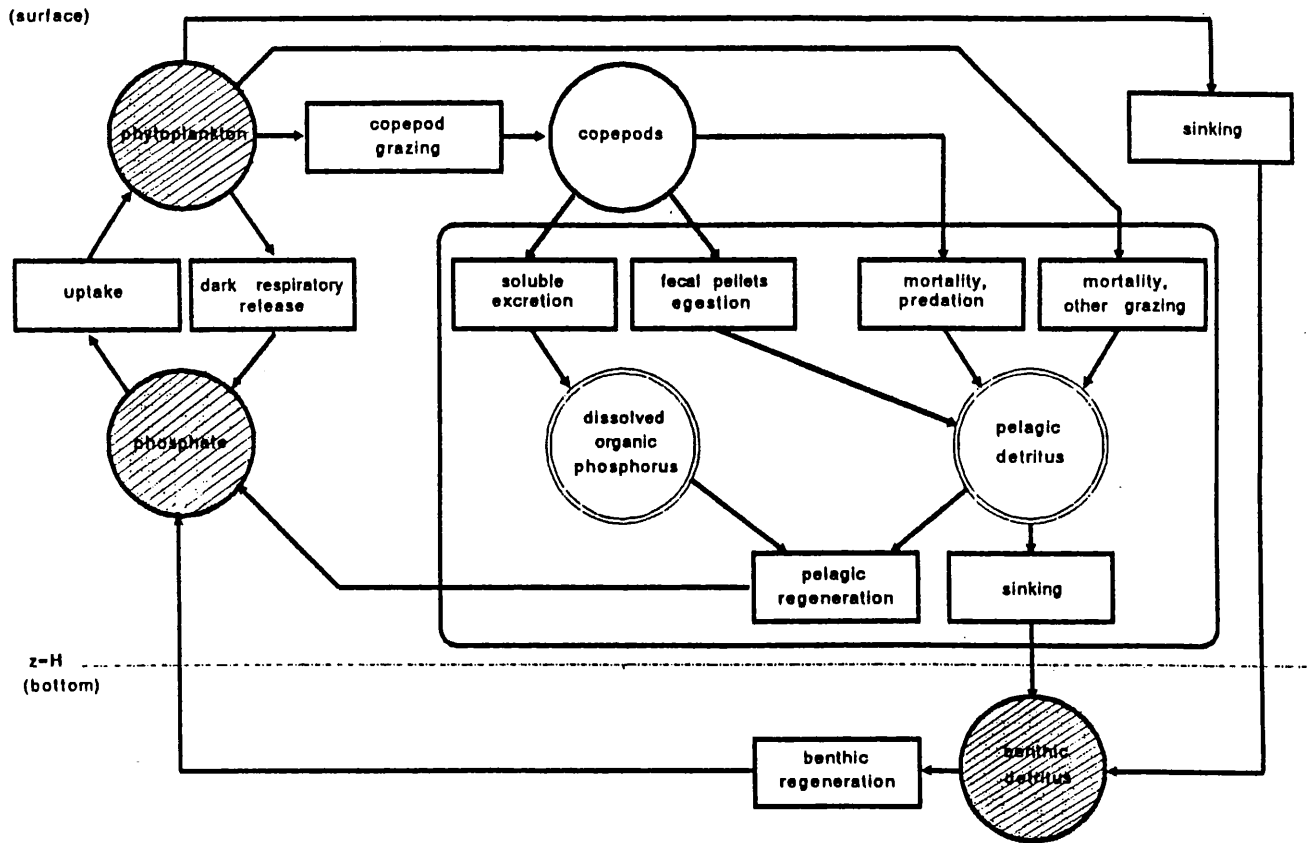


Figure 1.21: Schéma conceptuel du modèle de Radach & Moll (1993). Ce modèle est basé sur le cycle du phosphore. Les variables prognostiques sont représentées par des cercles hachurés et les variables diagnostiques par des cercles blancs. Les variables modélisées indirectement sont indiquées par un double cercle. Les boîtes représentent des processus.

Le modèle de **Steele & Henderson (1976)** accentue la description des compartiments biologiques (1 phytoplancton et 6 zooplanctons). Ce sont des simulations à l'échelle de l'année où la hauteur de la colonne d'eau est beaucoup plus faible (24 m). La stratification haline de la Mer Baltique, au printemps, était simulée par le modèle de **Sjöberg & Wilmot (1977)**. Les modèles de **Radach**

(1980, 1982, 1983) et **Radach & al. (1984)** seront décrits ultérieurement et d'une façon plus détaillée dans le cadre de l'analyse du FLEX'76 experiment. De structure assez similaire à celle du modèle de **Radach & Maier-Reimer (1975)**, le modèle de **Fasham & al. (1983)** simule un bloom printanier en Mer Celtique. Dans le modèle de **Tett & al. (1986)** et selon les travaux de **Droop (1970, 1973 et 1975)**, **Caperon & Meyer (1972)** et d'autres, il y a une distinction entre le processus d'assimilation du carbone et celui de la prise des nutriments en considérant que la croissance du phytoplancton est contrôlée par les concentrations internes des nutriments plutôt que par les concentrations externes dans le milieu. Les trois variables d'état sont la biomasse du phytoplancton exprimée en chlorophylle, un pool interne de nutriments et la concentration externe de ce nutriment. Ce modèle était appliqué dans la région des Iles Sorlingues, en été, où la colonne d'eau a une profondeur de 100m. Dans la partie centrale de la Mer du Nord, **Radach & Moll (1993)** utilisent un modèle à trois variables d'état (phosphates, phytoplancton et détritiques) (figure 1.21) pour simuler le cycle annuel de la dynamique du phytoplancton contraint physiquement et sous des conditions nutritives différentes.

1.2.2.4 Les modèles bidimensionnels 2D(x,z,t) résolus verticalement.

Très peu de modèles écologiques adoptent cette structure. Le seul exemple trouvé, en Mer du Nord, est donné par le modèle de **Evans & al. (1977)** qui utilisent une résolution verticale de 10 m pour une profondeur de 40 m et une résolution horizontale de 1 km pour une distance de 128 km. Le nombre de variables d'état est de cinq (nutriments, phytoplancton et trois zooplanctons). Une particularité est qu'il n'y a pas de limitation par la lumière.

1.2.2.5 Les modèles bidimensionnels 2D(x,y,t) sans résolution horizontale (modèles 'boîtes').

Quand les interactions biologiques deviennent très détaillées, l'approche par les modèles 'boîte' a été sélectionnée pour représenter les distributions horizontales des constituants. Dans ce type de modèle, les équations de continuité ne doivent pas être résolues. L'écosystème de la zone côtière Belge était d'abord simulé par le modèle de **Mommaerts (1978)** qui possède 12 variables d'état. Comme dans le modèle de **Tett & al. (1986)**, une distinction est faite entre l'assimilation du carbone et celle des nutriments où le découplage entre l'absorption et l'assimilation est réalisé. La minéralisation des matières organiques est prise en compte de façon explicite bien que les bactéries pélagiques y soient représentées de façon implicite. Une autre caractéristique importante est que le taux de mortalité du phytoplancton est une fonction de l'état physiologique des cellules basée sur leurs rapports Carbone/Azote. Dans la moitié est de la Baie Sud, le modèle de **Pichot (1980)** découle directement du modèle de 'budget de masse' de **Nihoul & Polk (1977)**. Le modèle hydrodynamique de **Nihoul & Runfola (1975)** fournit le calcul des flux dans les 30 boîtes du modèle. Les limites des boîtes sont basées sur la configuration des lignes de courant calculées par le modèle de circulation résiduelle de **Nihoul & Ronday (1975)**. Le nombre de variables d'état par

boîte est de 4: azote inorganique dissous, phytoplancton, zooplancton et matières organiques dissoutes. Le sédiment y joue un rôle particulier car il agit comme une source pour les nutriments et comme un puit pour les matières organiques mortes. Selon le modèle de **Mommaerts & al. (1984)**, l'efficacité écologique en Baie Sud serait de 12 % (en terme d'azote). Dans cette catégorie de modèle, l'un des plus complexes est certainement celui de **Fransz & Verhagen (1985)** (**modèle SEAWAQ**) (figure 1.22) qui possède 17 variables d'état dans 7 boîtes parallèles réparties le long des côtes Hollandaises. Le but spécifique de ce modèle est d'étudier les problèmes liés à l'eutrophisation des eaux. Le transport résiduel bidimensionnel est calculé par le modèle DELWAQ (Delft Hydraulics Laboratory, The Netherlands). En ce qui concerne les caractéristiques biogéochimiques de ce modèle, on peut noter plusieurs points intéressants: il y a 6 variables d'état pour le phytoplancton (diatomées et autres phytoplanctons, chacune de ces deux classes pouvant être soit du vieux phytoplancton, soit du jeune phytoplancton, soit des spores ou des stages de repos). Selon l'auteur, ce concept permet de simuler de façon satisfaisante le démarrage et le déclin rapide de la biomasse phytoplanctonique, surtout au printemps. Les principaux nutriments sont modélisés (N, P, Si) et les détritiques en suspension ainsi que ceux du fond sont à la fois exprimés en carbone, en phosphore, en azote et en silice. Le zooplancton et les bactéries sont pris en compte de façon implicite. L'efficacité écologique calculée par le modèle est de 5 % (en terme de carbone). Les modèles les plus complexes sont ceux de **Billen (1978)**; **Lancelot & Billen (1985)**; **Billen & Fontigny (1987)**; **Lancelot & Rousseau (1987)** et **Billen & Lancelot (1988)** (figure 1.23). Le modèle global est une mosaïque de sous-modèles (phytoplancton, minéralisations pélagique et benthique): son but est de modéliser les variations saisonnières des concentrations en nutriments et des biomasses phytoplanctoniques dans 7 boîtes géographiques réparties de la Manche jusqu'à la Baie Germanique. Chaque boîte possède ses propres caractéristiques: apports terrigènes, temps de résidence des masses d'eau, salinité, taux de sédimentation, turbidité de l'eau. L'accent est mis sur les effets de l'enrichissement en nutriments, sur la prolifération des colonies du flagellé *Phaeocystis pouchetii* pendant le bloom printanier. Le zooplancton n'est pas modélisé car son rôle, dans cette aire, semble limité. On peut notamment citer le modèle **AMBIO** développé en 1986 par le Groupe de Microbiologie des Milieux Aquatiques (GMMA) à l'Université Libre de Bruxelles (ULB). Partiellement basé sur **AMBIO**, le modèle écologique **PHAEOCYSTIS** était développé dans le cadre du projet de recherche Européen 'The dynamics of Phaeocystis Blooms in Nutrient Enriched Coastal Zones of the Channel and of the North Sea'.

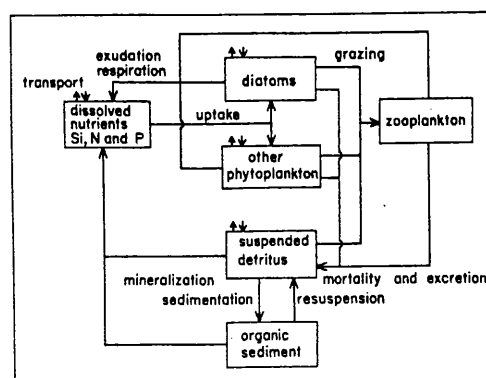


Figure 1.22: schéma conceptuel du modèle de Fransz & Verhagen (1985).

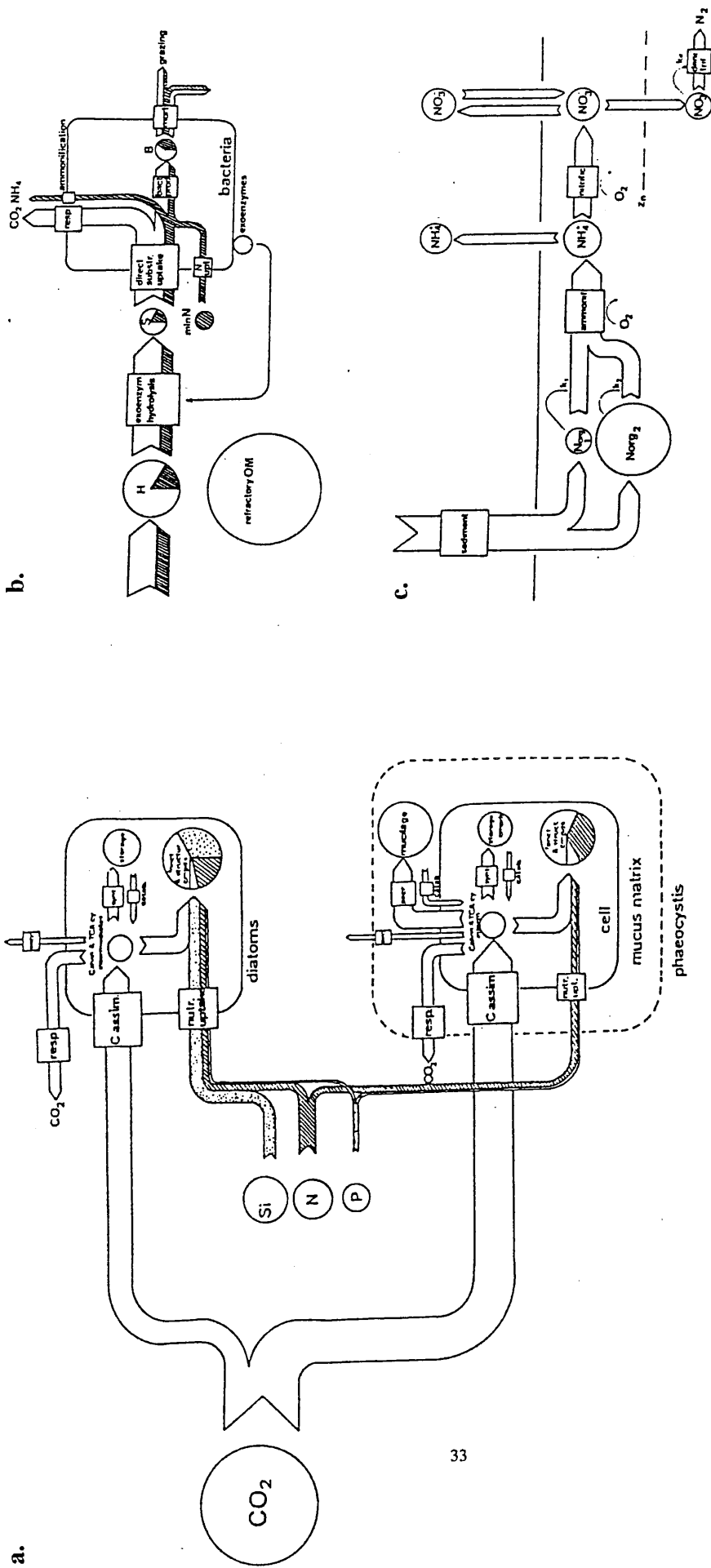


Figure 1.23: schémas conceptuels des modèles de Billen (1978), Lancelot & Billen (1985), Billen & Fontigny (1987), Lancelot & Rousseau (1987) et Billen & Lancelot (1988). a: sous-modèle du métabolisme du phytoplancton (Lancelot & Rousseau, 1987). b: processus de base impliqués dans l'utilisation bactérienne des matières organiques selon le modèle HSB. Les flèches sombres indiquent les flux de l'azote. H: matériel organique de haut poids moléculaire (biopolymères); S: substrats organiques de faible poids moléculaire (substrats directs); B: biomasse bactérienne; min N: formes minérales de l'azote (ammonium, nitrates, nitrites) (Billen & Fontigny, 1987). c: modèle de minéralisation de l'azote dans le sédiment (Lancelot & Billen, 1985).

1.2.2.6 Les modèles bidimensionnels 2D(x,y,t) résolus horizontalement.

Le modèle de **Dubois & Adam (1976)** étudiait la distribution du phytoplancton et du zooplancton (variables d'état), en Baie Sud, sur une aire de 215x345 km². Les nutriments contraignent, de façon implicite, le système. L'un des buts spécifiques est d'analyser la distribution en taches du plancton: le modèle génère une 'onde écologique' provoquée par l'effet proie-prédateur lui-même. Cette onde contribue à la formation de la tache et elle se propage à une certaine vitesse, indépendamment des mouvements par advection et diffusion. Le courant résiduel est calculé par le modèle de **Nihoul & Ronday (1975)**. Au nord-est de l'Angleterre, le modèle de **Horwood (1982)** essaye d'interpréter la distribution bidimensionnelle de la biomasse phytoplanctonique sur une aire de 300x250 km². Les variables d'état sont: un nutriment limitant et le phytoplancton. La biomasse du zooplancton est utilisée pour fermer le système. Les valeurs de production primaire moyenne calculées sont beaucoup trop faibles (137 mg C/m²/jour). Pour une grande partie de la Mer du Nord, le modèle **MANS (Management Analysis North Sea) -DYNAMO (Delft Hydraulics and Rijkswaterstraat, The Netherlands)** est un outil pour l'analyse de l'eutrophisation. Le transport est déterminé par le modèle hydrodynamique **WAQUA** qui utilise des cellules de 16x16 km². Les limites sud et nord du domaine d'étude sont respectivement le détroit de Douvres et la latitude de 56°N. Les principaux nutriments (N, P, SI) ainsi que les diatomées et les autres phytoplanctons constituent les variables d'état du modèle.

1.2.2.7 Les modèles tridimensionnels 3D(x,y,z,t) résolus horizontalement et verticalement.

Ces modèles métagnostiques sont encore peu nombreux car les ressources informatiques qu'ils requièrent sont importantes. D'autre part, la partie écologique de ces modèles est généralement très simple car la modélisation des processus hydrodynamiques complexes mobilise la plus grande partie des ressources disponibles. Dans ce type de modèle, un compromis doit être trouvé entre le réalisme et la faisabilité (**Nihoul, 1992**). Le modèle **NORWECOM (Institute of Marine Research, Norway)** simule les écosystèmes de la Mer du Nord, du Skagerrak et du Kattegat. La partie biogéochimique est basée sur le modèle de **Asksnes & Lie (1990)**. Les nutriments (N, P, SI), les détritiques (azote organique mort), les diatomées, les flagellés et la lumière dans la colonne d'eau sont des variables d'état. Malgré l'importance du zooplancton en Mer du Nord, il n'est pas modélisé. Le modèle de **Delhez & al. (1993)** et **Delhez & Martin (1994)** a l'énorme avantage de tenir compte d'une chaîne nutritive fermée (figure 1.24). Le domaine de simulation est beaucoup plus étendue puisqu'il englobe toutes les mers du PCNOE (Plateau Continental Nord-Ouest Européen). L'un des points faibles de ce modèle est qu'il ne tient compte que d'un seul nutriment (azote inorganique total) alors que les phosphates et les silicates peuvent être limitants selon les régions et les espèces de phytoplancton. Cependant, si de telles modifications étaient apportées au modèle il serait alors nécessaire d'accroître la complexité de la structure globale en créant, par exemple, une autre variable d'état pour les diatomées.

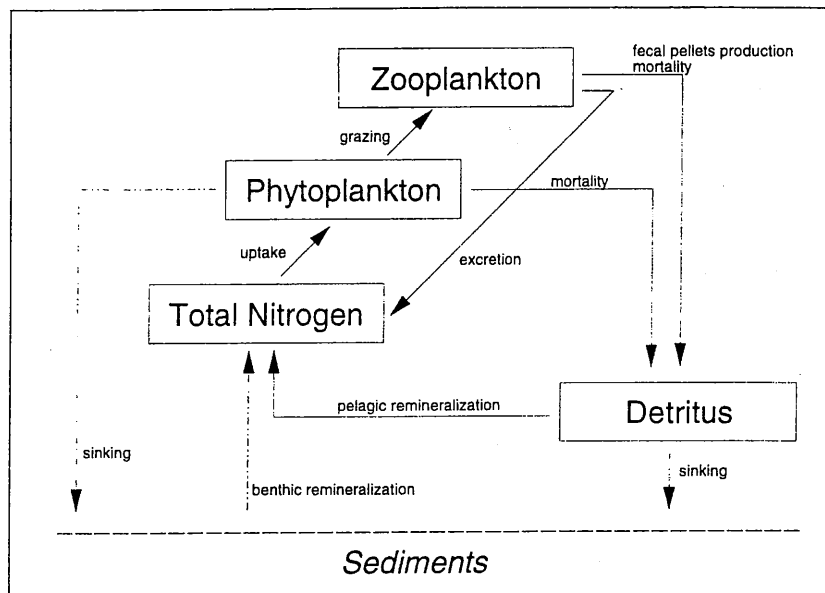


Figure 1.24: schéma conceptuel du modèle écologique qui est intégré au modèle écohydrodynamique 3D de Delhez & al. (1993).

Chapitre II

2.1 Observations et mesures pendant le FLEX'76 experiment.

2.1.1 Les origines et les buts du FLEX'76 experiment.

Sous l'impulsion de L'ICES (International Council for the Exploration of the Sea) et de JONSIS (Joint North Sea Information System) un grand nombre de bateaux (16) et de scientifiques d'origines et de spécialités différentes prenaient part au JONSDAP'76 (Joint North Sea Data Acquisition Programme 1976). Le nombre des publications (119 contributions au moment de la parution du FLEX Atlas) démontre l'importance et l'intérêt scientifique de cette expérience unique et passionnante.

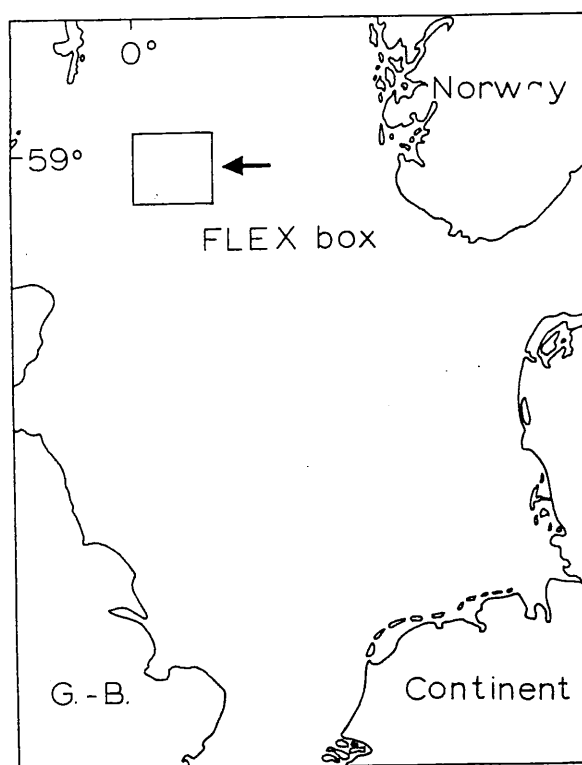


Figure 2.1: Position de la boîte du FLEX en Mer du Nord. (D'après Gieskes & Kraay, 1980). FLEX'76 experiment.

Le groupe JONSIS organisait successivement 3 projets de recherches (JONSDAP, JONSDAP'73 et JONSDAP'76). Le dernier de ces projets était associé à un groupe de scientifiques allemands du Sonderforschungsbereich 'Meeresforschung' (SFB 94). Les buts de ces deux programmes (respectivement INOUT et FLEX) étaient très différents mais complémentaires.

Le programme INOUT tentait de caractériser la circulation résiduelle de la Mer du Nord en couvrant la période du 15 mars au 23 avril 1976.

Le FLEX'76 (Fladen Ground experiment 1976, 25 mars au 13 juin 1976) était une étude interdisciplinaire qui avait pour objet de rechercher les facteurs responsables de l'apparition du bloom printanier de phytoplancton dans la région septentrionale de la Mer du Nord. L'éclairement, l'état de la mer, la turbulence, l'advection, la stratification verticale, les concentrations des nutriments, la reminéralisation et les interactions biologiques étaient autant de facteurs à étudier pour comprendre la mécanique d'un bloom. Dans cette optique, l'aire du Fladen Ground était choisie en pensant que les mouvements des masses d'eau seraient faibles et qu'il n'y aurait pas de zones frontales importantes (Dooley, 1974).

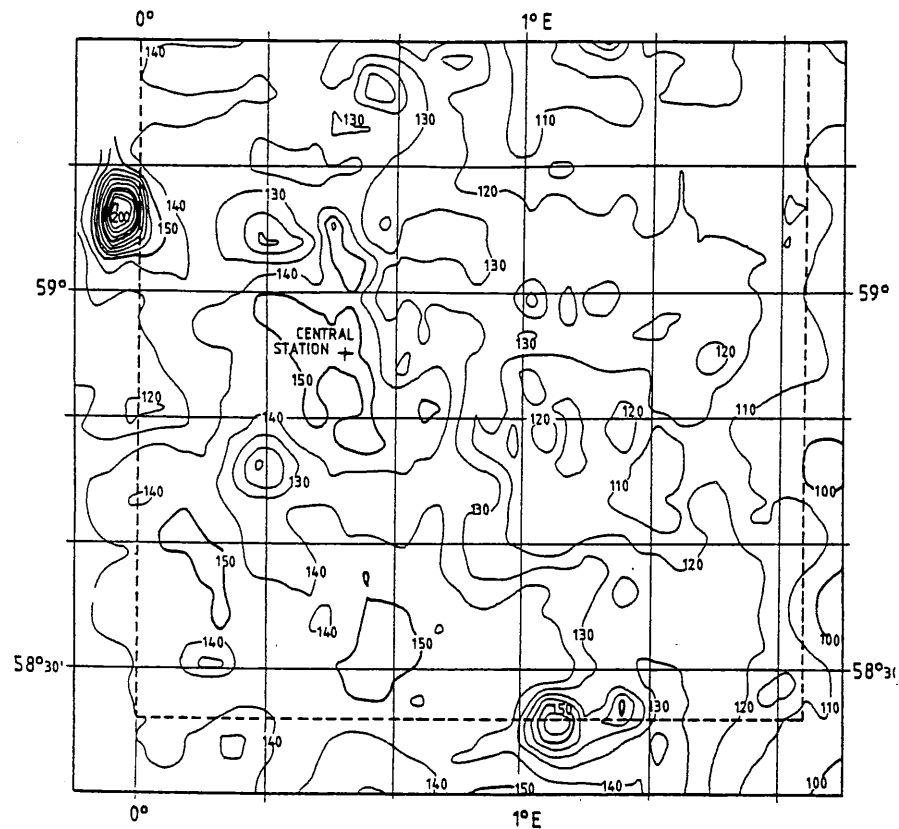


Figure 2.2: Bathymétrie (profondeurs en mètres) dans la boîte du FLEX et position de la Station Centrale. (D'après le FLEX Atlas). FLEX'76 experiment.

Un grand nombre de difficultés surgissaient surtout par un manque d'expérience dans ce domaine (Lenz & al., 1980) :

- les échelles spatio-temporelles caractéristiques des taches de plancton étaient encore très peu connues à cette époque et donc ils avaient une grande difficulté à déterminer la fréquence des échantillonnages.
- personne jusque là n'avait essayé de mesurer autant de paramètres physiques, chimiques et biologiques pendant une si longue période de temps. Deux années après le FLEX'76, certaines analyses, certains comptages et triages n'étaient pas encore terminés.

La stratégie d'échantillonnage était un point très délicat : idéalement le bateau doit rester en contact étroit avec la même masse d'eau pour minimiser les effets de l'advection et de la distribution en taches. Cependant, dans le cas du FLEX, des études précédentes montraient que cette stratégie n'était pas souhaitable en raison du cisaillement des courants. Pour s'en convaincre nous aurons l'occasion de comparer les résultats du FLEX'76 (station centrale fixe) et ceux du REFLEX'83 (bouée dérivante). Par conséquent, il était décidé d'entreprendre une étude sur un carré de 100 km de côté ('boîte' du FLEX, figure. 2.1) à la fois pour une étude horizontale des paramètres physiques et des distributions des constituants chimiques et biologiques, mais aussi pour une étude intensive sur la structure de la colonne d'eau en un point géographique bien précis situé approximativement au centre de la boîte FLEX (Station Centrale : Lat. 58°55'N Lon. 0°32'E, 155 m de profondeur, Fig. 2.2).

2.1.2 Structure physique de la colonne d'eau à la Station Centrale.

Nous n'envisageons pas ici de donner une description détaillée de toutes les grandeurs physiques qui ont été mesurées à la Station Centrale. Seules la température, la turbulence verticale, les propriétés optiques et les influences hydrodynamiques seront abordées afin d'apprécier les principaux facteurs qui conditionnent la dynamique de l'écosystème.

Nous tenterons de vérifier l'hypothèse de l'homogénéité horizontale que nous utilisons pour la construction des modèles 1D physiques et biologiques.

2.1.2.1 Structure thermique et turbulence.

Selon Soetje & Huber (1980) la distribution de la température dans la colonne d'eau est déterminée par deux forces météorologiques externes : le flux de chaleur net à l'interface air-mer et le transport de chaleur dans la colonne d'eau par les processus de mélange. Ces processus de mélange sont engendrés d'une part par la friction du vent sur la surface de l'eau et par les courants de marée qui génèrent essentiellement une turbulence sur le fond. Cette turbulence est générée par un gradient vertical de vitesses. Dooley (1979) remarquait les effets d'une telle turbulence par la haute turbidité des eaux de fond dans l'aire de la Clyde où les courants sont faibles et où les caractéristiques hydrographiques sont similaires à celles du Fladen Ground. Pendant le FLEX'76, Davies & Payne (1984) qui mesuraient les flux de sédimentation, constataient qu'il y avait une augmentation du matériel collecté dans les trappes situées près du fond (jusqu'à 50 m au-dessus du fond). Ils concluaient que cela ne pouvait être dû qu'à une resuspension du matériel de fond. Wandschneider (1980, 1983) notait la présence de formes phytoplanctoniques, vivant normalement sur le fond, au niveau des couches de surface (avant le bloom principal).

La figure 2.3 représente la structure thermique de la colonne d'eau pour toute la période du FLEX, à la Station Centrale. L'évolution thermique de la colonne d'eau peut être divisée en 2 périodes (Soetje & Hubert, 1980):

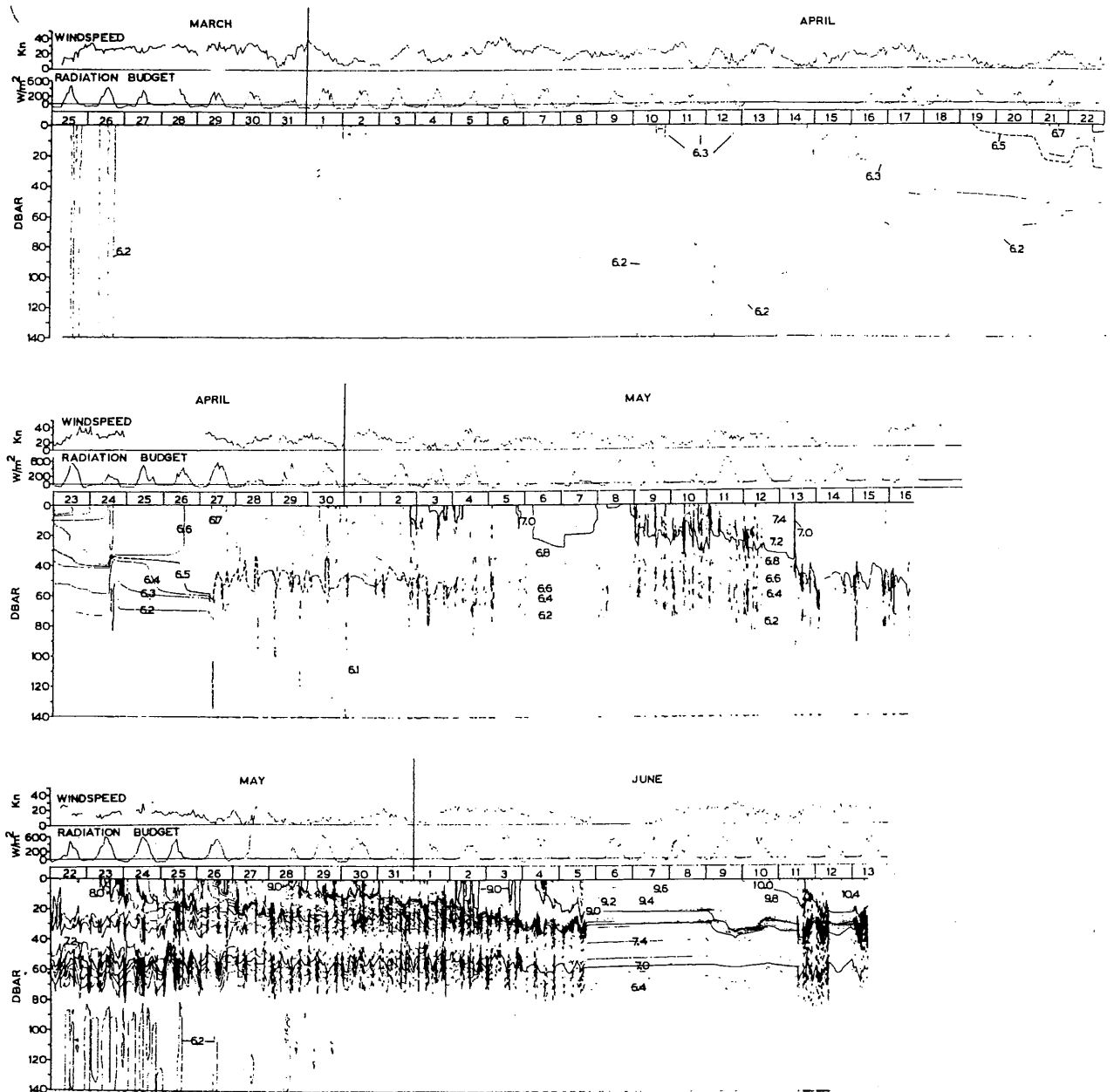


Figure 2.3: évolution de la température ($^{\circ}\text{C}$) dans la colonne d'eau de la Station Centrale. La vitesse du vent (à 10 mètres au-dessus de la surface) ainsi que le budget radiatif sont aussi indiqués. (Soetje & Hubert, 1980). FLEX'76 experiment.

- Période du 26 mars au 14 avril: pendant cette période, le flux net de chaleur en surface était souvent nul sur une période de 24 heures. Les vents étaient relativement forts et les tensions de surface étaient importantes. La distribution verticale de la température était homogène (6.2°C) jusqu'au 14 avril. Après cette date on assistait à un réchauffement progressif des couches supérieures qui atteignaient une température de 6.3°C le 17 avril.

- Période du 17 avril au 13 juin: le flux net de chaleur (périodes de 24 heures) devenait positif et les vents avaient, en moyenne, diminué d'intensité. Du 17 au 20 avril, les premiers signes d'une faible stratification thermique apparaissaient : la température de surface atteignait 6.7°C. La thermocline principale s'installait à une profondeur d'environ 60 m avant le 27 avril. Entre le 10 et le 12 mai les vents sont faibles et cette période était caractérisée par l'apparition d'une seconde thermocline à une profondeur de 15 m avec une eau de surface qui atteignait une température de 7.6°C. Le 13 et le 14 mai, une tempête (forte intensité du vent) homogénéisait les couches de surface et les deux thermoclines fusionnaient : la température de surface retombait à 7°C. Le 22 mai une nouvelle thermocline se formait et la température de la couche supérieure atteignait 7.7°C. L'apparition d'une troisième thermocline avait lieu le 23 mai et on assistait encore a un réchauffement des eaux de surface (température de 8.2°C). Le 27 mai cette dernière thermocline était détruite et elle se reformait le jour suivant. A partir du 31 mai, la structure thermique était caractérisée par deux thermoclines (25 et 60 m) jusqu'à la fin de la période. La température de surface atteignait alors une valeur de 9.2°C.

2.1.2.2 Mesure des paramètres optiques.

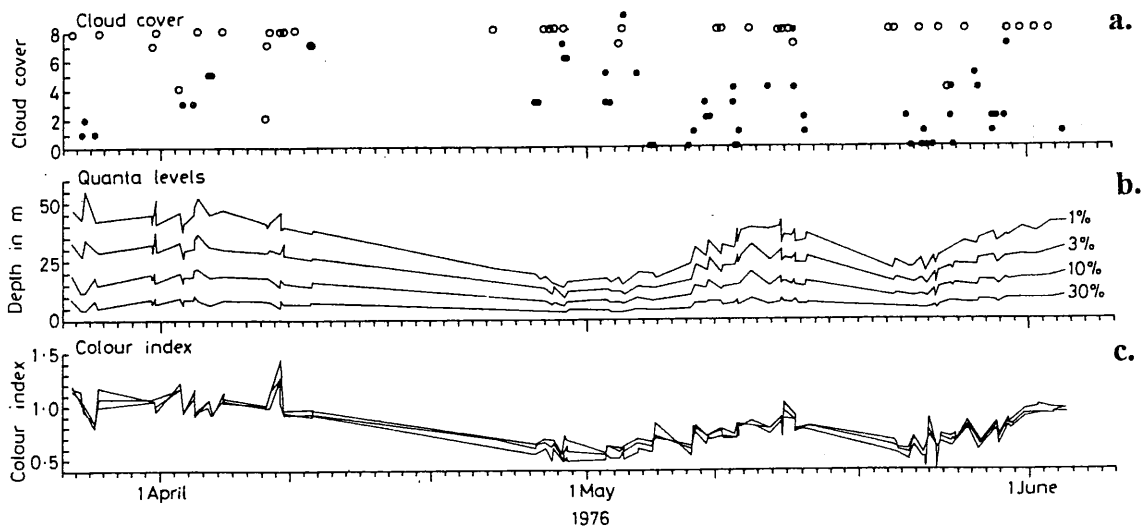


Figure 2.4: mesures de quelques paramètres optiques à la Station Centrale. a: couverture nuageuse (octas). b: niveaux de l'éclairement (quanta) dans la gamme des longueurs d'onde 350-700 nm. c: indice de couleur de la mer obtenus à 0, 1 et 2 mètres. (Højerslev, 1982). FLEX'76 experiment.

Une autre caractéristique physique importante de la colonne d'eau est sa capacité à transmettre l'énergie lumineuse nécessaire à la croissance des algues. Les eaux du Fladen Ground appartiennent aux classes optiques II et III (Højerslev, 1982) selon la classification de Jerlov (1976). Les mesures optiques au sein de la colonne d'eau montrent les changements de concentration et de composition des matières en suspension. La figure 2.4 indique que la couverture nuageuse n'était pas le seul facteur qui modifiait la pénétration de la lumière en profondeur. Dans le spectre visible de la lumière (350-700 nm), la profondeur de la couche

euphotique (définie comme 1% de la luminosité de surface) montrait une grande variation temporelle. Autour du 30 avril et du 23 mai, les faibles profondeurs de la couche euphotique correspondaient à deux blooms phytoplanctoniques que nous analyserons par la suite.

2.1.2.3 Validité de l'hypothèse de ' l'homogénéité horizontale'.

La modélisation écohydrodynamique de la colonne d'eau et la validation des résultats du FLEX dépendent de la validité de l'hypothèse de ' l'homogénéité horizontale'. En d'autres termes, si les influences hydrodynamiques (circulations transitoire et résiduelle) ont entraîné de fortes perturbations tant au niveau des paramètres physiques qu'au niveau des constituants chimiques et biologiques, toutes tentatives de simulation avec un modèle unidimensionnel (selon la verticale) seraient vouées à l'échec.

D'autres facteurs, tous aussi importants que les influences hydrodynamiques peuvent entraîner une inhomogénéité horizontale : la distribution en taches des organismes planctoniques, la migration horizontale des organismes de taille importante (et qui sont donc indépendants du mouvement des masses d'eau).

Dans le premier chapitre, nous avons mentionné que la circulation résiduelle de cette région était l'une des plus faibles de toute la Mer du Nord. Cependant la circulation transitoire qui est principalement générée par les vents, les tempêtes et les courants de marée pouvaient être à l'origine de fortes perturbations au niveau de la Station Centrale.

Un des premiers moyens que nous utiliserons pour caractériser les perturbations provoquées par l'advection est l'analyse de la structure thermique à la Station Centrale (figure 2.3): Soetje & Hubert (1980) constataient qu'il y avait un excès du contenu en chaleur qui pouvait être provoqué par une advection à long terme dont la signature était l'augmentation lente de la température du fond.

La variabilité des paramètres optiques mesurés est aussi un bon indicateur d'une éventuelle advection : c'est le cas, par exemple, de l'index de couleur de la mer et du niveau de lumière dans la colonne d'eau exprimé comme un pourcentage de la luminosité de surface (figure 2.4). Ces deux paramètres sont constants pendant la journée et donc indépendant des conditions lumineuses de surface. Si des variations journalières survenaient (le 9 avril par exemple), elles étaient dues à l'advection des masses d'eau qui avaient des caractéristiques optiques différentes.

Les conservations des masses de l'azote et du phosphore peuvent fournir de précieux renseignements sur d'éventuelles importations ou exportations de matériels dissous et particulaires par advection. Eberlein & al. (1980 a) calculaient les budgets de l'azote et du phosphore pour toute la période du FLEX (figure 2.5). Le seul problème de ces calculs de budget est qu'ils ne tenaient pas compte de la matière organique dissoute (DOM) alors que leur proportion dans la matière organique (OM) est souvent très importante, surtout après un bloom. Cela peut expliquer

le pourcentage de déviation négatif du phosphore pour la période du 2 au 24 mai. Selon les conclusions de Eberlein & al. (1980 a), les changements bruts dans les budgets étaient probablement dus à des processus hydrodynamiques : les pourcentages de déviation pour l'azote et le phosphore évoluent parallèlement. Il semblerait que les principales fluctuations surviennent principalement dans les couches de fond qui avaient un poids beaucoup plus important dans les calculs des budgets car elles étaient très riches en nutriments.

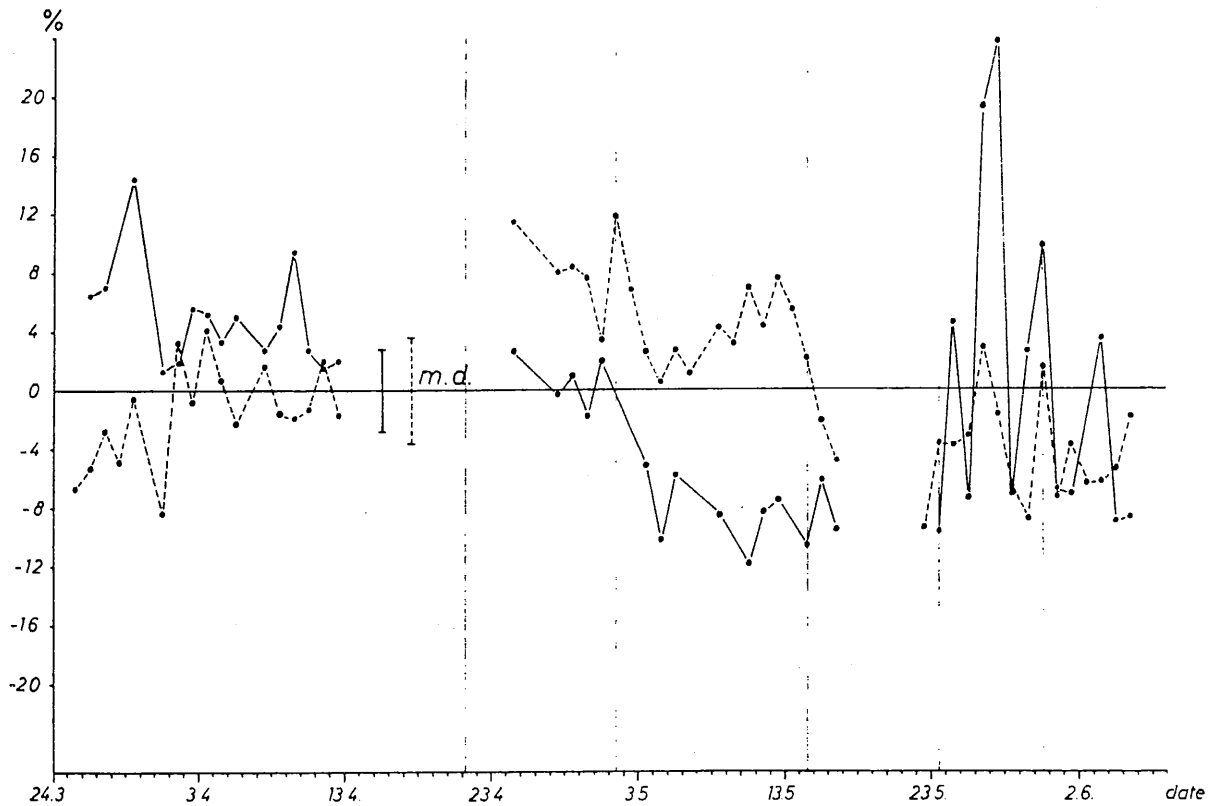


Figure 2.5: pourcentages de déviation par rapport aux valeurs moyennes de l'azote (•----•) et du phosphore (•——•). m.d.: erreur moyenne. (D'après Eberlein & al., 1980 a). FLEX'76 experiment.

Les travaux de Hammer & al. (1979) démontrent qu'il n'y a pas de différence significative pour les concentrations de phosphate autour de la station centrale dans un rayon de 10 Km pour la période du 24 avril au 3 mai. Des travaux équivalents (calculs de budget de l'azote et du phosphore) étaient réalisés par Kattner & al. (1980 a) : il semble que la période du 8 au 13 mai ne donne pas des budgets équilibrés. Ils constataient aussi une forte augmentation des phosphates et de nitrates dans les couches de surface et concluaient que cela pouvait seulement être expliqué par des processus advectifs. Cette augmentation est aussi remarquable au niveau de l'ammonium et il est possible, tout du moins pour le phosphate et l'ammonium, que ces élévations de concentration correspondent partiellement à une reminéralisation par des processus de dégradation bactérienne et à une excrétion par le zooplancton. D'autre part, c'est durant la même période que l'intensité du vent augmente : cette tempête était assez forte pour créer un fort mélange vertical avec, pour conséquence, une homogénéisation des constituants dissous et particulaires et donc une augmentation des concentrations des nutriments dans les couches de surface aux dépens des

couches de fond. Kattner & al. (1980 a) recommandaient de ne pas inclure cette période dans les essais de modélisation. Nous l'avons vu, tous ces calculs de budget ne tiennent pas compte de la DOM (Eberlein & al., 1980 a; Kattner & al., 1980 a) et des erreurs supplémentaires peuvent compliquer l'interprétation des calculs (comportements migratoires des organismes, échanges aux interfaces eau-sédiment et air-mer).

Weichart (1980) mesurait la salinité, l'alcalinité, le PH et la concentration des nutriments à une profondeur de 10 mètres entre le 8 avril et le 4 mai. Il ne notait pas de grandes variations en ce qui concerne la salinité et l'alcalinité et il considérait que les variations du PH et des concentrations des nutriments résultaient avant tout de la distribution en taches des constituants chimiques et biologiques.

Globalement, il apparaît que les avis sont assez partagés : selon Eberlein & al. (1980 a) les influences hydrodynamiques sont faibles à l'exception de la période entre le 8 et le 13 mai. Pour Hammer & al. (1979, 1980) et Weichart (1980), l'advection et la distribution en taches sont faibles pendant le premier bloom (ils n'avaient pas étudié le second bloom du mois de mai). Finalement, Krause & Radach (1980) remarquaient la faiblesse des courants dans le Fladen Ground et ils pensaient que les masses d'eau qui passaient à la Station Centrale avaient une histoire similaire du développement de la vie. D'autre part, Gassmann & Gillbricht (1982) estimaient que leurs analyses étaient compliquées par des mouvements massifs d'eau: en fait, leurs mesures de DOC étaient hautement anormales (Gassmann & Gillbricht, 1982) et ils tentaient d'expliquer cette anomalie par l'influence d'une forte advection.

2.1.3 Distribution des nutriments et limitation de la croissance phytoplanctonique.

2.1.3.1 Distribution des éléments nutritifs.

A la Station Centrale, l'échantillonnage des nutriments était effectué régulièrement toutes les 6 heures. Les figures 2.6, 2.7, 2.8 et 2.9 présentent les évolutions des nutriments les plus importants pour le développement du phytoplancton. Différentes techniques étaient utilisées pour les mesures des concentrations et il était donc nécessaire de calibrer les résultats issus des différentes méthodes : on constate que les résultats sont similaires mais des divergences apparaissent pour les faibles concentrations qui sont principalement localisées en surface (Eberlein & al., 1980 b). Les concentrations de fond (profondeurs supérieures à 90 mètres) de tous les nutriments (sauf l'ammonium) ne montrent pas de variations temporelles jusqu'au 4 mai. Pendant le premier bloom (21 avril au 8 mai) la forte diminution des nutriments inorganiques dissouts dans les couches de surface est presque complètement compensée par l'augmentation de la matière particulaire et selon Eberlein & al. (1980 a) les silicates sont presque totalement épuisés ce qui suggère une limitation de la poussée phytoplanctonique par la silice (à cette période les diatomées sont prédominantes). La nouvelle poussée phytoplanctonique (19-23 mai) est caractérisée par une diminution simultanée des concentrations des phosphates et des nitrates/nitrites mais ce n'est pas le cas pour les silicates

car les diatomées sont pratiquement absentes de la colonne d'eau. A la fin de ce second bloom (23 mai-5 juin), la détermination des facteurs limitants est compliquée par la présence des thermoclines qui isolent certaines couches d'eau. On peut remarquer, cependant, que les concentrations minimales atteintes sont plus élevées que celles pendant la phase de déclin du premier bloom. Selon Eberlein & al. (1980 a), ce second bloom est limité à la couche de mélange (couche d'eau entre la surface et la première thermocline) dans laquelle ils constatent que les nitrates sont complètement épuisés (facteur limitant). Les nutriments de la couche intermédiaire (entre les deux thermoclines) sont présents en quantité suffisante mais le gradient de température limite les échanges avec la couche de mélange. Les concentrations de phosphates dans les couches de fond et intermédiaire sont très fluctuantes et sont peut-être influencées par des processus advectifs. Entre le 9 et le 13 mai (période entre les deux blooms) toutes les concentrations des nutriments augmentent au niveau des couches de surface. Cette augmentation peut être due à deux facteurs: soit une influence hydrodynamique, soit une reminéralisation des nutriments. La reminéralisation de la silice est un processus lent et il est peu probable que cette augmentation soudaine des silicates ne soit attribuable qu'aux processus de reminéralisation. D'autant plus que cette période est caractérisée par des vents forts qui engendrent un important mélange vertical qui homogénéise les couches de surface. Néanmoins, les reminéralisations plus rapides des phosphates et de l'ammonium ne doivent pas être exclues. Le transport latéral des nutriments était peut-être important durant cette période car des eaux riches en nutriments étaient détectées au nord-est de la Station Centrale, à une profondeur de 3 mètres (une valeur maximale de 6 µg at N-NO₃/l y était enregistrée).

L'évolution, dans les couches de surface, des concentrations des nutriments sont grossièrement parallèles sauf pour l'ammonium. Selon Eberlein & al. (1980 b), la reminéralisation des nutriments commence après le premier bloom (le 5 mai). Dans les couches de fond, les concentrations des phosphates augmentent légèrement à partir du 10 mai ce qui ne semble pas être le cas des silicates (faible vitesse de reminéralisation). On observe une augmentation continue de l'ammonium dans toutes les couches et sur toute la période du FLEX. Entre le 30 avril et le 16 mai, les concentrations d'ammonium sont plus importantes dans la couche de mélange. Cette tendance s'inverse entre le 22 mai et le 3 juin (les concentrations les plus élevées se situent au niveau de la thermocline principale). Cette augmentation est attribuée d'une part à la reminéralisation et d'autre part à l'activité excrétoire du zooplancton dont un certain nombre d'espèces effectuent des migrations verticales au travers de la thermocline dans la dernière période du FLEX'76.

2.1.3.2 Limitation de la croissance phytoplanctonique.

Nous l'avons vu, les silicates limitent la croissance des diatomées qui est le groupe majeur du phytoplancton pendant le premier bloom. Qu'en est-il des autres groupes phytoplanctoniques qui n'utilisent pas les silicates ?

Si une limitation de croissance de ces groupes phytoplanctoniques par les nutriments existe, il est important de savoir si l'azote (nitrates + nitrites + ammonium) ou le phosphore (phosphates) est le facteur limitant car nous en déduisons les unités biogéochimiques des modèles écohydrodynamiques.

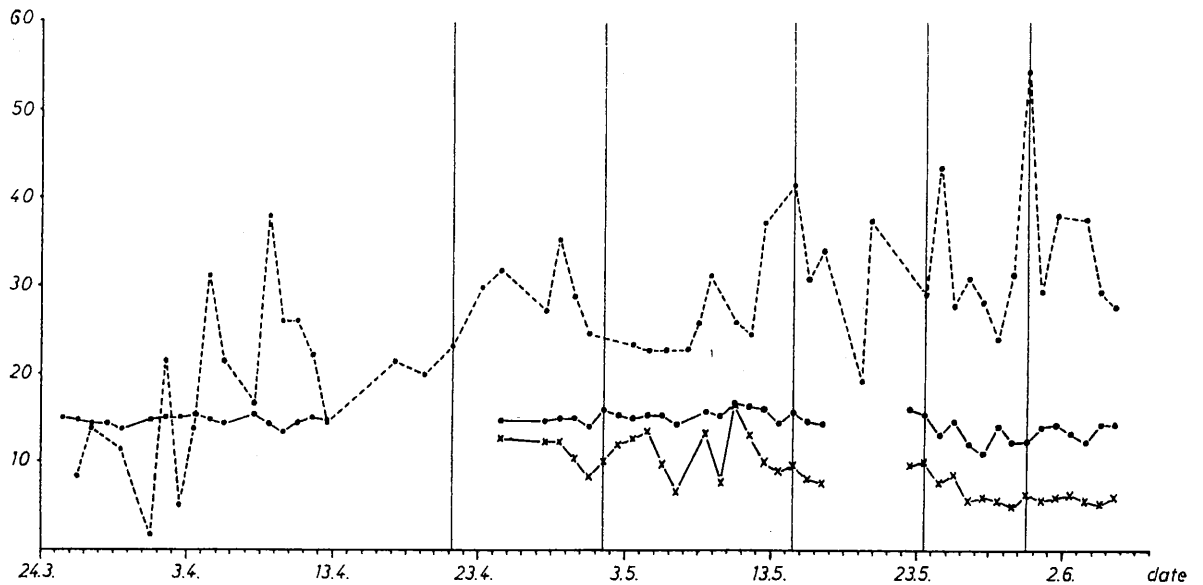


Figure 2.10: évolutions des rapports N/P. Rapport N/P de toute la matière particulaire contenu dans la colonne d'eau (•---•). Rapport (nitrates+nitrites+ammonium)/phosphates dans toute la colonne d'eau (•—•). Rapport (nitrates+nitrites)/phosphates dans la couche de mélange (x—x). (D'après Eberlein & al., 1980). FLEX'76 experiment.

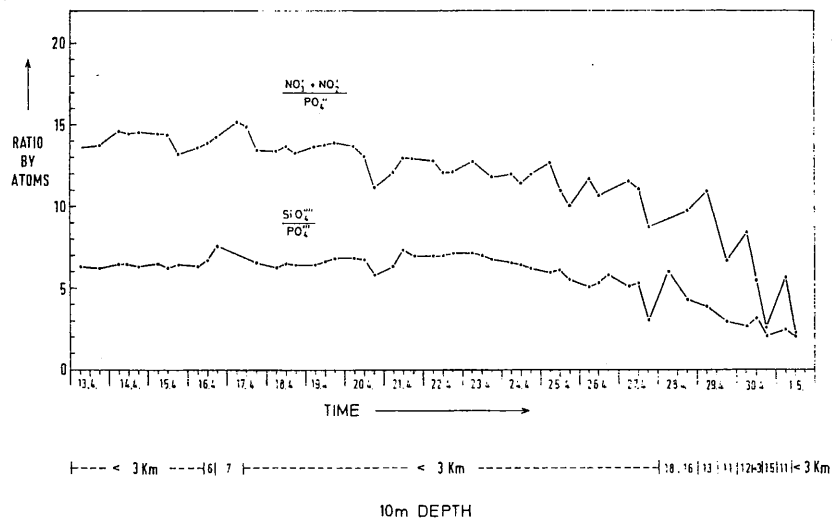


Figure 2.11: évolutions des rapports N/P et Si/P à une profondeur de 10 mètres. (D'après Weichart, 1980). FLEX'76 experiment

Eberlein & al. (1980 a) et Weichart (1980) ont calculé les rapports azote/phosphore et silice/phosphore des nutriments pendant la période du FLEX (figures 2.10 et 2.11). Tous les nutriments sont exprimés en terme d'atomes. Le 12 avril (avant le bloom), les rapports nitrates+nitrites/phosphates et silicates/phosphates sont respectivement égaux à 15 et 6.5 à une

profondeur de 10 m (figure 2.11). Au début de la croissance phytoplanctonique (vers le 19 avril), le rapport nitrates+nitrites/phosphates diminue légèrement tandis que le rapport silicates/phosphates est encore constant. C'est à partir du 23-24 avril que le rapport silicates/phosphates commence à diminuer car les diatomées se développent plus tardivement (ceci est confirmé par les courbes individuelles des nutriments: figure 4 de Weichart, 1980). A la fin de la période d'étude de Weichart (1980), les rapports ont des valeurs de 4 et 2. Cet auteur calcule les rapports des concentrations entre le 12 avril (d) le 1 mai (f) à une profondeur de 10 m:

$$\frac{[\text{phosphates}]_f}{[\text{phosphates}]_d} = 0.3 \quad \frac{[\text{silicates}]_f}{[\text{silicates}]_d} = 0.1 \quad \frac{[\text{nitrates} + \text{nitrites}]_f}{[\text{nitrates} + \text{nitrites}]_d} = 0.05$$

Pour toute la période du FLEX, Eberlein & al. (1980 a) calcule l'évolution du rapport nitrates+nitrites+ammonium/phosphates pour toute la colonne d'eau et celle du rapport nitrates+nitrites/phosphates pour la couche de mélange (figure 2.10). Le premier de ces rapports est relativement constant car les concentrations importantes des couches de fond influencent les calculs bien qu'il soit possible de voir une baisse significative de ce rapport pendant le second bloom (à partir du 23 mai). L'évolution du second rapport est beaucoup plus représentative des couches de surface: les oscillations entre les deux blooms (période du 3 au 13 mai) sont importantes et le second bloom est marqué par une diminution de ce rapport. Eberlein & al. (1980 a) trouvent une corrélation négative et significative de pente $m = - 0.12$ après le 22 mai. Entre le 24 avril et le 8 mai, ils calculent les pourcentages de réduction des différents nutriments: nitrates: 75 %; phosphates: 77 %; silicates: 98 %. Ils concluent que la silice limite le premier bloom. A une profondeur de 10 m ou dans la couche de mélange Weichart (1980) et Eberlein & al. (1980 a) ne tiennent pas compte des concentrations d'ammonium dans le calcul des rapports N/P des nutriments. Les fortes concentrations de l'ammonium se situent au niveau de la thermocline principale, dans la dernière période du FLEX. Pendant la tempête du 9 au 13 mai, toutes les concentrations des nutriments augmentent au niveau des couches de surface et il est donc probable que la prise en compte de cet élément nutritif dans le calcul des rapports soit négligeable.

Radach & al. (1984) tentaient de déterminer l'élément limitant en calculant directement les valeurs de la limitation par l'utilisation d'une fonction de Michaelis-Menten. Tout leur raisonnement était basé sur les valeurs des constantes de demi-saturation des nitrates et/ou de l'ammonium et des phosphates dont les gammes de variation, selon la littérature, sont très larges.

En fait, la reminéralisation, l'excrétion du zooplancton, les importations et exportations des nutriments dans la colonne d'eau, le découplage absorption-assimilation et la présence des réservoirs internes des nutriments au niveau du phytoplancton sont à l'origine de nombreuses incertitudes qui ne facilitent pas l'analyse.

Selon les travaux de Weichart (1980) et Eberlein & al. (1980 a), nous estimons que:

- La silice et probablement l'azote ont contrôlé la croissance des diatomées pendant le premier bloom.

- L'azote semble avoir contrôlé, plus que le phosphore, les autres groupes phytoplanctoniques pendant les deux blooms du FLEX'76.

Cependant, il existe d'autres facteurs limitants de la croissance phytoplanctonique que nous n'avons pas encore évoqué (la lumière, la température, le grazing, etc ...) et que nous aborderons par la suite.

2.1.4 Les matières organiques particulières.

2.1.4.1 Définition et composition.

La matière organique contenue dans l'eau de mer peut être scindée, d'une façon purement arbitraire, par des critères de taille: selon Williams (1975), la fraction de la matière organique qui passe un filtre dont la porosité est comprise entre 0.5 et 1.0 μm est définie comme la fraction dissoute (l'autre partie retenue par le filtre est dite 'particulaire'). Gassmann & Gillbricht (1982) utilisaient un filtre dont la porosité était de 1.2 μm . Cette distinction dans la matière organique n'a pas de but précis car l'on retrouve aussi bien des organismes vivants dans la fraction particulaire (bactéries, phytoplancton, zooplancton) que dans la fraction dissoute (virus, bactéries). De la même façon, il existe des détritiques de tailles très différentes. L'intérêt général de cette séparation est peut-être une inter-comparaison des écosystèmes selon un critère simple de classification de la matière.

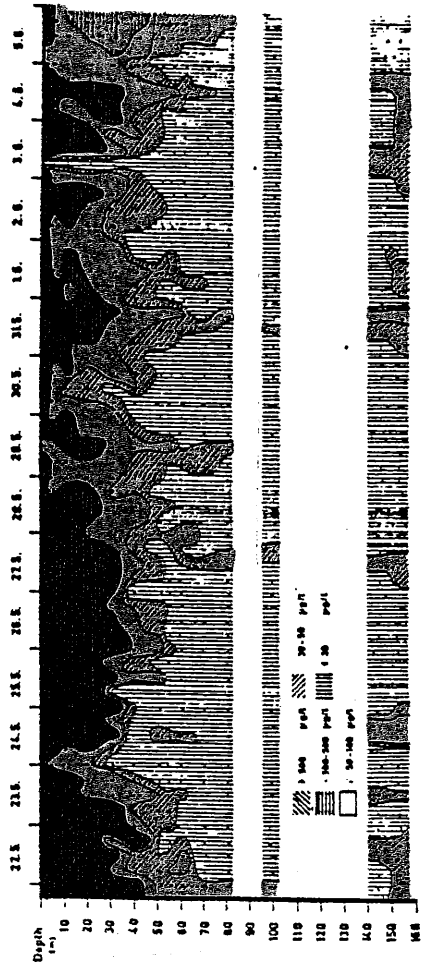
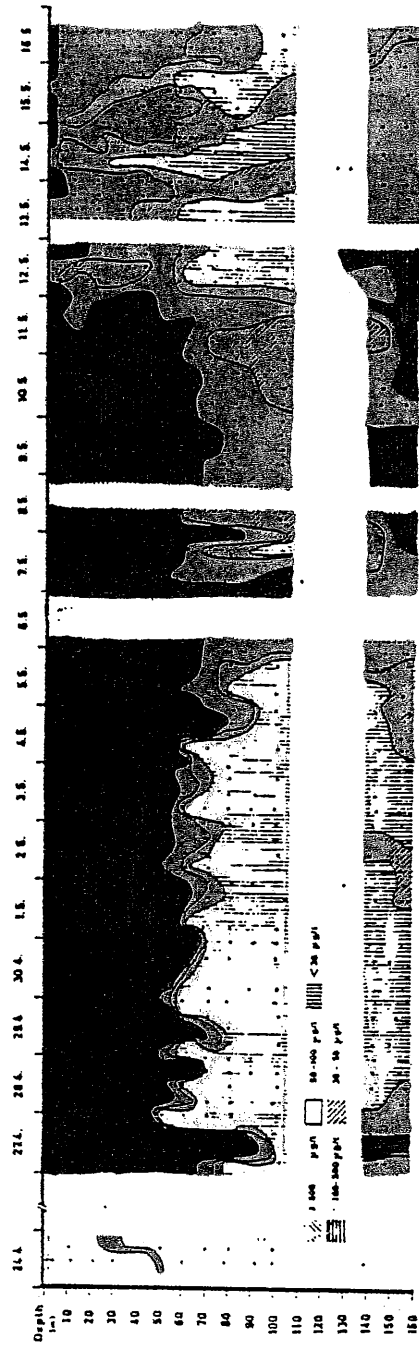
La composition de la matière organique particulaire (POM) est donc très variée (organismes végétaux, animaux, détritiques, etc...) et il existe différentes unités pour la quantifier (poids sec, poids humide, carbone, azote, phosphore, etc ...).

2.1.4.2 Distribution des matières organiques particulières.

Plusieurs mesures des concentrations de la POM étaient effectuées pendant le FLEX'76 (FLEX ATLAS): nous ne présenterons que celles de Gassmann (figure 2.12) qui sont exprimées en terme de carbone organique particulaire (POC). Les deux blooms phytoplanctoniques du 29 avril et du 24 mai sont très visibles. Les concentrations maximales sont supérieures à 500 $\mu\text{g C/l}$. D'autre part, on peut constater une forte accumulation de la POM dans les couches de fond à partir du 5 mai. Les concentrations moyennes, selon différentes couches, étaient calculées par Brockmann & al. (1983), en terme de POC, pour la couche de mélange (figure 2.13) et par Hammer & al. (1983) pour la colonne d'eau entière, la couche de mélange et la couche de fond en terme d'azote organique particulaire (PON) (figure 2.14). Il est remarquable de voir la concordance des courbes de POC et PON dans la couche de mélange. Selon Eberlein & al. (1980 a), les évolutions de PON et de POP (phosphore organique particulaire) sont presque parallèles: les différentes estimations (en carbone, en azote et en phosphore) sont similaires et il aurait été intéressant de connaître les évolutions des rapports POC/PON, POC/POP et PON/POP.

Figure 2.12:
 Distribution du POC ($\mu\text{g C/l}$). (D'après Gassmann, FLEX Atlas). FLEX'76 experiment.

- < 30.
- ▨ 100.-500.
- ▩ 30.-50.
- > 500. $\mu\text{g C/l}$
- ▧ 50.-100.



La figure 2.13 compare les courbes du POC et du phytocarbonate (concentration calculée et non mesurée, Brockmann & al., 1983) qui évoluent parallèlement pendant la phase de croissance exponentielle du phytoplancton. Quand la limitation de la croissance phytoplanctonique par les nutriments intervient (après le 30 avril) les courbes divergent (la diminution du phytoplancton est plus rapide). Selon Brockmann & al. (1983), cette diminution est liée à la mortalité naturelle du phytoplancton, à sa consommation par le zooplancton, à l'exsudation de matières organiques dissoutes dans le milieu.

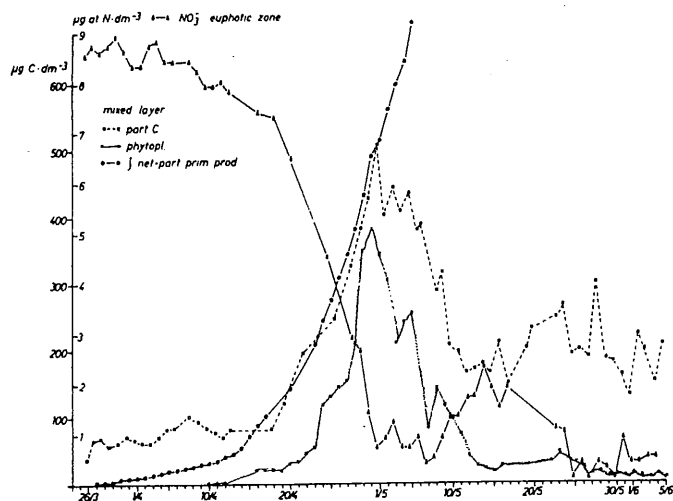


Figure 2.13: évolutions de la concentration moyenne des nitrates ($\mu\text{g at N/dm}^3$) dans la zone euphotique ($\blacktriangle\text{---}\blacktriangle$), du carbone particulaire ($\mu\text{g C/dm}^3$) dans le couche de mélange ($\bullet\text{---}\bullet$), du phytocarbonate ($\mu\text{g C/dm}^3$) dans la couche de mélange ($\times\text{---}\times$) et de la production primaire nette cumulée ($\mu\text{g C/dm}^3$) déterminée par Weigel & Hagmeier ($\circ\text{---}\circ$) (résultats non publiés). (D'après Brockmann & al., 1983). FLEX'76 experiment.

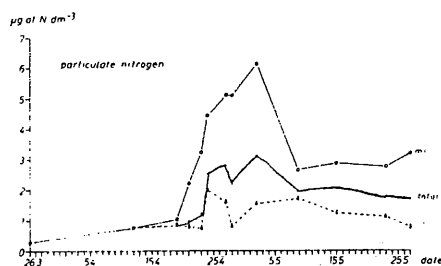


Figure 2.14: évolutions des concentrations moyennes de l'azote particulaire. total: colonne d'eau entière. m.l.(mixed layer): couche de mélange. l.l. (lower layer): couche de fond. (D'après Hammer & al., 1983). FLEX'76 experiment.

L'accumulation de la POM dans les couches de fond (figures 2.12 et 2.14) était aussi observée par Eberlein & al. (1980 a) qui constataient une augmentation de la POP pendant les périodes du 4-14 mai et du 27-31 mai. Les maximums, en profondeur, sont décalés par rapport aux maximums des eaux de surface: il s'agit très certainement d'une sédimentation de la POM.

2.1.4.3 Relation POM - phytoplancton pendant un bloom.

Afin de montrer les liens étroits qui unissent la POM et le phytoplancton pendant un bloom, nous nous intéresserons au REFLEX'83. Cette expérience est capitale car elle nous permettra de mieux comprendre et de mieux analyser les résultats du FLEX'76. La différence majeure de ces deux expériences est la stratégie d'échantillonnage: pendant le REFLEX'83, les mesures étaient effectuées à partir d'une bouée dérivante. La figure 2.15 montre la distribution du POC: comme dans le cas du FLEX, les concentrations de surface sont très élevées (200-500 $\mu\text{g C/dm}^3$) et elles atteignent 50 $\mu\text{g C/dm}^3$ dans la couche 40-60 m.

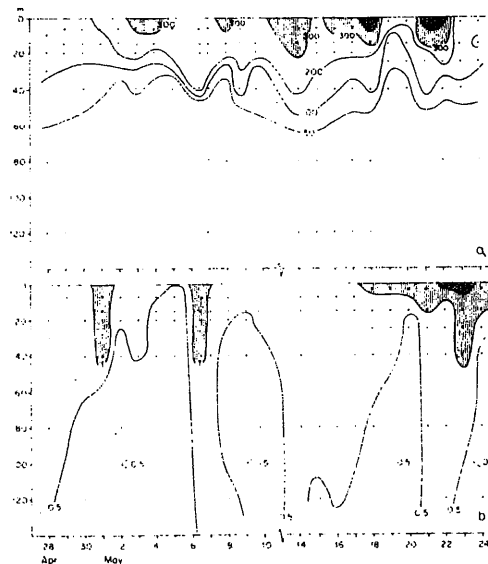


Figure 2.15: Contenu en carbone organique dans la colonne d'eau pendant le REFLEX'83 (28 avril - 24 mai 1983). a: POC ($\mu\text{g C/dm}^3$). b: DOC ($\mu\text{g C/dm}^3$). (D'après Cadée, 1986).

Les eaux situées plus profondément ont des concentrations de POC qui varient entre 30 et 40 $\mu\text{g C/dm}^3$. Durant la même expérience, Gieskes & Kraay (1986) mesuraient de hautes concentrations de chlorophylle a dans les 30 premiers mètres (zone euphotique). Selon Cadée (1986), le POC de la couche euphotique est très largement constitué de phytoplancton. A une échelle temporelle plus petite, Cadée (1986) calcule les différences entre les concentrations maximales du POC le jour et les concentrations minimales de nuit et il constate qu'elles sont du même ordre que les variations de la production primaire. On peut donc conclure que, pendant un bloom (surtout pendant la phase exponentielle de croissance), les variations du POC sont corrélées positivement aux variations de la chlorophylle a. La figure 2.16 montre la relation POC-Chl a pour le début et la fin de la période: le rapport POC/Chl a est d'environ 25 en début d'expérience et il est compris entre 17.5 et 83 à la fin. Ce qui est plus intéressant se sont les valeurs de POC pour lesquelles les concentrations de Chl a sont nulles: c'est-à-dire la partie essentiellement détritique du POC qui est de 20-40 $\mu\text{g C/dm}^3$ pour le début et de 25 $\mu\text{g C/dm}^3$ à la fin. Steele & Baird (1965) mesuraient un POC détritique de 50 $\mu\text{g C/dm}^3$ en région septentrionale de la Mer du Nord. En utilisant la même méthode, Postma & Rommets (1984) calculaient la même quantité en région centrale. Enfin il est

intéressant de constater que ces valeurs correspondent approximativement aux valeurs des couches de fond (avant les périodes de grande sédimentation) pour le FLEX'76 et le REFLEX'83. Il se peut que ce POC détritique soit constitué de matières très réfractaires et qu'il représente un niveau de base du POC. Toutes ces considérations seront importantes quand nous aborderons les mesures des biomasses phytoplanctoniques.

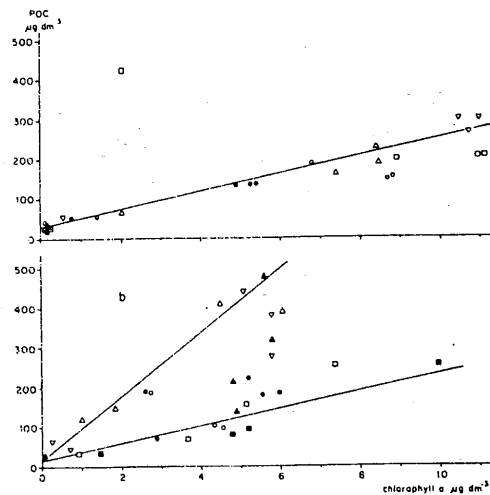


Figure 2.16: Relation POC-Chl a pendant le REFLEX'83 (28 avril - 24 mai 1983). a: pour le début de la période (●: 29/4; ○: 30/4; △: 1/5; □: 2/5; ▼: 3/5). b: pour la fin de la période (▲: 18/5; ■: 19/5; □: 20/5; △: 21/5; ▽: 22/5; ○: 23/5; ●: 24/5). (D'après Cadée, 1986).

2.1.5 Evolution et composition du phytoplancton.

2.1.5.1 Méthodes de mesures et concentrations des chlorophylles a totale et active.

Pendant le FLEX, les mesures des concentrations de chlorophylle a ont été réalisées selon deux méthodes (Radach & al., 1980):

- une détermination des concentrations par fluorométrie in vivo et in situ dont l'avantage est une haute résolution verticale mais les valeurs absolues ne peuvent être obtenues qu'après calibration des données avec les résultats d'une autre méthode.
- une détermination conventionnelle de la chlorophylle a par utilisation d'un photomètre spectral. Cette méthode mesure les concentrations de chlorophylle a totale et il était donc important de pouvoir fournir une estimation de la chlorophylle a active. La différence entre ces deux quantités est représentée par des dérivés de la chlorophylle a (phaeopigments, chlorophyllides, etc...). Radach & al. (1980) ont utilisé la méthode de Lorenzen qui permet une certaine différenciation en

soustrayant les concentrations de phaeophytine à celles de la chlorophylle a totale, le résultat est une évaluation de la chlorophylle a active.

Selon Aiken (1980), la méthode de détermination par fluorométrie ne détecte que la partie non active de la chlorophylle a si les mesures sont effectuées pendant le jour. Selon Gieskes & Kraay (1980) la chlorophylle a active ne peut pas être distinguée des chlorophyllides a avec les méthodes fluorométrique et spectrophotométrique de Strickland & Parsons (1968). D'autre part, Gieskes & Kraay (1986) comparent les valeurs fournies par un HPLC (High Performance Liquid Chromatography) et par les méthodes conventionnelles de mesures de la chlorophylle a: les mesures par HPLC sont plus faibles et l'écart est seulement de 15%, cet écart étant essentiellement dû à la présence des dérivés de la chlorophylle.

Les figures 2.17 et 2.18 montrent les évolutions des chlorophylles a totale et active mesurées par Radach & al. (1980). Les deux blooms du 30 avril et du 23 mai sont bien apparents, la sédimentation des cellules végétales débute vers le 4 mai et l'on peut noter les grandes similitudes qui existent entre les évolutions des chlorophylles a (active et totale) avec celle du POC. L'intégration des concentrations des chlorophylles a (active et totale) sur les 100 premiers mètres de la colonne d'eau ne révèle pas une grande différence entre les deux grandeurs jusqu'au 30 avril (figures 2.19 et 2.20).

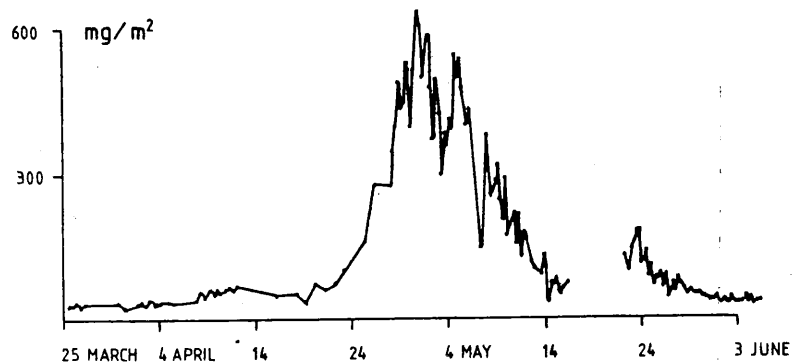


Figure 2.19: chlorophylle a totale intégrée sur la couche 0-100 m (mg Chl a/m²) à la Station Centrale. (D'après Radach & al., 1980). FLEX'76 experiment.

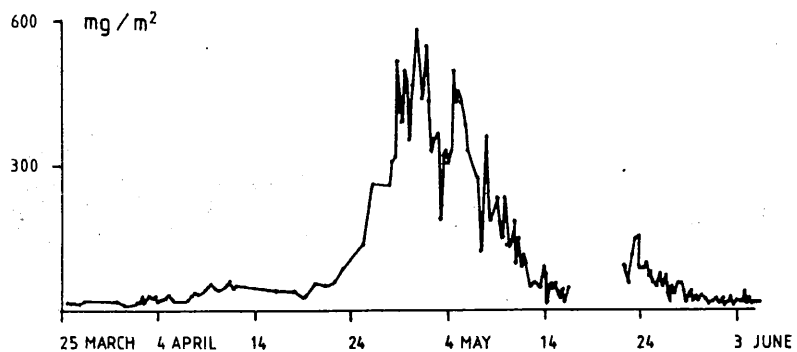


Figure 2.20: chlorophylle a active intégrée sur la couche 0-100 m (mg Chl a/m²) à la Station Centrale. (D'après Radach & al., 1980). FLEX'76 experiment.

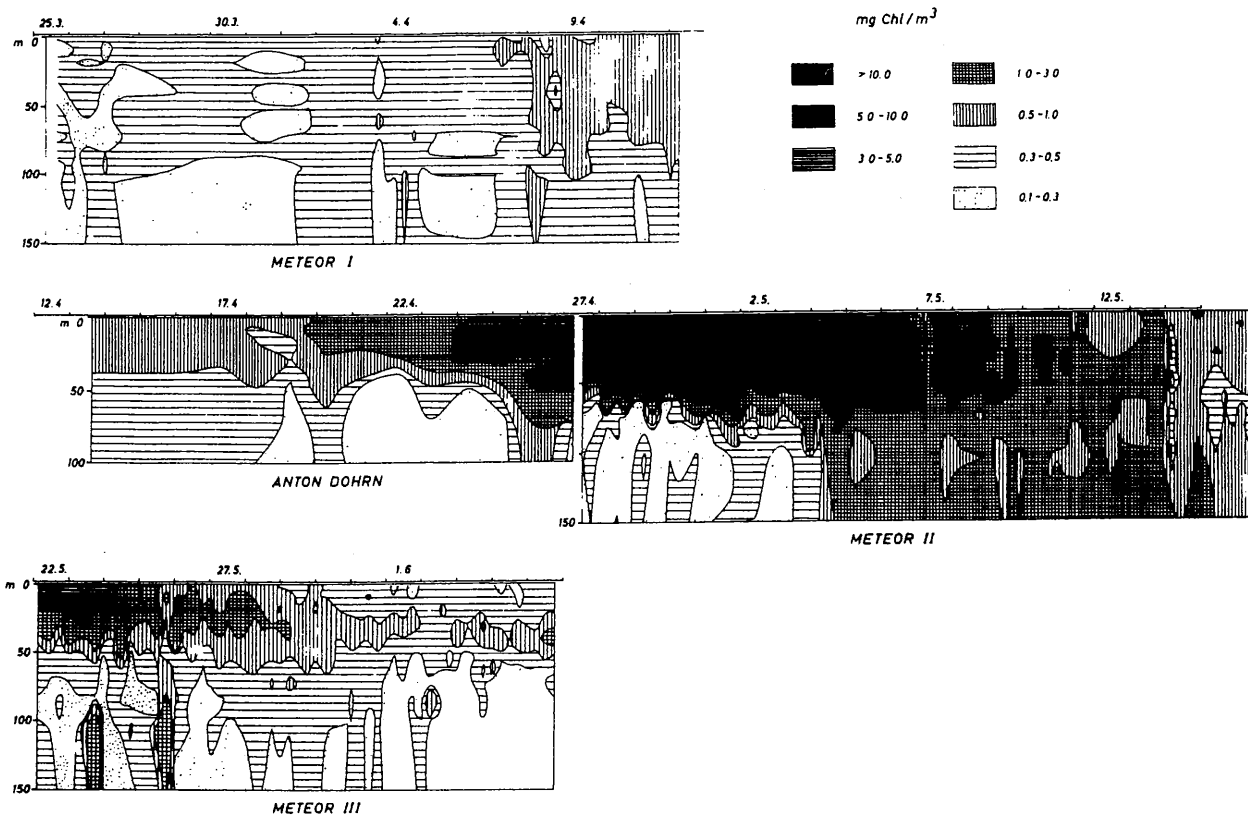


Figure 2.17: Distribution de la chlorophylle a totale (mg Chl a/m³) à la Station Centrale. (D'après Radach & al., 1980). FLEX'76 experiment.

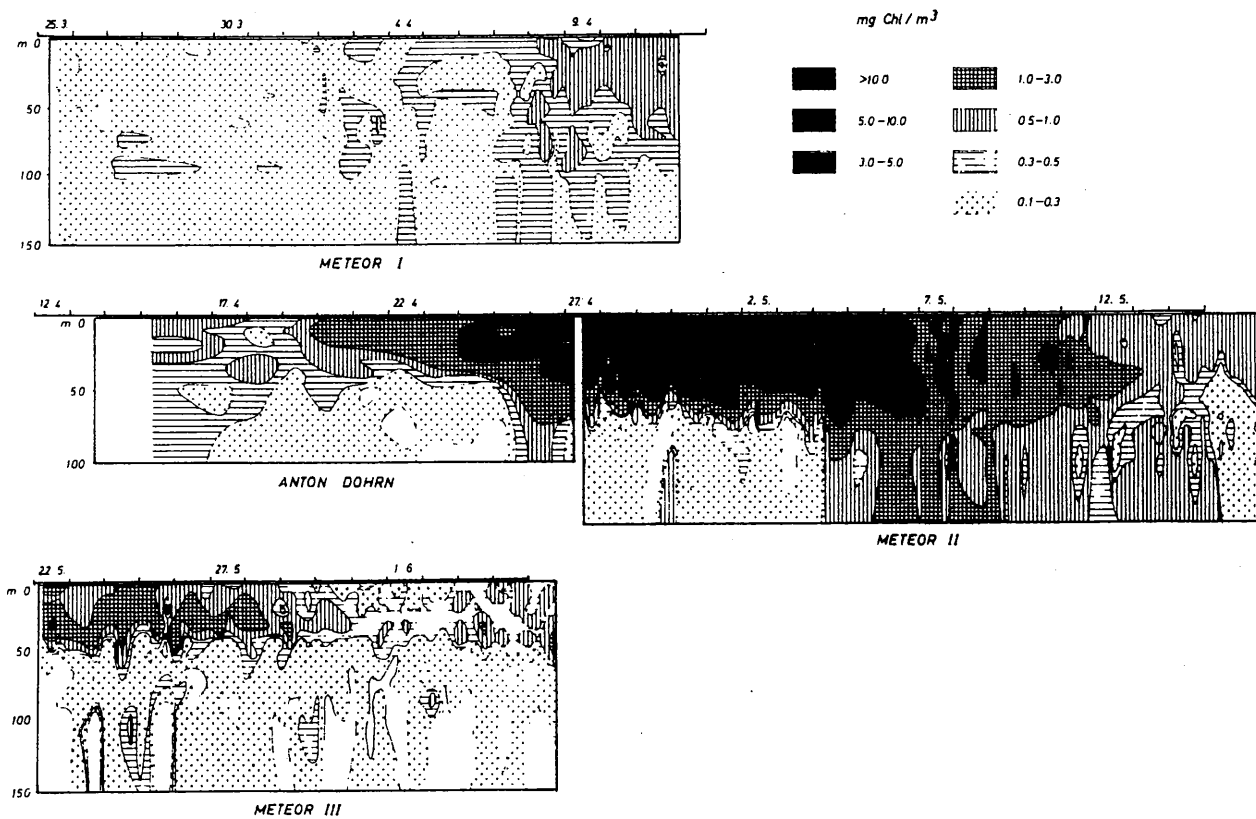


Figure 2.18: Distribution de la chlorophylle a active (mg Chl a/m³) à la Station Centrale. (D'après Radach & al., 1980). FLEX'76 experiment.

2.1.5.2 Méthodes de mesures et concentrations du phytoplancton en terme de carbone, rapport C/Chl a.

L'évolution du rapport C/Chl a du phytoplancton pendant le FLEX'76 est montré par la figure 2.21. La période qui suit le maximum du premier bloom (après le 30 avril) est caractérisée par un rapport C/Chl a qui varie entre 5 et 1.

RAPPORT C/CHL a integration: 0-30m

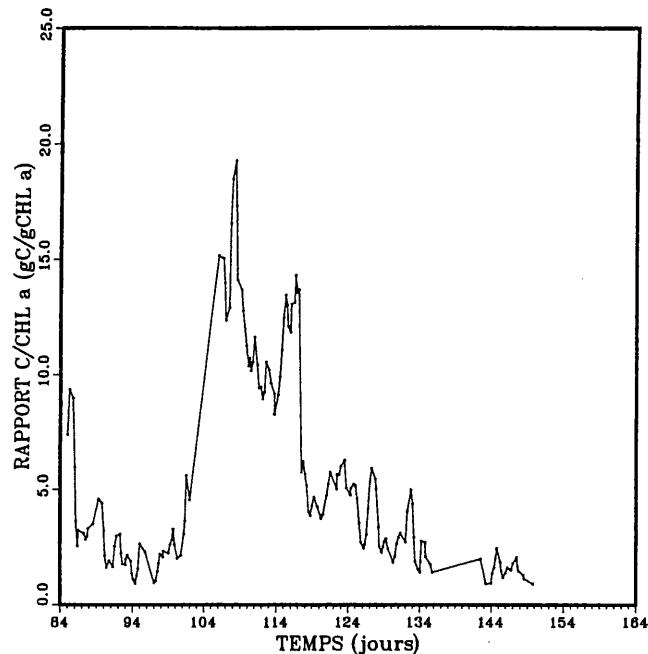


Figure 2.21: Evolution du rapport C/Chl a dans la couche 0-30m. (D'après Radach & al., 1994). FLEX'76 experiment.

Nous nous attendions à ce que ce rapport baisse au printemps car les jeunes populations phytoplanctoniques sont connues pour avoir une forte concentration de pigments pendant la phase de croissance mais il est très surprenant d'obtenir des valeurs aussi faibles. Selon Reid & al. (1990) ce rapport est hautement variable et il est compris entre 50 et 150 dans des populations phytoplanctoniques où les conditions physiologiques sont mélangées. Ce rapport peut aller jusque 300 et même plus dans un bloom déclinant de *Phaeocystis* sp. et dans d'autres espèces coloniales dont les cellules sont entourées d'un mucilage polysaccharidique (*Corymbellus aureus*, *Chaetoceros socialis*). Cependant, dans un bloom printanier constitué majoritairement de diatomées et donc de cellules en bonne santé, il est reconnu que la gamme de variation est beaucoup plus étroite (entre 25 et 50).

Les valeurs obtenues pendant le FLEX'76 sont donc beaucoup plus faibles que la plus faible estimation donnée par Parsons & al. (1977) qui est de 25.

Il était alors intéressant de comparer les résultats du FLEX'76 avec d'autres résultats issus d'expériences où le rapport C/Chl a était mesuré dans des conditions similaires (région, époque). C'est en 1981 que Gieskes & Kraay (1983) estimaient les rapports C/Chl a entre le 30 avril et le 10 mai en région centrale de la Mer du Nord. Durant cette expérience, le maximum de chlorophylle a ne dépassait pas 3 µg Chl a/l aux alentours du 5 mai 1981. Les rapports C/Chl a étaient compris entre 3 et 33 pour les échantillons de surface (0-10m) et entre 2 et 32 pour les échantillons situés près du fond (40-45m). Quand les plus fortes biomasses étaient enregistrées (le 5 mai) les valeurs respectives des rapports C/Chl a, en surface et au fond, étaient de 6 et 2. On pourrait donc penser, selon ces nouvelles estimations, que les valeurs du FLEX'76 sont assez représentatives des valeurs mesurées en Mer du Nord mais ceci ne nous explique pas les larges différences qui existent avec les nombreuses autres estimations. Il convient donc d'analyser les différentes méthodes d'estimation de la biomasse pour y déceler d'éventuelles erreurs. Nous avons trois possibilités:

- Possibilité N°1 ⇒ Les concentrations de Chl a sont surestimées.
- Possibilité N°2 ⇒ Les concentrations de phytocarbone sont sous-estimées.
- Possibilité N°3 ⇒ Une combinaison des deux points précédents.

Dans le rapport calculé par Radach & al. (1994) (figure 2.21) ce sont les concentrations de chlorophylle a totale qui ont été utilisées et ceci pourrait conduire à une sur-estimation du rapport. Cependant les figures 2.19 et 2.20 montrent que la différence Chl a totale - Chl a active reste très faible sur toute la période et surtout jusqu'au 30 avril (maximum du premier bloom) car les concentrations des dérivées de chlorophylle a sont encore très faibles avant cette date. Une autre éventualité serait que les biomasses phytoplanctoniques exprimées en chlorophylle soient surestimées par un défaut quelconque de la méthode utilisée. Cependant, il est assez remarquable de voir la régularité des biomasses maximales printanières, dans l'aire du Fladen Ground, calculées par différents auteurs et selon des méthodes non équivalentes: Steele & Baird (1965) calcule selon une méthode conventionnelle une valeur maximale d'environ 10 µg Chl a/l le 28 avril 1962, les résultats du FLEX'76 donnent une valeur maximale légèrement supérieure à 10 µg Chl a/l le 30 avril (figures 2.17 et 2.18) et Gieskes & Kraay (1986), pendant le REFLEX'83, mesurent des maximums comparables au moyen d'un HPLC, le 2 mai 1983.

Nous sommes donc en mesure de dire que les estimations des concentrations de chlorophylle semblent très satisfaisantes et que même si ces concentrations sont légèrement surestimées elles ne peuvent en aucun cas expliquer les très faibles valeurs du rapport C/Chl a pendant le FLEX'76. Nous pouvons donc d'ores et déjà écarter les possibilités N°1 et N°2.

La figure 2.22 représente l'évolution des concentrations de phytocarbone dans la colonne d'eau pendant le FLEX'76 et mesurées par Gillbricht. La forme globale des blooms semble très similaire à celle du POC de Gassmann (figure 2.12) et à celle des chlorophylles a (active et totale) de Radach & al. (1980) (figures 2.17 et 2.18). Le même auteur fournit une courbe des valeurs intégrées sur la partie supérieure de la colonne d'eau (figure 2.23).

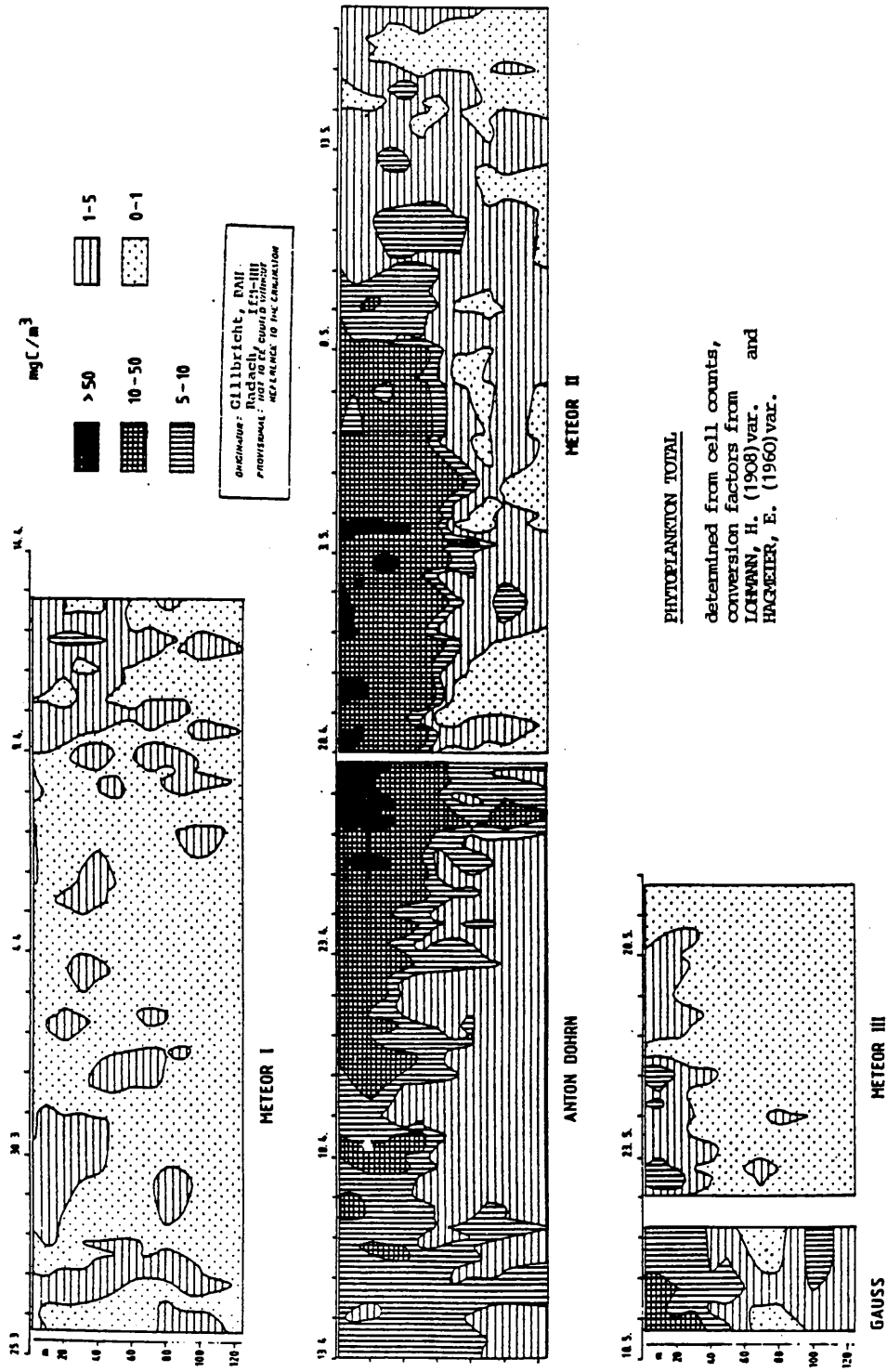


Figure 2.22: Distribution du phyto-carbone total (mg C/m³). (D'après Gillbricht & Radach, FLEX ATLAS).
 FLEX'76 experiment.

PHYTOPLANCTON integration: 0-50m

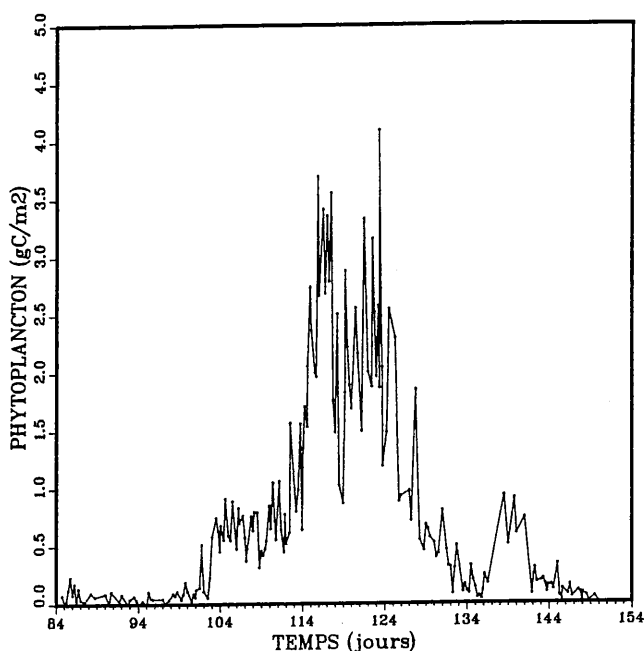


Figure 2.23: Phytocarbone total intégré sur la couche 0-50 m (g C/m²). (D'après Radach & al., 1994). FLEX'76 experiment.

Pour réduire autant que possible les inconvénients provenant d'approches personnelles différentes en ce qui concerne le tri et le comptage du matériel phytoplanctonique, Gillbricht comptait presque tous les échantillons du FLEX (Lenz & al., 1980). La méthode de comptage et les calculs de conversion pour obtenir les biomasses phytoplanctoniques en terme de carbone sont expliqués par Gassmann & Gillbricht (1982):

'... Les échantillons sont préservés dans une solution au Lugol et stockés sous cette forme. La plupart des analyses se font en laboratoire. Un comptage grossier était alors rapidement fait à l'aide d'un microscope à inversion. Le nombre des cellules était alors transformé en mg C /dm³ via les volumes plasmatiques en utilisant la méthode donnée par Lohmann (1908). Les facteurs de conversion des différentes espèces étaient pris de Lohmann (1908) et Hagmeier (pers. com.) après adaptation à cette situation. Cependant quelques imprécisions sur les comptages et les calculs, diminuant peut-être la qualité des données, doivent être prises en compte. ...'.

Quelques comptages de cellules phytoplanctoniques étaient aussi effectués par Gieskes & Kraay (1980) en utilisant la même technique de préservation (solution au Lugol) et avec les facteurs de conversion de Hagmeier. Les résultats de Gillbricht d'une part et ceux de Gieskes & Kraay (1980) d'autre part sont à peu près similaires: ces derniers mesurent des concentrations de chlorophylle a qui sont du même ordre que celles de Radach & al. (1980) alors que les valeurs des rapports C/Chl a et des concentrations du phytoplancton (en terme de carbone) sont aussi basses que les estimations de Gillbricht.

Gieskes & Kraay (1980) étaient les premiers à critiquer sévèrement cette méthode qu'ils utilisaient pendant le FLEX'76. Selon eux, un grand nombre de cellules ont été oubliées pendant l'analyse au

microscope à cause des solutions au Lugol qui interagissent avec les structures cellulaires, les cellules délicates étant les plus affectées; c'est-à-dire les microflagellés (Reynolds, 1973). En 1981, Gieskes & Kraay (1983) dénoncent encore cette méthode en apportant cette fois-ci la preuve que cette méthode sous-estime complètement la biomasse réelle du phytoplancton: ils font des études comparatives entre les estimations données par cette méthode et celles mesurées par un HPLC.

Pendant le FLEX'76 les comptages et la conversion en terme de carbone étaient erronés car:

- La quantité incroyable des échantillons à traiter ne pouvait pas raisonnablement être confié à une seule personne (ou laboratoire). Les temps de stockage des échantillons (parfois plusieurs mois après la fin du FLEX) altéraient leur qualité. L'empressement à terminer les comptages augmentait la marge d'erreur.
- La méthode de préservation: le Lugol et les fixatifs similaires altèrent la structure délicate des cellules (Gieskes & Kraay, 1983).
- Il semblerait que la formule de Hagmeier fournisse des estimations plus faibles que celles basées sur les formules de conversion des volumes cellulaires en carbone présentées par Mullin & al. (1966) et Strathmann (1967). Gieskes & Kraay (1983) constatent que cette différence était plus grande quand les petites cellules dominaient.
- Pendant l'analyse au microscope, les petites cellules (nanophytoplancton) ne sont pas facilement reconnues dans les échantillons qui contiennent d'autres petites particules ou des agrégats (Gieskes & Kraay, 1983). Pour le FLEX'76, Wandschneider (1980, 1983) restreignait son étude aux diatomées car la plupart des petits flagellés (Chrysophyceae, Cryptophyceae et Haptophyceae) manquent de caractéristiques morphologiques facilitant leur identification au microscope bien que cet auteur constatait que leurs volumes au sein des échantillons étaient importants.

Une autre manière plus approximative de montrer l'incohérence des valeurs du phytocarbone calculées pendant le FLEX'76 est de comparer les différents résultats de plusieurs expériences (Tableau 2.1).

Les résultats des expériences de Steele & Baird (1965) et du REFLEX'83 sont non seulement cohérents entre eux mais aussi avec les gammes de valeurs communément admises. Par contre les incohérences des résultats du FLEX'76 au niveau du phytocarbone et du rapport C/Chl a engendrent une valeur de POC détritique largement surestimée.

Notre conclusion, sur ce point important, est que les valeurs du phytocarbone sont très certainement sous-estimées et que la possibilité N°2 est apparemment vérifiée.

Brockmann & al. (1983) utilisent les valeurs de la chlorophylle a pour estimer celles du phytocarbone dans la zone de mélange (figure 2.13). On peut constater que la valeur maximale calculée (le 30 avril) est d'environ 380 $\mu\text{g C/dm}^3$. Si à partir du tableau 2.1 on essaye d'estimer le phytocarbone du FLEX en soustrayant le POC détritique de Steele & Baird (1965) au POC totale du FLEX, on trouve une valeur d'environ 450 $\mu\text{g C/l}$. Si l'on considère que Brockmann & al.

(1983) calculent des valeurs moyennes sur la couche de mélange, il est possible que la valeur maximale du phytocarbone ait effectivement atteint 450 µg C/l. Cependant cette valeur semble maintenant être surestimée par rapport aux valeurs de Steele & Baird (1965) et du REFLEX'83: la durée du bloom principal pendant le FLEX'76 était d'une dizaine de jour et il est tout à fait concevable que les périodes d'échantillonnages pendant les expériences de Steele & Baird et du REFLEX'83 n'aient pas couvert le bloom principal. D'ailleurs, selon Cadée (1986) il y aurait eu un bloom important de diatomées juste avant le REFLEX'83.

	Steele & Baird (1965)	FLEX'76	REFLEX'83
Aire	Ligne de stations allant de la côte Ecossaise au Fladen Ground	Station Centrale	Bouée dérivante lâchée près de la Station Centrale
Période	1961 et 1962	printemps 1976 premier bloom	printemps 1983 premier bloom
Valeur maximale de la Chl a totale	~ 10 µg Chl a/l le 28 avril 1962	> 10 µg Chl a/l le 30 avril (Radach & al., 1980)	~ 10 µg Chl a/l les 2 et 3 mai (Gieskes & Kraay, 1986)
Valeur maximale du POC total	~ 300 µg C/l	> 500 µg C/l (Gassmann et Gillbricht, 1982)	> 300 µg C/l (Cadée, 1986)
Valeur maximale du phytocarbone	~250 µg C/l	> 50 µg C/l (Gillbricht, FLEX ATLAS, figure 2.22)	~ 260 -280 µgC/l
Partie détritique du POC	~ 50 µg C/l	~ 450 µg C/l	20 - 40 µg C/l (Cadée, 1986)
Rapport C/Chl a	~25 µgC/µg Chl a	~ 5 µC/µg Chl a	~ 26 -28 µgC/µg Chl a

Tableau 2.1: Les valeurs en gras sont issues de la littérature, les autres entourées par un trait plus épais sont calculées comme suit:

Phytocarbone = POC total - POC détritique
 Rapport C/Chl a = Phytocarbone / Chl a totale
 POC détritique = POC total - phytocarbone

2.1.5.3 Succession des principaux groupes phytoplanctoniques.

En région septentrionale de la Mer du Nord et en Mer de Norvège, il est reconnu que le bloom printanier est majoritairement représenté par les diatomées avec une prédominance des genres *Chaetoceros* et *Thalassiosira* (Wandschneider, 1983). Cette tendance générale est peut-être vérifiée pendant le FLEX'76.

La figure 2.24 montre que la communauté de diatomées (bloom principal) était suivie par une population dominante de flagellés (bloom secondaire). Les biomasses des diatomées, des dinoflagellés et des flagellés exprimées en terme de carbone sont décrites par les figures 2.25, 2.26 et 2.27.

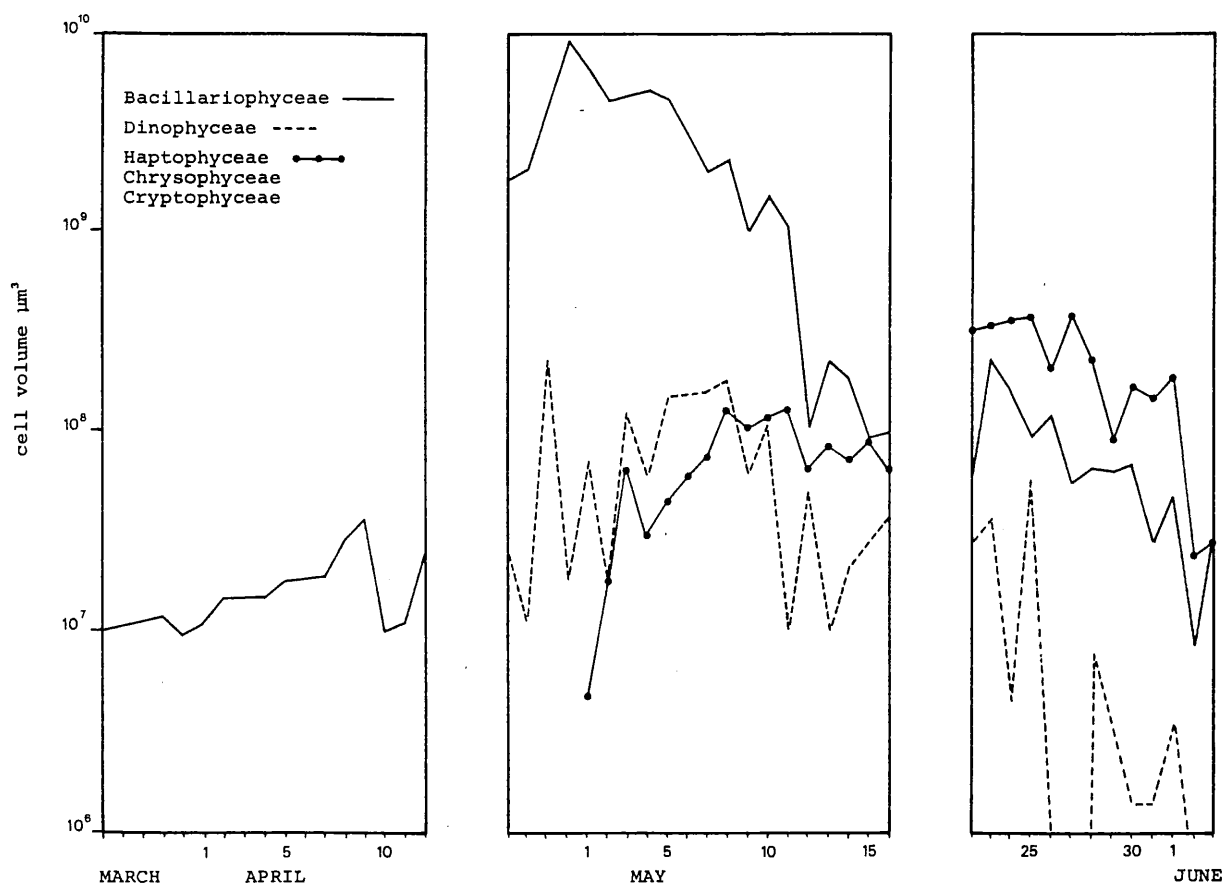


Figure 2.24: Biovolumes cellulaires pour les diatomées (Bacillariophyceae), les dinoflagellés (Dinophyceae) et les flagellés (Haptophyceae, Chrysophyceae et Cryptophyceae) (μm^3). (D'après Wandschneider, 1980). FLEX'76 experiment.

Les détails sur la succession des principales espèces de diatomées pendant les trois croisières du METEOR (I, II, III) sont fournies par Wandschneider (1980, 1983): les principales espèces du genre *Chaetoceros* qui dominaient pendant le bloom principal sont *C. pelagicus*, *C. diadema*, *C. furcellatus* et *C. debilis*. Les dinoflagellés sont présentes sur toute la période du FLEX mais elles ne sont jamais dominantes après le 19 avril, leur maximum d'abondance se situe au niveau du bloom principal.

Une autre manière de caractériser la succession des espèces dans le temps et l'espace est d'analyser la répartition en classe de taille des particules de l'eau de mer. Gamble (1978) utilisait un Coulter Counter pour connaître la distribution, par classe de taille, des particules afin d'étudier l'influence sur la nutrition des copépodes pendant le FLEX'76.

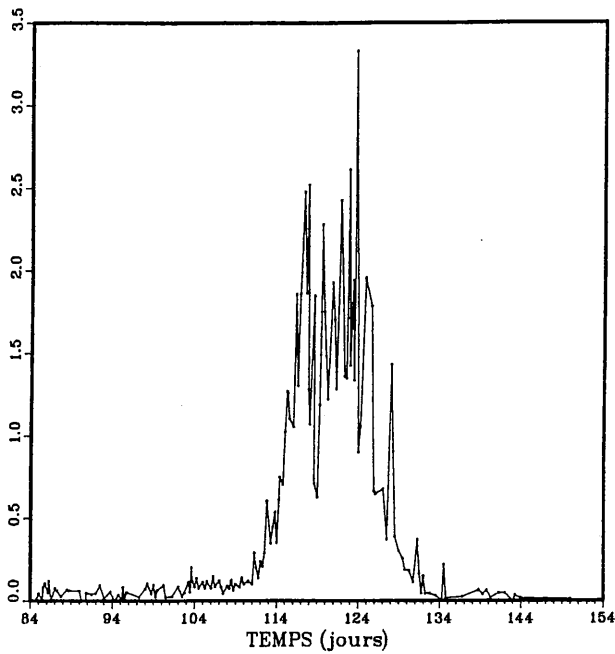


Figure 2.25: biomasse des diatomées intégrée sur la couche 0-50 m (g C/m^2). (D'après Radach & al., 1994). FLEX'76 experiment.

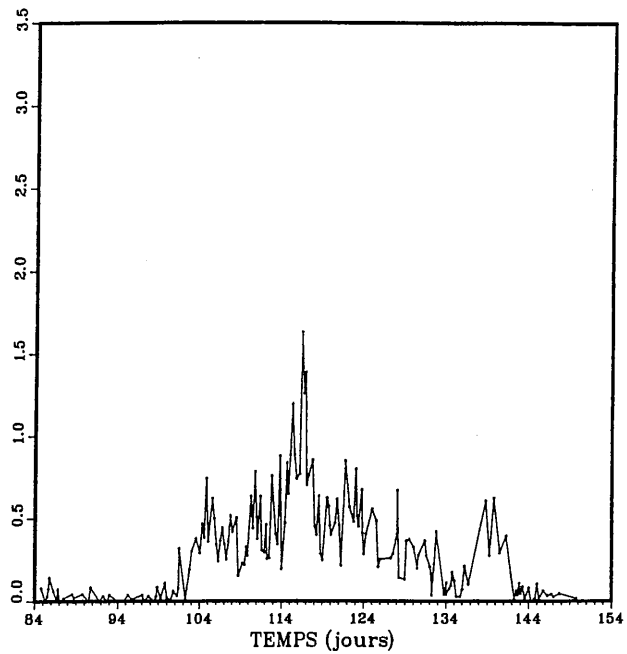


Figure 2.26: biomasse des dinoflagellés intégrée sur la couche 0-50 m (g C/m^2). (D'après Radach & al., 1994). FLEX'76 experiment.

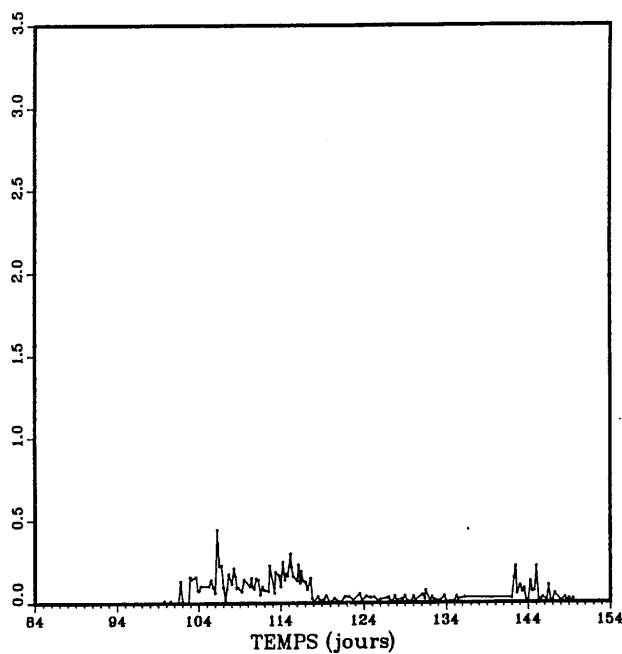


Figure 2.27: biomasse des flagellés intégrée sur la couche 0-50 m (g C/m^2). (D'après Radach & al., 1994). FLEX'76 experiment.

La figure 2.28 présente l'intérêt de ces résultats car non seulement nous obtenons des informations sur la taille du matériel particulaire présent dans l'eau de mer, mais de plus il est possible de comparer les volumes relatifs des populations associées à chaque pic et ceci en fonction de la profondeur. Les échantillons de surface (3-10 m) étaient dominés par du matériel dont le diamètre apparent était de 30 μm avec en plus un pic secondaire plus large vers 8 μm . Après le 5 mai, nous pouvons voir que la tendance est inversée et que les particules de petites tailles dominent. En profondeur (40-90 m) le volume des particules est très faible sauf le 4 mai ce qui semble provenir d'une erreur d'échantillonnage (Gamble, 1978). En admettant que la plus grande majorité des particules soit constituée d'algues planctoniques (ce qui est le cas pendant un bloom) on assiste donc à une inversion des volumes particulaires entre le microphytoplancton (20-200 μm) et le nanophytoplancton (2-20 μm), au cours du temps, ce qui confirme les résultats de Wanschneider (1980, 1983).

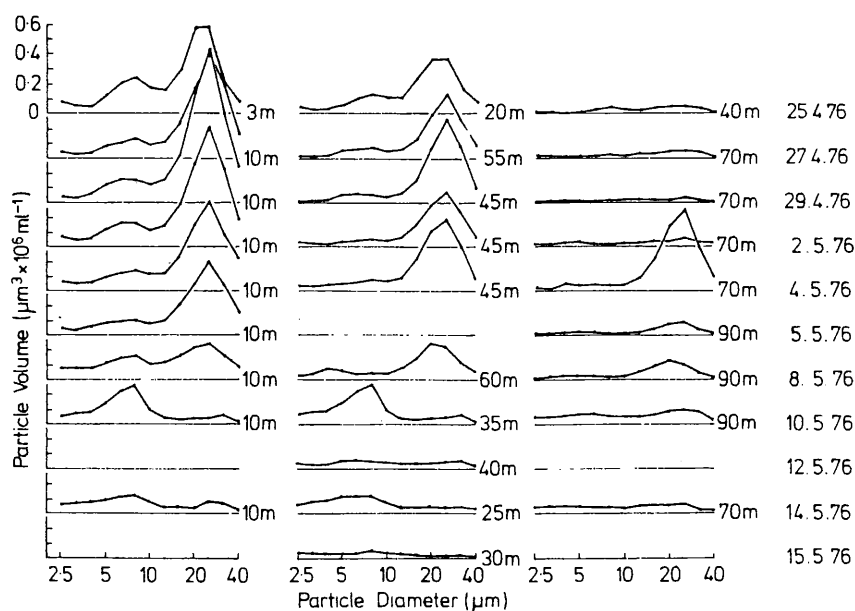


Figure 2.28: Distribution du volume des particules ($\mu\text{m}^3 \cdot 10^6/\text{ml}$) en fonction de leurs tailles (μm) qui se trouvent en suspension dans l'eau de mer et à différentes profondeurs pour les expériences de grazing de Gamble (1978). FLEX'76 experiment.

Il existe très peu de renseignements pour le second bloom du FLEX'76 (autour du 23 mai) car:

- Les expériences de Gamble (1978) se sont interrompues le 15 mai et il n'existe pas d'autres données sur la répartition en classes de taille des particules pour cette période.
- Les travaux de Wanschneider (1980, 1983) ne tiennent comptes que des populations de diatomées car comme nous l'avons vu précédemment cet auteur a renoncé à effectuer le comptage des espèces nanophytoplanctoniques qui n'ont pas de caractéristiques morphologiques suffisantes permettant une reconnaissance aisée des cellules.

- Les méthodes de préservation au Lugol ont été utilisées pendant tout le FLEX'76 et par tous les scientifiques qui étaient chargés du comptage du matériel phytoplanctonique. Nous l'avons vu précédemment, les évaluations de concentration du phytocarbone sont largement sous-estimées et donc les figures 2.22, 2.23, 2.25, 2.26 et 2.27 ne sont pas représentatives des concentrations réelles. Le plus grave étant que seules ces estimations étaient en mesure de fournir des évaluations sur la succession des différents groupes phytoplanctoniques pendant le FLEX. En effet, les concentrations de chlorophylle a ne concernent que la biomasse totale du phytoplancton. Nous avons donc cherché à savoir si l'erreur commise était de la même ampleur sur tous les groupes phytoplanctoniques en espérant qu'il soit possible de la corriger. Malheureusement, les travaux de Gieskes & Kraay (1983, 1986) démontrent que la méthode de préservation au Lugol abîme de façon sélective les échantillons destinés à l'analyse du phytoplancton. En 1981, Gieskes & Kraay (1983) constatent que les échantillons préservés au Lugol étaient surtout représentés par des diatomées et par quelques dinoflagellés mais lorsqu'ils analysaient les échantillons avec un HPLC les espèces nanoplanctoniques (surtout Cryptophyceae) étaient, au moins, aussi abondantes. C'est en 1983, pendant le REFLEX'83, que Gieskes & Kraay (1986) notaient la présence d'une grande population de *Corymbellus aureus* (Prymnesiophyceae) qui se développait juste après un bloom de diatomées. Cependant il n'est pas possible de comparer ce bloom avec le second bloom du FLEX'76 car les niveaux de chlorophylle atteints étaient totalement différents ($> 10 \text{ mg Chl a/m}^3$ dans le cas du REFLEX et $> 3 \text{ mg Chl a/m}^3$ dans le cas du FLEX).

Le plus étonnant dans toutes ces considérations est que les diatomées ne semblent pas avoir été affectées par la méthode de préservation au Lugol comme le constate Gieskes & Kraay (1983, 1986) qui continuent à utiliser cette méthode pour les comptages des organismes de cette classe phytoplanctonique. Il n'est donc pas possible, a priori, d'expliquer les très faibles concentrations maximales des diatomées, exprimées en terme de carbone, qui dépassent seulement $50 \mu\text{gC/l}$ (valeur du FLEX ATLAS) pendant le premier bloom du FLEX'76 alors que cette classe est considérée comme dominante. Etant donné que la contribution des autres groupes (dinoflagellés, flagellés) est faible durant cette période, nous n'arrivons pas à expliquer le très grand écart qui sépare la valeur donnée par le FLEX ATLAS ($50 \mu\text{g C/l}$) de celle calculée par Brockmann & al. (1983) pour tout le phytoplancton ($\sim 380 \mu\text{gC/l}$: valeur moyenne sur la couche de mélange).

Cependant, il existe peut-être deux solutions pour expliquer cette incohérence:

- les diatomées n'étaient peut-être pas dominantes pendant le premier bloom ce qui remettrait en cause le concept largement accepté selon lequel les diatomées dominent le bloom printanier dans l'aire du Fladen Ground (Wandschneider, 1983). Ce point de vue était partagé par Reid (1975, 1977) qui, sur la base d'analyses sur les échantillons du CPR (pendant plusieurs années), montrait que les espèces n'appartenant ni aux diatomées ni au genre *Phaeocystis* constituaient la plus grande partie de la couleur verte enregistrée par le CPR pendant la première phase de la saison de croissance.

- un grand nombre de diatomées était aussi oublié pendant les comptages.

Il nous est difficile de conclure sur ce point car il n'existe aucun moyen de vérifier l'une ou l'autre de ces solutions mais nous pensons que les diatomées étaient effectivement dominantes si l'on

compare la situation du FLEX'76 avec celle du REFLEX'83 (Gieskes & Kraay, 1986) où le premier bloom était majoritairement représenté par ce groupe (les concentrations de phytocarbone à cette époque étaient bien supérieures à celles du FLEX: 100-300 $\mu\text{g C/l}$ (Gieskes & Kraay (1984)).

Cette conclusion aura nécessairement des répercussions importantes pour tout essai de modélisation du FLEX'76 car il ne sera pas possible de comparer les résultats des modèles avec les concentrations de phytocarbone, seuls les jeux de données sur la chlorophylle seront utilisés.

2.1.5.4 Les estimations de la production primaire.

Nous allons maintenant aborder l'un des sujets les plus délicats sur les résultats du FLEX'76 car il a fait couler beaucoup d'encre: les mesures de la production primaire. Les scientifiques du FLEX se sont efforcés, pendant des années, de réconcilier les biomasses phytoplanctoniques (en terme de carbone et de chlorophylle) avec les valeurs de la production primaire. De plus, il n'existe pas un seul jeu de données sur la production primaire mais plusieurs qui sont, selon le cas, très différents:

- Les données de Weichart (1980) qui estime la production primaire nette à partir des mesures du PH sur une période allant du 19 avril au 1 mai, c'est-à-dire pendant la phase de croissance exponentielle du phytoplancton (premier bloom).
- Les données de Weigel & Hagmeier (non publiées) qui estiment les productions primaires brute et nette avec la méthode au ^{14}C sur la plus grande partie du FLEX'76 (26 mars au 4 juin).
- Les données de Gieskes & Kraay (1980) qui utilisent une version modifiée de la méthode au ^{14}C de Steemann Nielsen (1952). Le nombre des données est assez faible et elles concernent la période du 29 avril au 19 juin.
- Les données calculées par Mommaerts (1981) qui ont nécessité l'utilisation d'un modèle mathématique construit à partir de la formule modifiée de Vollenweider (Mommaerts, 1982). C'est en fait un modèle très particulier car les paramètres de la relation photosynthèse-lumière ont été estimés par des mesures sur le terrain qui ont été effectuées par Haigmeier & Weigel (à bord du Meteor), Baird (Explorer), Gieskes et Kraay (Aurelia) et Mommaerts (Mechelen). Les données de la chlorophylle sont utilisées pour forcer le modèle.

La figure 2.29 rassemble les différentes estimations de la production primaire intégrées sur la profondeur et sur le temps à partir du 19 avril (début du bloom principal et des données de Weichart (1980)). Les données de Gieskes & Kraay (1980) ne sont pas représentées car elles ne sont pas assez nombreuses pour calculer une courbe de production primaire cumulée.

PRODUCTION PRIMAIRE CUMULEE

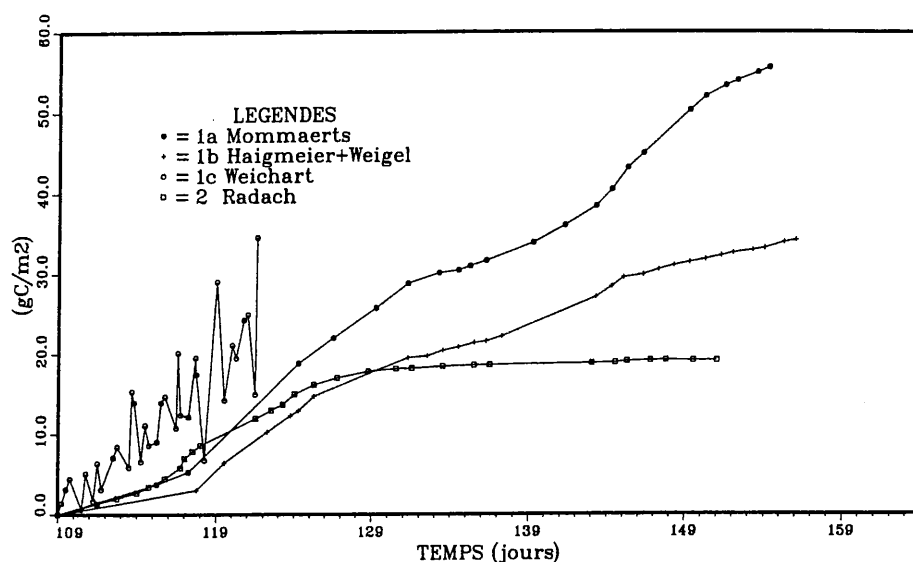


Figure 2.29: Estimations de la production primaire cumulées sur le temps et la profondeur (g C/m^2). 1a: selon Mommaerts (1981). 1b: selon Weigel & Hagmeier (données non publiées). 1c: selon Weichart (1980). 2: selon le modèle de production primaire de Radach & al. (1984). FLEX'76 experiment.

Il est un peu normal que la courbe de Mommaerts (1981) soit comprise entre l'estimation de Weichart (1980) et celle de Weigel & Hagmeier (données non publiées) car les résultats du modèle sont influencés par les mesures de Gieskes & Kraay (1980) (les données sont très proches de celles de Weichart (1980)) et par les mesures de Weigel & Hagmeier.

Le débat doit donc s'orienter vers une discussion sur les deux courbes de Weichart (1980) et de Weigel & Hagmeier. Entre le 19 avril et le 1 mai, la production primaire cumulée de Weichart (1980) est plus que deux fois supérieure à celle de Weigel & Hagmeier.

Du 26 mars au 4 juin (71 jours), Williams et Lindley (1980 b) fournissent une valeur de 45.9 gC/m^2 pour la production primaire cumulée de Weigel & Hagmeier ce qui correspond à une production primaire journalière et moyenne de $0.65 \text{ gC/m}^2/\text{jour}$. D'après la courbe (figure 2.29) on peut très facilement repérer l'emplacement des deux blooms qui correspondent aux parties de la courbe où les pentes sont très élevées.

Entre le 19 avril et le 1 mai (12 jours), 23 gC/m^2 ont été fixés par la production primaire (valeur nette) selon les estimations de Weichart (1980) et donc une valeur moyenne de la production primaire journalière de $1.9 \pm 0.4 \text{ gC/m}^2/\text{jour}$ a été calculée. Cependant, la méthode utilisée par Weichart (1980) qui utilise les valeurs du PH dans la colonne d'eau tient obligatoirement compte de la respiration de tous les organismes. Après correction, Weichart (1980) évalue une nouvelle production primaire journalière nette (elle ne tient compte que de la respiration du phytoplancton) qui est égale à $2.0 \pm 0.4 \text{ gC/m}^2/\text{jour}$. Pour la même période, le même auteur estimait la production primaire journalière à partir de la diminution des phosphates dans la couche de mélange et trouvait une valeur très proche et égale à $1.9 \pm 0.3 \text{ gC/m}^2/\text{jour}$ en utilisant les rapports moyens

d'incorporation des nutriments et du carbone inorganique dissous dans le phytoplancton qu'il calculait pendant la période de croissance exponentielle des algues planctoniques (13 avril-1 mai):

$$\Delta C : \Delta N : \Delta Si : \Delta P = 120 : 19 : 9 : 1 \quad (\text{Weichart, 1980}) \text{ (nombre d'atomes)}$$

Au moment du bloom principal, Gieskes & Kraay (1980) mesuraient la production primaire journalière et les valeurs étaient comprises entre 1.5 et 2.0 gC/m²/jour. Au niveau de la plus forte densité phytoplanctonique les estimations étaient entre 1.5 et 3.0 gC/m²/jour: ces valeurs sont donc très comparables à celles de Weichart (1980) mais elles sont très éloignées de celles de Weigel & Hagmeier.

Selon Brockmann & al. (1983), les estimations de Weichart sont sous-estimées car ils pensent que l'apport atmosphérique du CO₂ vers l'océan était sous-évalué par au moins un facteur 2: tous les deux ou trois jours les couches de surface (où se situe le phytoplancton et donc la production primaire) étaient mélangées par l'action du vent. L'assimilation du CO₂ par le phytoplancton (qui crée une dépression locale de cet élément) conjugué à un fort mélange vertical dans les couches de surface (par l'action du vent) accroît le flux entrant positif du CO₂. Il est actuellement reconnu que les méthodes standards de mesure de la production primaire sous-estiment les valeurs réelles (Brockmann & al., 1983). Cadée (1986) mentionne que certaines études sur la méthode au ¹⁴C concluent que celle-ci peut sous-estimer la production primaire réelle jusqu'à un facteur 10.

<u>Type de l'estimation</u>	Production primaire particulaire cumulée (g C/m²) en utilisant différents rapports d'éléments pendant la phase exponentielle de croissance (25 mars-30 avril 1976).	
	'petits rapports'	'grands rapports'
Diminution des phosphates de 21.7 mmol P/m ² (Weichart, 1980)	31.3 (1) → brute	12.3 (2) → brute
Augmentation du phosphore particulaire de 14 mmol P/m ² (Eberlein & al., 1980 a)	20.2 (1) → nette	7.9 (2) → nette
Diminution des nitrates de 4.9 g N/m ² (Eberlein & al., 1980 a)	29.4 (3) → brute	14.7 (4) → brute
Augmentation de l'azote particulaire de 4.7 g N/m ² (Eberlein & al., 1980 a)	28.0 (3) → nette	14.0 (4) → nette

Tableau 2.2: Estimations de la production primaire particulaire à partir des variations de la matière particulaire et des nutriments (Radach & al., 1984). Les valeurs des rapports utilisés sont:

- | | | |
|---|---|-------------------------|
| (1) 0.6944 mmol P/g C (Weichart, 1980) | ⇔ | C:P = 120 (en atomes) |
| (2) 1.764 mmol P/g C (Parsons & al., 1977) | ⇔ | C:P = 47.24 (en atomes) |
| (3) 11.90 mmol N/g C (Kremer & Nixon, 1978) | ⇔ | C:N = 7.0 (en atomes) |
| (4) 23.810 mmol N/g C (Parsons & al., 1977) | ⇔ | C:N = 3.49 (en atomes) |

D'autres auteurs ont essayé d'estimer indirectement la production primaire à partir des diminutions des phosphates et des nitrates et à partir des augmentations de l'azote et du phosphore particulaire (Radach & al., 1984). Ce sont des calculs très approximatifs mais nous commenterons leurs résultats car ils présentent beaucoup d'intérêts (tableau 2.2).

Radach & al. (1984) estiment qu'il n'est pas possible à partir de ces résultats de déterminer la bonne courbe de production primaire car les estimations avec les 'petits rapports' supportent les données de Weichart (1980) alors que celles avec les 'grands rapports' supportent les données de Weigel & Hagmeier. Ils utilisent des rapports qui proviennent de la littérature mais et il est intéressant de comparer les différentes sources auxquelles nous rajoutons les estimations bien connues de Redfield & al. (1963):

$\Delta C : \Delta N : \Delta P = 106 : 16 : 1$	(Redfield & al., 1963)
$\Delta C : \Delta N : \Delta P = 120 : 19 : 1$	(Weichart, 1980) → FLEX'76
$\Delta C : \Delta N : \Delta P = 47.24 : 13.53 : 1$	(Parsons & al., 1977)

Les rapports C/N et C/P de Parsons & al. (1977), utilisés par Radach & al. (1984) sous le nom de 'grands rapports' sont très inférieurs à ceux de Redfield & al. (1963) et à ceux de Weichart (1980) qui les estimait pour la phase de croissance du phytoplancton pendant le FLEX'76. Il est à noter que pour les 'petits rapports' Radach & al. (1984) utilisent le rapport C/N de Kremer & Nixon (1978) qui est égal à 7.0 (en atomes), valeurs très proche de celle de Weichart (1980) qui est de 6.31 et de celle de Redfield & al. (1963) qui est de 6.62 .

De plus, il existe une estimation du rapport C/N phytoplanctonique, pendant le bloom principal, qui confirme la validité du 'petit rapport' C/N: elle est fournie par Davies & Payne (1984, leur figure 6) qui mesurent des valeurs comprises entre 5 et 6 (rapports de masses; équivalent à 5.83 et 7.0 en terme d'atomes) dans les diatomées vivantes pendant le bloom principal.

Donc, nous considérerons que les rapports estimés par Weichart (1980) sont les plus représentatifs du FLEX'76 et que, a priori, ce sont les 'petits rapports' et donc la courbe de Weichart (1980) qui décrivent le mieux les valeurs de la production primaire réelle.

Naturellement ces conclusions sont basées sur des approximations grossières et nous avons voulu les vérifier en analysant d'autres sources comme celles de Kattner & al. (1980 a), mais cette fois-ci en utilisant seulement les 'petits rapports' C/P (1) et C/N (3) (tableau 2.3).

Type de l'estimation en faisant la somme sur les périodes du 19 au 27 avril et du 28 avril au 2 mai.	Production primaire particulaire cumulée (g C/m ²) dans la couche de mélange sur la période du 19 avril au 2 mai 1976.	Production primaire particulaire moyenne (g C/m ² /jour) dans la couche de mélange sur la période du 19 avril au 2 mai 1976.
Diminution des phosphates de 22.2 mg at P/m ² (Kattner & al., 1980 a)	31.39 (1)	2.24
Augmentation du phosphore particulaire de 10.9 mg at P/m ² (Kattner & al., 1980 a)	15.69 (1)	1.12
Diminution des nitrates de 344 mg at N/m ² (Kattner & al., 1980 a)	24.76 (3)	1.77
Augmentation de l'azote particulaire de 244 mg at N/m ² (Kattner & al., 1980 a)	17.57 (3)	1.25

Tableau 2.3: Nouvelles estimations des productions primaires cumulées et moyennes à partir des données de Kattner & al., (1980 a). Les valeurs mentionnées ici sont très légèrement sous-estimées car les diminutions des nutriments et les augmentations des matières particulaires entre le 27 et le 28 avril n'ont pas été comptées. De plus, nous n'utilisons que les bilans qui sont calculés pour la couche d'eau située au-dessus de la thermocline principale.

La production primaire nette cumulée de Weichart (1980) est de 23 gC/m² (période du 19 avril au 1 mai) et la valeur moyenne est d'environ 1.9 ou 2.0 g C/m²/jour (d'après la correction de Weichart). Ces valeurs sont donc compatibles avec les nouvelles estimations calculées (tableau 2.3). Nous ne qualifions pas nos nouvelles estimations de 'brute' ou 'nette' comme ont pu le faire Radach & al. (1984) car les imprécisions sur ce type de calculs peuvent être importantes: la diminution des nutriments et l'augmentation des matières particulaires ne sont pas seulement influencées par la dynamique du phytoplancton.

Les variations des concentrations des nutriments et des matières organiques particulaires (POM) peuvent principalement être provoquées par:

- l'advection
- la diffusion turbulente
- la sédimentation et les migrations de certains composants de la POM
- les transformations chimiques (apports ou pertes)

- l'action des organismes biologiques

L'advection, nous l'avons vu, est considérée comme négligeable surtout pendant le bloom principal.

Par contre, la diffusion turbulente verticale (nous ne discuterons pas de la diffusion turbulente horizontale pour laquelle nous n'avons aucun renseignement) est capable de perturber fortement la répartition des constituants: en période de bloom, le mélange vertical de la colonne d'eau tend à combler le déficit des nutriments au niveau des couches de surface et à diminuer les concentrations de POM qui sont entraînées vers le fond parce que les gradients verticaux des nutriments et de la POM sont inversés.

La sédimentation est dans tous les cas une perte importante pour la POM des couches de surface qui est principalement constituée, pendant la période du bloom, de diatomées qui sont connues pour avoir des vitesses de sédimentation assez importantes.

Les migrations concernent essentiellement des organismes de taille moyenne et grande (mésos- et macrozooplancton) dont les biomasses sont très faibles pendant le bloom principal. La plupart de ces organismes effectuent des migrations nyctémérales qui entraînent une augmentation de la POM, dans les couches de surface, pendant la nuit et une diminution pendant la journée avec un bilan sur 24 heures qui doit être très négligeable.

En ce qui concerne le FLEX'76, très peu d'études ont été faites sur les transformations chimiques des constituants dans la colonne d'eau et il est donc impossible d'en quantifier les effets.

L'action des organismes biologiques est évidemment très importante: les principaux constituants dont il faut tenir compte sont les nutriments, le phytoplancton, le zooplancton, les bactéries et les détritiques. Pendant la phase exponentielle du bloom principal, le zooplancton, les bactéries et les détritiques sont encore négligeables et l'on peut donc considérer que le système est réduit aux relations nutriments-phytoplancton. Ce qui est une perte pour l'un (nutriment) est un gain pour l'autre (phytoplancton).

En supposant que le système réel ait été aussi simple cela signifierait que les valeurs calculées dans le tableau 2.3 représentent des estimations minimales car les influences du mélange vertical et de la sédimentation provoquent des sous-estimations dans les calculs des productions primaires (figure 2.30): la diffusion des nutriments du bas vers le haut de la colonne sous-estime la diminution des phosphates et des nitrates dans la couche de mélange et la diffusion de la POM du haut vers le bas de la colonne associé à la sédimentation des diatomées sous-estime l'augmentation de la POM dans la couche de mélange.

Au début de la phase exponentielle de croissance des diatomées, il est probable que leur vitesse de sédimentation ait été faible car leur bon état physiologique leur permettait plus ou moins de se maintenir dans la colonne d'eau. Plus la limitation par les nutriments était importante, plus l'état

physiologique des cellules était mauvais et on peut penser que leur vitesse de sédimentation était déjà assez importante avant même le déclin du bloom.

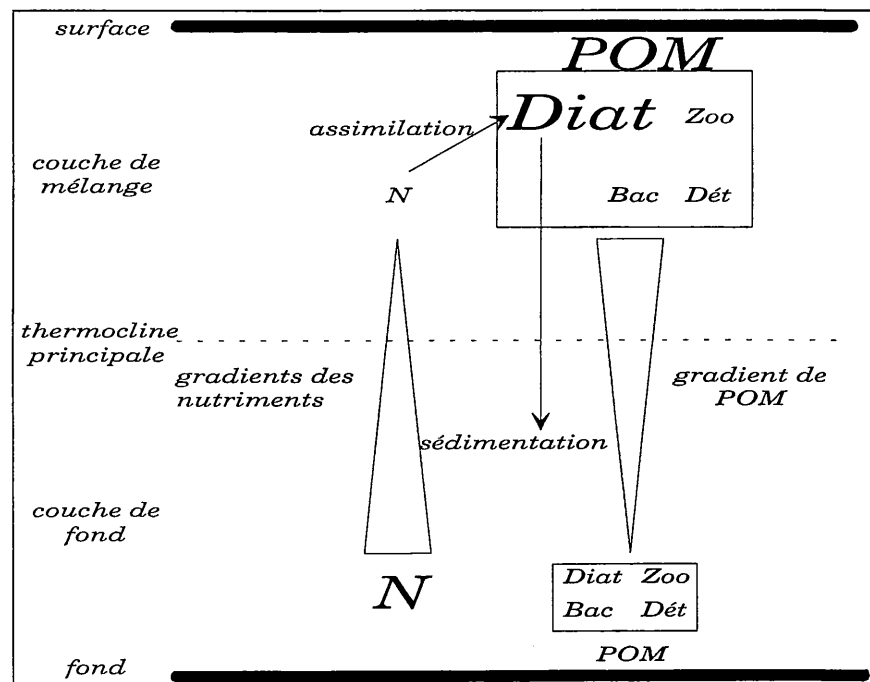


Figure 2.30: Schéma très simplifié des principaux processus pendant la phase de croissance exponentielle du bloom principal du FLEX'76 dominé par une population de diatomées (POM: matières organiques particulaires; Diat: diatomées; Zoo: zooplancton; Bac: bactéries; Dét: détritiques; N: nutriments).

Les estimations de Radach & al. (1984) (tableau 2.2), en utilisant les 'petits rapports' et nos propres estimations (tableau 2.3) sont plutôt en accord avec la courbe de Weichart (1980). De plus, il se peut même que toutes les productions primaires mesurées ou calculées soient sous-estimées par la méthode au PH (Brockmann & al., 1983), par la méthode au ^{14}C (Cadée, 1986) et par les calculs au moyen des diminutions des nutriments ou augmentation des POM comme nous l'avons mentionné auparavant.

2.1.6 Distribution, consommation et production du zooplancton.

Les analyses des distributions en terme d'abondance et de biomasse, des comportements nutritifs et migratoires, des développements et des productions des espèces du zooplancton ont occupé une place très importante pendant le FLEX'76. Les méthodes d'échantillonnage étaient nombreuses et variées: elles permettaient non seulement d'avoir une vision générale des distributions horizontales et verticales dans toute la boîte du FLEX et sur toute la période, mais aussi une représentation

précise de la distribution des organismes, selon la verticale, à la Station Centrale que nous allons maintenant commenter.

2.1.6.1 Abondance des principales espèces du zooplancton.

Krause & Radach (1980) ainsi que Franz & Van Arkel (1980), qui effectuaient la plupart des mesures à la Station Centrale et aux alentours, fournissent une liste non exhaustive des principales espèces trouvées (tableau 2.4):

Principaux copépodes	Principales larves d'invertébrés de fond présentes dans le plancton (meroplancton)
Calanus finmarchicus * Oithona similis * , O. nana, O. plumifera* (1) Microcalanus pusillus * Pseudocalanus elongatus * Acartia clausi * , A. bifilosa * Microsetella norvegica * (2) Paracalanus parvus * Metridia lucens * Temora longicornis Centropages hamatus	Trochophore Polychaete Bivalve Echinoderme Pilidium Actinotroche

Tableau 2.4: Principales espèces du zooplancton trouvées pendant le FLEX'76 et répertoriées par Krause & Radach (1980) et Franz & Van Arkel (1980). (*): Tous les stages de développement ont été observés par Krause & Radach (1980). (1): copépodes cyclopoïdes. (2): copépode harpacticoïde. Les autres copépodes sont des calanoides.

On remarque tout de suite que la plupart de ces organismes appartiennent, selon un critère de taille, au microzooplancton (20-200 µm) et au mésozooplancton (200-2000 µm). Franz & Van Arkel (1980) utilisaient un appareil d'échantillonnage ('Multiple Modified Gulf III High-Speed Sampler') équipé de deux filets dont les largeurs des mailles étaient de 50 et 300 µm: ils observaient une faible présence des protozoaires (appartenant au nanozooplancton (2-20 µm) et au microzooplancton) et par conséquent ils étaient ignorés dans les comptages. Krause & Radach (1980) utilisaient des bouteilles Niskin (10 litres) et filtraient les échantillons sur une gaze de 30 µm: ils ne mentionnent jamais une quelconque présence des protozoaires. Cependant, Gieskes & Kraay (1983), en région centrale de la Mer du Nord, détectaient la présence d'un cilié (30-80 µm) qu'ils identifiaient comme étant *Mesodinium rubrum*. Franz & Diel (1985), pendant le REFLEX'83, trouvaient dans l'aire du FLEX et à la même période (printemps) de nombreux tintinnides et rotifères qui étaient retenues par une maille de 50 µm.

Il est probable que l'abondance du petit zooplancton ait été négligeable pendant le FLEX'76 mais il est certain que le FLEX'76 a négligé le plancton de petite taille qui est actuellement reconnu comme étant un composant majeur dans de nombreux écosystèmes. Nous l'avons vu le nanophytoplancton (2-20 µm) a très largement été sous-estimé, le picophytoplancton (< 2 µm) n'est jamais mentionné dans toute la littérature du FLEX'76. Il est possible que l'abondance du nanozooplancton ait été négligée car l'idée que l'on pouvait se faire des écosystèmes marins dans

les années 70 était une chaîne nutritive quasiment linéaire où seul le rôle des organismes de taille relativement grande (diatomées, dinoflagellés, copépodes et prédateurs supérieurs) était reconnu.

A l'autre bout de cette chaîne trophique, Lindley & Williams (1980) enregistraient la présence d'euphausiacées qui étaient essentiellement représentées par l'espèce *Thysanoessa inermis*. Cette espèce du zooplancton était la plus abondante pendant la première période du FLEX (jusqu'au 19 avril) comme en témoigne les travaux des précédents auteurs. Ceci est aussi vérifié par le nombre important des pelotes fécales, de formes et de tailles caractéristiques, retrouvées dans les trappes à sédiment de Davies & Payne (1984).

C'est avec la première poussée phytoplanctonique que les copépodes deviennent dominants: le copépode calanoïde *Calanus finmarchicus* formait 63 % de la biomasse en avril/mai et 90 % de la biomasse au mois de juin (Fransz & Van Arkel, 1980). Une autre estimation nous vient de Williams & Lindley (1980 a): *Thysanoessa inermis* et *Calanus finmarchicus* représentaient 80% de la biomasse totale du zooplancton entre le 19 avril et le 3 juin. Les différences sont essentiellement dues aux méthodes d'échantillonnage qui ont été utilisées.

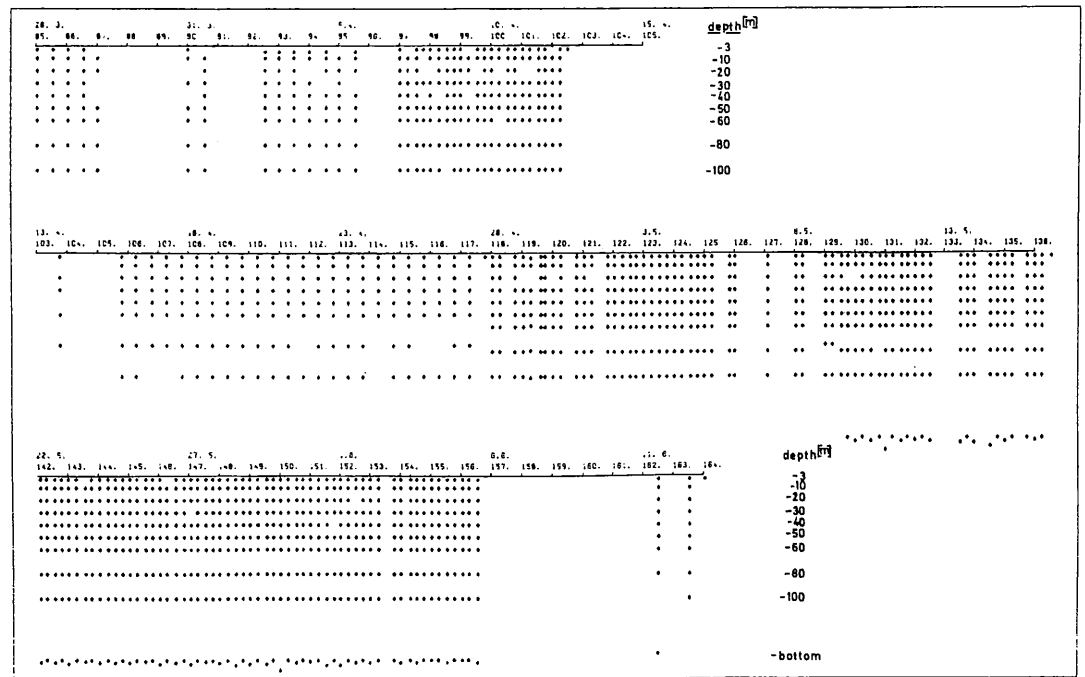


Figure 2.31: grille d'échantillonnage du zooplancton. (D'après Krause & Trahms, 1983). FLEX'76 experiment.

Les quatre espèces de copépodes les plus importantes étaient *Calanus firmarchicus*, *Oithona similis*, *Microcalanus pusillus* et *Pseudocalanus elongatus*. La grille d'échantillonnage, à la Station Centrale, est montrée par la figure 2.31 et les répartitions verticales des nauplii et des copépodites sont décrites par les figures 2.32 et 2.33. Durant la première croisière du METEOR (METEOR I), tous les stages des copépodes sont répartis de façon uniforme dans la colonne d'eau et c'est avec le développement de la stratification (ANTON DORHN et METEOR II) que la plus grande majorité des organismes s'accumulent dans les couches productives de surface. L'accumulation, en

profondeur, des stages de *Microcalanus pusillus* suggère que cette espèce se nourrit principalement de détritus (Krause & Trahms, 1982). Alors que les nauplii des copépodes semblent ne jamais quitter les couches de surface pendant tout le FLEX (sauf celles de *Microcalanus pusillus* qui restent en profondeur), les stages copépodites effectuent des migrations nyctémérales dès la fin de la seconde croisière du METEOR avec, cependant, une exception: *Oithona similis*.

Calanus finmarchicus (Cf) et *Oithona similis* (Os) sont de loin les espèces les plus abondantes parmi tous les copépodes cités auparavant (Krause & Radach, 1980; Krause & Trahms, 1982; Fransz & Van Arkel, 1980; Williams & Lindley, 1980 a et b; Lindley & Williams, 1980). Pour les besoins d'une modélisation ultérieure et pour diminuer la quantité des résultats que nous présentons, nous nous limiterons à la description de ces deux espèces. Les distributions de Os et Cf (tous stages confondus) sont décrites par la figure 2.34. Les figures 2.35 et 2.36 montrent les évolutions de tous leurs stages (NI à CVI). Les valeurs intégrées sur la profondeur (0 -150 m) des nombres d'individus par stage de Os et Cf sont également présentées (figure 2.37).

Distributions et évolutions temporelles des stages de *Calanus finmarchicus* (figure 2.35 et 2.37):

Durant METEOR I, les nauplii de Cf sont absents et les copépodites sont très peu présents. C'est seulement à partir du 14 avril qu'ils apparaissent brutalement dans la colonne d'eau, à la Station Centrale. Pendant le bloom principal, nauplii et copépodites restent en étroit contact avec leur nourriture qui est principalement constituée de phytoplancton au niveau des couches de surface. Dès la fin du bloom (fin de METEOR II), les plus vieux stages copépodites commencent des migrations verticales dont l'amplitude semble augmenter avec l'âge. Pendant METEOR III, les nauplii disparaissent graduellement alors que les stages CIII-CV présentent des maximums d'abondance. A la fin du FLEX'76, les adultes de Cf (mâles et femelles) sont toujours aussi peu présents et il semblerait que la nouvelle génération qui faisait son apparition juste après le bloom principal n'est pas encore terminée son cycle de vie. Les valeurs intégrées sur la profondeur montrent assez bien la succession des différents stages dans le temps mais l'analyse par la technique de corrélation croisée ne montre pas des temps de retard entre les différents stages (Krause & Radach, 1980). Ces derniers auteurs ont converti les nombres d'individus de chaque stage en biomasse et constatent que les stages CIII à CV constituent la plus grande partie de la biomasse totale de Cf et ce, pendant la plus grande partie du FLEX. A la fin du FLEX, le rapport biomasse/nombre d'individus augmente ce qui suggère une prédominance des plus vieux stages.

Distributions et évolutions temporelles des stages de *Oithona similis* (figure 2.36 et 2.37):

Ce copépode cyclopoïde est présent sur toute la période du FLEX. Les nauplii montrent déjà des maximums avant le premier bloom du phytoplancton alors que les copépodites apparaissent surtout pendant le bloom. Un premier maximum de femelles adultes avait déjà lieu dès la fin du mois de mars. Ce maximum se déplace à travers tous les stages de développement avec un certain temps de retard. A la fin du mois de mai, la nouvelle génération de mâles et de femelles est responsable des nouveaux pics très importants de NI-NIII. Krause & Trahms (1983) estiment que le temps de retard qui sépare les deux générations est d'environ 6 semaines.

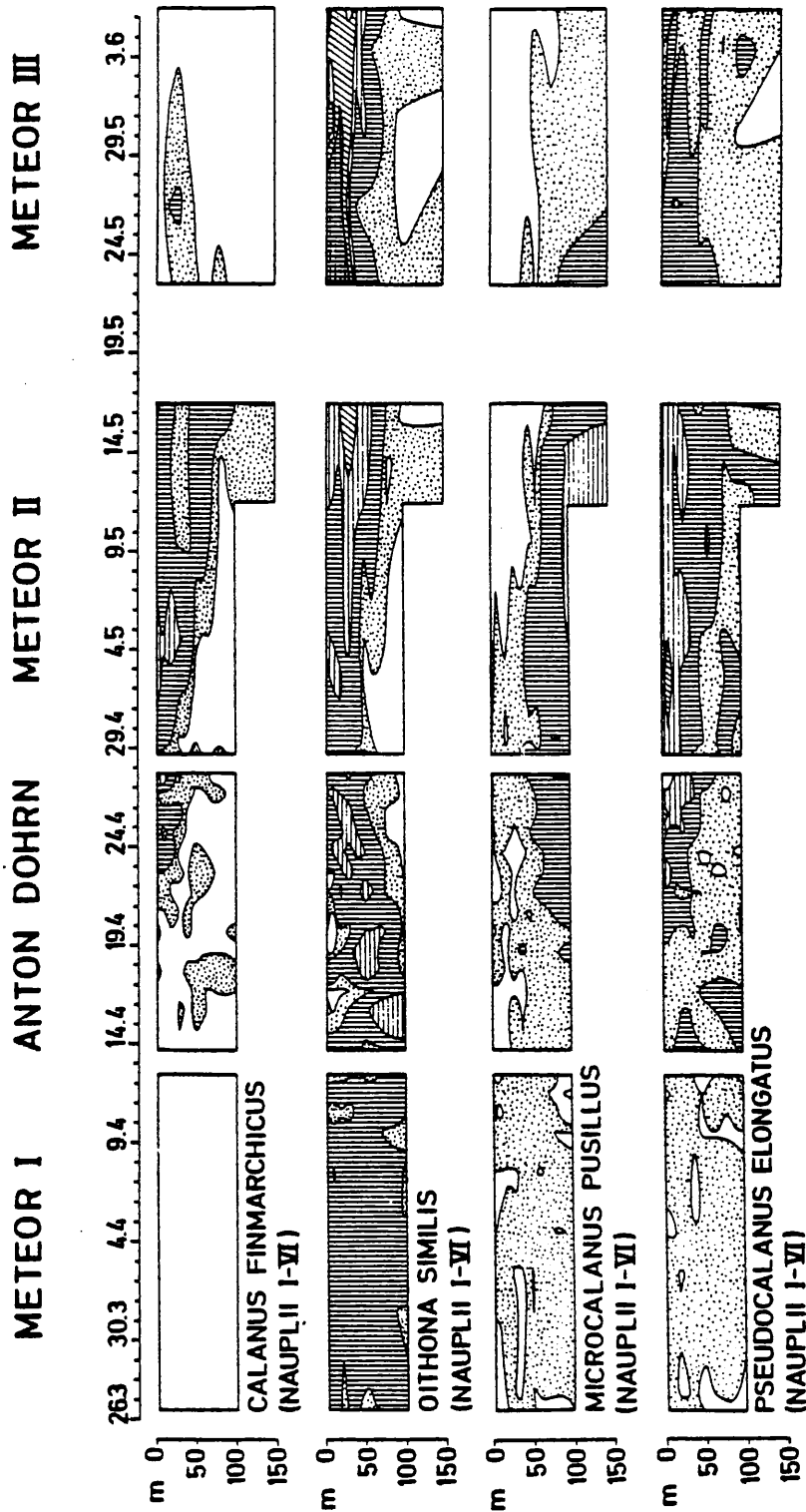


Figure 2.32: Abondances des nauplii (ind./10l) pour les quatre copépodes les plus importants du FLEX. L'échelle d'abondance est décrite par la figure 2.33. (D'après Krause, Trahms & Heinemann, FLEX Atlas). FLEX'76 experiment.

METEOR III

METEOR II

ANTON DOHRN

METEOR I

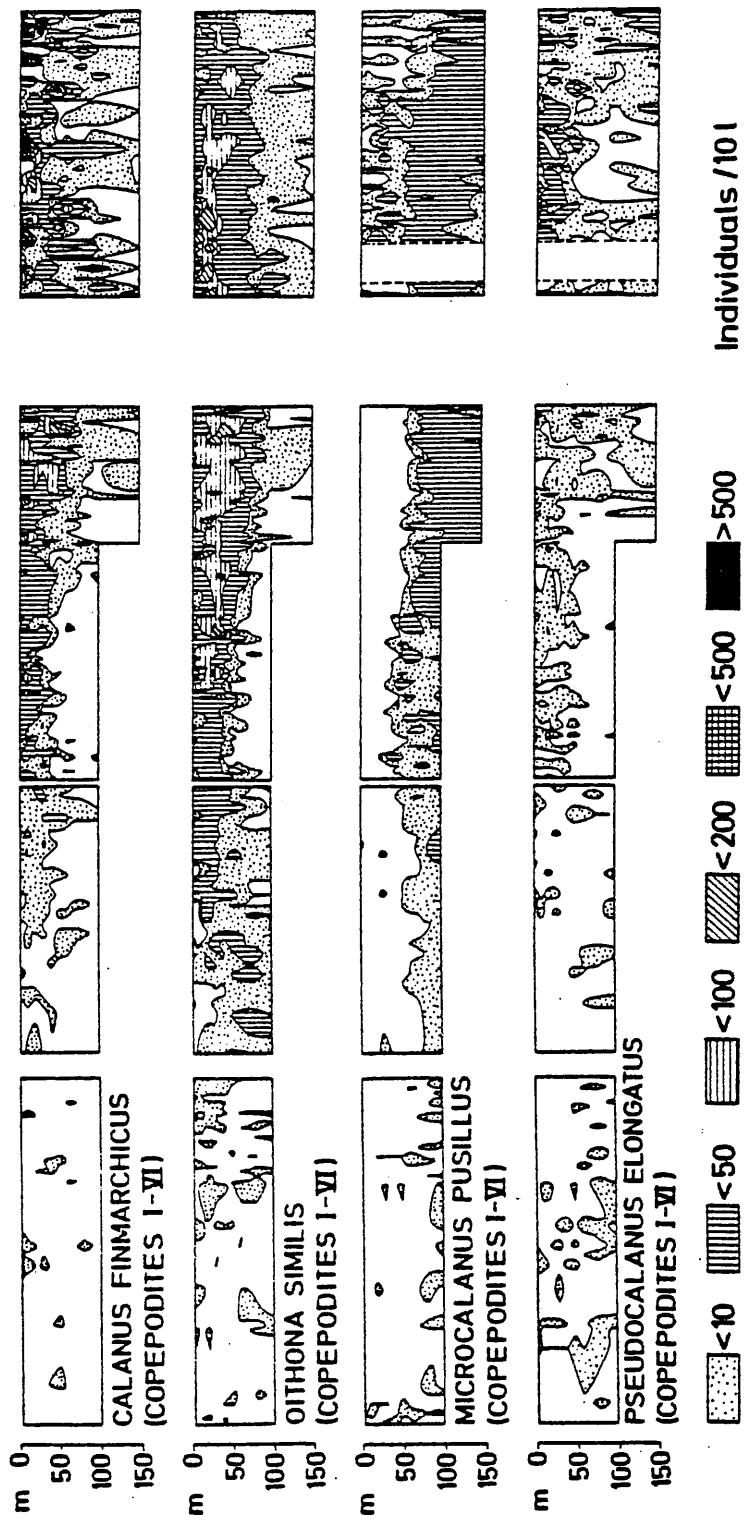
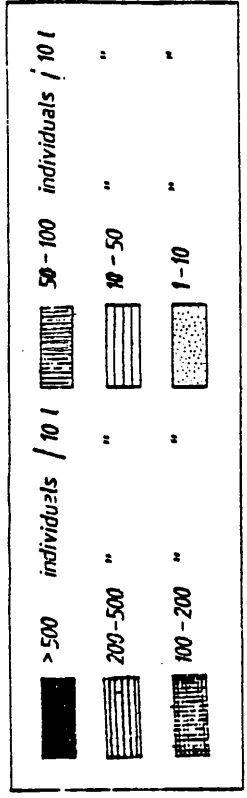
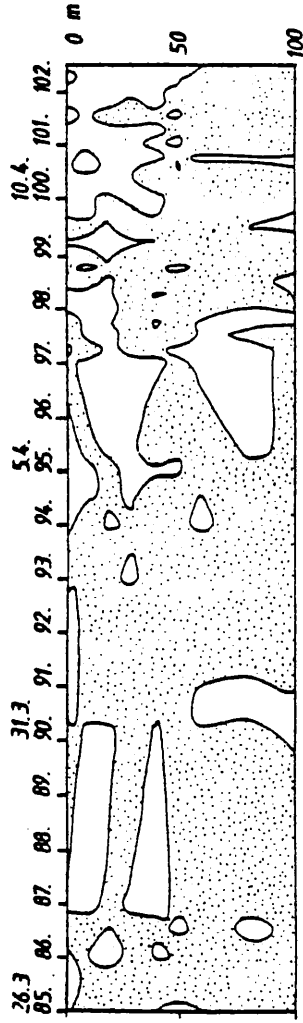
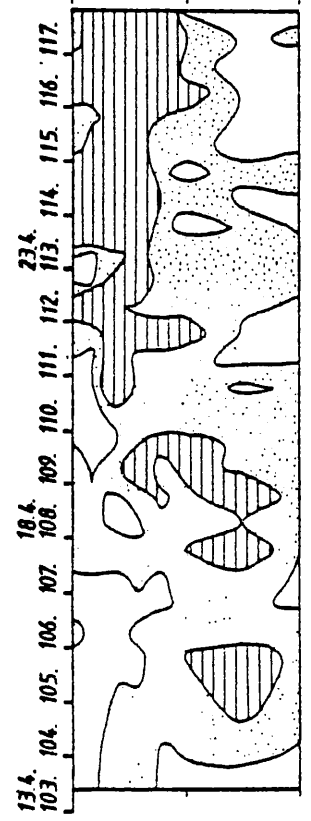


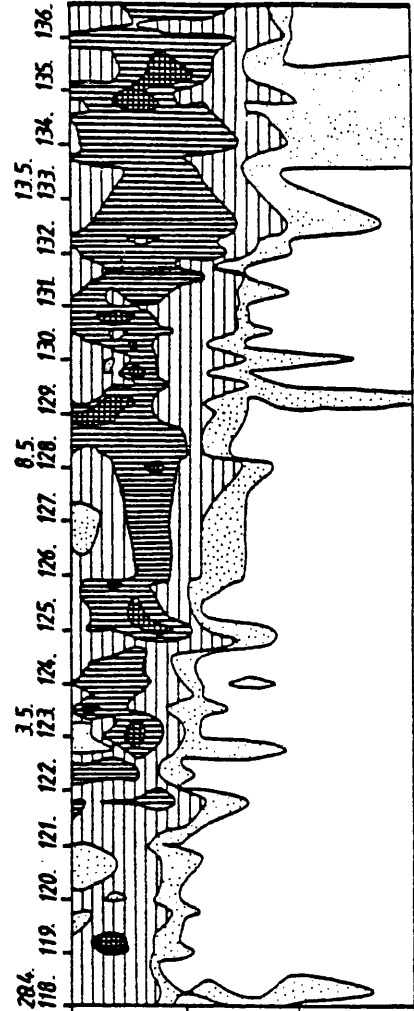
Figure 2.33: Abundances des copépodites (ind./10l) pour les quatre copépodes les plus importants du FLEX. (D'après Krause, Trahms & Heinemann, FLEX Atlas). FLEX'76 experiment.



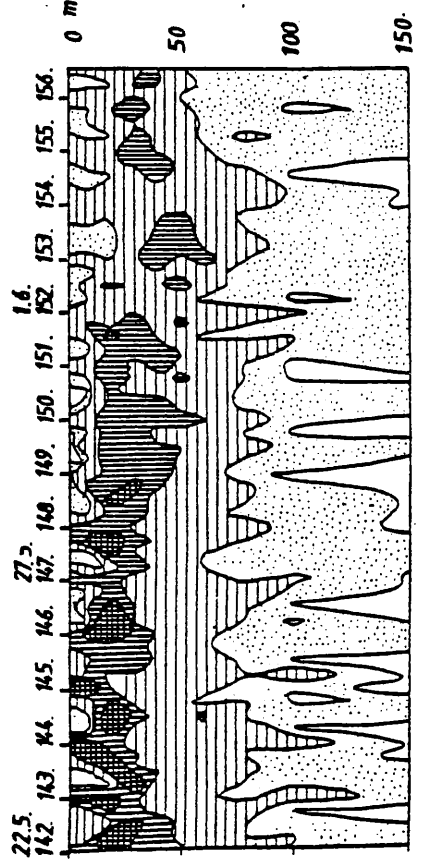
METEOR I



ANTON DOHRN



METEOR II



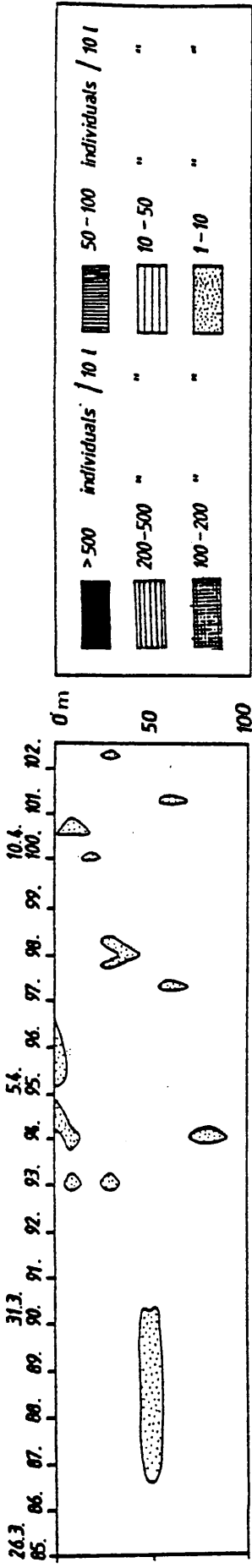
METEOR III

OITHONA SIMILIS TOTAL

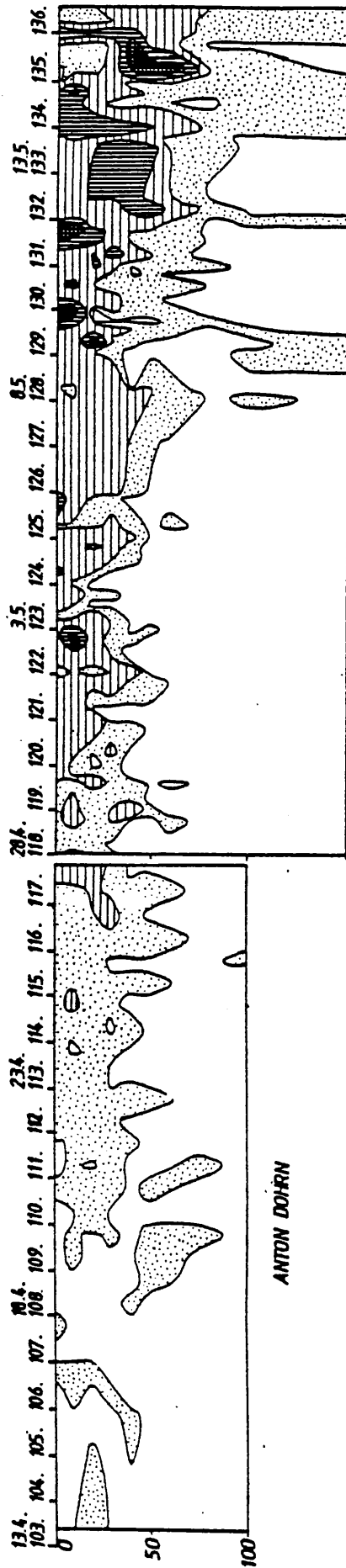
ISOPLETHS AT THE CENTRAL STATION OF FLEX '76

126 MARCH - 6 JUNE 1976 I.

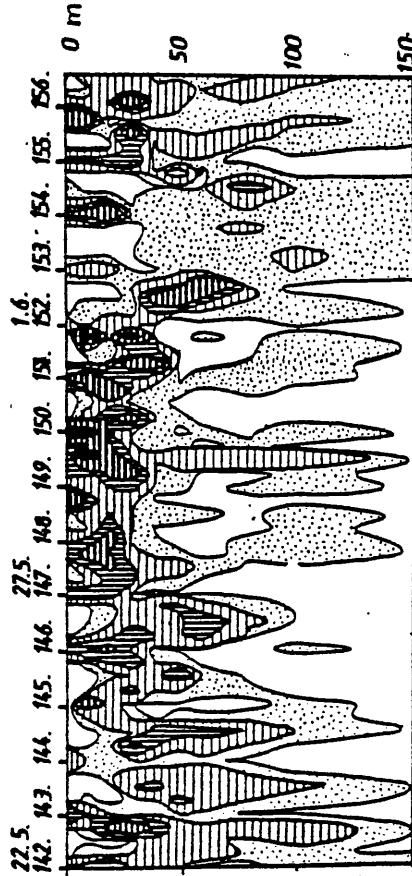
Krause, Radach
 ORIGINATOR: SEB - Hamburg
 PROVISIONAL: NOT TO BE QUOTED WITHOUT
 REFERENCE TO THE ORIGINATOR



METEOR I



ANTON DOHRN



METEOR III

METEOR II

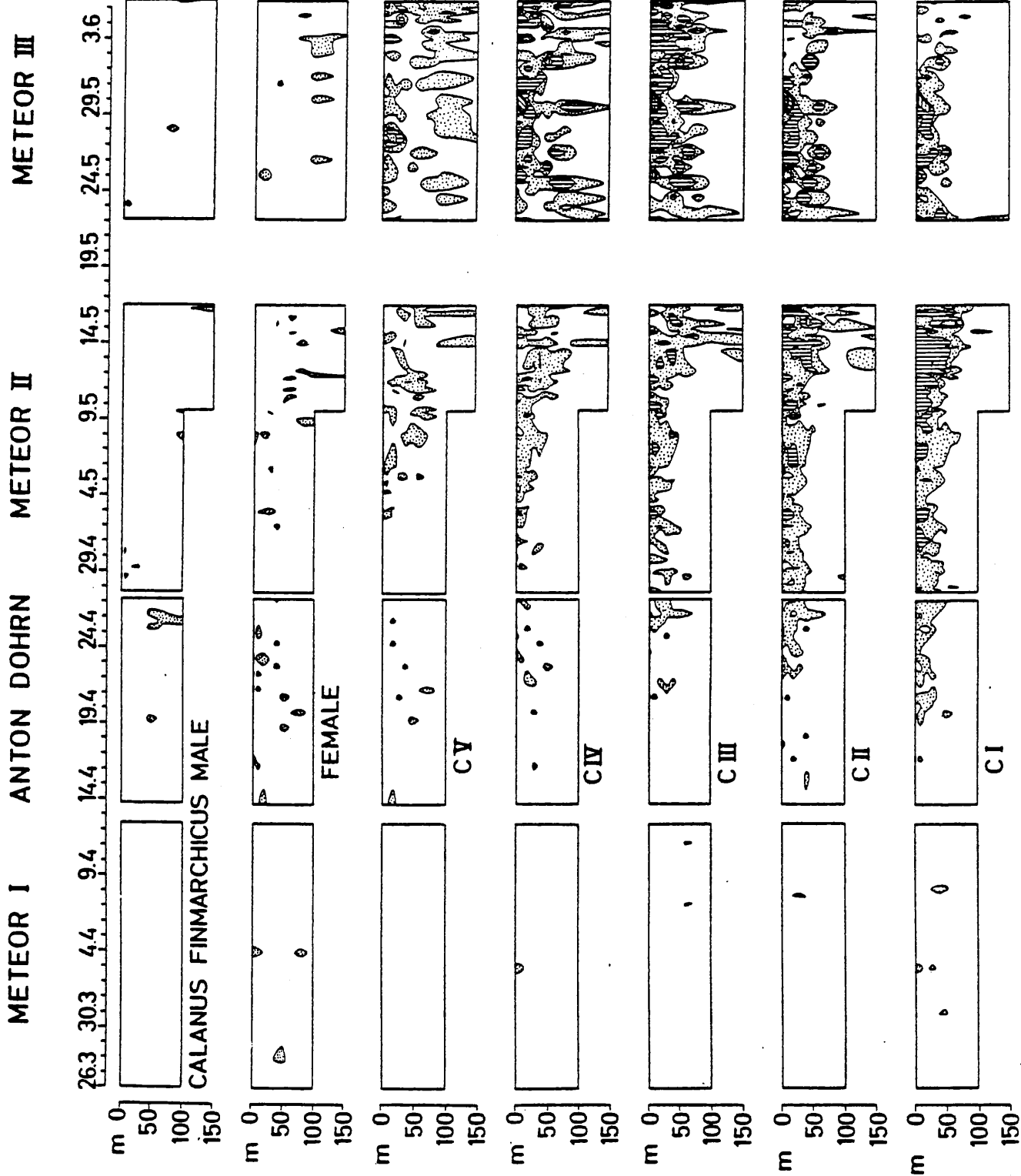
CALANUS FINMARCHICUS TOTAL

ISOPLETHS AT THE CENTRAL STATION OF FLEX '76

(26 MARCH - 6 JUNE 1976)

ORIGINATOR: Krause, Radach
 SFB - Hamburg
 PROVISIONAL: NOT TO BE QUOTED WITHOUT
 REFERENCE TO THE ORIGINATOR

Figure 2.34: Abundances of *Oithona similis* (a) et *Calanus finmarchicus* (b) (ind./10l). (D'après Krause & Radach, FLEX Atlas). FLEX'76 experiment.



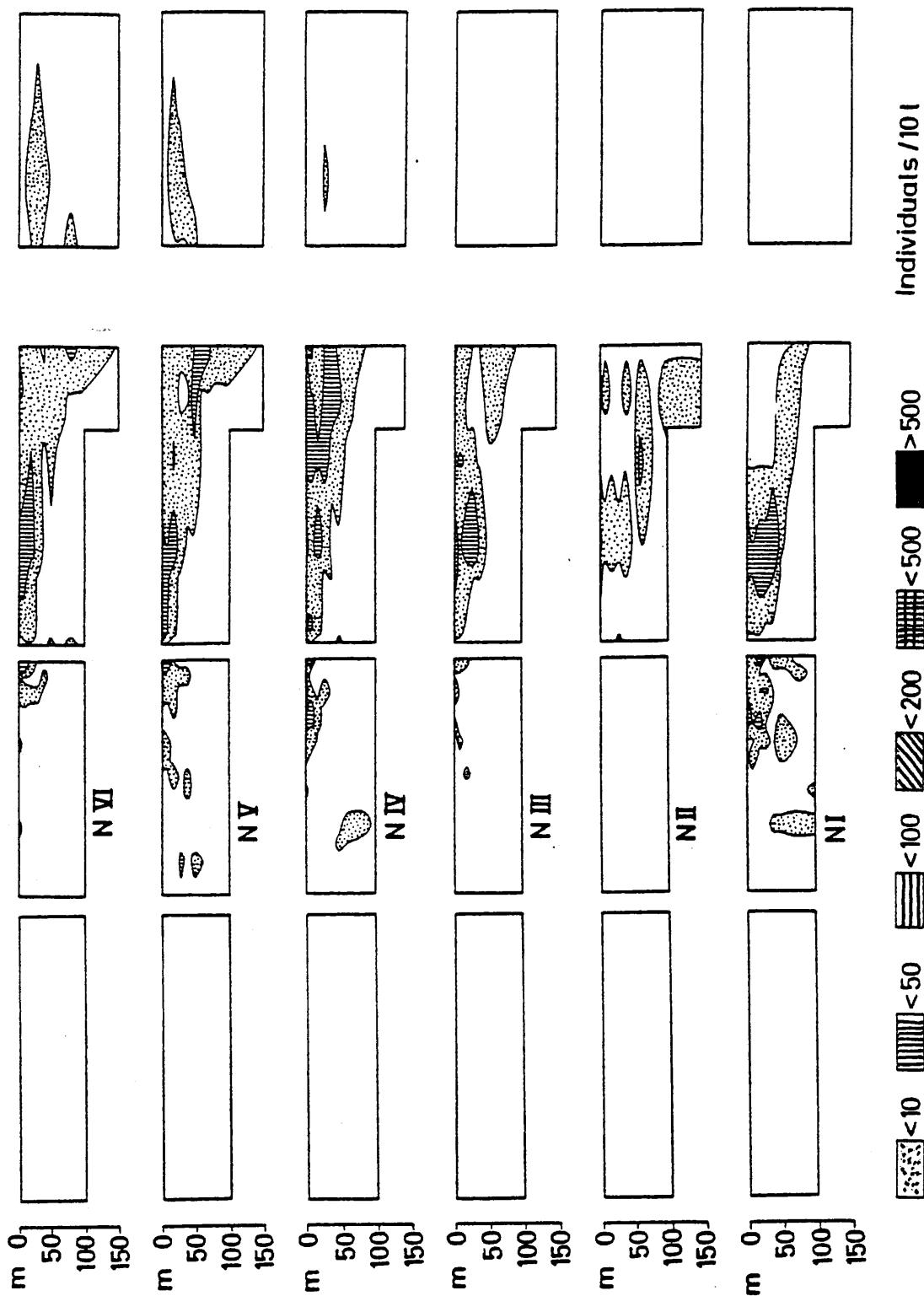
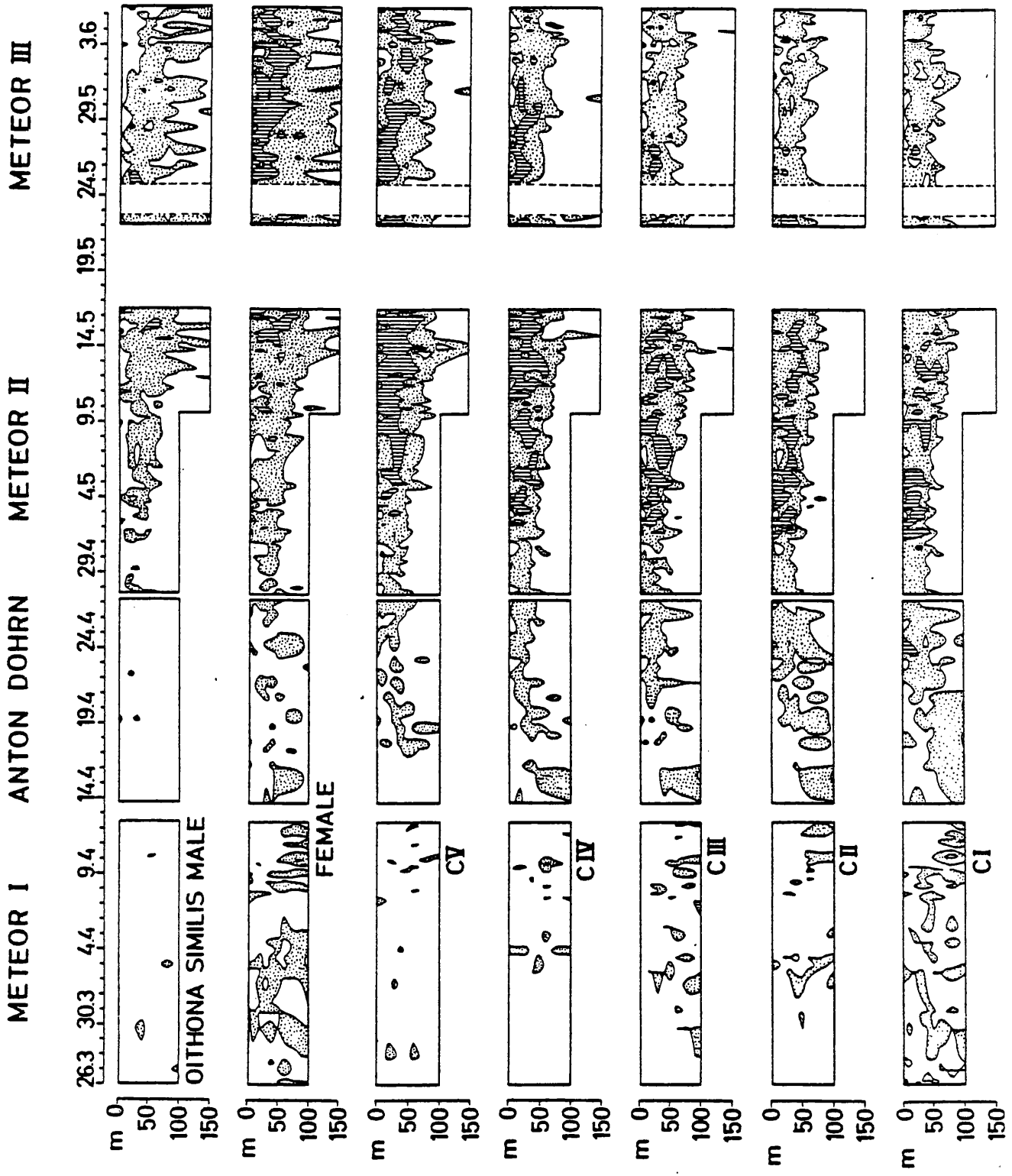


Figure 2.35: Abundances de tous les stages (N I à CVI) de *Calanus finmarchicus* (ind./10l). (D'après Krause, Trahms & Heinemann, FLEX Atlas). FLEX'76 experiment.



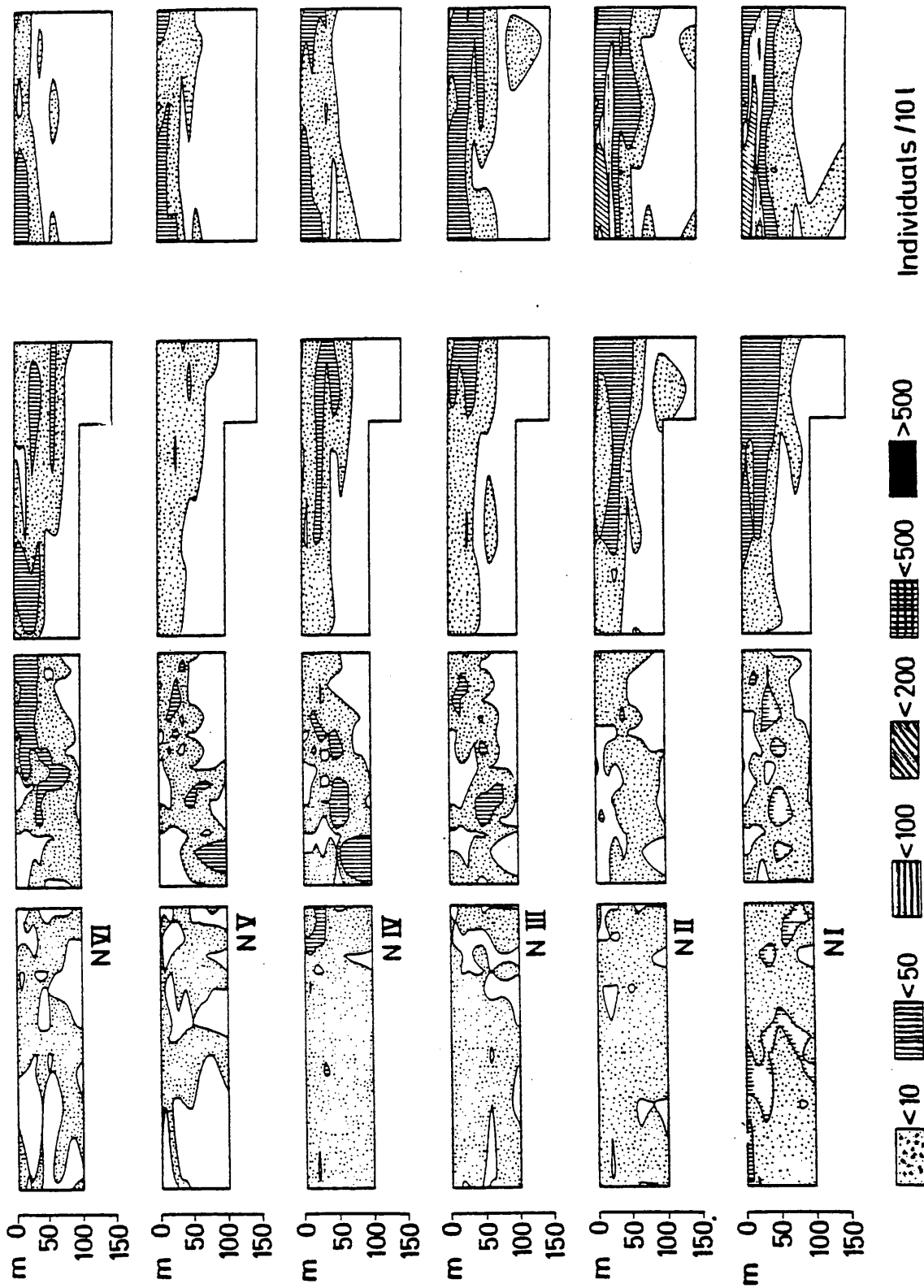


Figure 2.36: Abundances de tous les stages (NI à CVI) de *Oithona similis* (ind./10l). (D'après Krause, Trahms & Heinemann, FLEX Atlas). FLEX'76 experiment.

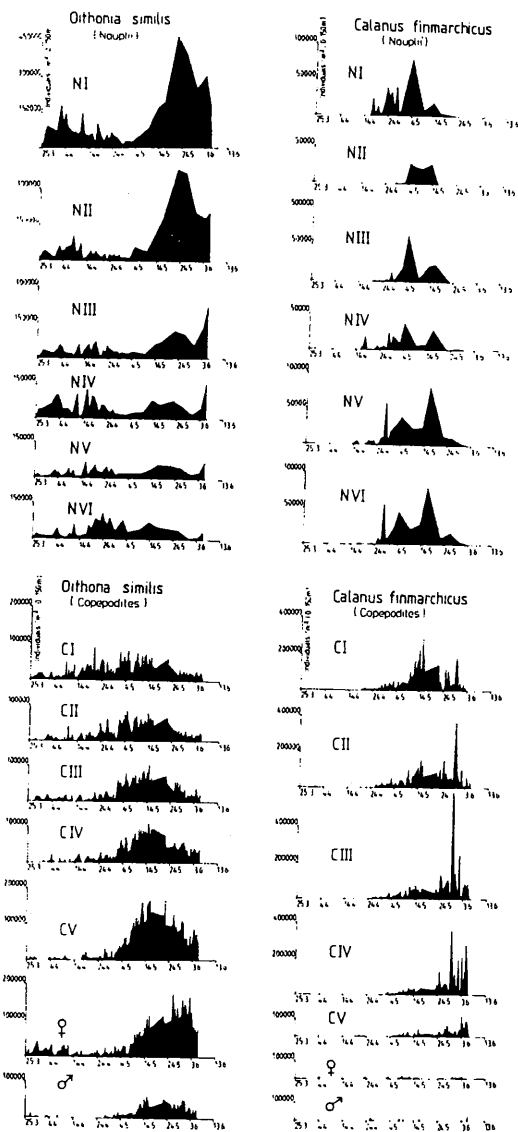


Figure 2.37: Séries temporelles de l'abondance de tous les stages (NI à CVI) de *Oithona similis* et *Calanus finmarchicus* intégrées sur la profondeur (0-150 m). (D'après Krause & Trahms, 1983). FLEX'76 experiment.

Krause & Trahms (1983) révèlent que l'abondance de *Oithona similis* est nettement plus grande que celle de *Calanus finmarchicus* jusqu'à la fin de la seconde croisière du METEOR. Williams & Lindley (1980 b) trouvent, au contraire, que *Calanus finmarchicus* est le plus abondant sur toute la période du FLEX: ils utilisent une maille de 280 μm qui laisse échapper une grande partie des jeunes stages nauplii qui sont les plus nombreux.

La période du 12 au 13 mai (la tempête du FLEX) est très intéressante car la répartition verticale des différents stages de *Calanus finmarchicus* et de *Oithona similis* est tout à fait surprenante: la plupart des nauplii restent en surface tandis que les plus vieux stages copépodites sont distribués sur toute la colonne d'eau. Krause & Trahms (1982) en donne une interprétation:

'Apparemment, la turbulence induite par la tempête des 12 et 13 mai était assez forte pour transporter le zooplancton, principalement les vieux stages des copépodes, vers le fond'.

Selon nous, il serait très étonnant que la turbulence puisse agir de façon sélective sur les plus vieux stages qui ont, au contraire, des capacités de déplacement beaucoup plus importantes que les plus jeunes stages. En d'autres termes, les vieux stages copépodites sont nécessairement moins influencés par la turbulence que les nauplii car leurs vitesses relatives de déplacement sont très différentes. Nous proposons donc deux autres interprétations:

- soit les copépodes migrent activement le fond pour échapper à l'environnement hostile des couches de surface en attendant que la tempête se calme.
- soit un autre facteur est responsable de ce comportement: la nourriture. Cette tempête intervient juste dans la période qui sépare les deux blooms, c'est-à-dire au moment où les concentrations de nourriture sont très faibles et il se peut très bien que, comme dans la dernière partie du FLEX, les plus vieux stages copépodites effectuent des migrations nycthémerales. D'autre part la turbulence dans la couche de mélange a tendance à lisser les pics de biomasse phytoplanctonique et donc à abaisser les concentrations locales des proies qui peuvent alors devenir inférieures aux seuils de nutrition des copépodes (figure 2.38).

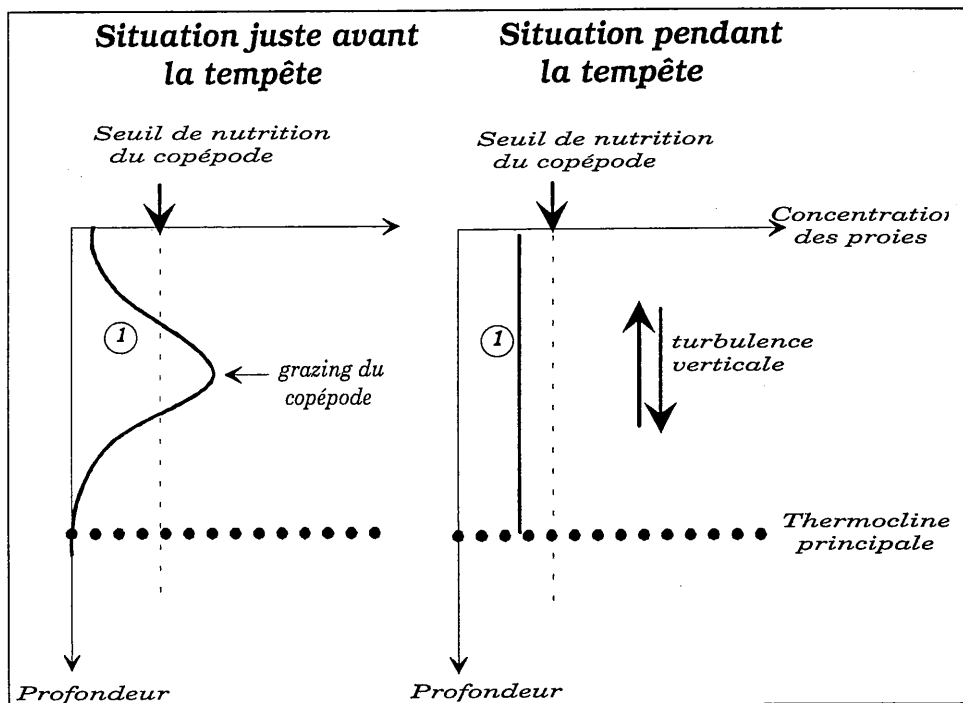


Figure 2.38: Représentation schématique des situations juste avant et pendant la tempête des 12 et 13 mai qui pourrait expliquer la migration verticale des copépodes qui serait fonction de la concentration des proies dans la couche de mélange. ①: Profils verticaux de la concentration des proies. Le pic de concentration juste avant la tempête doit nécessairement être petit.

Néanmoins, cette hypothèse est peut-être valable pour *Calanus finmarchicus* qui est connu pour effectuer de telles migrations mais elle l'est moins pour *Oithona similis* qui reste habituellement dans les couches de surface, la première interprétation est certainement plus crédible. Cela voudrait dire aussi que cette dernière espèce posséderait bien les capacités physiques pour entreprendre de telles migrations mais qu'elle n'en éprouve pas le besoin dans une situation normale. Cependant il reste un dernier point important: pourquoi les nauplii restent-elles dans les couches de surface ? Pendant la tempête, la thermocline principale n'est jamais détruite, seules les thermoclines secondaires disparaissent. Cette thermocline principale agit comme une barrière (faible diffusion turbulente au niveau du plus fort gradient de la température) pour les petits organismes. Plus un milieu est turbulent moins les petits organismes sont capables de contrôler leur trajectoire et il est probable qu'ils soient mélangés entre la surface et la thermocline pendant la tempête. Pour supporter cette idée, regardons de nouveau les figures 2.35 et 2.36: on constate en effet que ce sont les plus petits organismes (les nauplii de *Oithona similis*) qui sont les moins nombreux en profondeur durant la tempête alors que quelques nauplii de *Calanus finmarchicus* sont présents en profondeur (NII, NV et NVI). Mais il peut, cependant, y avoir une grossière erreur d'interprétation car les profondeurs d'échantillonnage près du fond étaient très espacées (figure 2.31).

2.1.6.2 Ingestion et production des copépodes.

La matière organique particulaire est très complexe car elle est constituée de particules dont les tailles, les formes, les qualités nutritives sont très différentes. Lorsque l'on veut étudier les relations proies-prédateurs nous devons à la fois nous intéresser aux caractéristiques quantitatives et qualitatives des différentes classes de la matière organique particulaire mais aussi aux caractéristiques propres du prédateur (sa capacité d'ingestion, son affinité pour une proie, la structure de son appareil de capture, etc...).

Pendant le FLEX'76, Gamble (1978) était l'un des seuls à étudier la réponse nutritive des copépodes en fonction du type de proies présentes dans le milieu et à différentes époques pendant le FLEX. Cet auteur montre la complexité des relations proies-prédateurs car la réponse nutritive de *Calanus finmarchicus* dépend à la fois de la structure de sa population (stages de développement) mais aussi et principalement des populations de phytoplancton (principales proies) dont les concentrations et les tailles évoluent au cours du temps (figure 2.28). Dans ces expériences, Gamble (1978) considère deux groupes de copépodes: les 'grands' (stages CIV-CVI de *Calanus finmarchicus*) et les 'petits' (la plupart des autres espèces de copépode et les autres stages de *Calanus finmarchicus*). Les conclusions intéressantes sont que les particules efficacement ingérées par les grands copépodes sont dans la gamme 25.39 - 30.54 μm et que celles ingérées par les petits copépodes se situent entre 17.64 - 22.10. De plus les copépodes montrent une adaptation au changement de taille de la population phytoplanctonique qui passe d'une taille moyenne d'environ 30 μm (premier bloom) à une taille de 8 μm (second bloom).

Cependant, le copépode *Oithona similis* est le plus abondant durant le bloom principal alors que *Calanus finmarchicus* est dominant en fin période: il paraît donc contradictoire que la forte abondance de *Oithona similis* corresponde à celle des plus grandes algues et qu'inversement la forte

abondance de *Calanus finmarchicus* soit liée à celle du phytoplancton de petite taille. Pendant le bloom principal, Wandschneider (1983) met en évidence une corrélation négative entre les évolutions de *Oithona similis* et de *Chaetoceros debilis* (nombre de cellules par chaîne ≥ 3) avec en plus une augmentation simultanée du nombre des fragments de chaîne (< 3 cellules). Cet auteur ne note pas de relation directe entre cette espèce phytoplanctonique et *Calanus finmarchicus* et il en déduit que *Oithona* se nourrit principalement des longues chaînes de *Chaetoceros debilis* qui croissent en spirale et dont le diamètre est d'environ 80 μm . Ces résultats paraissent donc contradictoires avec ceux de Gamble (1978) où *Oithona similis* ne semble pas préférer les grandes particules. Avec le peu de données qui existent sur les relations spécifiques proies-prédateurs pendant le FLEX il nous paraît très difficile de donner une explication satisfaisante.

Les proies, pendant le FLEX'76, étaient généralement considérées comme un ensemble qui conditionnait la dynamique du zooplancton: très peu de distinctions étaient faites en ce qui concerne leurs tailles, leurs concentrations respectives, leurs qualités nutritives. Dans la plupart des cas, la concentration de la matière organique particulaire (POM) était censée représenter la nourriture du zooplancton.

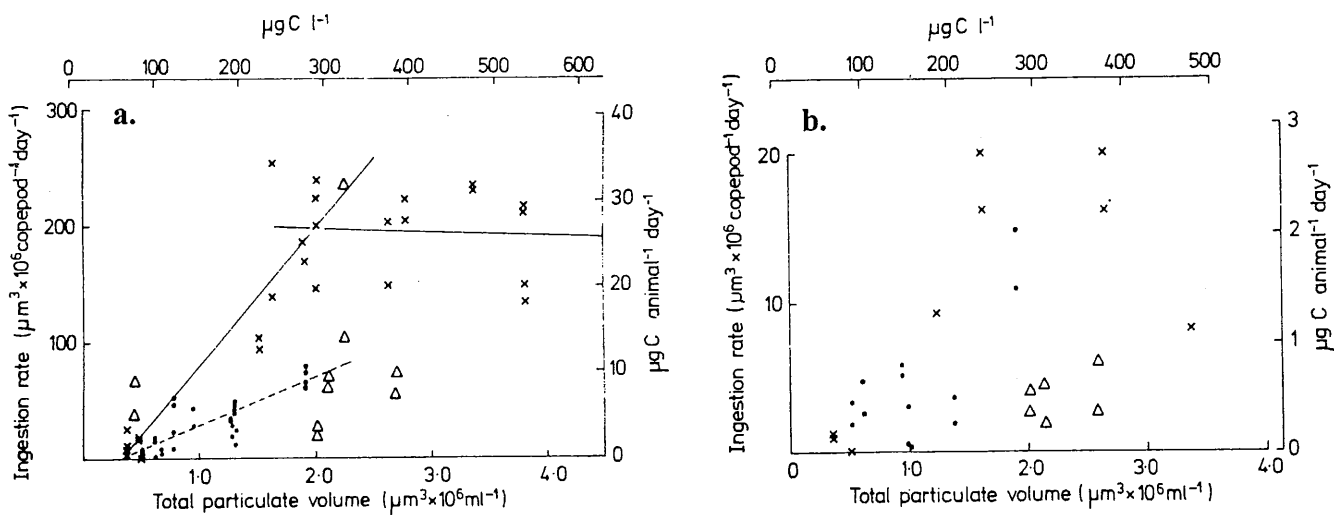


Figure 2.39: Courbes d'ingestion établies par Gamble (1978). a: pour les 'grands' copépodes (stages CIV à CVI de *Calanus finmarchicus*). b: pour les 'petits' copépodes (autres stages de *Calanus finmarchicus* et autres copépodes). (x) et (—): 25 avril -2 mai 1976. (Δ): 4-5 mai. (•) et (-----): 8-15 mai. FLEX'76 experiment.

La détermination des courbes d'ingestion, par Gamble (1978) et Daro (1980), se faisait en fonction des concentrations naturelles du POC (carbone organique particulaire). La figure 2.39 présente les courbes d'ingestion pour les 'petits' et les 'grands' copépodes (cf. avant). Il est étonnant de constater qu'il existe plusieurs courbes d'ingestion selon la période considérée et donc selon le type de nourriture présente. Pour les grands copépodes et pour la période comprise entre le 25 avril et le 2 mai, le seuil de nutrition est d'environ 55 $\mu\text{g C/l}$ et on peut observer un plateau correspondant à une saturation de l'ingestion (50 % du poids corporel exprimé en carbone) pour des valeurs de POC $> 300 \mu\text{g C/l}$. Pour la période comprise entre le 4 et le 15 mai, le seuil de

nutrition est du même ordre (50 µg C/l) alors qu'un taux d'ingestion maximal semble ne pas avoir été atteint. Pour les petits copépodes, là aussi, deux courbes d'ingestion pourraient être envisagées.

Afin de mieux comprendre ce phénomène, nous nous sommes intéressés à la façon dont Gamble (1978) obtenait les concentrations naturelles de POC nécessaires pour la détermination des courbes d'ingestion. L'eau était prise à trois profondeurs, les plus hautes concentrations du POC étaient obtenues à 10 m tandis que les plus basses étaient trouvées sous 60 m. Les concentrations intermédiaires étaient obtenues au niveau de la nutricline (entre 25 et 60 m). De plus, le nombre des espèces phytoplanctoniques diminue fortement avec la profondeur et l'on peut voir d'après la figure 2.28 que les échantillons pris à des profondeurs supérieures à 60 m sont caractérisés par de très faibles volumes particulières.

Le POC est composée d'un grand nombre de particules, toutes différentes, mais que l'on peut regrouper selon certains critères: pour simplifier le débat, admettons que le POC soit la somme de deux concentrations (P1 et P2) représentatives de deux groupes de particules:

$$POC = P1 + P2$$

Il est évident qu'un copépode ne peut pas ingérer toutes les particules du POC. Il est confronté à deux types de particules: celles qu'il peut potentiellement ingérer (la biomasse des proies potentiellement consommables: POC_m) et celles qu'il ne peut pas ou ne veut pas ingérer (que nous appellerons POC_d). L'affinité d'un prédateur pour sa proie peut être représentée par une certaine efficacité de capture (e_i) dont les valeurs seraient comprises entre 0 et 1. e_i dépend à la fois des caractéristiques de la particule (taille, forme, goût, vitesse de déplacement, etc...) et de celles du prédateur (morphologie de l'appareil de capture ou de filtration, vitesse de déplacement, etc...). Exprimons POC_m et POC_d:

$$POC_m = e_1.P1 + e_2.P2$$

$$POC_d = POC - POC_m = P1.(1 - e_1) + P2.(1 - e_2)$$

La courbe d'ingestion réelle (selon les concentrations POC_m) peut être modélisée par une fonction de Michaelis-Menten (R: taux d'ingestion; R_m: taux d'ingestion maximal; k: constante de demi-saturation):

$$R = R_m \cdot \frac{POC_m}{k + POC_m}$$

En fait, pour chaque valeur de R, il existe non seulement une valeur correspondante de POC_m, mais aussi une valeur de POC. Si e₁ et/ou e₂ sont différentes de 1, alors POC_m sera toujours inférieur à POC. Le résultat est que l'on obtient deux courbes, l'une est tracée en fonction des valeurs de POC_m et l'autre en fonction des valeurs de POC (figure 2.40).

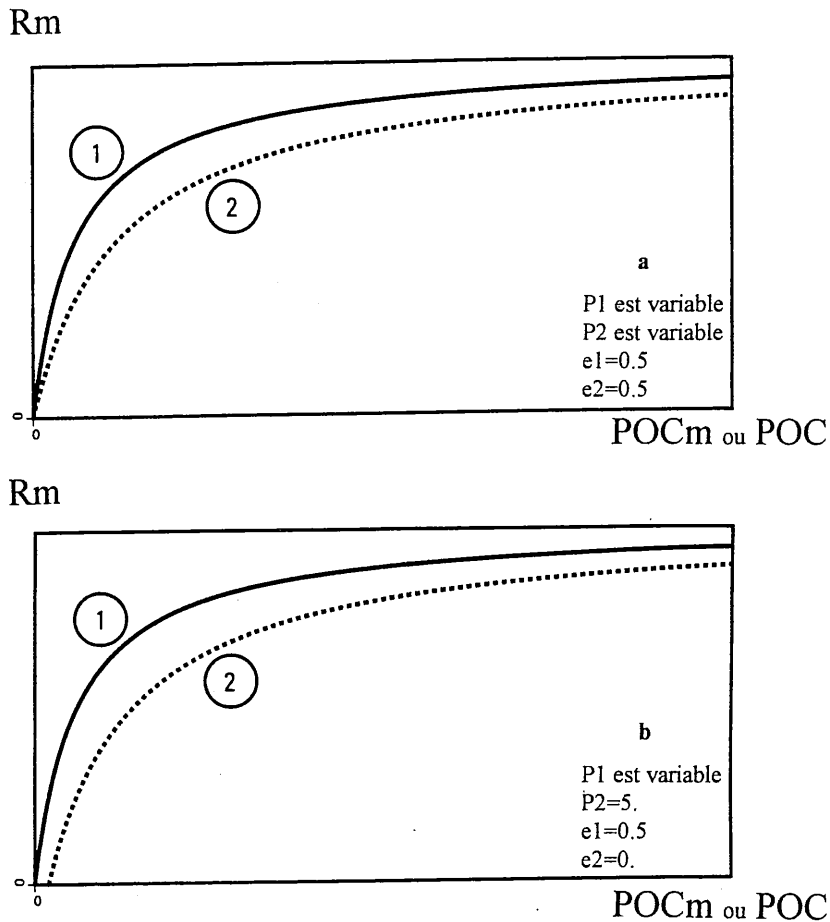


Figure 2.40: Deux exemples du modèle proposé. a: le POC est composé de deux proies potentielles dont les concentrations varient. b: le POC est constitué d'une seule proie potentielle (P1) de concentration variable et d'une matière qui n'est pas du tout consommable (P2) et dont la concentration est constante. ①: Courbe calculée selon les valeurs de POCm. ②: Courbe calculée selon les valeurs de POC.

Les courbes ①a et ②a n'ont pas de seuils de nutrition car les deux types de particules peuvent être ingérées par le copépode. Les valeurs variables de P1 et P2 n'ont pas d'importances particulières, elles permettent seulement de tracer les courbes d'ingestion. Par contre, les valeurs de e_1 et e_2 sont directement responsables de l'écart entre les deux courbes. Si une des efficacités de capture est nulle (e_2) et que la concentration de P2 est constante, nous obtenons les courbes ①b et ②b. P2 est maintenu constant pour simuler une certaine quantité de matière détritique, non consommable par le copépode, et présent au sein du POC.

La courbe ①b n'a pas de seuil de nutrition alors que la courbe ②b en possède bien un qui correspond à la partie non consommable de POC (POCd). Mais ce seuil de nutrition est fictif car normalement un seuil de nutrition est défini à partir de la biomasse qui peut potentiellement être ingérée (POCm). Ceci est appuyé par une remarque de Gamble (1978):

'La présence des seuils de nutrition a été particulièrement notée dans les expériences qui utilisent des populations naturelles de phytoplancton'.

En d'autres termes, les concentrations de nourriture artificielle qui sont souvent utilisées en laboratoire auraient un faible pourcentage de POCd (par exemple une monoculture d'algue qui

serait préférée par une certaine espèce de copépode). Ceci ne remet pas en question l'existence des seuils de nutrition, mais cela signifie qu'un seuil de nutrition qui est mesuré à partir des concentrations naturelles de POC peut être surestimés car il serait en fait la somme du seuil de nutrition réel et de POCd quand $R=0$.

Revenons aux courbes de Gamble (1978) (figure 2.39): les deux courbes d'ingestion de chaque figure correspondent à deux périodes très différentes, la courbe supérieure est construite avec des valeurs de POC représentative du bloom (25 avril-2 mai) alors que la courbe inférieure est représentative de la période après le bloom (4-15 mai). Nous avons vu avec Brockmann & al. (1983) (figure 2.13) que, pendant la phase exponentielle de croissance du phytoplancton, les évolutions du POC et du phytocarbonate étaient parallèles alors qu'elles divergeaient pendant le déclin du bloom. Il est donc raisonnable de penser que le POCd est relativement plus important pendant la phase de déclin du bloom, ceci pouvant expliquer l'existence des deux courbes d'ingestion de Gamble (1978). Toujours selon ces courbes, on constate que les 'seuils de nutrition' paraissent égaux mais n'oublions pas que les échantillons utilisés pour obtenir de faibles valeurs de POC ont été prises sous la thermocline et que, par conséquent, leurs compositions n'ont peut-être pas beaucoup été modifiées.

D'autre part, il est intéressant de comparer ces 'seuils de nutrition' avec les valeurs du POC détritique (tableau 2.1) mesurées par Steele & Baird (1965) et Cadée (1986): les similitudes entre ces valeurs sont grandes et il se peut que les concentrations des seuils mesurés aient été largement constituées de POC détritique.

Un autre exemple de courbes d'ingestion est donné par Daro (1980) (figure 2.41). Cet auteur calculait les courbes d'ingestion des stages copépodites de *Calanus finmarchicus* pour la période de la fin mai/ début juin. Les similitudes avec les courbes de Gamble (1978) sont grandes: les seuils de nutrition sont équivalents et généralement il y a deux courbes d'ingestion par graphe. Cependant il faut faire très attention car les échelles temporelles caractéristiques de ces courbes sont très différentes: Gamble (1978) étudiait la variation de l'ingestion en réponse à un changement de composition du POC sur une période assez longue (avec peut-être une mesure par jour) tandis que Daro (1980) s'intéressait aux variations jour-nuit (4 mesures par jour) de la courbe d'ingestion car pendant sa période de mesures les vieux stages copépodites effectuaient de grandes migrations verticales. Les rythmes d'ingestion jour-nuit sont très visibles avec des valeurs maximales la nuit ce qui correspond, en situation naturelle, à une présence des copépodites de *Calanus finmarchicus* dans les couches de surface. Les différences entre les niveaux d'ingestion jour-nuit sont d'autant plus grandes que les copépodites sont âgés. Les taux spécifiques journaliers d'ingestion maximale diminuent pour les plus vieux stages (Daro, 1980):

CI-CII:	148 %	(pourcentage du poids corporel
CIII:	115 %	exprimé en carbone)
CIV:	83 %	
CV-CVI:	31 %	

Globalement, les copépodites ingèrent de la nourriture 4 à 10 fois plus la nuit que le jour.

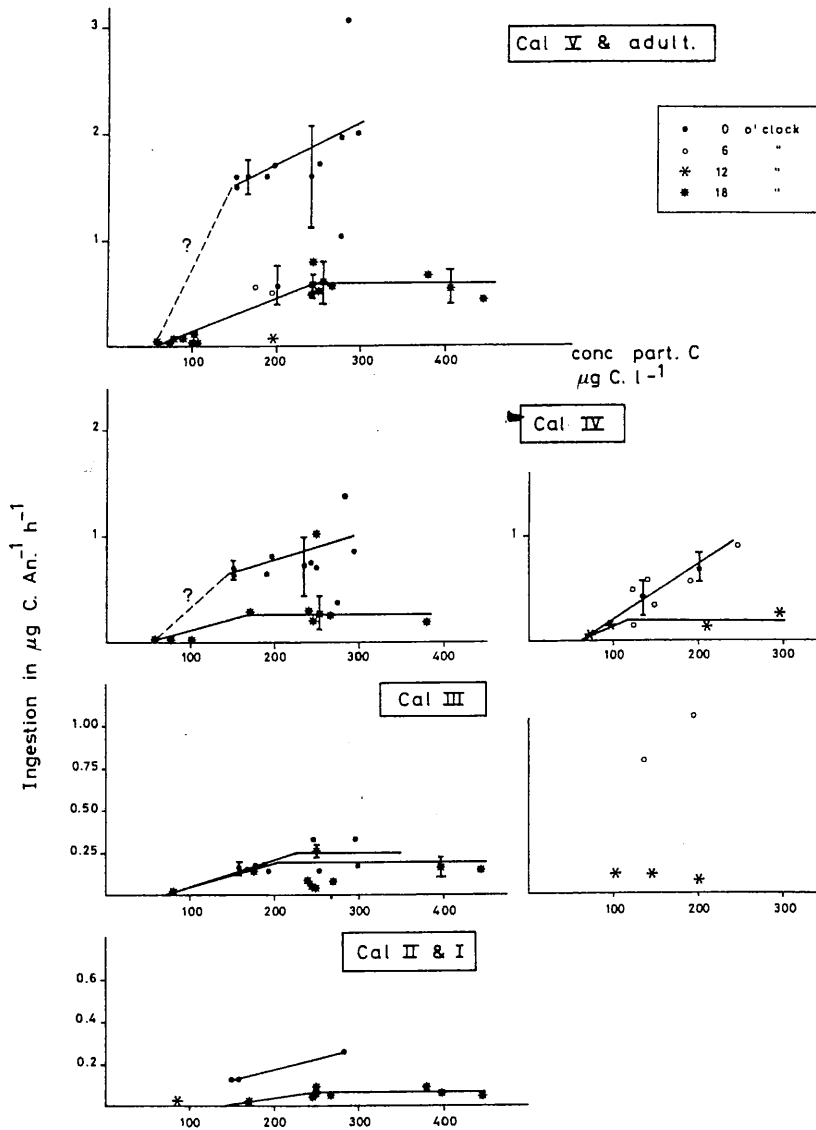


Figure 2.41: Ingestion des différents stages de Calanus ($\mu\text{g C}/\text{animal}/\text{h}$) en fonction de la concentration du carbone particulaire et à différentes périodes du jour (0h; 6h; 12h; 18h). ((D'après Daro, 1980). FLEX'76 experiment.

Une fois que la nourriture est ingérée, elle subit un grand nombre de transformations. Les chemins suivis par cette matière nutritive sont nombreux et variés, tentons d'en faire une représentation très simplifiée mais qui, je l'espère, aura l'avantage d'être claire (figure 2.42).

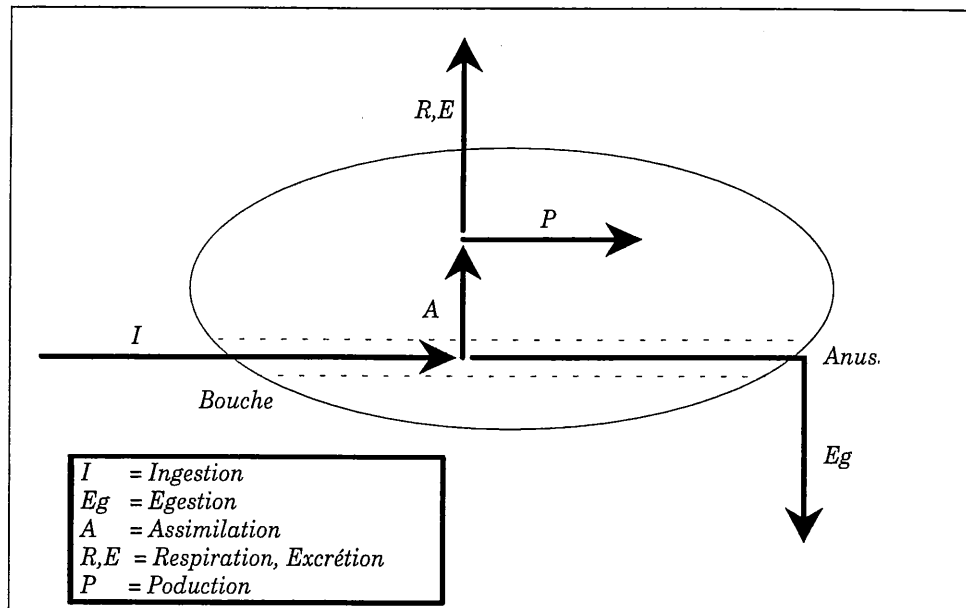


Figure 2.42: Représentation schématique du zooplancton (copépode) et des principaux flux entrants, sortants et internes.

Certains rapports importants doivent être définis car ils sont fréquemment utilisés dans la littérature et ils nous serviront à mieux comprendre la façon dont certains auteurs calculent les différents processus impliqués:

$$\text{efficacité de croissance brute: } K1 = \frac{P}{I}$$

$$\text{efficacité de croissance nette: } K2 = \frac{P}{A}$$

$$\text{efficacité d'assimilation: } As = \frac{A}{I}$$

Après avoir analysé les capacités d'ingestion des copépodes (courbes d'ingestion) il est intéressant de comparer les différentes estimations qui ont été calculées sur la consommation (ou 'grazing') et sur la production de ces organismes. Le tableau 2.5 rassemble les principaux résultats du FLEX'76.

En analysant les résultats du tableau 2.5, on peut remarquer qu'il y a deux tendances principales: celle de Franz & Van Arkel (1980) qui présente les plus faibles estimations et celle des autres à l'exception toutefois de l'estimation (e) de Radach & al. (1984).

Auteur(s) et condition(s) générale(s)	Période et Condition particulière	Consommation moyenne de <i>Calanus finmarchicus</i> sur la période (gC/m ² /jour)	Consommation cumulée de <i>Calanus finmarchicus</i> (gC/m ² /période)	Production moyenne de <i>Calanus finmarchicus</i> sur la période (gC/m ² /jour)	Production cumulée de <i>Calanus finmarchicus</i> (gC/m ² /période)	Consommation moyenne de <i>Thysanoessa inermis</i> sur la période (gC/m ² /jour)
<u>Daro (1980)</u> .R =40-70% .K1=15-20% .As=85% .couche 0-40 m .stages CI-CVI	22 -29 mai	1.11		0.16		
	30 mai-5 juin	2.13		0.36		
<u>Fransz & Van Arkel (1980)</u> .K1=20% .stages NI-CVI	29 avril-2mai	0.1		0.02		
<u>Williams & Lindley (1980 b)</u> .couche 0-100m .stages NI-CVI	1-31 mai K1=20%	2.45 (1)	73.5 (1)	0.49 - 0.91	14.5 - 27.8	
	1-31 mai K1=35%	1.44 (1)	43.2 (1)			
<u>Lindley et Williams (1980)</u> .couche 0-100m .tous les stages présents	1-31 mai					0.01
<u>Radach & al. (1984)</u> .couche 0-100m .stage CI-CVI	1 mai-5 juin (a)	1.79	64.58			
	1 mai-5juin (b)	2.05	73.98			
	1 mai-5 juin (c)	0.94	34.18			
	1 mai-5juin (d)	1.26	45.32			
	1 mai-5juin (e)	0.23	8.29			

Tableau 2.5: Résumé des estimations de la consommation et de la production du zooplancton. Explication du chiffre et des lettres entre parenthèses:

(1) Les ingestions moyennes et cumulées ont été obtenues en utilisant, d'une part, la plus faible estimation de la production moyenne (0.49 gC/m²/jour) et d'autre part les valeurs de K1 correspondantes.

(a) **approche par la biomasse:** la ration ingérée par jour et par stage est un certain pourcentage de la biomasse exprimée en terme de carbone. La consommation totale des stages CI à CVI est obtenue en additionnant les consommations de tous les stages. Cette formulation suppose que la biomasse d'un individu appartenant à un stage spécifique est constante et que l'ingestion est un pourcentage constant de cette biomasse.

(b) **approche par la filtration:** cette formulation tient compte de la concentration de nourriture disponible qui est exprimée par le POC. L'ingestion est estimée à partir des volumes d'eau filtrés en supposant que le taux de filtration est constant, pour un certain stage, et que toute la nourriture filtrée est ingérée par l'animal.

(c) **ingestion limitée par le POC**: la relation entre la concentration de nourriture et l'ingestion est une fonction de Michaelis-Menten. Les seuils de nutrition, les taux d'ingestion maximaux et les constantes de demi-saturation dépendent du stage. Cette estimation implique que l'ingestion de tous les individus d'un stage spécifique est la même, que les facteurs comme la taille et la composition des particules sont négligeables et que la fonction hyperbolique est valable pour toute la durée du FLEX.

(d) **approche par le rythme jour-nuit**: la consommation dépend de l'heure du jour. Le maximum (nuit) et le minimum (jour) de la courbe d'ingestion sont interpolés à l'aide d'une fonction cosinus.

(e) **demande minimale (10%)**: un besoin minimal de 10 % du poids corporel est utilisé avec l'approche par la biomasse (a).

Toutes les formules et les explications complémentaires des points (a) à (e) sont fournies par Radach & al. (1984). La figure 2.43 montre les courbes de consommation cumulée sur le temps (25 mars au 5 juin) et sur la profondeur (0-100 m).

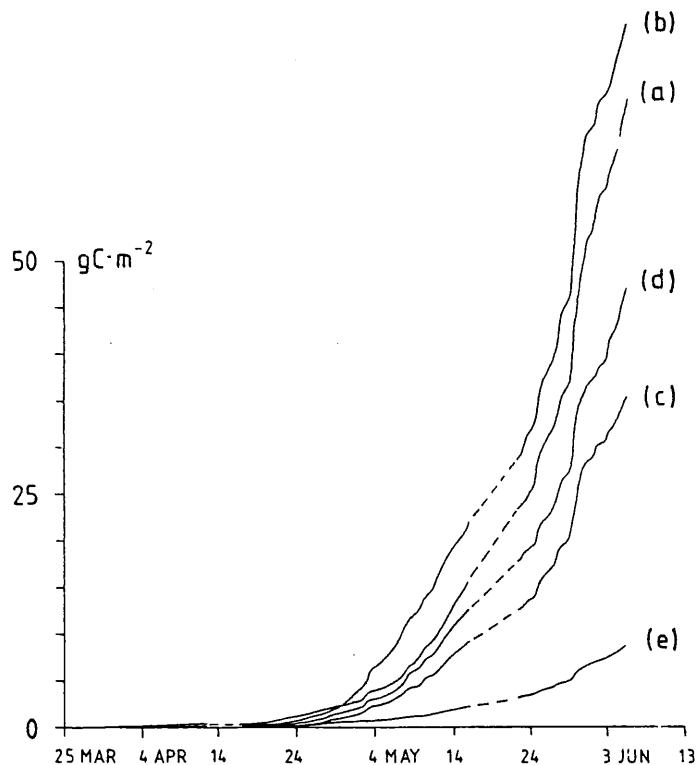


Figure 2.43: Capacités de grazing absolu cumulées sur le temps et la profondeur (0-100 m) (g C/m²). (a): approche par la biomasse. (b): approche par la filtration. (c): ingestion limitée par le POC. (d): approche par le rythme jour-nuit. (e): demande minimale. (D'après Radach & al., 1984, 1994). FLEX'76 experiment.

La question fondamentale que se sont posée les scientifiques du FLEX était la suivante: quel a été l'impact de la pression exercée par les populations zooplanctoniques sur les populations phytoplanctoniques? En d'autres termes, le zooplancton était-il responsable du déclin du bloom principal?

Malheureusement, ces questions ne semblent toujours pas avoir de réponses car les nombreuses estimations de la production primaire, de la consommation et de la production du zooplancton sont tellement différentes qu'il est impossible de conclure. De plus, la plupart de ces estimations couvrent une certaine partie du FLEX et rarement la totalité de la période mise à part celle de Weigel & Hagmeier pour la production primaire et celles de Radach & al. (1984) pour les courbes

de consommation. Certains auteurs calculent la consommation et tentent d'évaluer la production (et inversement) en utilisant l'efficacité de croissance brute K_1 qui est hautement variable car elle est fonction de l'âge du zooplancton, de la ration alimentaire, de la température, etc... (Williams & Lindley, 1980 b).

Il semble, néanmoins, que la plupart des résultats confirment qu'il y a eu un contrôle des biomasses phytoplanctoniques par les populations de copépodes après le bloom principal: selon Fransz & Van Arkel (1980) les petites espèces de copépodes (principalement *Oithona similis*) peuvent facilement contrôler la faible densité des petites algues présentes. Pour Daro (1980), c'est au contraire *Calanus finmarchicus* qui en est le principal responsable.

Pour le bloom principal et selon leurs propres estimations, Fransz & Van Arkel (1980) pensent qu'il est loin d'être certain que les copépodes aient arrêté la poussée phytoplanctonique et que principalement la limitation par les nutriments ainsi que la diffusion turbulente étaient les facteurs responsables du déclin. Williams & Lindley (1980 b) pensent au contraire que la pression exercée par *Calanus finmarchicus* entraînait la chute du bloom: en comparant les abondances des copépodites de *Calanus finmarchicus* déterminées par Krause & Radach (1980) et les leurs avec celles de Fransz & Van Arkel (1980), ils concluent que ces derniers peuvent avoir significativement sous-estimé l'abondance de ce copépode. Williams & Lindley (1980 b) choisissent leur plus faible estimation de la production moyenne de *Calanus finmarchicus* pour estimer les autres valeurs (tableau 2.5, point (1)) car le calcul des temps de développement était effectué à la fin du mois de mai quand la température moyenne était supérieure de 3 °C à celle de début mai. Cependant, à la fin du mois de mai, les concentrations de proies étaient beaucoup plus faibles que celles de début mai: ce facteur influence grandement les temps de développement et il se peut que la production moyenne réelle ait été plus grande.

La consommation cumulée de *Calanus finmarchicus* déterminée par Williams & Lindley (1980 b) (73.5 gC/m², tableau 2.5) et celles de Radach & al. (1984) (points (a) et (b)) sont supérieures à la production primaire calculée par Weigel & Hagmeier (45.9 gC/m² sur toute la période du FLEX). Si ces estimations sont viables on peut envisager trois hypothèses différentes:

- soit *Calanus finmarchicus* utilisait d'autres sources de nourriture que le phytoplancton et leurs concentrations devaient être assez importantes pour expliquer les écarts entre la production primaire et la consommation du zooplancton.
- la possibilité déterminée par Williams & Lindley (1980 b) est une autre solution: les écarts entre la production primaire et la consommation de *Calanus finmarchicus* peuvent être minimisés si le potentiel de consommation n'était pas complètement utilisé par ce copépode, car il semblerait qu'une grande partie de sa population restait en profondeur sans effectuer des migrations verticales à partir de la mi-mai.
- l'immigration et/ou l'advection ont pu provoquer de grandes variations des concentrations locales de copépodes.

2.1.7 Les matières organiques dissoutes.

2.1.7.1 Définition et composition.

Par opposition à la matière organique particulaire que nous avons définie avant, la matière organique dissoute (DOM) est la fraction qui passe un filtre dont la porosité est de 0.5 à 1 μm pour Brockmann & al. (1983) et de 1.2 μm pour Gassmann & Gillbricht (1982) dans le cas du FLEX'76.

DOM est le principal composant du carbone organique dans l'eau de mer. Sa concentration est très largement supérieure à celle de la POM. Parmi la DOM, environ 60 % de la matière n'est toujours pas identifiée. La plus grande partie de la DOM est réfractaire, les processus de dégradation biologique et chimique semblent ne pas atteindre cette fraction. Dans la fraction identifiée, on trouve principalement des carbohydrates, des acides aminés et des lipides (surtout des acides gras): ces composés labiles sont très rapidement recyclés, par des transformations biologiques et chimiques, dans la colonne d'eau (Brockmann & al., 1983).

2.1.7.2 Méthodes de mesures.

Pendant le FLEX'76, principalement 2 méthodes de mesure ont été utilisées:

- celle de Brockmann & al. (1983) qui estimaient les concentrations de DOC (carbone organique dissous) avec une méthode de combustion à très haute température (920°C).
- celle de Gassmann & Gillbricht (1982) selon la procédure de l'oxydation humide de Menzel & Vaccaro (1964). Malgré les désavantages connus de cette méthode, elle était choisie pour sa rapidité car 9000 échantillons devaient être analysés.

Ces considérations sont importantes car, comme nous l'observerons plus tard, les résultats de ces deux équipes sont tout à fait différents et la remarque de Kattner & al. (1980 b) semble entièrement justifiée dans le cas du FLEX:

'... la quantification de la DOM est très peu fiable et les concentrations reportées diffèrent largement les unes des autres. ...'.

2.1.7.3 Sources et transformations de la DOM.

Pendant un bloom, et notamment pendant le FLEX'76, il existe un parallélisme évident entre l'augmentation de la POM et celle de la DOM avec cependant un certain temps de retard entre les deux pics (la DOM apparaît en dernier). Il est donc raisonnable de penser que cette DOM est

principalement générée par la POM. Comme la plus grande partie de la POM est constituée de phytoplancton il est intéressant d'analyser les différentes sources possibles qui proviendraient directement et indirectement de la production phytoplanctonique:

- quand une limitation par les nutriments intervient, le métabolisme du phytoplancton est modifié et ceci entraîne une libération plus importante des produits de réserve de la cellule et de composés caractérisés par un plus haut contenu en carbone dont la plus grande partie est constituée de carbohydrates (exsudation). Cette exsudation n'est pas un phénomène qui est limité à la phase de déclin du bloom mais le pourcentage par rapport à la production primaire augmente durant cette période.
- la nutrition du zooplancton et principalement celle des copépodes durant le FLEX peut être une source majeure de DOM car les cellules phytoplanctonique sont souvent cassées avant d'être ingérées et une grande partie du matériel dissous intracellulaire peut alors être libéré dans le milieu.
- les matières organiques particulaires non vivantes telle que les pelotes fécales ou les organismes morts (uni- et pluricellulaires) peuvent libérer de la DOM, aussi bien par des processus chimiques que biologiques (dégradation par l'activité des bactéries liées à la matière particulaire).

Ces différentes voies de production impliquent un retard des concentrations maximales de la DOM par rapport à celles de la POM, l'exsudation étant la voie la plus rapide. On s'attend donc à ce que la plus grande majorité de la DOM soit produite au niveau des couches supérieures bien que la sédimentation des matières organiques mortes puisse être à l'origine d'une augmentation des concentrations en profondeur: cette voie de production dépend de nombreux facteurs comme les vitesses de sédimentation des particules, la profondeur de la colonne d'eau, la rapidité des processus de dégradation, etc Si la hauteur de la colonne est peu importante il est prévisible que l'accumulation de la POM sur le fond et dans les couches d'eau avoisinantes soit une source de DOM.

Mais il faut toujours garder à l'esprit la rapidité avec laquelle la partie labile de la DOM est dégradée par l'activité des hétérotrophes (principalement les bactéries). En d'autres termes, une faible concentration de DOM n'est pas toujours le résultat d'une faible production.

En plus de cette production ou de cette dégradation purement biologique, la DOM peut subir des transformations chimiques par réaction des molécules entre elles ou avec des particules inorganiques (Brockmann & al., 1983) car des substances telles que les acides aminés ou les sucres possèdent des groupes fonctionnels qui sont sujets à de telles réactions. Selon Kranck (1980), il est possible que la DOM puisse être transformée en POM et ce phénomène serait induit par la turbulence de l'eau.

2.1.7.4 Distribution et évolution du DOC.

Nous ne nous intéresserons pas aux variations des distributions spatiales et temporelles des composés qui forment la DOM, d'une part parce qu'en l'état actuel des connaissances il nous

paraît impossible de simuler de telles variations et d'autres part environ 60 % du matériel n'est pas identifiable. Nous commenterons donc l'évolution spatio-temporelle de la somme des composés identifiés ou non; cette DOM est exprimée en terme de carbone (DOC).

Les premières estimations du FLEX'76 que nous analyserons sont celles de Brockmann (figures 2.44 et 2.45). Les concentrations du DOC montrent des maximums après chaque bloom de phytoplancton (5 mai et 24 mai), c'est-à-dire juste après les périodes productives et dans les mêmes couches d'eau. La valeur maximale du DOC (dans la couche de mélange) (figure 2.45) est de 3.3 mg C/dm³ le 5 mai. Cette concentration est environ 7 fois supérieure à celle du POC. Pendant le second bloom, des concentrations importantes sont aussi trouvées sous la thermocline (figure 2.44). Les valeurs maximales du FLEX dépassent les 4 mgC/dm³.

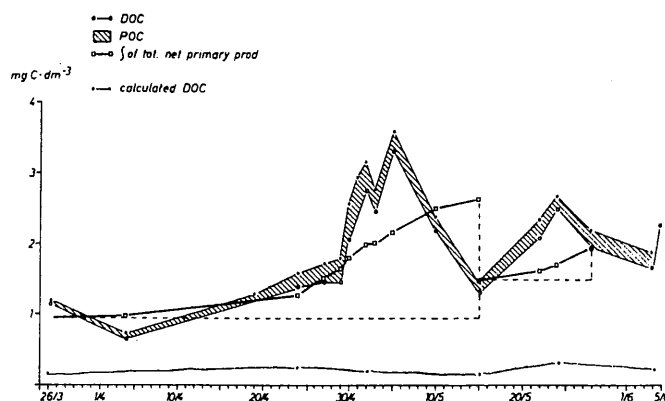


Figure 2.45: Concentrations moyennes du DOC et du POC dans la couche de mélange. La somme DOC+DOC est comparée à la production primaire nette cumulée de Weigel & Hagmeier. (D'après Brockmann & al., 1983).
FLEX'76 experiment.

Les estimations de Gassmann & Gillbricht (1982) sont tout à fait différentes (figure 2.46 et 2.47). Les évolutions du phytoplancton et des détritits (calculées comme la différence entre le POC et le phytocarbone) sont inverses de celle du DOC. Une concentration minimale de DOC est trouvée juste après le bloom alors que la concentration maximale intervient avant et elle est beaucoup plus faible (environ 0.63 mg C/dm³) que celle de Brockmann & al. (1983). Gassmann & Gillbricht (1982) qualifient leurs résultats de 'hautement anormaux' dans le sens où ces résultats ne coïncident pas avec les descriptions antérieures du FLEX et avec celles d'autres écosystèmes. L'une de leurs conclusions est qu'une grande partie du DOC se serait transformée en POC.

Il est probable que la méthode de mesure utilisée par Gassmann & Gillbricht (1982) ait sous-estimée les concentrations du DOC et de plus qu'elle ait été sélective vis à vis de certains composés du DOC car la distribution n'est apparemment pas du tout représentative de celles que l'on peut généralement observer en Mer du Nord.

Pendant le REFLEX'83 (Cadée, 1986), les résultats étaient assez similaires à ceux qui étaient mesurés par Brockmann & al. (1983). Les concentrations maximales se situaient au niveau des couches de surface et elles étaient de 2.4 mg C/dm³ après un bloom de *Corymbellus aureus* (Prymnesiophyceae). Le contenu moyen du DOC était environ 3.7 fois plus important que celui du POC. Les différences de concentrations maximales pendant le FLEX'76 (résultats de Brockmann)

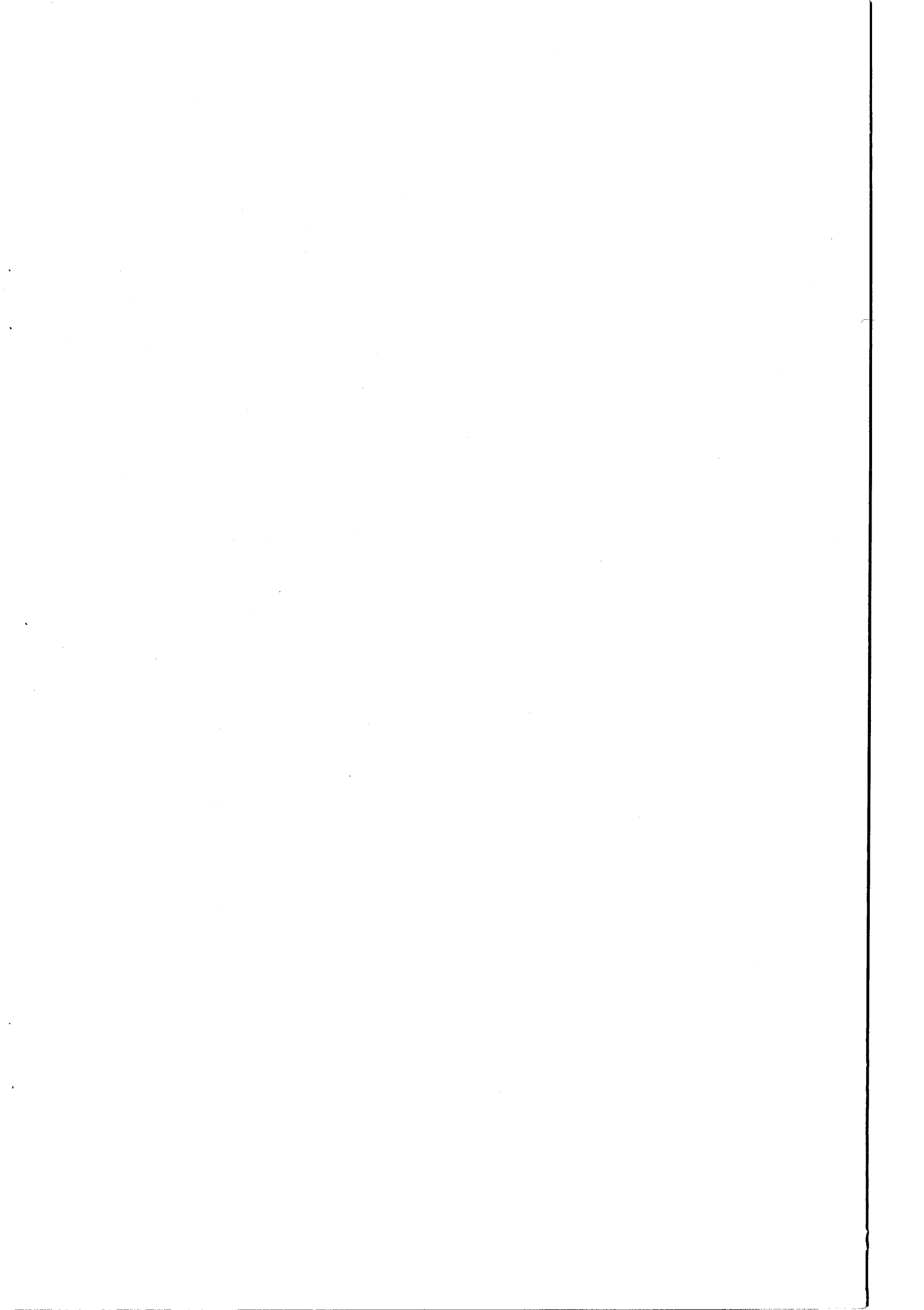


Figure 2.44:
 Distribution du DOC (mg C/dm³). (D'après Brockmann, FLEX Atlas, FLEX'76
 experiment.

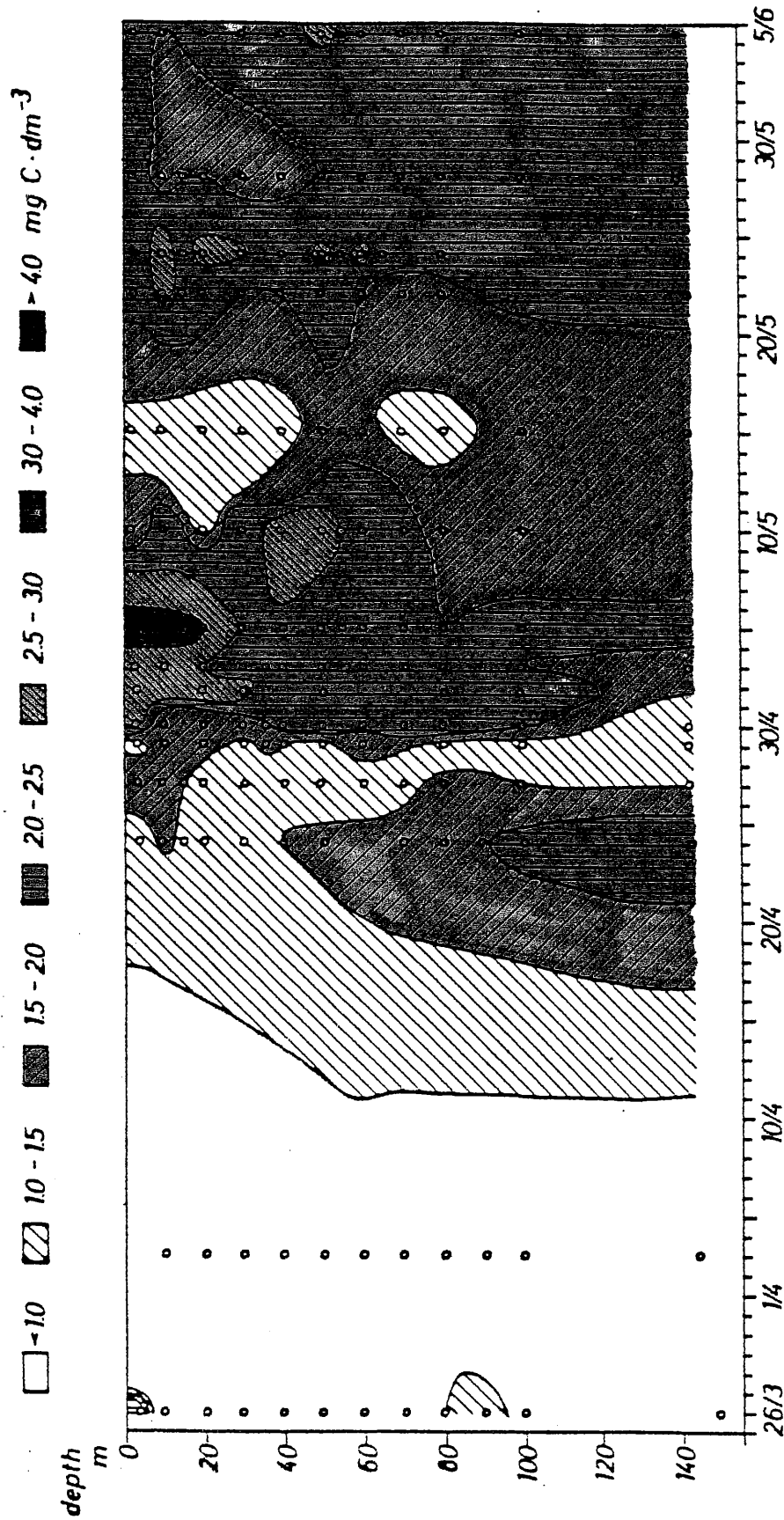
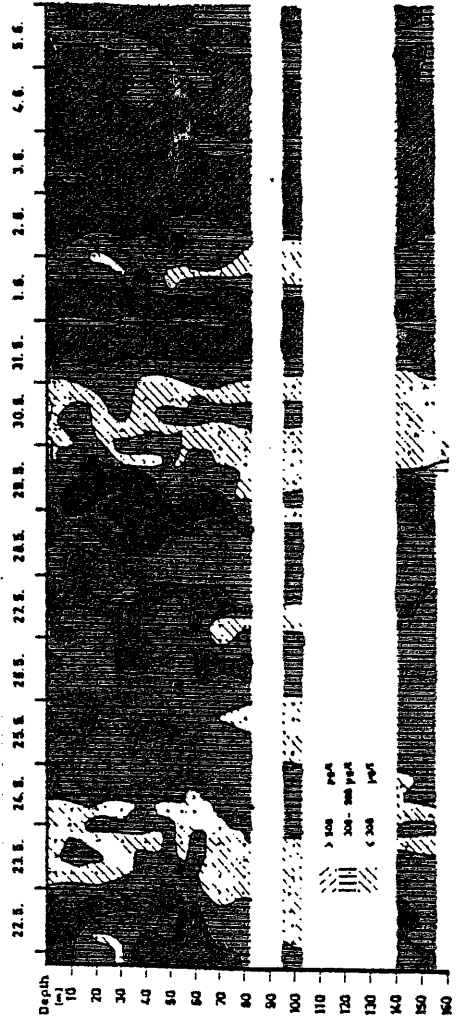
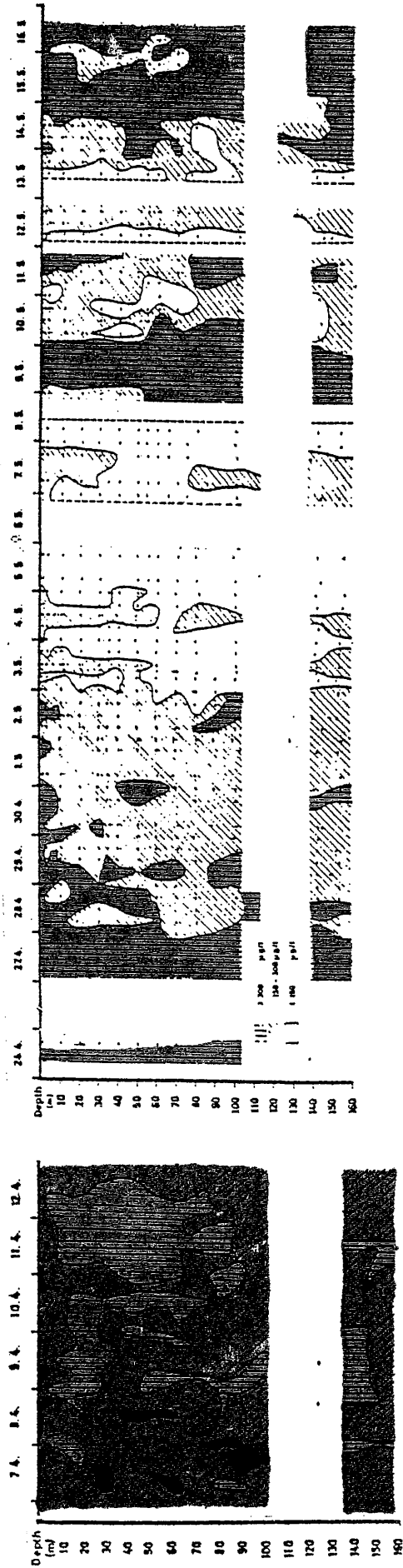


Figure 2.46:
 Distribution du DOC ($\mu\text{g C/l}$). (D'après Gassmann, FLEX Atlas). FLEX'76 experiment.

- < 150.
- ▨ 500.-1000.
- ▩ 150.-300.
- > 1000. $\mu\text{g C/l}$
- 300.-500.



et le REFLEX'83 peuvent être dues aux différentes espèces phytoplanctoniques qui étaient présentes.

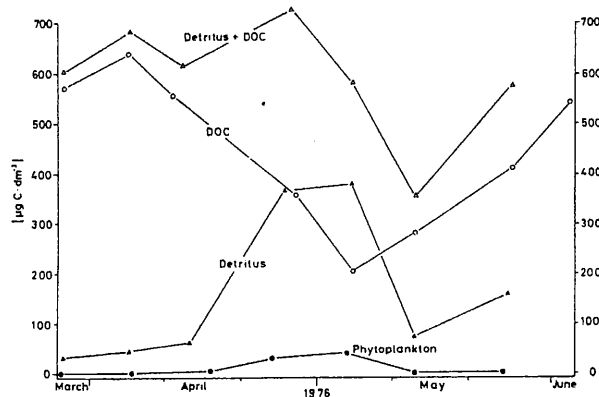


Figure 2.47: Valeurs moyennes pour chaque période de 10 jours du DOC (○), des débris+DOC (▲), des débris (△) et du phytoplancton (●). (D'après Gassmann & Gillbricht, 1982). FLEX'76 experiment.

2.1.7.5 Comparaison des mesures du DOC et de la production primaire.

Brockmann & al. (1983) comparent la somme POC+DOC (TOC: carbone organique total) aux valeurs de la production primaire cumulées et mesurées par Weigel & Hagmeier (données non publiées) (figure 2.45): cette production primaire n'explique que 50 % de l'augmentation du TOC au niveau du premier bloom; après le 15 mai (second bloom) cette valeur est seulement de 20 %.

Cadée (1986) aboutit à la même conclusion pour le REFLEX'83: les variations de DOC sont trop importantes par rapport à ce qui peut être attendu sur la base de la production et de la respiration du phytoplancton.

Donc le problème de la validité des mesures de la production primaire resurgit à tous les niveaux (phytoplancton, zooplancton, DOC) et si l'on considère que ces valeurs de production primaire sont sous-estimées alors il sera peut-être possible de réconcilier les données entre elles. Cependant, on ne peut pas exclure un apport latéral de DOC qui aurait pu augmenter les concentrations locales à la Station Centrale.

2.1.8 Les bactéries pélagiques.

En 1976, on connaissait plus ou moins l'importance et le rôle des bactéries dans l'écosystème marin. Leur principale fonction est de minéraliser la matière organique qu'elles assimilent sous forme dissoute. Les unes sont dites 'libres' parce qu'elles flottent librement dans le milieu, les autres sont dites 'liées' parce qu'elles dépendent de la matière organique particulaire. Sachant que les définitions relatives aux fractions dissoutes et particulaires sont purement arbitraires il devient difficile de définir les bactéries libres et liées. Une différenciation plus claire peut être obtenue si

l'on considère le poids moléculaire des particules: les bactéries libres ne peuvent assimiler que des molécules de faible poids moléculaire dont nous donnerons les caractéristiques plus tard.

La gamme des tailles représentatives des bactéries marines est de 0.4 - 1.5 μm (Billen et al., 1990) et généralement les grandes bactéries sont rencontrées dans les milieux eutrophisés alors que les plus petites dominent dans les environnements oligotrophes (Billen & al., 1990).

Les mesures de l'abondance bactérienne, pendant le FLEX'76, étaient réalisées par Hentzschel (1980). Leur distribution verticale et leur évolution temporelle sont décrites par les figures 2.48 et 2.49.

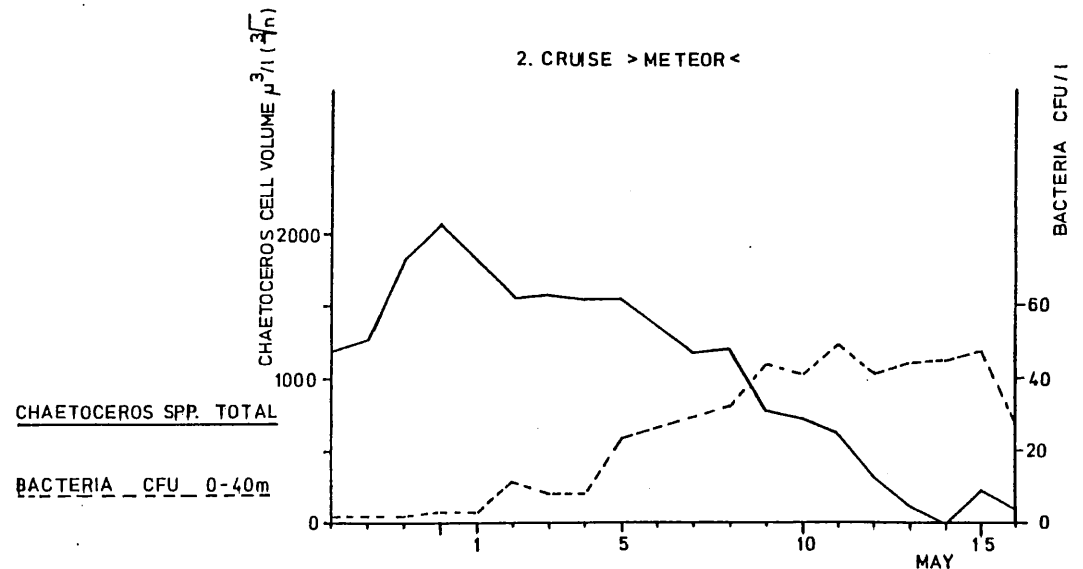


Figure 2.49: Evolution des bactéries (CFU/ml) et de Chaetoceros sp. (volume cellulaire). (D'après Wandschneider, FLEX Atlas). FLEX'76 experiment.

Les méthodes standards de comptage des bactéries, les plus utilisées, sont:

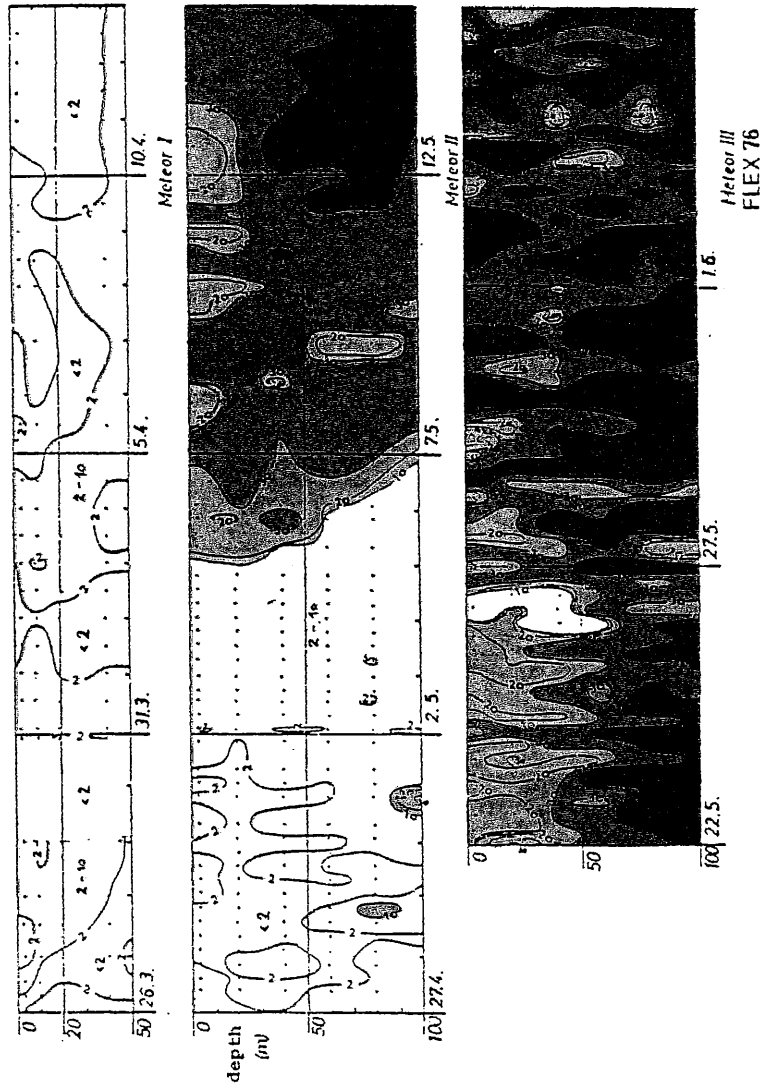
- le comptage direct des bactéries par l'utilisation d'un microscope à transmission qui existe depuis les années 50.
- depuis les années 70, la microscopie à épifluorescence est largement utilisée, cette méthode utilise des colorants spécifiques.
- la technique de comptage des colonies bactériennes qui était introduite initialement par Zobell (1946). L'unité des comptages est le CFU/volume (CFU: Colony Forming Units).

Seule cette dernière technique était utilisée pendant le FLEX'76. Jusqu'à la fin des années 70, tous les comptages des bactéries en Mer du Nord étaient basés sur cette méthode (Billen & al., 1990).

Delattre & al. (1979), Goulder & al. (1980), Hartwig & al. (1983), puis Billen & al. (1990) dénoncent cette méthode car elle sous-estime complètement l'abondance réelle des bactéries. Pour

Figure 2.48:
 Distribution des bactéries (Colony Forming Units/ml). (D'après Hentschel, FLEX Atlas). FLEX'76
 experiment.

- < 2.
- ▒ 20.-30.
- ▓ 2.-10.
- 30.-70.
- 10.-20.
- > 70. CFU/ml



Hartwig & al. (1983) les abondances réelles sont de 10 à 100 fois supérieures (seulement 1 à 10 % de l'abondance réelle est estimée par cette méthode). Pour les autres, le pourcentage est plus bas et il est de l'ordre de 0.8 à 2 % si les résultats sont comparés avec les méthodes de comptage direct (les deux premières méthodes cités).

De plus, cette méthode semble sélectionner certaines souches bactériennes car Bakken & Olsen (1987), qui utilisaient les bactéries du sol, montraient que seulement 0.2 % des bactéries dont le diamètre était inférieur à 0.4 μm formaient des colonies alors que le pourcentage était beaucoup plus élevé (30 à 40 %) pour les plus grandes ($> 0.6 \mu\text{m}$).

Il y a donc une forte probabilité que les résultats des comptages bactériens pendant le FLEX soient totalement sous-estimés et que la distribution spatio-temporelle de l'abondance ne soit pas du tout représentative.

Néanmoins, la figure 2.49 révèle bien l'existence d'un pic d'abondance après le bloom phytoplanctonique avec un retard d'environ 10 à 15 jours. Mais selon la figure 2.48 les plus fortes abondances se situent en profondeur alors que l'on aurait dû obtenir un pic de surface pour expliquer la chute du DOC qui présente une concentration maximale entre les pics phytoplanctonique et bactérien (figure 2.44).

2.1.9 Flux des matières vers le sédiment.

Davies & Payne (1984) utilisaient des trappes à sédiments entre le 4 avril et le 3 juin 1976 afin de déterminer la quantité et la composition des matières transférées à partir des couches de surface vers le système benthique. Les renseignements apportés par cette étude sont très précieux car les résultats reflètent les principaux événements qui se sont déroulés dans la partie supérieure de la colonne d'eau.

Cinq trappes à sédiments réparties sur une hauteur de 100 m à partir du fond (150 m) étaient installées pour des périodes allant de 4 à 5 jours. Pendant le bloom principal, la chaîne de trappes était installée pour une période de 23 jours.

2.1.9.1 Efficacité des trappes.

Nous n'allons pas discuter des critères techniques des trappes (formes, efficacité de capture des particules, etc...) mais plutôt de la qualité du matériel qui est récolté. Les trappes à sédiments sont censées intercepter les particules vivantes et mortes qui sédimentent ou qui descendent volontairement (par exemple des copépodes qui migrent). L'accumulation des particules vivantes ou mortes dans la trappe crée un microcosme très particulier (différent d'un milieu benthique car les organismes benthiques n'y sont pas présents) et en même temps très attractif pour certain décomposeurs (bactéries) ou détritivores (par exemple *Microcalanus pusillus*) qui trouvent là un milieu très favorable pour leur croissance. Les marges d'erreur sont importantes car même si un

conservateur est ajouté, l'immigration des organismes attirés par cette oasis de nourriture ne peut pas être évitée. Cela dépend naturellement du temps pendant lequel la trappe est exposée, du type de conservateur utilisé, de la présence ou non d'une grille à l'embouchure de la trappe, etc... Dans les trappes du FLEX aucun conservateur n'était ajouté et Davies & Payne (1984) essayaient de corriger les pertes par reminéralisation en utilisant un taux de 2% par jour. Il est vrai que l'utilisation d'un conservateur altère la composition des éléments présents et que les scientifiques sont contraints à choisir l'une ou l'autre de ces méthodes. C'est ainsi que Cadée (1986, REFLEX'83) utilisait du chloroforme qui dégrade la chlorophylle en phaeopigments. Un autre problème, lié à l'utilisation des trappes, est la resuspension du matériel accumulé sur le sédiment surtout quand la colonne est peu profonde (c'est le cas du FLEX). Cette resuspension se traduit par une énorme augmentation de la quantité de matière collectée plus on se rapproche du fond. Cela donne une image inverse de ce qui était attendu. Pendant le FLEX, les effets de la resuspension sont visibles jusqu'à une hauteur de 60-70 m à partir du fond. Dans un milieu peu turbulent, Davies & Payne (1984) estiment que l'erreur commise dans le calcul des flux est d'environ $\pm 20\%$. On peut donc s'attendre à une marge d'erreur plus importante dans le cas du FLEX'76.

2.1.9.2 Composition du matériel récolté.

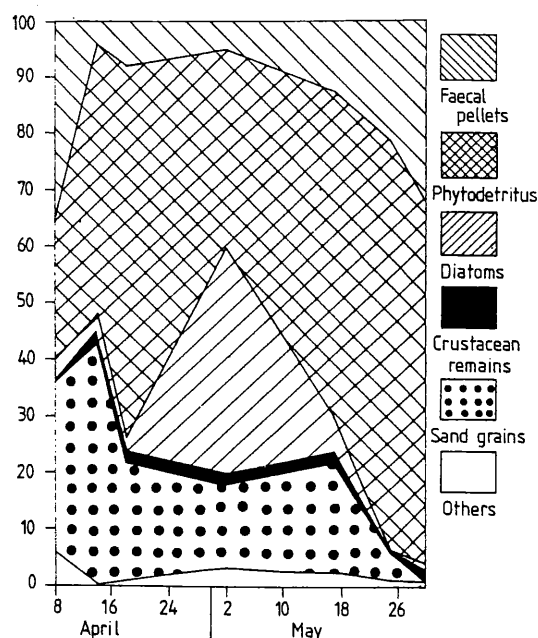


Figure 2.50: Composition microscopique du matériel collecté par les trappes à sédiments situées à 33 m au-dessus du fond (en % du matériel total récolté). (D'après Davies & Payne, 1984). FLEX'76 experiment.

La figure 2.50 montre l'évolution de la composition des trappes situées à une profondeur de 33 m au-dessus du fond. Il est intéressant de noter que certains résultats obtenus à partir de la mi-mai n'ont pas été pris en compte car certaines trappes étaient essentiellement remplies de copépodes

entiers qui contenaient de grandes réserves de graisse. La plupart du matériel collecté semblent reconnaissables (pelotes fécales, phytodétritus, diatomées, restes de crustacés, sable), seule une petite fraction ('autres') de matériel non identifiable était présente. Cadée (1986) considère que les phytodétritus de Davies & Payne (1984) ne sont rien d'autre que des pelotes fécales cassées: cela signifierait que 40 à 95 % des particules collectées proviendraient uniquement de l'égestion du zooplancton qui était dominé, en début de période, par les euphausiacées. Juste après le premier bloom, le pourcentage de diatomées dans le matériel collecté ne dépasse pas 40 %.

Selon Peinert & al. (1982), les rapports C/Chl du matériel collecté ayant une valeur proche de 50 indique une origine phytoplanctonique alors que des valeurs supérieures à 100 indiquent une resuspension du matériel détritique. Les mesures de ce rapport par Davies et Payne, à une profondeur de 50 m, donnent des valeurs toujours supérieures ou équivalentes à 1000. Le plus étonnant est que ce rapport diminue très rapidement pour les trappes qui sont situées près du fond. Néanmoins, on observe globalement une diminution des rapports C/Chl et C/N au moment du bloom.

2.1.9.3 Estimation des flux de sédimentation.

Les différentes estimations, pour le Fladen Ground, sont regroupées dans le tableau 2.6.

Auteur(s)	Période	Flux moyen (gC/m ² /jour)	% de la production primaire (%)
Davies & Payne (1984) FLEX'76	4 - 23 avril 1976	0.05	20 (1)
	24 avril -19 mai 1976	0.185	35 (1)
	20 mai - 3 juin 1976	0.115	25 (1)
Cadée (1986) REFLEX'83	29 avril - 22 mai 1983	0.0078 - 0.047	0.5 - 9.8 (2)
Steele (1974) Evaluation générale sur une base annuelle	1 an	0.068	27.7

Tableau 2.6: Estimations des flux de sédimentation et pourcentage de la production primaire dans l'aire du Fladen Ground. (1): à partir des données de production primaire estimées par Gieskes & Kraay (1980). (2) à partir des données de production primaire estimées par Gieskes & Kraay (1986).

Les faibles valeurs de Cadée (1986) sont essentiellement dues à la composition du phytoplancton qui était principalement représenté par des colonies de *Corymbellus aureus* qui apparemment n'ont pas beaucoup sédimenté. D'autres part la biomasse des copépodes, pendant le REFLEX'83, était très faible (Fransz & Diel, 1985) et donc la quantité de pelotes fécales présentes dans les trappes à

sédiments était plus faible que pendant le FLEX'76. Les estimations de Steele (1974) sont effectuées sur une base annuelle et il est très surprenant de voir qu'elles sont tout de même bien supérieures à celles de Cadée (1986). Les différences au niveau du pourcentage de la production primaire chez ces deux auteurs sont énormes: Steele (1974) estimait que la production primaire annuelle devait être de 90 gC/m²/an alors que Gieskes & Kraay (1984) pensaient qu'elle pouvait dépasser les 100 gC/m²/an.

2.1.10 Le milieu benthique.

Pour fermer le cycle des matières, que nous avons décrit très sommairement, en commençant par une description des distributions et des évolutions des principaux nutriments, il nous paraît important de résumer les principales fonctions de l'écosystème benthique. Ce système est en grande partie responsable de la régénération des nutriments même si, au cours de l'année, la majorité de ces nutriments peuvent être importés de l'océan Atlantique. Nous ne débattons pas pour savoir si les fortes concentrations enregistrées avant le printemps sont issues d'une production locale ou lointaine car les données sont insuffisantes. Nous nous intéresserons essentiellement à la méiofaune qui est de loin la fraction la plus productive des organismes benthiques (seule la microfaune benthique est plus productive) et nous essayerons de comprendre sa réaction quand elle est confrontée à un apport important de nourriture au printemps.

2.1.10.1 Abondance annuelle et distribution verticale de la méiofaune.

Faubel & al. (1983) pour le FLEX'76 et De Wilde & al. (1986) pour le REFLEX'83 ont mesuré l'abondance de la méiofaune tout au long de l'année. Leurs résultats sont très similaires et la figure 2.51 montre la forte corrélation entre la courbe d'abondance de la méiofaune avec celle de la température du fond. La température et l'abondance sont minimales en avril/mai et maximales au mois de décembre. Comme on peut le voir sur cette figure, la plus grande partie de la méiofaune est distribuée dans les deux premiers centimètres car cette couche est la mieux oxygénée (Faubel & al., 1983).

Une distribution verticale importante qui doit être mentionnée est celle de la chlorophylle (et ses dérivés): en mars et avril, juste avant le bloom du FLEX, la couche 0-1 cm présente de très faibles concentrations (environ 1 µg/cm³) alors que la couche 1-3 cm possède des valeurs plus élevées (environ 3.5 µg/cm³). Au mois de juin 1976 les concentrations respectives des différentes couches étaient d'environ 6.7 (0-1 cm) et 5.1 µg/cm³ (1-3cm). Plusieurs conclusions importantes peuvent être tirées de cette évolution:

- les concentrations de la couche supérieure (0-1cm) sont faibles avant le bloom principal ce qui résulte de la forte activité de la méiofaune en hiver.

- toujours avant le bloom, les concentrations sont moyennement élevées dans la couche 1-3 cm car l'activité de la méiofaune y est réduite pendant l'hiver à cause du gradient de l'oxygène.
- en juin, en réponse à l'apport massif par sédimentation des matières organiques particulières (pelotes fécales et diatomées), les concentrations dans toutes les couches ont nettement augmenté.
- la distribution verticale du mois de juin indique un important transfert des matières de la couche 0-1 cm vers la couche 1-3 cm. Donc une certaine quantité de la matière est préservée dans une couche où l'activité de la méiofaune est très faible.

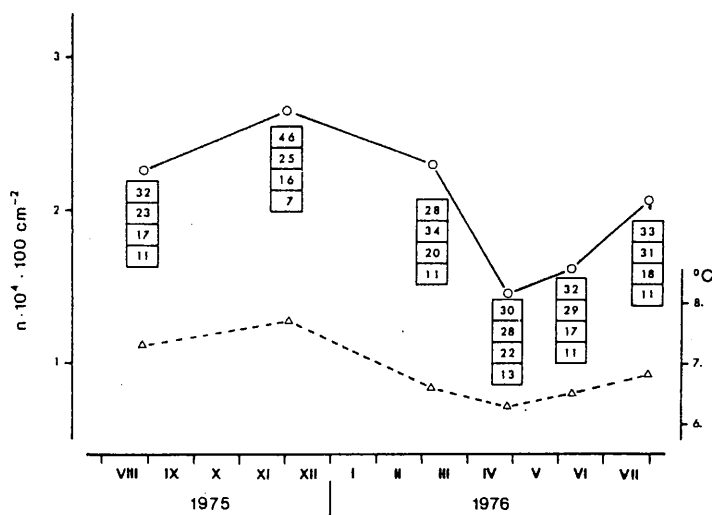


Figure 2.51: Variations saisonnières de l'abondance de la méiofaune (o—o) et de la température du fond (Δ----Δ). Les boîtes indiquent la distribution en pourcentage de l'abondance totale dans les différentes couches du sédiment (0-1; 1-2; 2-3 et 3-4 cm). (D'après Faubel & al., 1983). FLEX'76 experiment.

2.1.10.2 stratégies énergétiques de la méiofaune.

Faubel & al. (1983) émettent l'hypothèse que les stratégies énergétiques de la méiofaune sont très différentes dans l'aire du Fladen Ground et dans les zones peu profondes de la Mer du Nord, près des côtes.

Dans ce dernier type d'écosystème, l'apport des matières organiques provoque une réponse rapide des organismes: les fortes variations de la température sur le fond (elles sont proches de celles dans la colonne d'eau) et de la turbulence force le système benthique à être corrélé avec le cycle de production général. Dans ces écosystèmes, les maximums d'abondance surviennent pendant le printemps et l'été et les valeurs minimales en automne et en hivers.

Au printemps, dans l'écosystème benthique du Fladen Ground, les niveaux d'abondance et de biomasse sont au plus bas. Comme la température du fond est également minimale, l'activité de la faune benthique sera à son plus bas niveau. Cette activité sera accélérée au mois de mai par

l'apport d'énergie (sédimentation de la POM) mais l'abondance réduite des organismes benthiques et la faible température ambiante préviendront une reminéralisation directe de ces nouvelles ressources. Une partie importante du matériel déposé sera accumulée sur ou dans le sédiment, une autre partie étant probablement convertie en biomasse bactérienne. La nourriture accumulée sera progressivement utilisée pendant le reste de l'année (De Wilde & al., 1986).

Davies & Payne (1984), d'après leurs estimations calculées cette fois en terme d'azote, pensent que le système benthique du Fladen Ground est limité par la nourriture. De Wilde & al. (1986) pensent que l'évolution du benthos dans cette même aire dépend entièrement du flux vertical des matières organiques de la colonne d'eau.

2.1.10.3 Demande de carbone et production.

Les différentes estimations de Hartwig & al. (1983) et De Wilde & al. (1986) sont rassemblées dans le tableau 2.7.

Auteurs	Demande de carbone (gC/m ² /an)	Production (gC/m ² /an)
<u>Harwig & al. (1983)</u> <u>FLEX'76</u> (micro-+méio-+macrofaune) micro-: k1= 50% méio- et macro-: K1=20%	25.0	7.64
<u>De Wilde & al. (1986)</u> <u>REFLEX'83</u> (méio-+macro) calculé à partir de la biomasse K1=20%	26.4	
mesures journalières in situ pour le mois de mai. (micro+méio+macro)	87.6 (1)	

Tableau 2.7: Estimations de la demande en carbone et de la production des organismes benthiques. Les calculs de Hartwig & al. (1983) étaient construits de telle manière que la demande en carbone soit équivalente à l'apport de carbone (25 gC/m²/an) estimé par Steele (1974). (1): la demande de carbone est calculée pour le mois de mai et une estimation annuelle très grossière est calculée en multipliant par 12 mois (De Wilde al., 1986).

On peut s'attendre à ce que la valeur de production déterminée par Hartwig & al. (1983) soit sous-estimée car ils utilisent la notion de production minimale annuelle (MP) qui est définie comme la différence entre la biomasse maximale et la biomasse minimale mesurées au cours d'une année (Arntz, 1971). D'autre part, la demande en carbone calculée par De Wilde & al. (1986) de 87.6 g C/m²/an est certainement sur-estimée car l'apport de nourriture est très important au mois de mai, mais c'est aussi à cette époque que l'abondance des organismes benthiques et la température sont à

des niveaux très bas; en d'autres termes, il se peut que l'estimation du mois de mai soit effectivement représentative et peut-être même inférieure à celles des autres mois de l'année.

2.2 Les modèles biologiques du FLEX'76 experiment.

Malgré l'importance et les buts du FLEX'76, très peu de modèles ont été construits ou adaptés à une étude spécifique des résultats obtenus. Ils sont à l'heure actuelle au nombre de 4 (résultats publiés), mais il est intéressant de constater que, 20 ans après le FLEX'76, d'autres modèles ont été ou sont actuellement construits avec cette fois-ci des structures beaucoup plus complexes. Il ne serait donc pas étonnant que un ou plusieurs de ces modèles fassent très prochainement leur apparition dans la littérature (Carlotti et Radach, com. pers.).

Le but n'est pas de donner des explications détaillées sur les structures et les résultats des modèles que nous présentons ici. Dans tous les cas, nous conseillons aux lecteurs de se référer aux différentes publications qui expliquent clairement les objectifs, les structures et les résultats des modèles. L'objectif de cette présentation est de nous fournir les moyens nécessaires pour une comparaison ultérieure avec nos propres résultats.

2.2.1 Les modèles de Radach (1980, 1982, 1983) et Radach & al. (1984).

Ces modèles sont des versions modifiées du modèle de Radach & Maier-Reimer (1975). Ce sont certainement les modèles les plus adaptés à l'étude des résultats du FLEX'76 car se sont les seuls à adopter une structure verticale et les principaux composants nécessaires sont présents (nutriment, phytoplancton et zooplancton).

2.2.1.1 Buts et stratégie.

Les différents auteurs de ces modèles, et principalement le Dr. G. Radach, abordaient le problème de la modélisation des résultats du FLEX en se posant une question que l'on pourrait résumer ainsi :

Un modèle de production primaire est-il capable de reproduire les principaux résultats du FLEX (caractéristiques du bloom : date du maximum, durée, intensité, production primaire, etc...) ?

C'est bien évidemment le but d'un grand nombre de modèles que de vouloir approcher la réalité, mais derrière cette question se pose celle de la validité des hypothèses nécessairement utilisées pendant la construction de tels modèles. L'un des grands atouts du modèle mathématique est qu'il nous permet d'unifier et de tester rapidement des hypothèses sur le fonctionnement global d'un système. Le choix de ces hypothèses et leurs formulations sont aussi nombreuses et variées que les modélisateurs eux-mêmes (surtout en biologie).

La stratégie utilisée dans ces modèles est la ‘simplicité’ : le but n’est pas de vouloir reproduire toutes les observations disponibles mais, bien au contraire, de minimiser l’envergure du modèle. Selon Radach & al. (1982), la structure du modèle destinée à la validation des résultats du FLEX doit au moins comporter un phytoplancton, un nutriment limitant, une pression de consommation exercée par un herbivore ainsi que les influences de la lumière et du mélange vertical sur la distribution des composants dans la colonne d’eau. Seuls le phytoplancton et les phosphates (nutriments considérés comme limitants) sont simulés dans ces modèles, tous les autres composants contraignent le système. La répartition de la lumière dans la colonne d’eau est déduite indirectement des mesures de HØjerslev (1982). La pression de consommation par les copépodes herbivores est estimée selon différentes méthodes qui sont décrites par Radach & al. (1984). Les coefficients de diffusion turbulente verticale sont calculés par le modèle physique unidimensionnel de Friedrich (1983). La philosophie générale de ces modèles est d’introduire le maximum d’informations issues des résultats du FLEX, de diminuer le nombre des constantes inconnues ou males connues et de minimiser les degrés de liberté des quantités simulées (Radach, 1980).

2.2.1.2 Structure et problèmes de validation.

La figure 2.52 montre la structure du modèle utilisé et qui est intégré dans un schéma représentant le cycle simplifié du phosphore. Ce modèle unidimensionnel (selon la verticale) simule les évolutions des phosphates et du phytoplancton sur la période du 19 avril au 16 mai 1976. Les mailles ont une hauteur de 2.5 m et le pas de temps est de 75 s.

Le tableau 2.8 présente les différents termes qui interviennent dans les équations différentielles partielles des deux variables d’état.

Processus	Phosphates	Phytoplancton
Production primaire		⊗
respiration		⊗
mortalité		⊗
prédation		⊗
sédimentation		⊗
diffusion verticale	⊗	⊗
absorption	⊗	
reminéralisation	⊗	

Tableau 2.8: termes qui interviennent dans les équations différentielles partielles des modèles de Radach (1980, 1982, 1983) et Radach & al. (1984). Les formulations mathématiques sont décrites par les mêmes auteurs. ⊗ : terme présent.

Malgré l’influence que peut avoir la température sur les différents processus mis en jeu, une limitation par la température n’est pas envisagée ; le phosphore inorganique dissous n’est pas modélisé car il est vrai que les données sont trop peu nombreuses. Les détritits (pelotes fécales et

phytoplancton mort) ne sont pas représentés explicitement et ils sont considérés comme une perte pour le système.

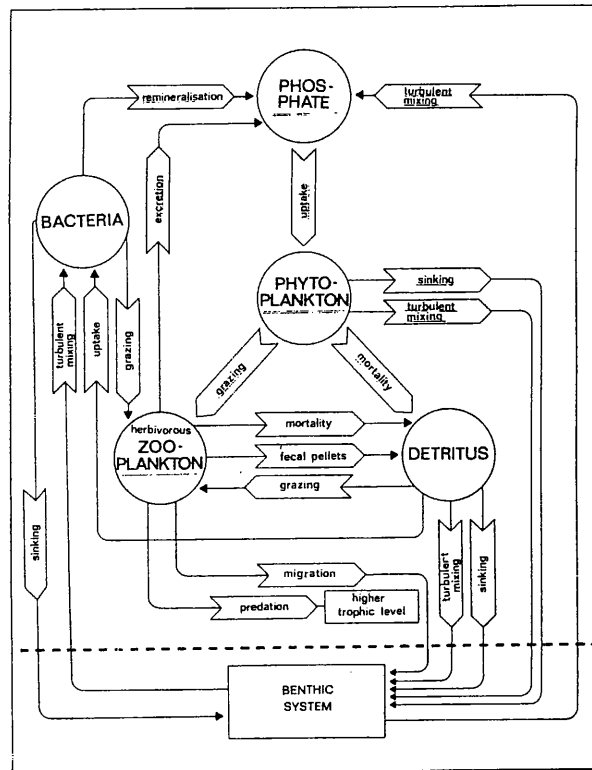


Figure 2.52: cycle simplifié du phosphore dans l'écosystème pélagique. Les variables soulignées deux fois sont simulées; les variables ou les processus connus soulignés une fois sont incorporés dans le modèle de simulation. (D'après Radach & al., 1980).

Le terme de la production primaire est le produit du taux d'assimilation du carbone par la concentration du phytocarbonate et ce produit est modulé par le minimum des limitations de la lumière et des nutriments. Radach (1982, 1983) et Radach & al. (1984) testaient différentes limitations pour la lumière:

- la fonction de Blackman (1905)

- la fonction de Talling (1957)
- la fonction de Steele (1962)
- une fonction où il n'y a pas de limitation (la limitation est de 1) par la lumière jusqu'à une certaine profondeur de compensation locale, profondeur qui est définie par une certaine luminosité (valeur minimale de lumière). Sous cette profondeur, la limitation est totale (la limitation est de 0).

Pour le calcul de la pression de consommation exercée par les copépodes herbivores, Radach (1980) utilisait les comptages du phytoplancton effectués par Gillbricht (FLEX Atlas), les comptages des copépodes réalisés par Krause et Radach (1980) ainsi que les résultats expérimentaux de Gamble (1978) qui calculait les courbes d'ingestion. Pour le calcul de la consommation, une fonction de Michaelis-Menten est utilisée avec, en plus, deux hypothèses supplémentaires :

- les résultats des expériences de Gamble (1978) étaient généralisés pour toute la période du FLEX.
- comme la biomasse de *Calanus finmarchicus* représentait environ 80 % de la biomasse totale du zooplancton, il était supposé que sa consommation était proportionnelle à sa biomasse (c'est-à-dire 80% de la consommation totale du zooplancton).

L'utilisation des résultats de Gamble (1978) implique une conversion des valeurs des concentrations de POC (utilisées pour la détermination des courbes d'ingestion) en concentrations de phytocarbone. Radach (1980), pour une première approximation, utilise un rapport POC/phytocarbone égal à 10/1.

Pour la validation des résultats, les auteurs classifient les différentes données du FLEX selon quatre catégories décrites par la figure 2.53. Pour évaluer la validité du modèle, les variables d'état simulées sont comparées soit à la mesure directe des phosphates soit à la mesure indirecte du phytocarbone. L'une des caractéristiques importante de ces modèles est qu'ils permettent une comparaison des flux mesurés et simulés (production primaire et consommation par les herbivores). Les résultats de la production primaire fournis par le modèle précédemment décrit sont utilisés comme moyen de décision entre les différentes estimations mesurées (Weichart (1980), Weigel & Hagmeier) ou calculée (Mommaerts, 1981). Afin de faciliter l'interprétation des résultats et leurs comparaisons, la profondeur d'intégration est fixe (50 m) et elle ne dépend pas des profondeurs de la couche de mélange et de la couche euphotique qui varient au cours du temps. Cette profondeur de 50 m correspond en fait à la limite supérieure de la thermocline principale et elle a l'avantage de prendre en compte la plus grande partie de la production primaire qui a lieu dans les couches supérieures.

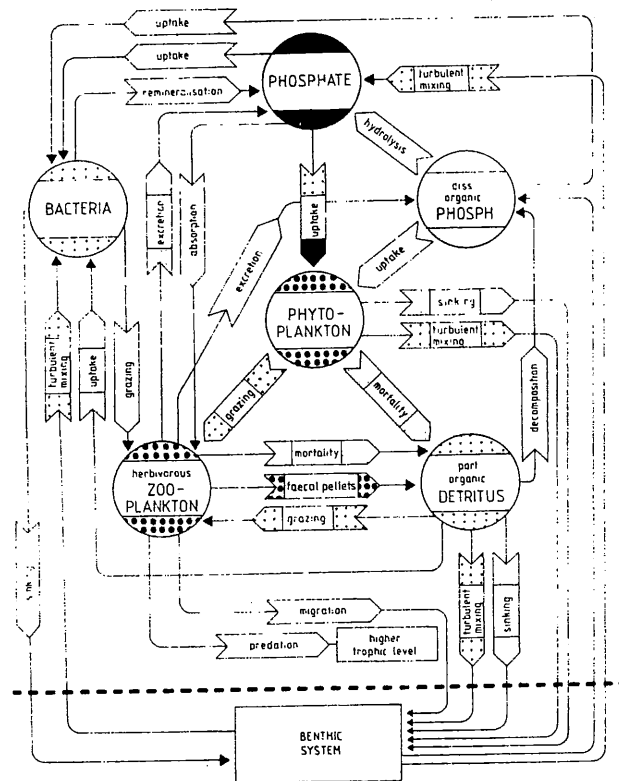


Figure 2.53: données utilisées pour valider le modèle de Radach & al. (1982). Quatre types de données sont distinguées: les mesures directes (noir), les données obtenues en utilisant des facteurs de conversion à partir des mesures (gros points noirs), les données dérivées à partir des mesures en utilisant des formules théoriques (points noirs de taille moyenne) et les données provenant de la littérature (petits points noirs). (D'après Radach & al., 1982).

2.2.1.3 Aperçu des résultats.

2.2.1.3.1 Les résultats du modèle physique de Friedrich (1983).

Ce modèle, qui était d'abord utilisé par Sundaram & Rehm (1973), fournit les valeurs du coefficient de diffusion turbulente verticale permettant de simuler le mélange vertical des

constituants de la colonne d'eau à la Station Centrale. La température simulée par ce modèle n'est pas utilisée dans le modèle biologique car une limitation par la température n'y est pas envisagée.

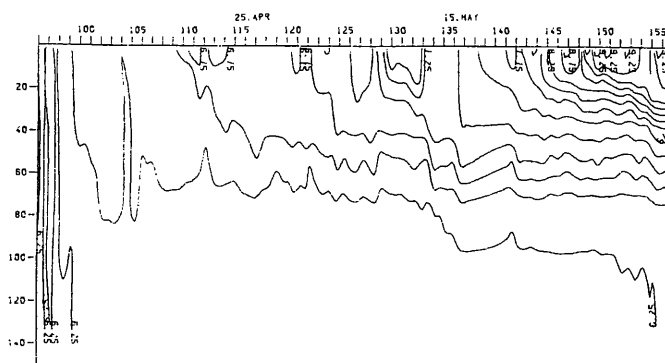


Figure 2.54: température observée (°C), pendant le FLEX'76, en fonction du temps et de la profondeur (m) à la Station centrale. (D'après Friedrich, 1983).

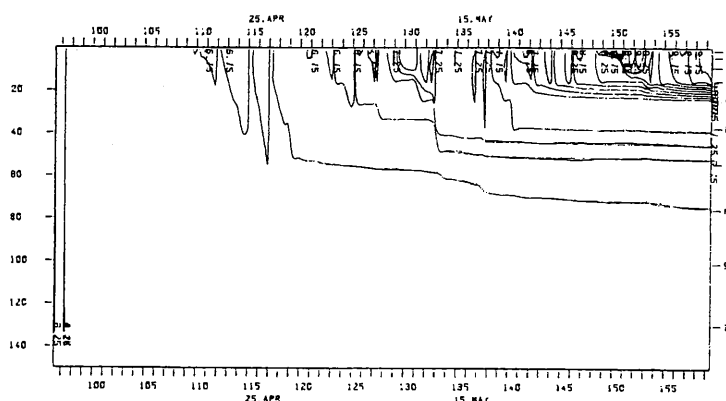


Figure 2.55: température simulée, pendant le FLEX'76, par le modèle de Sundaram & Rehm (1973). (D'après Friedrich, 1983)

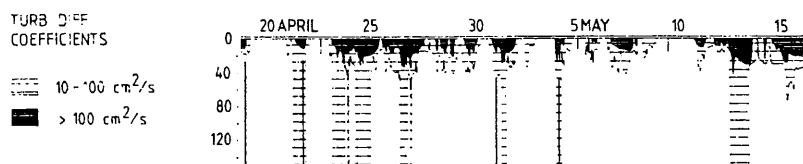


Figure 2.56: coefficients de diffusion turbulente verticale calculés par le modèle de Sundaram & Rehm (1973) pendant le FLEX'76. (D'après Radach & al., 1983).

Cependant, cette température simulée est d'une grande importance car elle permet la validation du modèle physique par comparaison avec les valeurs observées de la température ; en effet, les valeurs du coefficient de diffusion turbulente verticale ne peuvent pas être validées car les mesures directes de ces paramètres sont très difficiles voir impossibles (quelques essais ont été tentés

pendant le FLEX'76 par Kullenberg (1978)). Il est donc estimé que le mélange vertical est bien représenté si la température simulée est proche de celle qui était observée.

Les figures 2.54 et 2.55 montrent la qualité des résultats obtenus pour la température et l'on peut voir que la thermocline principale se forme bien aux profondeurs observées. Les profils correspondants des coefficients de diffusion turbulente utilisés par Radach (1980, 1982, 1983) et Radach & al. (1984) pour la période de simulation (19 avril-16 mai) sont décrits par la figure 2.56. Les valeurs maximales de ces coefficients atteignent 0.2 m²/s. Il est notamment intéressant d'observer la période qui correspond à la tempête (12-13 mai) qui provoque un fort mélange vertical.

2.2.1.3.2 Quelques résultats des modèles biologiques.

Au cours de leurs très nombreuses simulations, Radach (1980, 1982, 1983) et Radach & al. (1984) démontrent les inconsistances qui existent entre les valeurs de phytocarbone et les différentes estimations de la production primaire d'une part et entre les mesures de phytocarbone et de chlorophylle d'autre part. Toute la difficulté résidait alors dans le choix des données à valider. Radach (1983) testait différentes associations de jeux de données grâce à son modèle mathématique (tableau 2.9) :

	Cas (1)	Cas (2)	Cas (3)	Cas (4)
Concentrations de phosphates mesurées pendant le FLEX	⊗	⊗	⊗	⊗
Le phytocarbone déterminé par Gillbricht en fonction des comptages	⊗	⊗		
Le phytocarbone déterminé à partir de la chlorophylle avec un rapport C/Chl a = 20			⊗	⊗
Production primaire de Weigel & Hagmeier	⊗		⊗	
Production primaire de Weichert (1980)		⊗		⊗

Tableau 2.9: Différentes associations des jeux de données testées par le modèle de Radach (1983). ⊗ : jeu de données considéré selon le cas.

Pour les cas (2) et (3), aucune simulation n'était susceptible de reproduire correctement les jeux de données considérés.

Les résultats pour le cas (1) sont acceptables jusqu'au pic du bloom principal.

De meilleurs résultats sont obtenus dans le cas (4): les phosphates, la production primaire de Weichart (1980) et la consommation par les copépodes sont simulés de façon satisfaisante. La simulation du phytocarbonate n'est acceptable, dans ce cas, que si cette concentration est déduite à partir des concentrations de chlorophylle avec un rapport C/Chl a de 20. Les résultats de la simulation pour le cas (4) sont montrés par les figures 2.57 et 2.58. Cependant, cette simulation standard (Radach, 1983) tient compte d'une croissance non limitée par la lumière au-dessus de la profondeur euphotique (1% de la luminosité de surface) car les autres fonctions (Blackman, Talling et Steele) ne permettent pas de réconcilier les valeurs de phytocarbonate calculées avec celles de la production primaire. D'autre part, il semblerait que le taux de croissance du phytoplancton soit trop élevé dans cette simulation et que les données de la production primaire de Weigel et Hagmeier soient préférables car la valeur du taux serait de 1.5/jour. Selon ces résultats, Radach (1982) considère qu'il n'est pas encore possible de décider entre les différentes estimations de la production primaire.

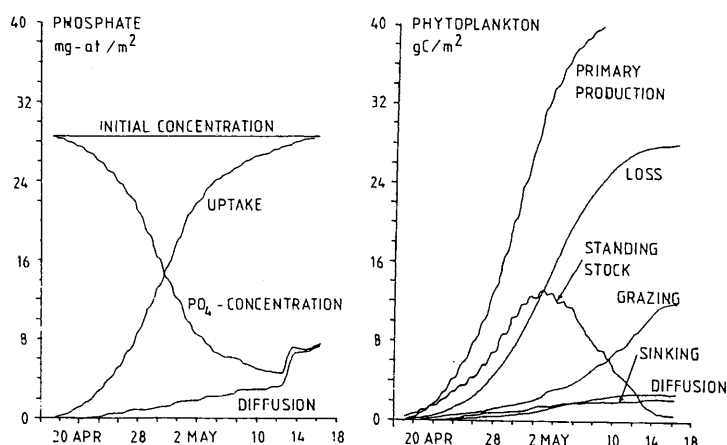


Figure 2.57: balances des phosphates et du phytoplancton pour la couche d'eau simulée 0-50 m et pour le cas (4). (D'après Radach & al., 1983)

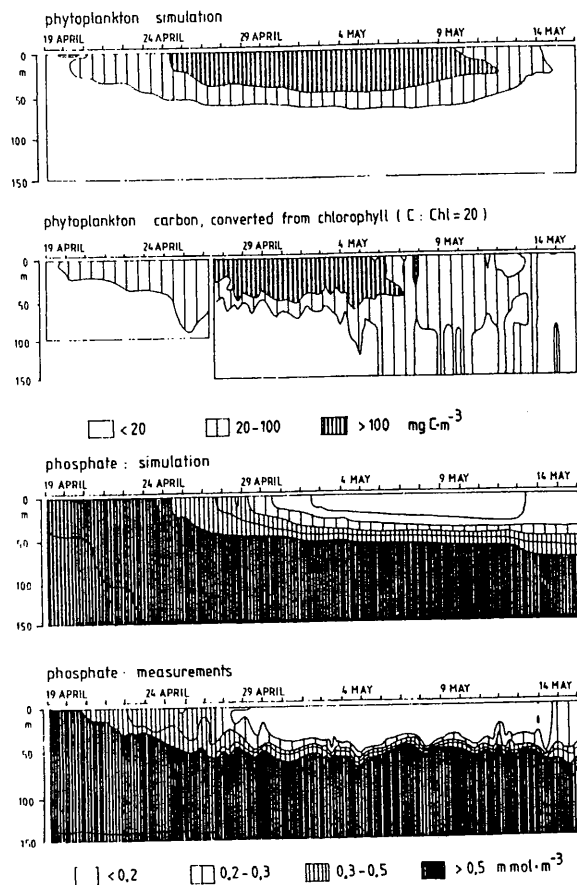
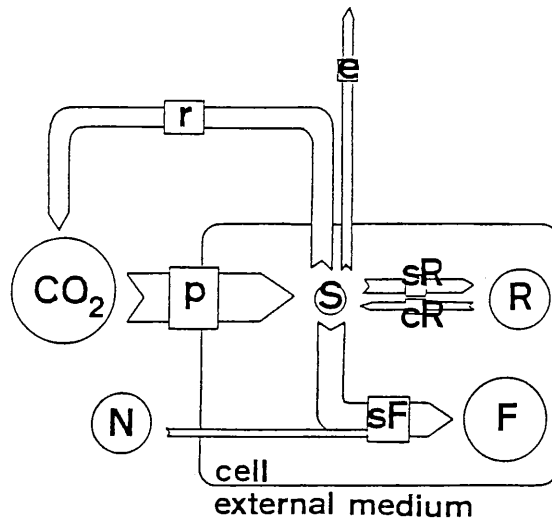


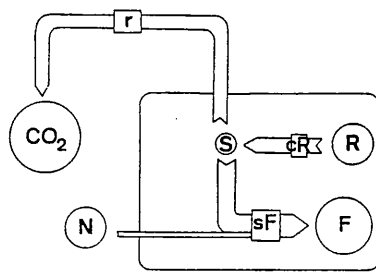
Figure 2.58: distributions simulées des phosphates et du phytoplancton selon le cas (4) et comparées aux mesures de terrain. (D'après Radach & al., 1983).

2.2.2 Le modèle de Lancelot & Mathot (1989).

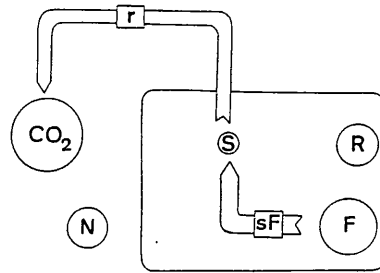
Ce modèle mathématique complexe (0D) décrit la croissance des cellules phytoplanctoniques en tenant compte de leur histoire lumineuse et en fonction de la concentration ambiante d'un nutriment. Les principaux processus tels que la photosynthèse, l'excrétion, la synthèse des réserves et le catabolisme, l'absorption et l'assimilation des nutriments ainsi que la synthèse des protéines et des autres constituants fonctionnels sont pris en compte. La structure même du modèle implique une nouvelle définition des productions primaires brute et nette qui deviennent respectivement synonymes de la photosynthèse et de la croissance. La figure 2.59 représente le schéma du modèle sous différentes conditions d'éclairement.



a.



b.



c.

Figure 2.59: représentation schématique du métabolisme du phytoplancton sous une illumination complète (a), une courte période dans l'obscurité (b) et pour une période prolongée dans l'obscurité (c). (D'après Lancelot & Mathot, 1989).

2.2.2.1 Buts.

Ce modèle est proposé comme un outil général de calcul de la production primaire en milieu aquatique et c'est dans cet esprit que ce modèle écophysologique était utilisé. Les intentions n'ont jamais été de reproduire fidèlement les résultats du FLEX mais plutôt de valider le modèle selon deux types de milieu très différents (milieu stratifié: selon les résultats du FLEX; zone non stratifiée de la Baie Sud de la Mer du Nord).

2.2.2.2 Aperçu des résultats.

Les résultats du modèle sont comparés aux mesures de la chlorophylle et aux estimations de la production primaire du FLEX'76 (figure 2.60). Les taux journaliers de la photosynthèse et de la croissance sont intégrés sur la couche de mélange dans laquelle les mouvements verticaux sont supposés très rapides ce qui assure une histoire lumineuse identique pour toute la communauté phytoplanctonique. Les simulations (une par bloom) décrivent très correctement les deux phases de croissance exponentielle alors que les biomasses sont surestimées pendant les phases de déclin. Ces divergences sont expliquées, selon les auteurs, par l'absence d'une mortalité et d'une sédimentation, processus de perte qui ne sont pas pris en compte dans la structure du modèle. La croissance calculée (production primaire nette) représentait en moyenne 40 % de la photosynthèse (production primaire brute) et une bonne concordance était trouvée avec les résultats de Weichart (1980).

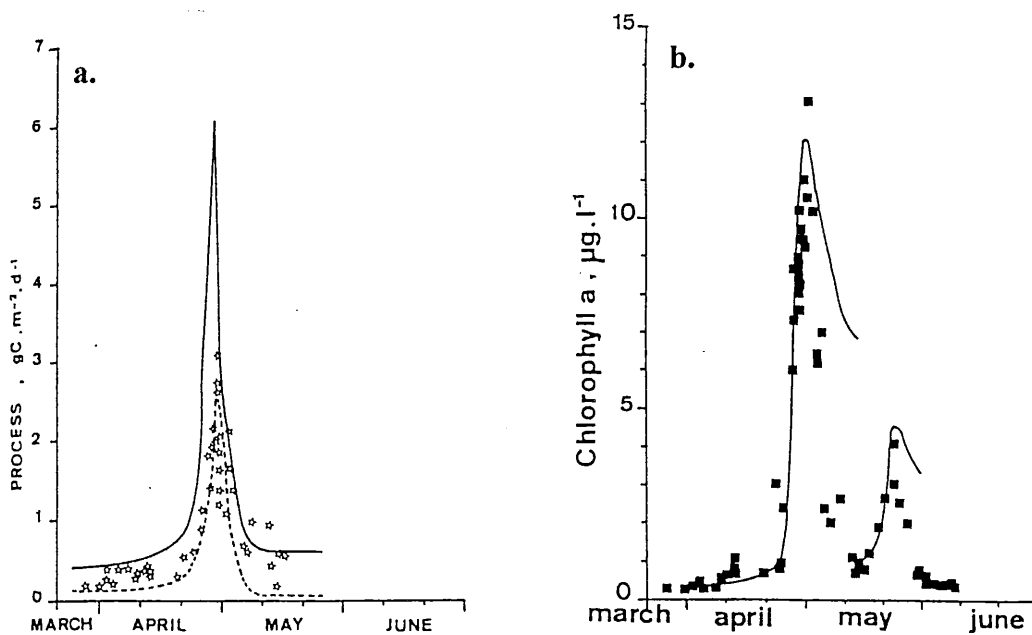


Figure 2.60: (a) photosynthèse et croissance du phytoplancton pendant le FLEX'76, calculées par le modèle de Lancelot (trait plein) et mesurées expérimentalement (FLEX Atlas) (ligne pointillée et symboles). (b) Concentrations de la chlorophylle a calculées (trait plein) et observées (symboles) pendant le FLEX'76. (D'après Reid & al., 1990).

2.2.3 Le modèle de Mommaerts (1980, 1981, 1982).

Nous avons déjà évoqué les résultats de ce modèle qui calcule la production primaire via une version modifiée du modèle de Vollenweider. Cet auteur ajustait chaque profil de production primaire fourni par d'autres auteurs (sauf les mesures de Weichart (1980)) avec son modèle afin d'en déduire les paramètres des courbes photosynthèse-lumière (taux maximal, pente, index de photoinhibition, respiration). C'est sur la base de ces constantes journalières qu'une nouvelle estimation de la production primaire était fournie en utilisant les mesures de la chlorophylle.

2.2.4 Le modèle de Bossicart (1980 b).

Ce modèle simule le développement des stages de *Calanus finmarchicus*. Tous les résultats sont exprimés en terme d'individus et certains paramètres comme les taux de croissance et de mortalité, les temps de développement, l'efficacité de reproduction et la production nette sont estimés.

2.3 Variabilité écohydrodynamique et fenêtre spectrale.

Après cette analyse des résultats et des modèles du FLEX'76, il nous paraît essentiel de déterminer les principaux phénomènes physiques, biologiques et chimiques qui surviennent et qui interagissent entre eux, aux échelles de temps et d'espace qui caractérisent le FLEX'76.

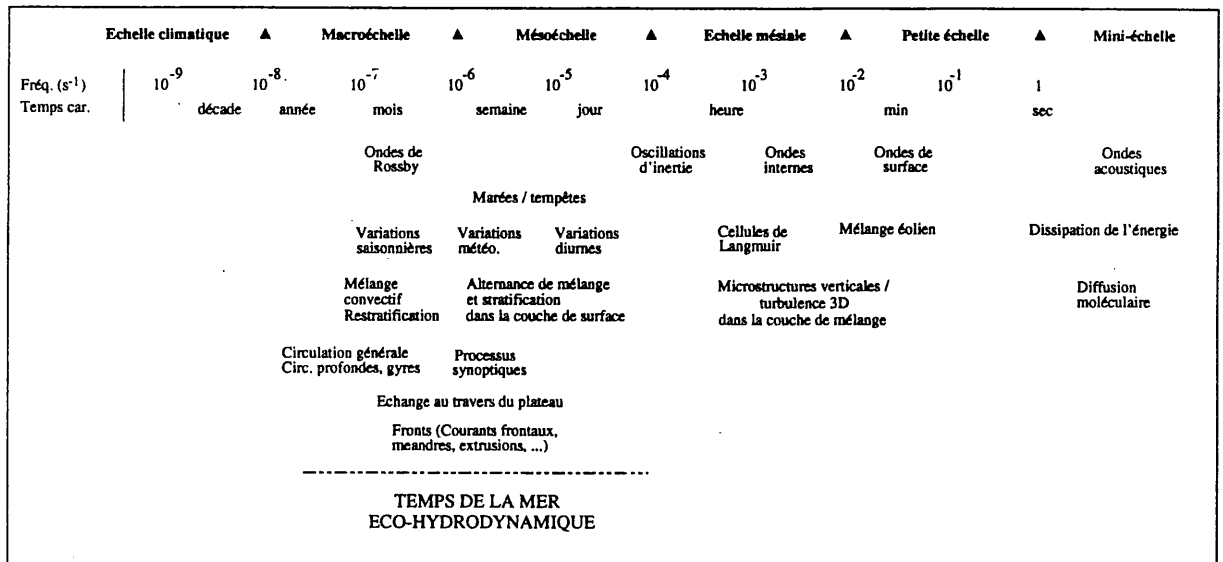


Tableau 2. 10: Echelles temporelles des principaux événements physiques marins. (D'après Nihoul & Djenidi, 1991).

Avant tout essai de modélisation d'un écosystème marin, il est absolument nécessaire de caractériser les processus physiques qui conditionnent fortement la répartition et l'évolution des constituants biologiques et chimiques dans la colonne d'eau. Nihoul & Djenidi (1991) ont rassemblé, de façon schématique, les principaux phénomènes physiques qui interviennent à des échelles de temps et d'espace caractéristiques au niveau des écosystèmes marins (tableau 2.10). La fenêtre spectrale pour le FLEX'76 est représentée par des phénomènes qui surviennent à la mésoéchelle dont les temps caractéristiques vont de quelques heures à plusieurs semaines. Cette mésoéchelle est une partie de ce que l'on appelle couramment le 'Temps de la mer' et l'on peut voir, d'après le tableau 2.10, que les phénomènes transitoires tels que les tempêtes et les marées constituent les principales contraintes dont nous devons tenir compte. En Mer du Nord, les marées sont importantes avec une prédominance de la composante semi-diurne lunaire M_2 et nous

avons vu, dans l'analyse du FLEX, que la tempête des 12 et 13 mai avait de fortes répercussions sur la distribution des constituants. Le modèle physique que nous utiliserons devra donc être capable de reproduire ces événements. Aux échelles de temps et d'espace qui caractérisent la mésoéchelle, les variations diurnes peuvent être très importantes et elles devront être prises en compte tant au niveau des processus physiques (éclairage, réchauffement des eaux de surface pendant le jour, etc...) que biologiques (production primaire, grazing, migrations verticales, etc...).

Pendant le FLEX'76, une fois que la thermocline principale s'est installée, différentes thermoclines secondaires apparaissent puis disparaissent, au cours du temps, dans la couche de mélange. Cette couche de mélange est donc caractérisée par une succession de périodes où la stabilité des eaux est plus ou moins importante. Cette succession dans le temps et les conséquences sur la structure verticale des masses d'eau sont propices à la formation d'ergoclines. Legendre & al. (1986) définissent ces ergoclines comme des interfaces aquatiques dont les caractéristiques communes sont qu'elles impliquent des gradients temporels et/ou spatiaux au niveau desquels les processus physiques peuvent générer des structures qui sont associées à une augmentation de la production biologique. De telles ergoclines ont existé pendant le FLEX, et la nutricline en est un bon exemple. L'analyse du FLEX a mis en évidence une succession de deux blooms phytoplanctoniques qui correspondent à des transitions entre des périodes de stabilité et d'instabilité: avant le premier bloom, la colonne d'eau était instable et c'est avec l'apparition des premiers signes de la stratification thermique que le premier pic de phytoplancton est apparu. Juste avant le second bloom, la tempête des 12 et 13 mai a déstabilisé la couche de mélange et ce phénomène est à l'origine de l'élévation des concentrations de nutriments dans les couches de surface. Après cette tempête, la couche de mélange s'est à nouveau stabilisée et c'est sous de telles conditions, mais aussi grâce aux concentrations importantes des nutriments, que le second bloom est apparu. Une telle interprétation sur la succession des blooms était proposée par Legendre (1981) et l'on peut constater que ceci est totalement vérifié dans le cas du FLEX'76.

Toutes ces considérations prouvent que le modèle physique que nous utiliserons devra nécessairement être capable de reproduire fidèlement les structures thermiques et hydrodynamiques de la colonne d'eau au cours du temps. L'influence des contraintes physiques sur la production primaire est essentielle mais non suffisante et la qualité du modèle écologique sera une nécessité car un de nos buts est d'approcher, autant que possible, les résultats du FLEX'76.

Chapitre III

3 Modélisation.

Un écosystème marin est actuellement perçu comme un réseau où les interactions entre les constituants sont très nombreuses et très complexes. Le modèle mathématique est un outil approprié pour étudier la dynamique des constituants. Selon Ducklow (1991), la modélisation a trois principaux avantages:

- elle permet une définition explicite, sans équivoque, des problèmes et des hypothèses qui peuvent être testées et modifiées comme il se doit.
- elle permet de représenter un système dans son entièreté et d'une façon holistique, une démarche qui n'est pas réalisable avec les approches de types observationnelles.
- elle fournit une prescription objective et rigoureuse des mesures futures.

La pratique courante est de considérer le modèle comme une étape finale de l'étude et cet outil mathématique est alors utilisé pour effectuer une synthèse et une vérification des données collectées. Le modèle est de plus en plus utilisé comme un outil de gestion permettant une planification des actions humaines et il est alors utilisé comme un moyen de prédiction à plus ou moins long terme.

Dans cette étude, les modèles que nous développons constituent la première étape d'une recherche personnelle afin de comprendre et de mieux apprécier les interactions qui unissent les organismes. De nombreuses hypothèses couramment utilisées et souvent innovatrices seront proposées; dans tous les cas notre but n'est ni de vouloir valider les résultats du FLEX, ni de prédire l'évolution de l'écosystème sur le Fladen Ground. Les données du FLEX'76 seront utilisées afin d'apprécier la cohérence des hypothèses que nous aurons formulées. Il est important de préciser que la plupart de ces hypothèses devront nécessairement être vérifiées ou écartées par des études expérimentales en laboratoire et sur le terrain. Bien souvent les expérimentateurs tentent de vérifier des nouveaux concepts et le seul outil dont ils disposent est l'outil expérimental qui est très coûteux: ces chercheurs ont rarement le droit à l'erreur et il me semble que la plupart des expériences (dans la mesure du possible) doivent être précédées par une étape de modélisation qui peut être utilisée comme un des moyens de décision. L'outil mathématique est un moyen formidable avec lequel il est possible d'utiliser notre imagination, de représenter les processus tel que nous les percevons au niveau individuel. Naturellement ceci doit nécessairement tenir compte des connaissances acquises et il est très important que le modèle tienne compte de la réalité des faits. Bien souvent des modèles sont développés alors que la plupart des paramètres et des processus n'ont pas des significations écologiques propres et il devient alors très dangereux de tirer des conclusions car il n'existe aucun moyen de les vérifier. A cette étape de notre recherche personnelle nous n'affirmerons jamais mais nous proposerons des solutions. De la même façon, nous n'utiliserons pas le terme 'validation' pour nos résultats car ce terme doit nécessairement être réservé à des modèles qui ont 'vécu', c'est à dire des modèles qui non seulement sont cohérents avec les données mesurées mais qui ont eu l'occasion d'être confrontés à différents écosystèmes dont les caractéristiques permettaient l'utilisation du modèle testé.

Nous ne sommes ni pour la simplicité ni pour la complexité des modèles écologiques mais plutôt pour une représentation la plus réaliste possible des phénomènes observés ou étudiés. Les modèles simples sont attractifs car les paramètres sont peu nombreux, les temps d'exécution sont petits et ils ont l'avantage de rester à une échelle humaine. Cependant la plupart de ces modèles tiennent peu compte des connaissances acquises et les hypothèses sont non seulement très nombreuses et souvent souvent trop simplificatrices. Les paramètres sont peu nombreux mais leurs incertitudes sont énormes: chaque constante est en fait considérée comme une moyenne spatio-temporelle de nombreuses autres constantes ou variables qui caractérisent les comportements et les évolutions des constituants qui ne sont pas explicitement définis dans le modèle. Les modèles complexes, à l'opposé, sont généralement synonymes d'une augmentation du nombre des variables d'état, des interactions entre les constituants et des paramètres. Alors que l'incertitude sur la structure du modèle semble diminuer (la structure se veut plus réaliste), les incertitudes sur les paramètres restent aussi grandes et elles sont multipliées par le nombre des paramètres utilisés. Le grand avantage de ces paramètres est qu'ils sont plus spécifiques: prenons l'exemple du taux de croissance maximal du phytoplancton. Dans un modèle simple (par exemple une variable d'état pour le phytoplancton) ce taux doit être représentatif de toute la population étudiée et principalement des espèces les plus abondantes qui se succèdent au court du temps. Il est donc impossible de trouver une constante qui tienne compte à la fois des différents taux qui caractérisent chaque espèce et qui se succèdent dans le temps. Une meilleure description, mais plus complexe, serait de considérer les espèces les plus importantes auxquelles on pourrait associer des taux différents. L'autre avantage est que la détermination expérimentale d'un taux associé à une espèce est d'une plus grande utilité que la détermination du taux associé à une population phytoplanctonique.

C'est dans cette optique que nous avons réalisé plusieurs modèles où la complexité augmente, bien qu'il n'existe aucun moyen simple d'évaluer cette complexité. En effet, doit-on prendre le nombre des variables d'état, le nombre des interactions entre les variables d'état, le nombre des paramètres ou un critère qui rassemble ces différentes caractéristiques pour évaluer la complexité d'un modèle? D'autres facteurs doivent nécessairement entrer en compte comme les dimensions spatiales et il est plus courant de parler de l'"envergure" d'un modèle qui tient compte de tous ces paramètres, grandeur pratiquement non mesurable.

Trois modèles seront successivement décrits (EcoMod 1, 2 et 3). Les deux premiers modèles ont des structures très 'classiques', c'est à dire que leurs structures sont fortement inspirées des modèles que l'on peut trouver dans la littérature. La structure et la représentation mathématique des processus, dans ces modèles, sont exclusivement basées sur le cycle biogéochimique de l'azote.

EcoMod 3 est un modèle très complexe, il est spécialement conçu pour l'étude des cycles biogéochimiques du carbone et de l'azote. A l'origine, nous avons développé des sous-parties de ce modèle pour étudier certains problèmes spécifiques que l'on peut rencontrer dans la modélisation des cycles du carbone et de l'azote. C'est par la suite que nous avons rassemblé ces différents sous-modèles en ajoutant d'autres modules nécessaires à la modélisation d'un écosystème tel que celui du Fladen Ground. Les processus qui y sont décrits sont pour la plupart nouveaux : c'est une approche tout à fait théorique qui essaye de coller à la réalité en fonction des

connaissances que nous avons sur les sujets abordés. Nous verrons que les paramètres utilisés ont pour la plupart une signification écologique mais qu'en l'état actuel des connaissances les gammes de variations de ces paramètres sont très grandes. Ce modèle permet, en fait, de faire une synthèse des connaissances en essayant de trouver une solution à certains problèmes que nous aborderons.

Une phrase de Fasham & al. (1990) nous a motivé tout au long de ce travail:

'La capacité à modéliser le cycle saisonnier de l'azote est un besoin essentiel pour comprendre le cycle du carbone'

Cet auteur, comme Redfield & al. (1963), postule que les cycles biogéochimiques de l'azote et du carbone sont parallèles et qu'il est possible d'estimer le cycle du carbone à partir du cycle de l'azote. C'est exactement cette hypothèse que nous utilisons pour les modèles EcoMod 1 et 2 pour nous permettre de comparer les résultats des modèles avec ceux du FLEX et c'est avec EcoMod 3 que nous contesterons cette hypothèse.

La question suivante est: pourquoi les modèles qui existent et qui décrivent les résultats du FLEX ne suffisent-ils pas?

Avant tout, nous l'avons déjà dit, notre but n'est pas de modéliser spécifiquement le FLEX. Nous utilisons ces résultats pour tester nos modèles et nous adaptons, dans cet esprit, les structures des modèles EcoMod dans le cas du FLEX. Une modélisation correcte du FLEX nécessite dans tous les cas une structure verticale et il nous semble que le modèle de Lancelot & Mathot (1989) qui n'a pas cette structure est inadéquate dans le cas présent. De plus, on ne peut pas dire que ce modèle soit représentatif de l'écosystème car seuls les nutriments et le phytoplancton sont considérés. Les modèles de Mommaerts (1980, 1981 et 1982) et de Bossicart (1980 b), par leurs spécificités ne décrivent en aucune façon l'écosystème, le but du premier était de calculer la production primaire et le but du second était de représenter la dynamique des copépodes pendant le FLEX.

Les modèles de Radach (1980, 1982, 1983) et de Radach & al. (1984) sont les plus adaptés à une étude spécifique du FLEX, mais la philosophie de ces modèles est radicalement différente de celles des modèles EcoMod. Tout d'abord, les unités biogéochimiques respectivement utilisées sont le phosphore d'une part et l'azote et/ou le carbone d'autre part. Les buts de Radach sont de minimiser l'envergure de ces modèles alors que les nôtres sont de trouver le meilleur compromis entre la complexité du modèle et la description du FLEX. Radach introduit le maximum d'informations issues des résultats du FLEX: la consommation par les copépodes herbivores force le comportement du modèle, l'extinction de la lumière dans la colonne d'eau force le développement du phytoplancton. Les modèles EcoMod sont conçus de telle façon que l'évolution des constituants ne soit forcée que par des grandeurs qui ne peuvent pas être influencées à leur tour par l'évolution de ces mêmes constituants. Radach & al. (1984) calculent leurs flux de consommation en utilisant les données du phytoplancton ou du POC qui contiennent déjà, intrinsèquement, les effets de la consommation par les copépodes et ils utilisent ces flux pour forcer le phytoplancton de leur modèle. Il en est de même pour l'extinction de la lumière dans la colonne d'eau: les profils d'extinction utilisés contiennent déjà l'effet du phytoplancton et on peut

s'attendre à ce que le phytoplancton, pendant la simulation, se développe aux profondeurs où la lumière est la moins limitante, c'est à dire à des profondeurs où le phytoplancton n'influencerait pas effectivement la courbe d'extinction.

Nous préconisons donc une indépendance la plus totale entre les résultats biologiques du FLEX et ceux des modèles. Ceci ne signifie pas que nous n'utiliserons pas les données du FLEX (paramètres) mais que les contraintes utilisées ne doivent pas être influencées par les constituants biologiques ou chimiques de l'écosystème. Il est reconnu que l'environnement physique modifie le comportement des constituants biologiques et que, en retour, la biologie influence peu ou pas du tout l'hydrodynamique (à grande échelle). Seules la température, l'éclairement en surface et la diffusion turbulente verticale seront admis comme variables de contrainte sur l'écosystème que nous étudions. Cette règle nous permet d'exécuter les modèles physique et biologique de façon indépendante mais il existe cependant une exception: l'effet de l'auto-ombrage provoqué par les POM contenues dans l'eau de mer (surtout le phytoplancton). De façon stricte il est vrai que la stratification thermique peut être influencée par la présence de ces POM qui limitent la pénétration de la lumière et donc de la chaleur en profondeur. Cependant il semblerait que cet effet soit limité et nous considérerons qu'il ne peut pas y avoir une influence en retour.

Les modèles résolus verticalement et qui sont décrits dans la littérature sont en fait très peu nombreux (Radach & Maier-Reimer, 75; Jamart & al., 77; Kiefer & Kremer, 81; Tett, 81; Radach, 80, 82, 83; Radach & al., 84; Tett & al., 86; Andersen & Nival, 89; Aksnes & Lie, 90).

3.1 Modèle physique.

Pour cette étude nous avons fait appel aux compétences de certains hydrodynamiciens (Dr. E. Delhez et Ir. G. Martin) qui sont des spécialistes de la modélisation hydrodynamique en Mer du Nord (Delhez & Martin, 92; Martin & Delhez, 94). Je dois reconnaître que ma compétence s'arrête là où les leur commencent et c'est avec une grande confiance, justifiée par la suite, que je me suis fié à leurs travaux. Il m'est impossible de vous décrire un modèle que je n'ai malheureusement pas eu le temps d'apprécier à sa juste valeur et nous focaliserons par la suite notre attention sur les entrées-sorties de ce modèle. Une caractéristique fondamentale de ce modèle est qu'il tient compte du cycle des marées et nous pourrions en apprécier les subtilités et les conséquences au niveau des résultats des simulations. Les résultats fournis par ce modèle (profils de température et du coefficient de diffusion turbulente vertical) sont directement introduits dans les équations des modèles écologiques et nous pourrions apprécier la grande concordance entre les champs de température mesuré et calculé. Une vérification directe de l'évolution du coefficient de diffusion turbulente vertical étant impossible, nous admettrons que les valeurs calculées sont correctes si une bonne similitude existe entre les températures calculées et observées.

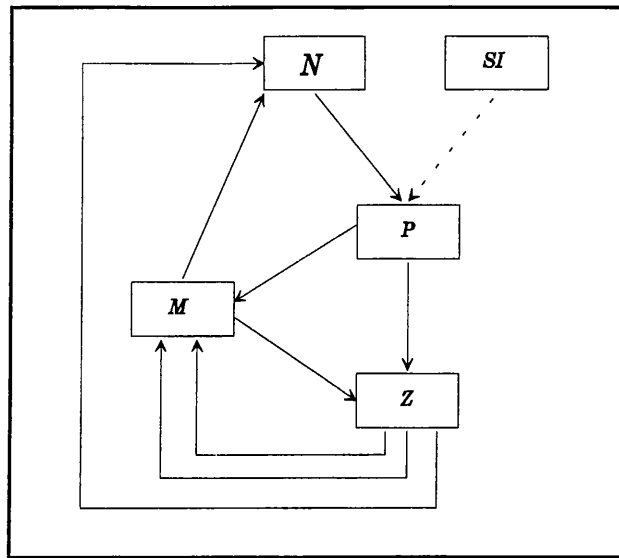
3.2 Modèles biologiques.

3.2.1 EcoMod 1.

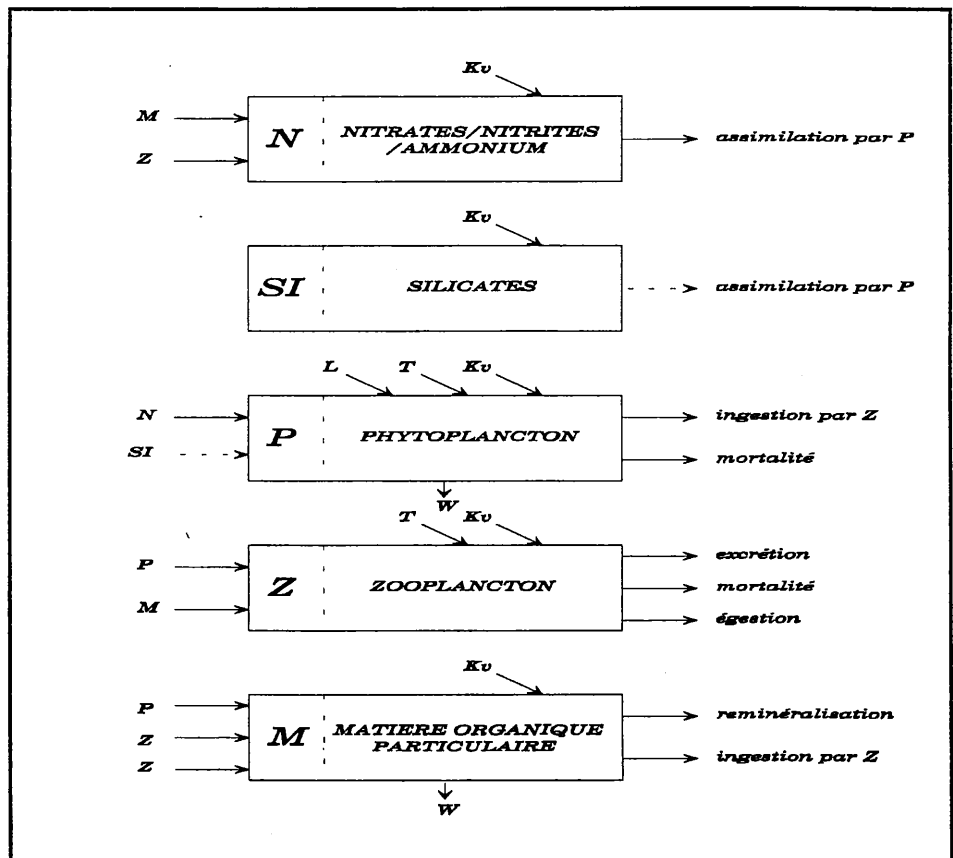
Ce modèle est le plus simple que l'on puisse concevoir pour la représentation du cycle de l'azote sans faire intervenir des contraintes biologiques externes. La structure de ce modèle est largement utilisée avec ou sans dimension spatiale et c'est l'outil écologique qui est de loin le plus apprécié pour une modélisation tridimensionnelle d'une mer ou d'une région océanique. Dans de tels modèles 3D écohydrodynamiques, la plupart des ressources informatiques sont réservées à l'élaboration d'un modèle hydrodynamique complexe: la biologie y est forcément décrite de façon très grossière car les intentions ne sont pas d'obtenir une description fine de l'évolution des compartiments biologiques mais plutôt d'apprécier la grande influence de l'hydrodynamique sur la répartition tridimensionnelle des constituants.

3.2.1.1 Structure et variables d'état.

Les figures 3.1 et 3.2 présentent le schéma conceptuel de EcoMod 1 et la description des variables d'état et des flux. Quatre ou cinq variables d'état sont utilisées pour décrire l'écosystème: celle des silicates est une variable d'état facultative que l'on peut ou non prendre en considération en début de simulation en se servant du 'bouton' Sim (Tableau 3.1). En d'autres termes si Sim = 0, la limitation par la silice est de 1 (facteur non limitant) et si Sim = 1 les concentrations de silicates peuvent limiter le développement du bloom. Cette subtilité nous a été très utile car elle nous permettait d'étudier la réponse du phytoplancton que l'on pouvait soit considérer comme la biomasse totale, toutes classes de phytoplancton confondues, soit comme la biomasse associée aux diatomées (les espèces de cette classe sont limitées par la silice). Dans ce modèle, on peut indifféremment utiliser les termes 'absorption' et 'assimilation' pour les flux entre les nutriments et le phytoplancton (il n'y a pas de découplage entre ces processus dans le modèle). Seul N (nitrates+nitrites+ammonium) parmi les nutriments est susceptible d'être régénéré à partir de la minéralisation de M (matières organiques particulaires) et de l'excrétion ammonothélique du zooplancton. Dans tous les modèles EcoMod, aucune reminéralisation des nutriments à partir du système benthique ne sera considérée car d'une part le système benthique est très peu actif à cette époque (cf. avant) et d'autre part la minéralisation benthique des matières issues de la sédimentation massive du bloom phytoplanctonique est un processus très lent caractérisé par une échelle temporelle de l'ordre du mois (Billen & al., 1991). L'écosystème, sous ces conditions, est obligé de 'vivre' sur ces réserves (nutriments initialement présents dans la colonne d'eau) et à partir des processus de régénération au sein de cette colonne. P et M, les deux proies potentielles du système, peuvent être ingérées par Z. Les mortalités du phytoplancton et du zooplancton (P et Z) ainsi que l'égestion de Z alimentent un compartiment de matières organiques particulaires (M). P et M peuvent sédimenter dans la colonne d'eau.



EcoMod 1. Figure 3.1: Schéma conceptuel de EcoMod 1.



EcoMod 1. Figure 3.2: Description des variables d'état, des interactions et des contraintes physiques. Les flux entrants positifs et sortants négatifs sont respectivement indiqués à gauche et à droite de chaque boîte. Les contraintes physiques et la sédimentation sont respectivement indiquées sur les faces supérieures et inférieures. L:lumière, T:température, K_v : diffusion turbulente verticale, W: sédimentation.

3.2.1.2 Formulation mathématique des processus.

Le tableau 3.1 résume les calculs des processus impliqués et le tableau 3.2 donne la liste des paramètres et des valeurs que nous utiliserons dans la simulation standard.

Lumière dans la colonne d'eau		
$I(z)$	Eclairement à une profondeur z	(1) $I(z) = I_0 \cdot e^{\left(-att \cdot z - att \cdot 2 \cdot \int_0^z Chl(z) dz\right)}$ avec $Chl(z) = \frac{P \cdot Cs N_P \cdot 12}{Cs CHL}$
z	Profondeur au centre d'une maille	
I_0	Lumière de surface	
$Chl(z)$	Concentration de la chlorophylle a à la profondeur z	
Croissance du phytoplancton		
μ_P	Taux de croissance du phytoplancton	(2) $\mu_P = \mu \max_P \cdot \min(l_N, l_{SI}) \cdot l_I \cdot l_T$
l_N	Limitation par les nutriments azotés	(3) $l_N = \frac{N}{K_N + N}$
l_{SI}	Limitation par les silicates	si $Sim = 0$ alors $l_{SI} = 1$
		(4) si $Sim = 1$ alors $l_{SI} = \frac{SI}{K_{SI} + SI}$
l_I	Limitation par la lumière	(5) $l_I = 2(1 + \beta_I) \frac{X_I}{X_I^2 + 2\beta_I X_I + 1}$ avec $X_I = \frac{I(z)}{I_s}$
l_T	Limitation par la température	(6) $l_T = 2(1 + \beta_T) \frac{X_T}{X_T^2 + 2\beta_T X_T + 1}$ avec $X_T = \frac{T(z) - T_e}{T_s - T_e}$
Croissance du zooplancton		
bio_Z	Biomasse des proies potentiellement capturables	(7) $bio_Z = e_{PZ} \cdot P + e_{MZ} \cdot M$
r_Z	Taux d'ingestion	(8) si $bio_Z \leq b0_Z$ alors $r_Z = 0$
		(9) si $bio_Z > b0_Z$ alors $r_Z = r \max_Z \frac{bio_Z - b0_Z}{K_Z + bio_Z - b0_Z}$
v_Z	Volume exploré	(10) $v_Z = \frac{r_Z}{bio_Z}$
i_{PZ}	Taux d'ingestion de P par Z	(11) $i_{PZ} = v_Z \cdot e_{PZ} \cdot P$
i_{MZ}	Taux d'ingestion de M par Z	(12) $i_{MZ} = v_Z \cdot e_{MZ} \cdot M$
x_Z	Type de la mortalité	si $Mm = 1$ alors $x_Z = Z$
		(13) si $Mm = 0$ alors $x_Z = 1$
Excrétion du zooplancton		
e_Z	Taux d'excrétion	(14) $e_Z = a_Z \cdot b_Z^T$

EcoMod 1. Tableau 3.1: Formulation mathématique des processus.

3.2.1.2.1 Lumière dans la colonne d'eau.

L'extinction de la lumière dans la colonne d'eau (Tableau 3.1, (1)) est calculée à partir de l'équation de Berr. Le coefficient d'extinction est composé de deux termes, un pour l'extinction par l'eau, l'autre est utilisé pour prendre en compte l'effet de l'auto-ombrage par le phytoplancton. Il est à noter que l'éclairement incident de surface (I_0) représente la partie photosynthétiquement active du spectre de la lumière (PAR) et qu'il n'est pas nécessaire d'appliquer un facteur de correction. Le coefficient d'extinction de l'eau ($att1$) est assez variable dans la littérature et il est généralement compris entre 0.04 (Fasham & al., 1990) et $0.09\ m^{-1}$ (Radach & Moll, 1993). Pour la simulation standard nous utiliserons une valeur de $0.09\ m^{-1}$ qui semble plus représentative pour la région septentrionale de la Mer du Nord. Selon Bannister (1974), le coefficient d'extinction de la chlorophylle a ($att2$) est compris dans une gamme de 0.013 à $0.020\ m^2.(mg\ Chl\ a)^{-1}$ avec une valeur moyenne de $0.016\ m^2.(mg\ Chl\ a)^{-1}$ que nous utiliserons dans notre modèle. Il est à noter que Radach & Moll (1993) utilisent une valeur très élevée et équivalente à $0.088\ m^2.(mg\ Chl\ a)^{-1}$ qui sort très nettement de la gamme proposée par Bannister (1974).

Cette formulation nécessite l'utilisation de deux paramètres supplémentaires afin d'estimer la concentration de la chlorophylle a: les rapports C/N (CsN_p) et C/Chl a ($CsCHL$) du phytoplancton et qui sont respectivement de 7. (rapport d'atomes) et de 40. (rapports de poids) pour la simulation standard. Pour des cellules non limitées par les nutriments, Goldman & al. (1979) et Sakshaug & al. (1984) évaluent ce rapport à 6.6 et selon Shifrin & Chisholm (1981), il peut varier entre 3.7 et 13.6 (atomes). Dans leur modèle, Moloney & Field (1991 a) utilisent un rapport C/N constant et égal à 6.0, une valeur généralement admise pour le phytoplancton en pleine phase de croissance. Le rapport C/Chl a est certainement l'un des paramètres les plus variables car Moal & al. (1987) mesurent des rapports compris entre 19 et 833. Cependant, le phytoplancton en bonne santé semble être caractérisé par une gamme de variation beaucoup plus étroite et qui va de 25 à 50 pour les diatomées, les dinoflagellés et les microflagellés (Reid & al., 1990). Fasham & al. (1990) et Radach & Moll (1993) utilisent la limite supérieure de cette gamme. Pour exprimer la concentration du phytoplancton en poids de carbone dans un certain volume il est nécessaire de faire intervenir la masse moléculaire du carbone ce qui explique la présence du facteur 12 (g/mole) dans l'expression.

3.2.1.2.2 Croissance du phytoplancton.

Le taux de croissance du phytoplancton est le produit d'un taux de croissance maximal par un certain nombre de limitations (Tableau 3.1, (2)). Ces limitations peuvent être au nombre de quatre: limitations par l'azote, par la silice, par la température et par la lumière (Tableau 3.1, (3 à 6)).

Le taux de croissance maximal doit idéalement être représentatif de toute la population phytoplanctonique du FLEX'76 et principalement des diatomées qui dominaient pendant le premier bloom. Nous utiliserons un taux maximal de $3\ j^{-1}$ comme Marcer & al. (1991) qui modélisaient un écosystème Méditerranéen. Fasham & al. (1990) utilisent une valeur très

semblable et égale à $2.9 j^{-1}$ alors que Andersen & al. (1987) prennent un taux beaucoup plus faible pour simuler le développement du phytoplancton ($1.12 j^{-1}$).

Paramètres	Symboles	Unités	Valeurs
<i>Phytoplancton</i>			
Taux de croissance maximal	$\mu_{max P}$	j^{-1}	3.
Constante de demi-saturation pour N	K_N	$\mu g \text{ at } N.l^{-1}$	1.
Constante de demi-saturation pour SI	K_{SI}	$\mu g \text{ at } SI.l^{-1}$	0.5
Coefficient de photoinhibition	β_I	sd	-0.375
Eclairement optimal	I_s	$\mu E.m^{-2}.s^{-1}$	100.
Coefficient de thermoinhibition	β_T	sd	-0.525
Température létale inférieure	T_e	°C	3.
Température optimale	T_s	°C	11.
Taux de mortalité	m_P	j^{-1}	0.0475
Rapport Carbone/Chlorophylle a	Cs_{CHL}	$mg C.(mg Chl a)^{-1}$	40.
Rapport Carbone/Azote	CsN_P	$\mu g \text{ at } C.(\mu g \text{ at } N)^{-1}$	7.
Rapport Silice/Azote	SI_{sN}	$\mu g \text{ at } Si.(\mu g \text{ at } N)^{-1}$	0.8
Vitesse de sédimentation	w_P	$m.j^{-1}$	-2.
Absence/présence de la limitation par la silice	Sim	sd	0
<i>Zooplancton</i>			
Taux d'ingestion maximal	$r_{max Z}$	j^{-1}	0.95
Constante de demi-saturation pour l'ingestion	K_Z	$\mu g \text{ at } N.l^{-1}$	0.7
Seuil de nutrition	$b0_Z$	$\mu g \text{ at } N.l^{-1}$	0.6
Fraction assimilée	ass_Z	sd	0.8
Taux de mortalité	m_Z	j^{-1}	0.0425
Type de la mortalité	Mm	sd	0
Taux d'excrétion à 0°C	a_Z	j^{-1}	0.123
Facteur de forme de la courbe d'excrétion	b_Z	sd	1.059
Efficacité de capture de P par Z	e_{PZ}	sd	0.8
Efficacité de capture de M par Z	e_{MZ}	sd	0.3
Rapport Carbone/Azote	CsN_Z	$\mu g \text{ at } C.(\mu g \text{ at } N)^{-1}$	5.83
<i>Autres paramètres</i>			
Coefficient d'atténuation de l'eau	att1	m^{-1}	0.09
Coefficient d'atténuation de la chlorophylle a	att2	$m^2.(mg Chl a)^{-1}$	0.016
Taux de reminéralisation	rem	j^{-1}	0.05
Vitesse de sédimentation de M	w_M	$m.j^{-1}$	-2.
Rapport Carbone/Azote de M	CsN_M	$\mu g \text{ at } C.(\mu g \text{ at } N)^{-1}$	6.
Lumière à une profondeur z	I(z)	$\mu E.m^{-2}.s^{-1}$	variable
Température à une profondeur z	T(z)	°C	variable
Coefficient de diffusion turbulente verticale	Kv(z)	$m^2.j^{-1}$	variable

EcoMod 1: Tableau 3.2. Valeurs des paramètres pour la simulation standard. sd: sans dimension.

Droop (1974, 1975) et Rhee (1978) ont montré que la croissance ne dépend que du nutriment le plus limitant. C'est pour cette raison que l'on utilise le minimum des limitations par les nutriments (loi de Liebig) mais nous considérons que la lumière et la température induisent des limitations qui se surimposent à celle du nutriment le plus limitant.

Les limitations par les nutriments sont décrites par des fonctions de Michaelis-Menten. Expérimentalement, les courbes d'assimilation ont été déduites pour un certain nombre d'espèces et sous certaines conditions de croissance aussi bien pour les nutriments qui contiennent de l'azote que pour ceux qui contiennent de la silice (Eppley & al., 1969; Paashe, 73 a et b). Cette structure implique l'utilisation du rapport SI/N (SIsN) qui est le rapport des assimilations des deux types de nutriments chez les diatomées. On suppose que ce rapport est constant bien qu'il soit reconnu comme étant très variable car il dépend non seulement du biovolume (ou de la taille) des diatomées mais aussi de leurs taux de croissance, de la lumière, de la température (Conley & Kilham, 1989). Ces auteurs constatent notamment une grande différence du contenu en silice chez les diatomées marines et d'eau douce, ces dernières ayant les plus hauts rapports SI/C. Une valeur moyenne du rapport SI/N, pour les diatomées marines, de 0.8 (rapports d'atomes) (Andersen & Rassoulzadegan, 1991) semble raisonnable. La constante de demi-saturation pour l'azote dépend elle aussi de très nombreux facteurs (taille du phytoplancton, température, type de milieu): Andersen & al. (1987) donnent une valeur de 1.5 $\mu\text{g at N/l}$, Marcer & al. (1991) utilisent pour leur modèle une valeur de 1 $\mu\text{g at N/l}$ et Fasham & al. (1990) prennent une constante de 0.5 $\mu\text{g at N/l}$.

Les limitations par la lumière et par la température sont décrites par la relation de Parker (1974) (Tableau 3.1, (5 et 6)). La limitation par la lumière tient compte d'une photoinhibition des cellules phytoplanctoniques quand elles sont exposées à un éclaircissement qui dépasse l'éclaircissement optimal de croissance (I_s). Pour cette constante, Marcer & al. (1991) utilisent une valeur de 100 $\mu\text{E.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. La limitation par la température est caractérisée par deux constantes qui définissent la tolérance du phytoplancton vis-à-vis de la température ambiante: la température optimale de croissance (T_s) et la température létale inférieure (T_e). Nous n'utiliserons jamais une température létale supérieure car nous supposons que toutes les températures mesurées pendant le FLEX se situent entre T_e et T_s . Les courbures des fonctions qui décrivent les limitations l_I et l_T sont respectivement modifiées par les constantes β_I et β_T .

Andersen & Nival (1988) modélisent le processus de la mortalité du phytoplancton en considérant que le taux de mortalité est une fonction de la concentration externe des nutriments. Sous une certaine concentration, le taux de mortalité augmente. Nous pensons que ce raffinement sort du cadre de ce modèle et nous appliquerons un taux de mortalité constant. Jassby & Goldman (1974) ainsi que Lancelot et Billen (1985) estiment qu'un taux de 0.8 j^{-1} est une valeur généralement reconnue. Cependant, ce taux tient compte à la fois de la lyse et de la mortalité engendrée par la prédation. Notre taux ne tient compte que de la lyse des cellules phytoplanctoniques et il sera donc beaucoup plus faible.

3.2.1.2.3 Croissance et mortalité du zooplancton.

Dans EcoMod 1, le zooplancton a deux proies potentielles: le phytoplancton (P) et les matières organiques particulières (M).

La préférence ou la capacité du zooplancton à ingérer ces proies dépend de leurs qualités, de leurs tailles, de leurs concentrations mais avant tout des caractéristiques propres de l'appareil de capture du zooplancton. La grande difficulté de ce type de modèle est qu'il nous est impossible de prendre en compte les tailles ou les qualités nutritives des proies puisque P représente tout le phytoplancton, Z représente tout le zooplancton et il en est de même pour M. Comment déterminer, dans ces conditions, les efficacités de capture qui nous permettent de calculer la biomasse des proies potentiellement capturables? (Tableau 3.1, (7)). Il semble évident, a priori, que le zooplancton préfère le phytoplancton aux matières organiques mortes mais il est reconnu que certaines espèces de zooplancton sont souvent classées comme des herbivores, des carnivores, des omnivores ou des détritivores. *Calanus finmarchicus*, le copépode le plus abondant du FLEX, est plutôt considéré comme un herbivore et les efficacités de capture que nous utiliserons seront de 0.8 pour le phytoplancton et de 0.3 pour les détritus.

La structure du modèle implique que les biomasses au sein des variables d'état sont réparties de façon homogène selon la taille des organismes. En d'autres termes, la biomasse des plus petites espèces de phytoplancton est toujours égale à celle des plus grandes (il en est de même pour les autres variables d'état). Or, d'après les résultats du FLEX, nous savons que ce n'est pas du tout le cas, car le premier bloom est avant tout composé de microphytoplancton (20-200 μm) et le second bloom est essentiellement constitué de nanophytoplancton (2-20 μm). Les efficacités de capture sont des paramètres très sensibles et les grandes incertitudes sur leurs valeurs sont surtout induites par la structure du modèle.

L'ingestion du zooplancton est aussi décrite par une fonction de Michaelis-Menton (Tableau 3.1, (9)) et on suppose que le taux d'ingestion est nul sous un certain seuil de nutrition (Tableau 3.1, (8 et 9)). Les valeurs de ce seuil peuvent apparemment être très variables car l'on trouve des constantes aussi basses que 0.02 $\mu\text{g at N/l}$ (Marcer & al., 1991) et aussi hautes que 0.9 $\mu\text{g at N/l}$ (Andersen & al. (1987). Pour la Mer du Nord, Radach & Moll (1993) utilisent un seuil de 0.01 gC/m^3 ce qui est équivalent à 0.138 $\mu\text{g at N/l}$ si l'on utilise un rapport C/N (par atomes) de 6.0. Un taux d'ingestion maximal de 0.95 j^{-1} pour le zooplancton semble relativement satisfaisant: Andersen & al. (1987) et Marcer & al. (1991) utilisent une valeur de 0.96 j^{-1} . L'influence de la température sur ce taux est négligée. Le volume exploré (volume dans lequel se trouvent les proies effectivement capturées) (Tableau 3.1, (10)) est une variable qui est impliquée dans le calcul des taux d'ingestion de Z pour chaque type de proie (Tableau 3.1, (11 et 12)), la somme des taux d'ingestion de chaque proie étant égale au taux d'ingestion de z ($i_{PZ} + i_{MZ} = r_Z$).

Le zooplancton n'a pas de prédateur supérieur dans le modèle. Nous envisageons deux cas possibles (Tableau 3.1, (13)): soit le zooplancton est seulement limité par la concentration de ses proies potentielles et dans ce cas la disparition de Z intervient par les processus de mortalité et d'excrétion ($M_m=0$), soit on utilise le principe de la loi logistique qui est une auto-limitation par sa propre biomasse ($M_m=1$). Dans ce dernier cas, le flux de mortalité est égal au taux de mortalité

multiplié par la biomasse du zooplancton au carré (Tableau 3.3). Il est bien connu qu'une autre façon de limiter le développement du zooplancton est d'augmenter de façon toute aussi artificielle le taux de mortalité.

Gaudy (1974) a montré qu'il existe une corrélation significative entre l'ingestion et la production de pelotes fécales et que l'assimilation diminue quand l'ingestion augmente. Cependant, la fraction assimilée du matériel ingéré est le plus souvent considérée comme constante et indépendante de la quantité de matière ingérée (Conover, 1966; Carlotti & Sciandra, 1989). Dans leurs modèles, Andersen & al. (1987) et Marcer & al. (1991) considèrent une assimilation de 0.7. Pour la simulation du FLEX notre coefficient d'assimilation sera de 0.8, valeur qui n'est pas très éloignée de celle de Fasham & al. (1990) qui utilisent une constante de 0.75.

La comparaison des résultats de la simulation à ceux du FLEX nécessite l'utilisation d'un rapport C/N pour le zooplancton. Moloney & Field (1991 b) fournissent une valeur de 4.5, valeur qui est légèrement supérieure à celle donnée par Ikeda (1974), Boucher & al. (1976) et Kremer (1977). Ces auteurs déterminent un rapport C/N égal à 4. Notre valeur (5.83) est plus élevée mais elle est adaptée au FLEX: le zooplancton est surtout constitué des copépodes *Oithona similis* et *Calanus finmarchicus* et Gamble (1978) mesure des valeurs comprises entre 4. et 11.

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial N}{\partial t} &= -\mu_p \cdot P + e_z \cdot Z + rem \cdot M + \frac{\partial \left(K_v \left(\frac{\partial N}{\partial z} \right) \right)}{\partial z} \\
 \frac{\partial SI}{\partial t} &= -\mu_p \cdot P \cdot SI \cdot N + \frac{\partial \left(K_v \left(\frac{\partial SI}{\partial z} \right) \right)}{\partial z} \\
 \frac{\partial P}{\partial t} &= \mu_p \cdot P - m_p \cdot P - i_{pZ} \cdot Z + w_p \cdot \frac{\partial P}{\partial z} + \frac{\partial \left(K_v \left(\frac{\partial P}{\partial z} \right) \right)}{\partial z} \\
 \frac{\partial Z}{\partial t} &= i_{pZ} \cdot Z + i_{mZ} \cdot Z - e_z \cdot Z - m_z \cdot x_z \cdot Z - (1 - ass_z) \cdot (i_{pZ} \cdot Z + i_{mZ} \cdot Z) + \frac{\partial \left(K_v \left(\frac{\partial Z}{\partial z} \right) \right)}{\partial z} \\
 \frac{\partial M}{\partial t} &= m_p \cdot P + m_z \cdot x_z \cdot Z + (1 - ass_z) \cdot (i_{pZ} \cdot Z + i_{mZ} \cdot Z) - rem \cdot M - i_{mZ} \cdot Z + w_m \cdot \frac{\partial M}{\partial z} + \frac{\partial \left(K_v \left(\frac{\partial M}{\partial z} \right) \right)}{\partial z}
 \end{aligned}$$

EcoMod 1. Tableau 3.3. Système des équations différentielles partielles.

3.2.1.2.4 Excrétion du zooplancton.

Dans un premier temps nous appliquerons la formule de Abou Debs (1979) (Tableau 3.1, (14)). Nous supposons que le taux d'excrétion du zooplancton augmente de façon exponentielle avec la température (Nival & al., 1974; Ikeda, 1985). Dans EcoMod 3, nous accorderons une

importance toute particulière à ce flux qui est en fait très variable et qui est une fonction de très nombreux facteurs. Cette formulation est une simplification extrême alors que l'excrétion du zooplancton est d'une importance capitale pour un écosystème qui se développe essentiellement à partir de la régénération des nutriments dans la colonne d'eau (second bloom du FLEX).

Le tableau 3.3 rassemble les équations différentielles partielles utilisées dans EcoMod 1. Pour faciliter la compréhension de ces équations nous n'avons pas factorisé les termes.

3.2.2 EcoMod 2.

La structure de ce modèle plus complexe provient essentiellement du modèle de Andersen & Rassoulzadegan (1991). Ce modèle était initialement appliqué en Méditerranée par ces auteurs et par Touratier (1992). Les modifications que nous avons effectuées concernent essentiellement la formulation mathématique de certains processus, les variables d'état du zooplancton et les paramètres qui ont été adaptés à la situation du FLEX. L'unité biogéochimique de ce modèle est l'azote et la formulation des processus est très proche de celle que nous avons utilisée pour EcoMod 1.

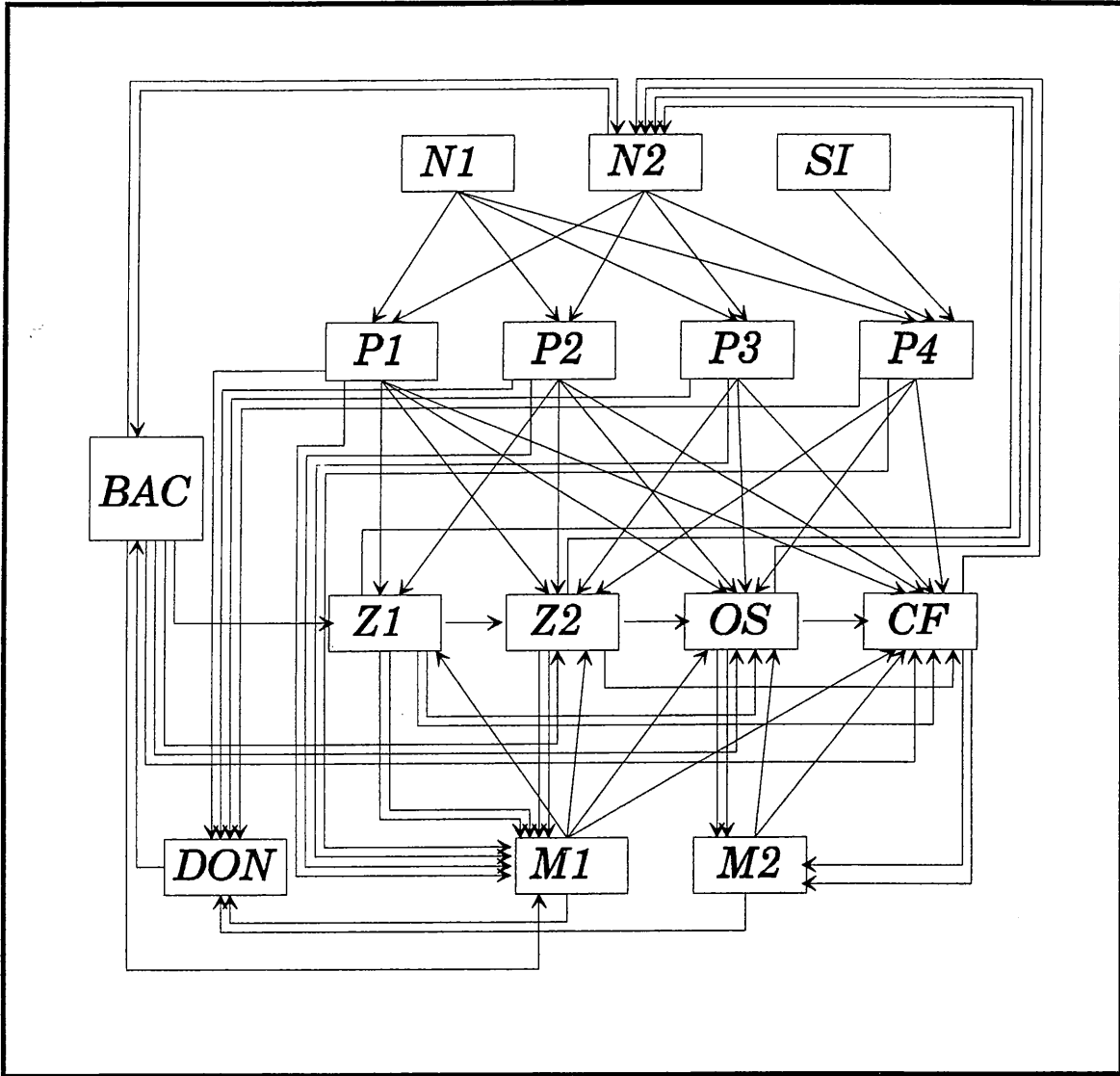
3.2.2.1 Structure et variables d'état.

La plupart des variables d'état de ce modèle sont déterminées en fonction des composants essentiels que l'on peut trouver dans la plus grande majorité des écosystèmes. Ces variables d'état sont caractérisées par leurs natures (matières inorganiques ou matières organiques vivantes et mortes), selon leurs modes de vie (autotrophes et hétérotrophes) et selon leurs tailles. Il est très important de spécifier que ce modèle tient compte des tailles des organismes pour la définition des variables d'état mais que les paramètres ne sont pas déterminés selon des relations allométriques qui permettent, entre autre, de calculer les taux des processus en fonction de la taille ou du biovolume des organismes. Mais nous garderons toujours à l'esprit l'importance de ces relations allométriques et nous nous efforcerons de respecter, dans la mesure du possible, les grandes tendances qui en découlent.

La figure 3.3 montre les variables d'état et les interactions très nombreuses que nous considérons pour EcoMod 2. Au total, 15 variables d'état composent le système: 3 pour les nutriments, 4 pour le phytoplancton, 4 pour le zooplancton, 2 pour les matières organiques particulaires, l'azote organique dissous et les bactéries libres. La plupart des interactions possibles entre les composants y sont envisagées. La figure 3.4 va nous aider à spécifier les différents flux et à identifier la place et le rôle des organismes au sein du système. Les principales caractéristiques des variables d'état sont les suivantes:

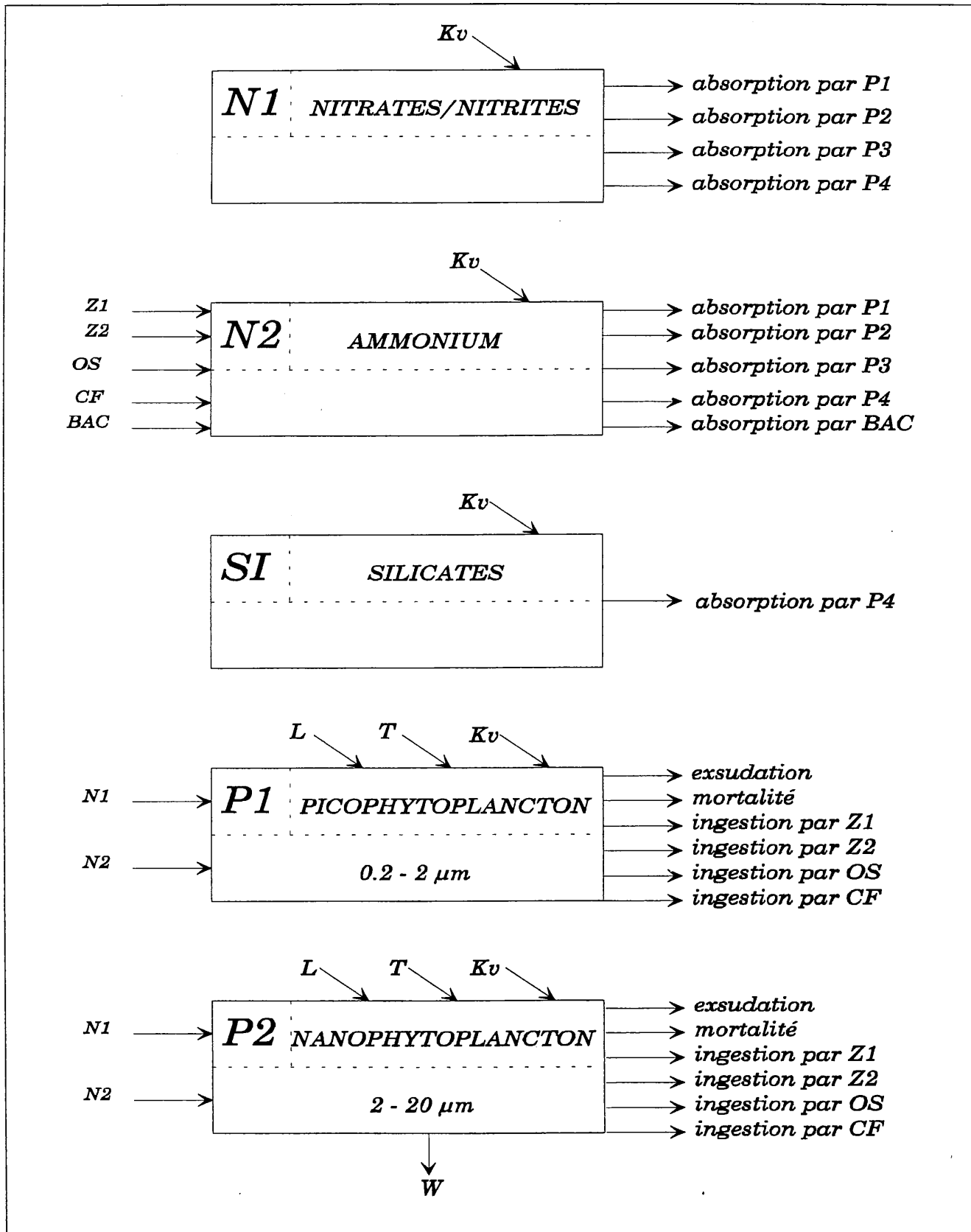
N1 (nitrates + nitrites): les nitrates et les nitrites sont indissociables pendant le FLEX, ces deux nutriments ont toujours été mesurés ensemble et nous n'avons aucune indication sur les proportions relatives de ces éléments.

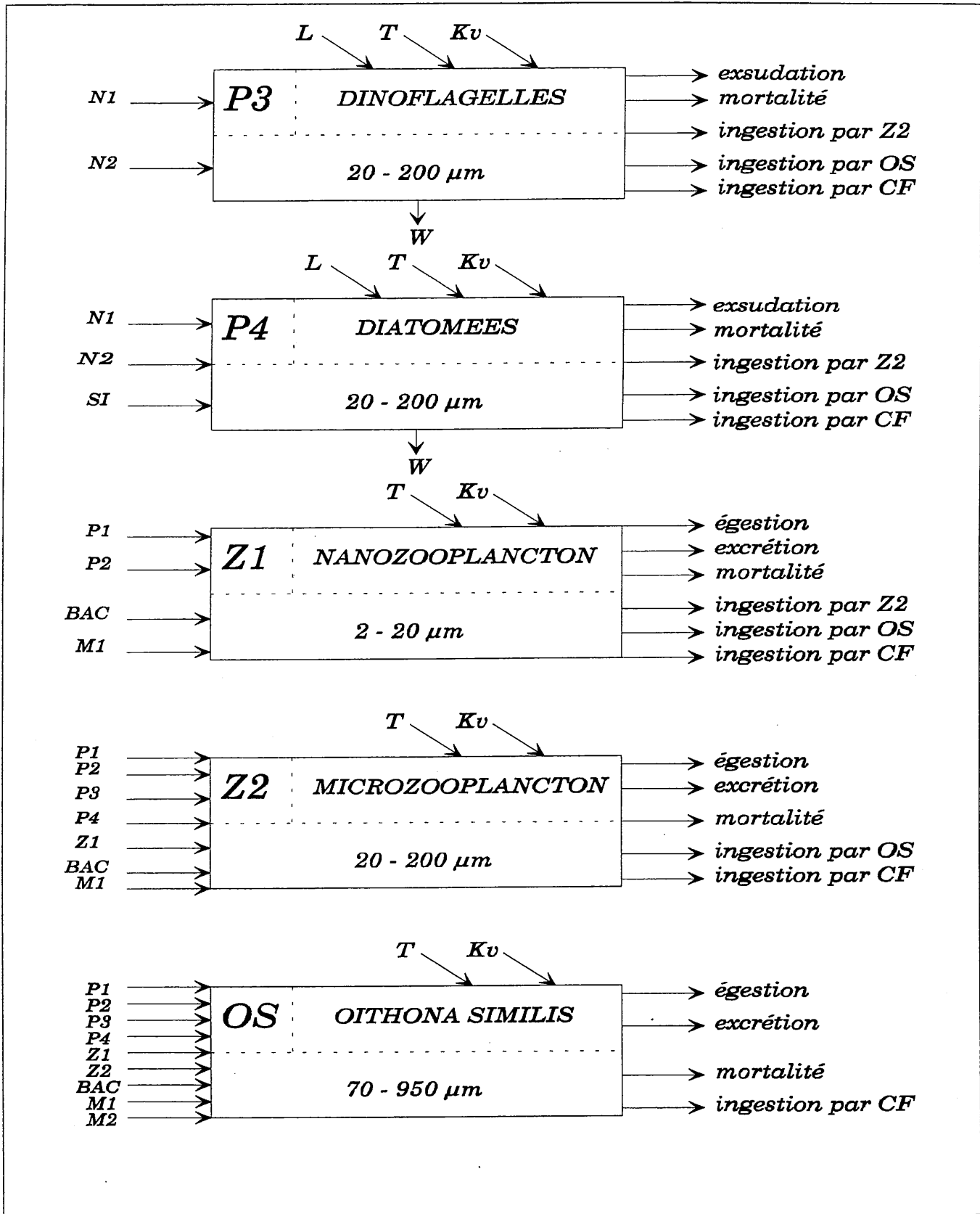
N2 (ammonium): ce nutriment est principalement issu des processus de minéralisation de la matière organique et de l'activité excrétoire du zooplancton. Ces concentrations sont faibles pendant la phase initiale du bloom et le phytoplancton se développe essentiellement à partir des autres nutriments présents. Ce nutriment devient essentiel au fur et à mesure que l'écosystème vieillit et spécialement dans le cas d'une forte stratification thermique qui limite l'apport des autres nutriments à partir des couches de fond vers les couches supérieures. Le phytoplancton dépend alors de la production locale de l'ammonium entre la surface et la thermocline.

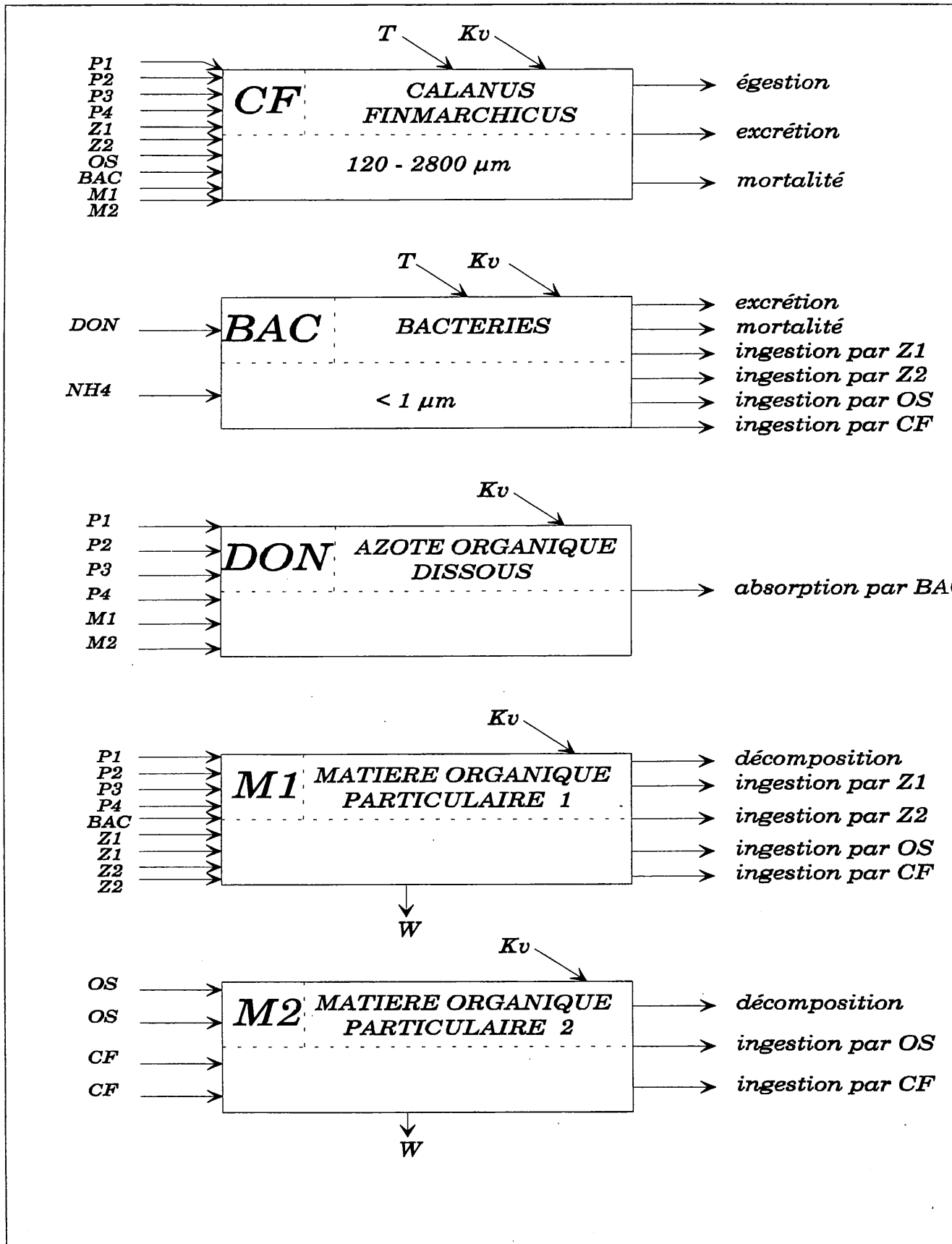


EcoMod 2. Figure 3.3: Schéma conceptuel de EcoMod 2.

EcoMod 2. Figure 3.4: Description des variables d'état, des interactions et des contraintes physiques. Les flux entrants positifs et sortants négatifs sont respectivement indiqués à gauche et à droite de chaque boîte. Les contraintes physiques de la sédimentation sont respectivement indiquées sur les faces supérieures et inférieures. L: lumière, T:température, Kv:diffusion turbulente verticale, W:sédimentation.







Nous ne prendrons pas en compte les autres sources d'azote reconnues comme l'urée (Carpenter & al., 1972; Fisher & Cowdell, 1982) et les acides aminés (North & Stephens, 1972; Lui & Hellebust, 1974; Wheeler & al., 1974; North, 1975; Fisher & Cowdell, 1982). Pendant le FLEX, trop peu d'informations sur les concentrations et les cinétiques d'assimilation de ces substrats sont disponibles. Nous supposons que leurs concentrations n'étaient pas en mesure de modifier de façon notable le développement du bloom.

SI (silicates): pendant le premier bloom du FLEX, les diatomées dominent la biomasse du phytoplancton. La silice est l'un des principaux facteurs qui détermine l'ampleur de ce bloom et il paraît inconcevable de ne pas représenter les diatomées et les silicates dans un modèle qui est conçu pour simuler les résultats du FLEX. C'est à notre avis l'un des principaux défauts que l'on peut attribuer à la structure de EcoMod 1. De plus les silicates sont très faiblement régénérés ce qui accroît leur pouvoir de limitation. La silice est un élément essentiel pour la croissance des diatomées (Lewin, 1955).

P1 (picophytoplancton): ce phytoplancton de petite taille (0.2-2 μm) est actuellement reconnu comme l'un des plus abondants et des plus productifs dans de nombreuses provinces océaniques (Joint, 1986). Cette classe de taille est essentiellement constituée de cyanobactéries du genre *Synechococcus* (Howard & Joint, 1989) qui peuvent croître très rapidement. Malgré leur importance, peu d'informations sont disponibles sur leur physiologie. Ces algues sont capables de fixer l'azote atmosphérique qui entre en solution dans l'eau de mer. Une controverse existe à leur propos: certains travaux suggèrent que ces algues sont peu adaptées aux fortes intensités lumineuses et que le niveau de saturation de la courbe photosynthèse-lumière intervient pour de faibles éclaircissements. C'est pour cette raison que Morris & Glover (1981) et Takahashi & Bienfang (1983), entre autres, pensent que la production de ces algues intervient surtout à la base de la zone euphotique et au niveau des maximums de sub-surface de la chlorophylle a. Cependant, Howard & Joint (1989) ont trouvé que la distribution des cyanobactéries révélait une prédominance de ces formes dans les eaux de surface de la Mer du Nord, en juillet 1987. A cette époque, les concentrations des cyanobactéries sur le Fladen Ground étaient les plus faibles de toute la Mer du Nord. La photoinhibition qui peut intervenir si les cellules sont exposées à de fortes luminosités a très peu été constatée par ces auteurs. Aucune relation apparente entre la distribution de ces algues et le régime hydrographique n'a été décelée. Murphy & Haugen (1985) démontrent la faible adaptation des cyanobactéries aux basses températures: leur abondance diminue nettement au fur et à mesure que la latitude augmente et que la température diminue. Cette conclusion est vérifiée par Howard & Joint (1989) qui notent une diminution de l'abondance en Mer du Nord quand la latitude augmente bien que d'autres critères ne doivent pas être sous-estimés (nutriments, éclaircissement, conditions hydrographiques, etc...).

P2 (nanophytoplancton): ces algues unicellulaires sont essentiellement représentées, en Mer du Nord, par 3 classes. Les cellules végétales de la classe des Cryptophyceae ont une taille comprise entre 3 et 20 μm (Reid & al., 1990) et elles sont très communes dans les zones côtières de la Mer du Nord (Butcher, 67; Thronson, 76). Gieskes & Kraay (1983) ont démontré leur importance pendant le bloom printanier en région centrale de la Mer du Nord. La classe des Prymnesiophyceae (ou Haptophyceae) regroupe des cellules qui sont couvertes d'écailles calcaires ou organiques. Leur cycle de développement est très complexe car il comprend des formes

unicellulaires mais aussi des colonies où les cellules sont entourées par un mucilage. Il est important de préciser que ces colonies peuvent avoir des tailles très importantes (jusqu'à 10 mm de diamètre (Verity & al., 1988) et qu'elles ne font plus partie du nanophytoplancton qui ne comprend que des cellules simples. Le genre le plus connu et le plus répandu dans les zones côtières est *Phaeocystis* sp. qui se développe le plus souvent après un bloom de diatomées une fois que les silicates ont été épuisés (Lancelot & al., 1987). Les formes qui présentent des écailles calcaires sont connues sous le nom de cocolithophoride et peuvent former d'important bloom en Mer du Nord. La troisième classe est celle des Chlorophyceae: ces algues surviennent en Mer du Nord mais elles sont surtout caractéristiques des eaux estuariennes et polluées (Reid & al., 1990).

P3 (dinoflagellés): ces organismes peuvent nager grâce à leurs flagelles et ce sont les principaux producteurs primaires pendant l'été (Dodge, 1982). Le genre *Ceratium* est très souvent dominant en Mer du Nord et il succède aux diatomées durant la seconde moitié de l'année. Ces organismes sont capables d'entreprendre des migrations verticales qui sont conditionnées par la lumière (Wandschneider, 1979). Les dinoflagellés peuvent former des blooms très importants en colorant l'eau en rouge (phénomène des eaux rouges), certaines formes peuvent être toxiques alors que d'autres sont des formes hétérotrophes qui peuvent ingérer des proies (Reid & al., 1990).

P4 (diatomées): c'est la classe phytoplanctonique la plus importante en Mer du Nord surtout pendant le bloom printanier. Ces algues appartiennent à l'embranchement des Chromophytes et elles sont caractérisées par la présence d'une capsule siliceuse, le frustule, constitué de deux parties emboîtées l'une dans l'autre. Les diatomées, également appelées Diatomophycées ou Bacillariophycées, sont divisées en deux ordres: les Centrales et les Pennales.

Les protozoaires pélagiques sont trouvés dans tous les océans et ils représentent le taxon qui domine numériquement le microzooplancton (<203 µm) (Taylor, 1982).

Z1 (nanozooplancton): cette classe de taille du zooplancton renferme des flagellés et des petits ciliés (Rivier & al., 1986). Les flagellés sont reconnus comme les principaux prédateurs des bactéries et du petit phytoplancton (Fenchel, 1982). Cet auteur a montré que ces organismes ne peuvent pas uniquement se développer en assimilant des matières organiques dissoutes par osmotrophie. L'abondance des flagellés est généralement comprise entre 0.3 et 4. 10⁶ cellules / l (Fenchel, 1982; Sherr & Sherr, 1984) et ils peuvent représenter 4 à 57 % du nanoplancton hétérotrophe (Sherr & al., 1986 b). Selon McManus (1991) les flagellés ont un mode de nutrition raptorial alors que les ciliés sont essentiellement des filtreurs.

Z2 (microzooplancton): cette classe de taille (20-200 µm) regroupe les grands protozoaires avec une majorité de ciliés (Rassoulzadegan & al., 1988). On y trouve aussi les jeunes stages de développement des copépodes mais leur abondance est faible par rapport à celle des ciliés. Les rapports C/N des flagellés et du microzooplancton sont entre 3.5 et 4. et ils sont similaires à ceux de leur nourriture (Fenchel & Blackburn, 79; Azam & al., 1983). L'abondance moyenne du microzooplancton est très nettement inférieure à celle du nannozooplancton, elle est comprise entre 10³ et 10⁴ cellules / l (Bianchi & Van Wambeke, 1989).

OS (*Oithona similis*): ce copépode cyclopoïde a une distribution mondiale, il peut supporter de larges gammes de température et de salinité. C'est l'un des copépodes les plus abondants dans toutes les aires où il a été étudié (Eaton, 1971). Chez les cyclopoïdes, la seconde antenne est dépourvue d'exopodite que l'on peut trouver sur la seconde antenne biramée de tous les copépodes calanoides. C'est l'action de cet appendice uniramé qui permet au cyclopoïde de se déplacer. La structure de la mandibule de *Oithona similis* ressemble à celle d'un herbivore mais son mode de nutrition raptorial ressemble à celui d'un carnivore. Ce copépode cyclopoïde n'accumule aucune réserve de nourriture comme peuvent le faire beaucoup d'espèces de copépodes calanoides, ils seront donc particulièrement vulnérables à la famine (Eaton, 1971).

CF (*Calanus finmarchicus*): ce copépode calanoïde a aussi une distribution mondiale et c'est l'une des principales espèces dans la région septentrionale de la Mer du Nord. Son cycle de vie dépend étroitement du courant nord Atlantique qui pénètre en Mer du Nord. Il est le plus souvent considéré comme un herbivore et les deux premiers stades de développement (nauplii I et II) ne se nourrissent pas et ils vivent de leurs réserves (Eaton, 1971).

M1 (premier type de matières organiques particulaires): ces débris seront constitués des cadavres et des pelotes fécales de la plupart des organismes du modèle dont la taille est inférieure à 200 μm .

M2 (deuxième type de matières organiques particulaires): ces grands débris (>200 μm) rassemblent les pelotes fécales et les cadavres des deux espèces de copépodes. De façon stricte, les premiers stades de développement de ces copépodes forment des cadavres et des matières fécales qui devraient alimenter le pool de M1. Cependant, les biomasses de OS et CF sont essentiellement constituées par celles des plus vieux stades et nous considérerons que les déchets des plus jeunes stades alimenteront M2.

DON (azote organique dissous): la grande majorité des composés qui constitue la matière organique dissoute n'est pas identifiable. Ce sont les produits finaux de la décomposition des matières organiques détritiques sous l'action des bactéries liées à la matière. Les concentrations de ces substances dissoutes sont généralement très hautes et bien supérieures à celles des autres constituants organiques du système. Une grande partie de cette matière est réfractaire (à plus ou moins long terme), l'autre partie (plus ou moins labile) est d'une grande importance pour la dynamique bactérienne. Une autre source importante de DON est l'exsudation par le phytoplancton.

BAC (bactéries libres): dans les eaux côtières et pélagiques, la fraction des bactéries liées à la matière particulaire dépasse rarement 4% de l'abondance totale (Wiebe & Pomeroy, 1972, Azam & Hodson, 1977; Palumbo & al., 1984; Alldredge & al., 1986). Goulder (1977), Kirchmann & Mitchell (1982) considèrent que l'activité des bactéries liées est plus importante que celle des bactéries libres. A l'opposé, Williams (1970), Azam & Hodson (1977), Ducklow & al. (1982) et Palumbo & al. (1984) ont constaté que 50 à 90 % de l'activité hétérotrophe se situe dans la fraction qui passe un filtre dont la porosité est de 3 μm . Les bactéries liées sécrètent

préférentiellement des endohydrolases diffusibles, adaptées à la composition des particules. Cette activité tend à solubiliser les agrégats en polymères de faible poids moléculaire et en oligomères solubles, dont une partie importante diffuse vers l'eau libre suite au mauvais couplage entre l'hydrolyse et l'absorption dans le cas où des enzymes diffusibles sont utilisées. La matière organique dissoute ainsi produite devient accessible aux bactéries libres. Ces dernières hydrolysent cette matière organique grâce à des exohydrolases qui sont fixées à la paroi bactérienne avec, cette fois-ci, un excellent couplage entre l'hydrolyse et l'absorption des monomères.

Tous les phytoplanctons (P1, P2, P3 et P4) assimilent N1 et N2 mais seul P4 est en mesure d'assimiler SI qui est un élément nutritif essentiel nécessaire pour la formation des frustules chez les diatomées. N1 et SI n'ont pas de flux positifs entrants car nous considérons que la régénération de ces nutriments, au niveau du système benthique et au sein de la colonne d'eau, sont des processus lents dont les échelles caractéristiques temporelles sont supérieures à la durée de la simulation. Par contre, l'excrétion du zooplancton ainsi que la reminéralisation des matières organiques par les bactéries peuvent localement permettre une augmentation importante des concentrations en ammonium.

Les bactéries excrètent de l'ammonium mais elles ont aussi la capacité de l'assimiler, sous certaines conditions de croissance, quand les substrats organiques qu'elles décomposent sont pauvres en composés azotés (la production bactérienne peut alors être limitée par le contenu en azote). Pour rétablir ou pour conserver une composition biochimique stable, les bactéries sont capables d'assimiler l'ammonium pour combler une éventuelle déficience des substrats organiques dissous (DON) en azote. Avec cette possibilité les bactéries entrent en compétition directe avec le phytoplancton pour l'ammonium. La cinétique Michaelienne qui décrit l'assimilation de N2 par les bactéries est caractérisée par une haute vitesse d'assimilation et une très faible constante de demi-saturation (forte affinité pour le substrat minéral). Quand ce phénomène survient dans la mer seul le plus petit phytoplancton est en mesure de rivaliser avec les bactéries (plus l'organisme est petit, plus sa vitesse d'assimilation est haute et plus sa constante de demi-saturation est faible). Selon Lancelot & Billen (1985), cette compétition ne peut survenir que si le rapport C/N des substrats organiques dissous de faible poids moléculaire (substrats directs) est supérieur à 10 (rapports d'atomes).

Chaque phytoplancton, caractérisé par une certaine classe de taille, peut potentiellement être ingéré par toute une série de prédateurs dont les tailles sont supérieures ou égales à celle du phytoplancton (proie potentielle). P1 et P2 peuvent être ingérés par Z1, Z2, OS et CF. P3 et P4 ne peuvent être ingérés que par Z2, OS et CF.

Tous les phytoplanctons (sauf P1) peuvent sédimenter dans la colonne d'eau. Nous considérons en effet que P1 est beaucoup trop petit pour que sa faible vitesse de sédimentation (si elle existe) entraîne des répercussions notables sur l'évolution des constituants.

La mortalité du phytoplancton alimente les matières organiques particulaires de type 1 (M1). Les organismes autotrophes sont aussi capables d'excréter des matières organiques dissoutes dans le milieu, matières qui alimentent le pool de DON. Cette exsudation est une réponse physiologique

du phytoplancton face à un milieu déficient en nutriments (Lancelot, 1983). Quand, par exemple, une déficience en azote survient, la production des protéines cellulaires est nettement ralentie (Fogg & al., 1965), la cellule a tendance à stocker des produits de réserve essentiellement constitués par des carbohydrates et des lipides (Lancelot & al., 1986). Ces composés sont caractérisés par de hauts rapports C/N et une façon d'interpréter l'exsudation est de considérer que le phytoplancton libère dans le milieu le surplus des réserves accumulées.

Le zooplancton ingère des proies (phytoplancton, bactéries, zooplancton et détritus) mais il peut lui même devenir une proie si la classe de taille qui le caractérise est compatible avec les capacités d'ingestion d'un prédateur supérieur. Ces organismes excrètent de l'ammonium et leurs cadavres ainsi que leurs pelotes fécales (égestion), selon leurs tailles, alimentent soit M1, soit M2: seuls les cadavres et les pelotes fécales de OS et CF vont vers M2 dont la vitesse de sédimentation est beaucoup plus élevée que celle de M1.

Dans ce modèle, le zooplancton est complètement dépendant du mélange vertical local. Nous n'avons pas inclus la possibilité d'une migration verticale chez *Calanus finmarchicus* (CF) car tous les stages de développement de cette espèce sont représentés par une seule et même variable d'état, or seuls les plus vieux stages copépodites peuvent entreprendre de telles migrations.

DON est formé par deux processus très différents. Le premier, nous l'avons vu, est l'exsudation du phytoplancton. Le second est un processus de décomposition des matières organiques particulières que nous représenterons très simplement en considérant qu'une fraction constante de la POM est décomposée. Nous utiliserons un taux de décomposition de 0.1 j^{-1} , la gamme de variation de ce taux étant de 0.004 à 0.18 j^{-1} (Jones & Henderson, 1986). Les bactéries liées à la POM (M1+M2) ne sont pas modélisées, leurs actions sont prises en compte de façon totalement implicite. En fait, la décomposition des matières organiques particulières est très complexe: quand un organisme est mort depuis peu de temps, la décomposition est tout d'abord purement chimique. Une autolyse des composés biochimiques internes est observable. Au cours du temps, les parois externes du cadavre se fragilisent et finissent par se rompre: c'est à cette étape qu'une multitude de bactéries en profitent pour coloniser, décomposer et solubiliser la matière organique morte. Plusieurs souches bactériennes différentes interviennent au fur et à mesure que la matière particulière sédimente dans la colonne d'eau.

3.2.2.2.1 Lumière dans la colonne d'eau.

La formulation utilisée (Tableau 4, (1)) est rigoureusement identique à celle que nous avons utilisée dans EcoMod 1. La seule différence notable est qu'il faut tenir compte cette fois-ci des quatre phytoplanctons qui possèdent chacun leurs propres rapports C/N (CsN_{Px}) et C/Chl a ($CsCHL_{Px}$).

Lumière dans la colonne d'eau

$I(z)$	Eclairement à une profondeur z
z	Profondeur au centre d'une maille
I_0	Lumière de surface
$Chl(z)$	Concentration de la chlorophylle a à une profondeur z
i	Indice du phytoplancton

$$(1) I(z) = I_0 \cdot e^{\left(-att_1 \cdot z - att_2 \cdot \int_0^z Chl(z) dz\right)} \quad \text{avec} \quad Chl(z) = \sum_{i=1}^4 \frac{P_x \cdot CsN_{Px} \cdot 12}{CsCHL_{Px}}$$

Croissance du phytoplancton

P1, P2 et P3

μ_{Px}	Taux de croissance
μ_{N1Px}	Taux d'utilisation de N1
μ_{N2Px}	Taux d'utilisation de N2
l_{NPx}	Limitation par les nutriments azotés
l_{N1Px}	Limitation par N1
l_{N2Px}	Limitation par N2
l_{IPx}	Limitation par la lumière
l_{TPx}	Limitation par la température

$$(2) \mu_{Px} = \mu \max_{Px} \cdot l_{NPx} \cdot l_{IPx} \cdot l_{TPx}$$

$$(3) \mu_{N1Px} = \mu \max_{Px} \cdot l_{N1Px} \cdot l_{IPx} \cdot l_{TPx}$$

$$(4) \mu_{N2Px} = \mu \max_{Px} \cdot l_{N2Px} \cdot l_{IPx} \cdot l_{TPx}$$

$$(5) l_{NPx} = l_{N1Px} + l_{N2Px} = \frac{N1}{K_{N1Px} + N1} e^{-\Psi \cdot N2} + \frac{N2}{K_{N2Px} + N2}$$

$$(6) l_{IPx} = 2(1 + \beta_{IPx}) \frac{X_{IPx}}{X_{IPx} + 2\beta_{IPx} X_{IPx} + 1} \quad \text{avec} \quad X_{IPx} = \frac{I(z)}{I_{SPx}}$$

$$(7) l_{TPx} = 2(1 + \beta_{TPx}) \frac{X_{TPx}}{X_{TPx} + 2\beta_{TPx} X_{TPx} + 1} \quad \text{avec} \quad X_{TPx} = \frac{T(z) - T_{ePx}}{T_{sPx} - T_{ePx}}$$

P4

l_{SIP4}	Limitation par SI
μ_{SIP4}	Taux d'utilisation de SI

$$(8) \mu_{P4} = \mu \max_{P4} \cdot \min(l_{NP4}, l_{SIP4}) \cdot l_{IP4} \cdot l_{TP4}$$

$$(9) \mu_{N1P4} = \mu \max_{P4} \cdot l_{N1P4} \cdot l_{IP4} \cdot l_{TP4}$$

$$(10) \mu_{N2P4} = \mu \max_{P4} \cdot l_{N2P4} \cdot l_{IP4} \cdot l_{TP4}$$

$$(11) \mu_{SIP4} = \mu \max_{P4} \cdot \min(l_{NP4}, l_{SIP4}) \cdot l_{IP4} \cdot l_{TP4}$$

$$(12) l_{SIP4} = \frac{SI}{K_{SIP4} + SI}$$

Croissance du zooplancton

Z1 et Z2

i	Indice de la proie
j	Indice du prédateur
n	Nombre de proies pour un prédateur
H_i	Concentration de la proie
bio_j	Biomasse des proies potentiellement capturables
r_j	Taux d'ingestion

$$(13) bio_j = \sum_{i=1}^n e_{ij} \cdot H_i$$

$$(14) \text{si } bio_j \leq b0_j \quad \text{alors} \quad r_j = 0$$

$$(15) \text{si } bio_j > b0_j \quad \text{alors} \quad r_j = r \max_j \frac{bio_j - b0_j}{K_j + bio_j - b0_j}$$

$$(16) v_j = \frac{r_j}{bio_j}$$

$$(17) i_{ij} = v_j \cdot e_{ij} \cdot H_i$$

V_j	Volume exploré	
i_{ij}	Taux d'ingestion de la proie i par le prédateur j	
OS et CF		
x_{CF}	Type de mortalité	(18) l'égalité de la ligne (15) est remplacée par $r_j = r \max_j \cdot \left(1 - e^{(K_j(bio_j - b0_j))}\right)$ (19) si $Mm = 1$ alors $x_{CF} = CF$ si $Mm = 0$ alors $x_{CF} = 1$
Croissance des bactéries		
CAS n°1 (ibac=1)		
h	Production en unité azote	(20) $h = gn \cdot (e + d)$
H	Production en unité carbone	(21) $H = CsN_{BAC} \cdot h = gc \cdot CsN_{DON} \cdot d$
gc	Efficacité de croissance brute sur le carbone	(22) $\Rightarrow \frac{e}{d} = \frac{gc \cdot CsN_{DON}}{gn \cdot CsN_{BAC}} - 1 = \eta$
gn	Efficacité de croissance brute sur l'azote	(23) $S = \min(N2, \eta \cdot DON)$
e	Absorption de N2	(24) $\mu_{BACDON} = \mu \max_{BAC} \cdot \frac{DON}{K_{BAC} + S + DON}$
d	Absorption de DON	(25) $\mu_{BACN2} = \mu \max_{BAC} \cdot \frac{S}{K_{BAC} + S + DON}$
η	Substrat total en azote	(26) $\mu_{BAC} = \mu_{BACDON} + \mu_{BACN2}$
μ_{BACDON}	Taux d'utilisation de DON	
μ_{BACN2}	Taux d'utilisation de N2	
μ_{BAC}	Taux de croissance	
CAS n°2 (ibac=0)		
		(27) $\mu_{BACDON} = \mu \max_{BAC} \cdot \frac{DON}{K_{BAC} + DON} \cdot (1 - ebi)$
		(28) $\mu_{BACN2} = \mu \max_{BAC} \cdot \frac{N2}{K_{BAC} + N2} \cdot ebi$
		(29) $\mu_{BAC} = \mu_{BACDON} + \mu_{BACN2}$
Excrétion des bactéries et du zooplancton		
i	Indice de l'organisme	(30) $e_i = a_i \cdot b_i^T$
e_i	Taux d'excrétion	

EcoMod 2. Tableau 3.4. Formulation mathématique des processus

3.2.2.2 Croissance du phytoplancton.

Deux cas différents doivent être envisagés: la croissance des phytoplanctons qui peuvent être limités par l'azote du milieu (N1 et N2) (Tableau 3.4, (2 à 7)) et la croissance des diatomées qui peut être limitée par N1, N2 ou SI (Tableau 3.4, (8 à 12)).

La croissance des phytoplanctons P1 à P3 peut être limitée par l'azote, la lumière et la température (Tableau 3.4, (2)). Les différentes sources d'azote, N1 et N2, ne sont pas équivalentes pour une espèce phytoplanctonique. Le phytoplancton préfère généralement l'ammonium aux nitrates et aux nitrites car son assimilation est moins coûteuse en terme d'énergie dépensée par la cellule. En effet, l'assimilation des nitrates nécessite d'abord une réduction intracellulaire (deux étapes chimiques catalysées par la nitrate réductase et la nitrite réductase NADH dépendantes) pour que l'ammonium ainsi formé puisse être assimilé dans la matière organique intracellulaire (d'abord sous forme d'acides aminés). Quand la cellule se trouve dans un environnement riche en ammonium elle aura même tendance à inhiber l'absorption des nitrates tant que la concentration en ammonium sera au-dessus d'un certain seuil, généralement 1 µg at N/l (Syrett & Morris, 1963; Goering & al., 1970; McCarthy & Eppley, 1972; Conway, 1977; McCarthy & al., 1977; Paasche & Kristiansen, 1982). La somme des taux d'utilisation de N1 et N2 (Tableau 3.4, (3 et 4)) est égale au taux de croissance du phytoplancton. La limitation par l'azote l_{NPx} (Tableau 3.4, (5)) est elle-même la somme des limitations par N1 et N2. Cette formulation était établie par Wroblewski (1977). On peut remarquer que la limitation par N1 (l_{N1Px}) contient un terme d'inhibition qui dépend de N2. Le coefficient d'inhibition de N1 par N2, Ψ , est très constant dans la littérature: il est de 1.46 l/(µg at N) pour Wroblewski (1977), pour Kumar & al. (1991) et Touratier (1992). Fasham & al. (1990) utilisent une valeur de 1.5 l/(µg at N). L'utilisation de cette formule nécessite quelques précautions car il est théoriquement possible que l_{NPx} dépasse 1. Si c'était le cas la cellule pourrait dépasser sa propre capacité de croissance. Mathématiquement cette formule est correcte mais il n'est pas possible qu'une limitation, telle que nous la concevons, dépasse 1. Pour résoudre ce problème nous vérifierons à chaque étape temporelle de la simulation et dans toutes les mailles du modèle si le terme l_{NPx} ne dépasse pas une valeur de 1. Si cette limitation est supérieure à 1 nous corrigerons de façon proportionnelle les limitations par N1 et N2 pour que l_{NPx} soit égal à 1:

$$\text{si } l_{NPx} > 1 \Rightarrow A = \frac{l_{N1Px}}{l_{NPx}} \quad \text{et} \quad B = \frac{l_{N2Px}}{l_{NPx}}$$

les nouvelles valeurs de l_{N1Px} , l_{N2Px} et l_{NPx} seront:

$$l_{N1Px} = A \quad l_{N2Px} = B \quad \text{et} \quad l_{NPx} = 1$$

Pour les diatomées (Tableau 3.4, (8 à 12)), le problème est identique mais nous avons en plus une limitation par la silice (Tableau 3.4, (12)). L'absorption des silicates par les cellules phytoplanctoniques est reliée à la concentration ambiante par une hyperbole de Michaelis-Menten (Laing, 1985). Comme nous l'avons fait pour EcoMod 1, le minimum des limitations par l'azote et par la silice module le taux de croissance maximal (Tableau 3.4, (8)). Cependant, le problème est

un peu plus complexe car si les silicates deviennent limitants il faut à nouveau modifier les limitations par N1 et N2 de telle façon que le taux d'utilisation de l'azote soit égal au taux d'utilisation de la silice. Il est impératif de respecter ces égalités:

$$\mu_{P4} = \mu_{N1P4} + \mu_{N2P4} = \mu_{SIP4}$$

En cas d'une limitation plus forte par la silice, les limitations par N1 et N2 seront modifiées de cette façon:

$$\text{si } l_{SIP4} < l_{NP4} \Rightarrow A' = \frac{l_{N1P4}}{l_{NP4}} \text{ et } B' = \frac{l_{N2P4}}{l_{NP4}}$$

les nouvelles valeurs de l_{N1P4} , l_{N2P4} et l_{NP4} seront:

$$l_{N1P4} = A' \cdot l_{SIP4} \quad l_{N2P4} = B' \cdot l_{SIP4} \quad \text{et} \quad l_{NP4} = l_{N1P4} + l_{N2P4} = l_{SIP4}$$

Les limitations par la lumière et la température des différentes classes phytoplanctoniques sont équivalentes à celles que nous avons utilisées pour EcoMod 1 (Tableau 3.4, (6 et 7)).

Pendant le FLEX, les taux de croissance maximaux des différentes classes de phytoplancton n'ont pas été estimés et nous devons donc nous référer à d'autres sources. Andersen & al. (1987) utilisent un taux maximal de 3.0 j^{-1} pour les diatomées et une valeur de 1.2 j^{-1} pour les flagellés. Moloney & Field (1991 b) ont réuni différentes valeurs de la littérature afin de construire des relations allométriques qui permettaient de calculer les taux en fonction du poids des cellules végétales: leur taux de croissance maximal est de 6.6 j^{-1} pour le picophytoplancton et de 0.5 j^{-1} pour le microphytoplancton. Le phytoplancton de taille intermédiaire (nanophytoplancton) a un taux maximal de 1.8 j^{-1} . Il est donc clair, d'après ces valeurs que le taux de croissance maximal diminue quand la taille de l'organisme augmente. Il est a priori impossible d'expliquer la différence entre la valeur fournie par Andersen & al. (1987) pour les diatomées et celle de Moloney & Field (1991 b) pour le microphytoplancton bien que l'on puisse s'attendre à une grande variabilité naturelle de ce taux entre les espèces qui appartiennent à la classe des diatomées. Les valeurs que nous choisirons sont des valeurs intermédiaires (tableau 3.5).

Nous utiliserons les constantes de demi-saturation pour N1 et N2 qui sont fournies par Kumar & al. (1991) pour les différentes classes phytoplanctoniques (tableau 3.5). Ces constantes diminuent avec la taille des cellules phytoplanctoniques ce qui traduit une plus grande affinité des petites cellules pour leurs nutriments. A partir des données de Eppley & al. (1969), Moloney & Field (1991 b) établissent une relation allométrique qui confirme cette tendance mais la gamme de variation est beaucoup plus large: les constantes vont de $0.00048 \text{ } \mu\text{g at N/l}$ pour le picophytoplancton à $3.85 \text{ } \mu\text{g at N/l}$ pour le microphytoplancton. A l'image des constantes de demi-saturation pour les nutriments qui contiennent de l'azote, les constantes pour les silicates sont très variables et nous choisirons une valeur de $0.7 \text{ } \mu\text{g at SI/l}$ alors que Andersen & al. (1987) prennent une valeur de $1 \text{ } \mu\text{g at SI/l}$.

Paramètres	Symboles	Unités	valeurs									
<i>Phytoplankton</i>												
Taux de croissance maximal	$\mu \max_{Px}$	j^{-1}	<u>P1</u>	<u>P2</u>	<u>P3</u>	<u>P4</u>						
			3.	3.2	2.7	3.2						
Constante de demi-saturation pour N1	K_{N1Px}	$\mu g \text{ at } N \cdot l^{-1}$	0.4	0.8	1.6	1.6						
Constante de demi-saturation pour N2	K_{N2Px}	$\mu g \text{ at } N \cdot l^{-1}$	0.04	0.08	0.16	0.16						
Constante de demi-saturation pour SI	K_{SIPx}	$\mu g \text{ at } SI \cdot l^{-1}$					0.7					
Coefficient de photoinhibition	β_{IPx}	sd	-0.5	-0.6	-0.6	-0.6						
Eclairement optimal	I_{SPx}	$\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	70.	100.	150.	120.						
Coefficient de thermoinhibition	β_{TPx}	sd	-0.5	-0.5	-0.3	-0.3						
Température létale inférieure	T_{ePx}	$^{\circ}C$	3.	3.	3.	3.						
Température optimale	T_{sPx}	$^{\circ}C$	15.	12.	12.	10.						
Taux de mortalité	m_{Px}	j^{-1}	0.03	0.06	0.05	0.05						
Fraction exsudée	γ_{Px}	sd	0.05	0.05	0.05	0.05						
Vitesse de sédimentation	w_{Px}	$m \cdot j^{-1}$		-0.1	-2.	-2.						
Rapport Carbone/Azote	CsN_{Px}	$\mu g \text{ at } C \cdot (\mu g \text{ at } N)^{-1}$	7.	7.	7.	7.						
Rapport Silice/azote	$SIsN$	$\mu g \text{ at } SI \cdot (\mu g \text{ at } N)^{-1}$	0.8									
Rapport Carbone/Chlorophylle a	$CsCHL_{Px}$	$mg \text{ C} \cdot (mg \text{ Chl } a)^{-1}$	40.	40.	40.	40.						
Coefficient d'inhibition de N1 par N2	Ψ	$l \cdot (\mu g \text{ at } N)^{-1}$	1.46									
<i>Zooplancton</i>												
Taux d'ingestion maximal	$r \max_j$	j^{-1}	<u>Z1</u>	<u>Z2</u>	<u>OS</u>	<u>CF</u>						
			4.	2.5	0.9	0.85						
Constante de demi-saturation pour l'ingestion	K_j	$\mu g \text{ at } N \cdot l^{-1}$	0.2	0.7								
Coefficient d'Ivlev pour l'ingestion	K_j	$l \cdot (\mu g \text{ at } N)^{-1}$			0.3	0.3						
Seuil de nutrition	$b0_j$	$\mu g \text{ at } N \cdot l^{-1}$	0.2	0.23	0.25	0.30						
Fraction assimilée	ass_j	sd	0.6	0.6	0.6	0.6						
Taux de mortalité	m_j	j^{-1}	0.05	0.05	0.05	0.05						
Type de mortalité	Mm	sd				0						
Taux d'excrétion à 0°C	a_j	j^{-1}	0.24	0.21	0.021	0.021						
Facteur de forme de la courbe d'excrétion	b_j	sd	1.032	1.05	1.077	1.077						
Rapport Carbone/Azote	CsN_j	$\mu g \text{ at } C \cdot (\mu g \text{ at } N)^{-1}$	5.25	5.83	6.41	6.41						
Efficacité de capture de la proie i par Z1	e_{iZ1}	sd	i: <u>P1</u>	<u>P2</u>	<u>P3</u>	<u>P4</u>	<u>Z1</u>	<u>Z2</u>	<u>OS</u>	<u>BAC</u>	<u>M1</u>	<u>M2</u>
			0.8	0.1						0.8	0.2	
Efficacité de capture de la proie i par Z2	e_{iZ2}	sd	0.6	0.3	0.3	0.1	0.8			0.5	0.2	
Efficacité de capture de la proie i par OS	e_{iOS}	sd	0.4	1.	1.	0.7	0.9	0.7		0.2	0.1	0.2
Efficacité de capture de la proie i par CF	e_{iCF}	sd	0.2	0.9	1.	0.9	0.6	1.	0.3	0.	0.1	0.2
<i>Bactéries libres</i>												
Taux de croissance maximal	$\mu \max_{BAC}$	j^{-1}	5.									
Constante de demi-saturation pour l'assimilation	K_{BAC}	$\mu g \text{ at } N \cdot l^{-1}$	0.5									
Taux de mortalité	m_{BAC}	j^{-1}	0.									
Taux d'excrétion à 0°C	a_{BAC}	j^{-1}	0.092									

Facteur de forme de la courbe d'excrétion	b_{BAC}	<i>sd</i>	1.05
Rapport Carbone/Azote	CsN_{BAC}	$\mu\text{g at C} \cdot (\mu\text{g at N})^{-1}$	4.66
Fraction de N2 utilisé	ebi	<i>sd</i>	0.3
Type du modèle utilisé	$ibac$		1
<i>Autres paramètres</i>			
Coefficient d'atténuation de l'eau	$att1$	m^{-1}	0.05
Coefficient d'atténuation de la chlorophylle a	$att2$	$m^2 \cdot (\text{mg Chl a})^{-1}$	0.016
Taux de décomposition de M1	$d1$	j^{-1}	0.1
Taux de décomposition de M2	$d2$	j^{-1}	0.1
Vitesse de sédimentation de M1	w_{M1}	$m \cdot j^{-1}$	-1.5
Vitesse de sédimentation de M2	w_{M2}	$m \cdot j^{-1}$	-95.
Rapport Carbone/Azote de DON	CsN_{DON}	$\mu\text{g at C} \cdot (\mu\text{g at N})^{-1}$	8.
Rapport Carbone/Azote de M1	CsN_{M1}	$\mu\text{g at C} \cdot (\mu\text{g at N})^{-1}$	7.
Rapport Carbone/Azote de M2	CsN_{M2}	$\mu\text{g at C} \cdot (\mu\text{g at N})^{-1}$	7.
Lumière à une profondeur z	$I(z)$	$\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	<i>variable</i>
Température à une profondeur z	$T(z)$	$^{\circ}C$	<i>variable</i>
Coefficient de diffusion turbulente	$K_V(z)$	$m^2 \cdot j^{-1}$	<i>variable</i>

EcoMod 2. Tableau 3.5: Valeurs des paramètres pour la simulation standard. sd: sans dimension.

Les flagellés sont adaptés à des températures plus hautes que les diatomées (Paasche, 1980). Selon Baumann & al. (1994), les températures minimale et optimale pour le phytoplancton de la Mer du Nord sont respectivement de 4 et 15°C. Cela signifie que le phytoplancton du FLEX n'a certainement pas atteint une croissance optimale car la température était comprise entre 6. et 10. °C entre le mois d'avril et le mois de juin. Nous choisirons une température létale inférieure de 3°C pour toutes les classes (tableau 3.5) et la température optimale du picophytoplancton (15°C) sera nettement supérieure à celle des diatomées (10°C).

Le pourcentage des matières organiques dissoutes exsudées par le phytoplancton est très variable et il est compris entre 0 et 14% chez les diatomées (Lancelot, 1983). Ce pourcentage semble plus élevé pour le nanophytoplancton et il peut atteindre 70 % de l'assimilation photosynthétique (Lancelot, 1983). Cependant, il semblerait que le mucilage qui entoure les colonies de *Phaeocystis* sp. ait été pris en compte dans le calcul de ce pourcentage (Lancelot, com. pers.). Pour Veldhuis & al. (1986), la production d'exsudats représente 28 % de la production particulaire de *Phaeocystis* sp. Dans une première approximation nous choisirons une valeur de 5% pour toutes les classes du phytoplancton. Ce pourcentage implique qu'une certaine fraction de la production primaire sera directement exsudée dans le milieu ambiant et le rapport (production d'exsudats / production primaire) est indépendant de la lumière (Larsson & Hagström, 79; Lancelot, 1983).

3.2.2.2.3 Croissance et mortalité du zooplancton.

Les flux d'ingestion entre les prédateurs et leurs proies potentielles sont modélisés selon la même méthode que nous avons utilisée dans ecomod 1. La seule différence notable est le type de fonction que l'on utilise selon le prédateur. Une cinétique Michaélienne est utilisée pour Z1 et Z2 (Tableau 3.4, (15)), alors que la fonction d'Ivlev (1955) modifiée par Parsons & al. (1967) est utilisée pour les copépodes (OS et CF) (Tableau 3.4, (18)). Ceci est en accord avec les résultats expérimentaux obtenus pour les copépodes (McAllister, 1970; Nival, 1976).

La mortalité de *Calanus finmarchicus*, le plus grand prédateur du modèle, est calculée de la même façon que la mortalité du zooplancton (Z) dans EcoMod 1.

Les relations de type proie-prédateur sont les plus nombreuses au niveau d'un réseau où chaque organisme occupe une niche écologique. Si deux organismes ont plus ou moins la même niche écologique, des phénomènes de compétition peuvent survenir. La plupart des organismes sont capables d'ingérer plusieurs proies de tailles et de natures différentes. Il est donc important d'analyser les différentes interactions trophiques possibles entre les constituants du réseau et de repérer celles qui sont susceptibles d'être importante pour la structure du modèle.

Des études en laboratoire ont montré que les flagellés et les petits ciliés (nanozooplancton) sont les principaux prédateurs du bactérioplancton (Fenchel, 1982; Rivier & al., 1985; Sherr & al., 1986; McManus & Fuhrman, 1988), 95 % de la production bactérienne pourrait être consommée par ce zooplancton (Coffin & Sharp, 1987). Dans la Manche, Linley & al. (1983) estiment que 60 % de la production bactérienne peut être exploitée par les microflagellés hétérotrophes. Azam & al. (1983) mesurent un temps de retard de 3 à 4 jours entre les pics des bactéries et ceux des flagellés.

De la même façon, le picophytoplancton est une proie potentielle pour les flagellés et les ciliés (nanozooplancton et la plupart du microzooplancton) (Haas, 1982; Rassoulzadegan & al., 1988). Le microzooplancton est capable d'ingérer les plus petites cellules du réseau mais la plupart de ses proies proviennent du nanoplancton (Bianchi & Van Wambeke, 1989). Dans le cas particulier de *Phaeocystis* sp., la mortalité des cellules simples (3-8 μm) est due à la prédation du microzooplancton (Weisse & Sheffel-Möser, 1990). Parmi ce microzooplancton, les ciliés qui filtrent leur nourriture, et plus précisément les tintinnides sont responsables de cette mortalité. Si les protozoaires sont relativement capables, avec leurs taux de croissance élevés, de contrôler les populations de cellules simples de *Phaeocystis* sp. ils sont par contre incapables de limiter le développement des colonies. Blackbourn (1974) reporte que la gamme de taille optimale des particules nutritives pour les tintinnides est de 3 à 8 μm . Il semblerait que les ciliés et la plupart des autres protozoaires ainsi que la majorité des métazoaires soient mal adaptés à la capture des particules dont les tailles sont inférieures à 1 μm (Conover, 1982). Chez les ciliés, la taille limite supérieure des particules pouvant être consommées est fonction de la forme et de la structure des organelles ciliaires buccaux (Rassoulzadegan, 1982).

L'ingestion des copépodes est conditionnée par de nombreux facteurs: la valeur nutritive des particules, l'efficacité avec laquelle elles sont ingérées et assimilées ainsi que le métabolisme du

copépode. Pas seulement la taille (Poulet & Marsot, 1978), pas seulement la forme (Gifford & al., 1981) et pas seulement l'abondance des particules (Richman & al., 1980) déterminent la capacité des copépodes à capturer leurs proies. Cette capacité dépend avant tout des caractéristiques propres du copépode, c'est à dire des mécanismes de filtration et/ou de capture (Nival & Nival, 1973; Poulet & Marsot, 1980). Nival & Nival (1973) ont déterminé les efficacités de filtration pour plusieurs espèces de copépodes et ils observent que cette efficacité augmente rapidement avec la taille des particules. Selon leurs travaux, la quantité de matière recueillie dépend à la fois de l'efficacité des appendices de filtration (distances entre les soies) mais aussi de la surface totale de ces appendices.

La nourriture des copépodes est très variée et il est généralement admis que la plupart de cette nourriture se présentent sous la forme de particules. Si les matières organiques dissoutes ne sont pas assimilées, elles peuvent cependant jouer un rôle très important en ce qui concerne la localisation et la sélection des proies (Poulet & Marsot, 1980).

Si les tailles limites inférieures des proies chez les copépodes peuvent être relativement bien déterminées (Nival & Nival, 1973), les tailles limites supérieures sont très variables et peu connues. Marshall (1973), Frost (1972, 1975), Conover (1978), Poulet (1978) et Harris (1982) estiment la gamme de taille des proies à 1-200 μm (diamètre de la sphère équivalente des particules). Selon Poulet (1983), les particules dont le diamètre est inférieur à 300 μm sont compatibles avec les capacités d'ingestion de la plupart des copépodes. Cette taille limite supérieure est aussi confirmée par Rousseau & al. (1990) qui trouvent que les colonies de *Phaeocystis* sp. ne sont pas ingérées au-dessus de cette taille. Gauld (1951) estimait que la taille optimale des particules pouvant être ingérées par *Calanus finmarchicus* était de 200 μm . Pour *Oithona similis*, Marshall & Orr (1966) trouvent que les adultes prennent des particules dont la taille est supérieure à 8 μm . La taille limite inférieure déterminée par Eaton (1971) est de 8-10 μm . Ce dernier auteur retrouve dans l'estomac de *Oithona similis* des diatomées, des dinoflagellés, des silicoflagellés et des restes de tintinnides dont les tailles, à cette époque, étaient comprises entre 200 et 500 μm . Selon elle, la taille maximale des proies reste inconnue mais les plus grandes particules testées comme nourriture (35-40 μm) étaient ingérées. Les nauplii de *Oithona similis* consomment des particules dont les tailles sont aussi petites que 2-5 μm et ces stages consomment les plus grandes particules offertes (16-18 μm) (Eaton, 1971).

La valeur nutritionnelle des petites cellules phytoplanctoniques est plus importante que celle des grandes cellules telles que les diatomées (Moal & al., 1987) car leur rapport carbone/volume est plus élevé et de plus ceci peut être expliqué par l'existence de grandes vacuoles chez les diatomées. Selon Stoecker & Capuzzo (1990) et Gifford & Dagg (1991), les protozoaires sont consommés par les copépodes. Mis à part la matière organique vivante, les détritiques (cellules phytoplanctoniques mortes, matières fécales) peuvent être consommés par les copépodes (Paffenhöfer & Knowles, 1979). En fait l'utilisation des détritiques par les copépodes dépend de l'âge des particules et de leurs vitesses de sédimentation. La vitesse de sédimentation d'une pelote fécale est très variable, elle varie selon sa taille, sa forme, sa densité et selon les conditions hydrodynamiques. Honjo & Roman (1978) donnent gamme de 5 à 400 m/j et Small & al. (1979) ainsi que Bruland & Silver (1981) estiment que cette gamme va de 30 à 2700 m/j. Pour M2 nous avons choisi une vitesse de sédimentation de 95 m/j. Turner (1979) montrait que le matériel fécal

était une source significative de nourriture pour le zooplancton quand l'âge de la particule était inférieure à 3 jours. En Mer du Nord, les détritiques et les petits flagellés peuvent être de la nourriture supplémentaire pour les jeunes stades (nauplii) des copépodes (Klein Breteler & al., 1982).

Marshall & Orr (1966) estiment que *Oithona similis* est une espèce carnivore comme la plupart des cyclopoïdes d'eau douce. Ces auteurs trouvaient que lorsque *Oithona similis* était isolé avec des nauplii de *Calanus* sp., ces derniers disparaissaient. Au contraire, Eaton (1971) pense que *Oithona similis* est une espèce herbivore car les expériences montrent que les adultes ne sont pas des prédateurs. Selon elle, la meilleure nourriture testée était constituée de nanophytoplancton.

Selon les conditions expérimentales et les espèces de copépodes, l'existence des seuils de nutrition est incertaine: selon Poulet (1983), il n'y a pas une valeur simple du seuil pour deux classes de particules différentes. Pour Frost (1975) et Conover (1979), la valeur du seuil dépend de la taille des cellules ainsi que de l'espèce. Avec *Pseudocalanus minutus*, Conover (1979) trouve un seuil de 0.2 µg C/l pour du phytoplancton d'une taille de 100 µm et une valeur de 1.2 µg C/l si le phytoplancton a une taille de 2 µm. La courbe d'ingestion de *Acartia hudsonica*, nourrit avec du phytoplancton (culture avec des clones de *Phaeocystis pouchetii* et *Skeletonema costatum*), ne montre aucun seuil de nutrition (Verity & Smayda, 1989).

3.2.2.2.4 Croissance des bactéries.

La modélisation des processus d'assimilation bactérienne sera effectuée selon deux méthodes qui proviennent du modèle de Fasham & al. (1990) (Cas n°1) et du modèle de Andersen & Rassoulzadegan (1991) (Cas n°2). Le tableau 3.4 (20 à 29) rassemble les différentes équations qui sont utilisées. Pratiquement, en début de simulation nous choisissons l'une ou l'autre des méthodes grâce au 'bouton' ibac qui peut valoir soit 1 (Cas n°1) soit 0 (Cas n°2). Le modèle de Fasham paraît beaucoup plus compliqué que celui de Andersen & Rassoulzadegan mais nous nous apercevons que leurs structures sont assez proches.

La production bactérienne est exprimée en terme d'azote et de carbone (tableau 3.4, (20 et 21)). Ces productions sont en fait liées par le rapport C/N des bactéries (CsN_{BAC}) qui est considéré comme constant. Notre rapport C/N est de 4.66 (rapport d'atomes) alors que Fenchel & Blackburn (1979) donnent une valeur de 5. et Moloney & Field (1991 a) utilisent une valeur de 4. C'est à partir de ces productions que Fasham calcule le rapport (η) des assimilations de N₂ et de DON (Tableau 3.4, 22)). Son intention est en fait en fait de mimer, à l'aide de DON, les conséquences de la composition chimique des substrats organiques dissous sur le métabolisme des bactéries. Evidemment, il est bien obligé de considérer le rapport C/N de ces substrats (CsN_{DON}) comme constant car son modèle comme le notre ne sont pas en mesure de prédire les variations de ce rapport. Les efficacités de croissance sur le carbone et sur l'azote (g_c et g_n) sont considérées comme égales et il est alors possible de calculer le rapport η qui est de 0.6 (8/5 -1). Ce concept est alors intégré dans un modèle qui décrit les assimilations de N₂ et de DON par des fonctions de Michaelis-Menten (tableau 3.4, (23 à 26)). Cette formulation assure que l'assimilation de N₂ sera

de η fois celle de DON tant que les concentrations en ammonium seront en mesure de satisfaire la demande. En d'autres termes si $S=\eta \cdot DON$, le rapport des assimilations sera:

$$\frac{\mu_{BACN2}}{\mu_{BACDON}} = \eta$$

Dans le cas où l'ammonium limite la croissance bactérienne ($S=N2$), le rapport des assimilations sera:

$$\frac{\mu_{BACN2}}{\mu_{BACDON}} = \frac{N2}{DON}$$

Fasham & al. (1990) concluent que si l'ammonium est limitant, les taux d'assimilation de DON et de N2 seront réduits de la même façon. Or, d'après le dernier rapport calculé on constate qu'une diminution simultanée de ces taux n'est possible que si les concentrations de N2 et de DON diminuent aussi. En d'autres termes, si N2 est limitant et si la concentration de DON augmente, leur conclusion n'est pas vérifiée. L'assimilation de DON n'est pas limitée par une déficience en N2.

Le modèle de Andersen & Rassoulzadegan (1991) se comporte de façon à peu près similaire car sous une limitation par l'ammonium, l'assimilation de DON n'est pas modifiée. Cependant quand les deux types de substrats utilisés sont non limitants le rapport des assimilations n'est pas constant. Ce dernier modèle assume qu'une fraction constante (e_{bi}) de chaque type de substrat soutient la croissance bactérienne (tableau 3.4, (27 et 28)).

Nous verrons dans le cadre de EcoMod 3, que la valeur du rapport CsN_{DON} que nous utilisons (8.: rapport d'atomes, Suzuki & al., 1985) ne permet pas normalement de considérer une assimilation nette de l'ammonium. Notre taux de croissance maximal vaut $5.0 j^{-1}$, il est compris entre les estimations suivantes: Ducklow & Hill (1985) et Fasham & al.(1990) utilisent une valeur de $2.0 j^{-1}$ alors que Moloney & Field (1991 b) utilisent une valeur de $6.6 j^{-1}$. La constante de demi-saturation que nous employons est celle de Carlucci & al.(1985) et Fuhrman (1987). Nous considérons, comme Andersen & Rassoulzadegan (1991), un taux de mortalité nul bien que Lancelot & Billen (1985) concluent que la mortalité naturelle des bactéries peut être aussi significative que celle du phytoplancton. Cette mortalité naturelle est soit provoquée par une lyse spontanée des cellules, soit par une attaque virale ou bactérienne (Billen & Servais, 1989).

3.2.2.2.5 Excrétion des bactéries et du zooplancton.

Les formulations utilisées sont identiques à celle que nous avons décrite pour l'excrétion du zooplancton Z dans EcoMod 1 (tableau 3.4, (30)).

Les équations différentielles partielles sont rassemblées dans le tableau 3.6.

$$\frac{\partial N1}{\partial t} = -\mu_{N1P1} \cdot P1 - \mu_{N1P2} \cdot P2 - \mu_{N1P3} \cdot P3 - \mu_{N1P4} \cdot P4 + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial N1}{\partial z} \right) \right)}{\partial z}$$

$$\frac{\partial N2}{\partial t} = -\mu_{N2P1} \cdot P1 - \mu_{N2P2} \cdot P2 - \mu_{N2P3} \cdot P3 - \mu_{N2P4} \cdot P4 + e_{Z1} \cdot Z1 + e_{Z2} \cdot Z2 + e_{OS} \cdot OS + e_{CF} \cdot CF$$

$$+ e_{BAC} \cdot BAC - \mu_{BACN2} \cdot BAC + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial N2}{\partial z} \right) \right)}{\partial z}$$

$$\frac{\partial SI}{\partial t} = -\mu_{SIP4} \cdot P4 \cdot SISN + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial SI}{\partial z} \right) \right)}{\partial z}$$

$$\frac{\partial P1}{\partial t} = \mu_{P1} \cdot P1 - \mu_{P1} \cdot P1 \cdot \gamma_{P1} - m_{P1} \cdot P1 - i_{P1Z1} \cdot Z1 - i_{P1Z2} \cdot Z2 - i_{P1OS} \cdot OS - i_{P1CF} \cdot CF + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial P1}{\partial z} \right) \right)}{\partial z}$$

$$\frac{\partial P2}{\partial t} = \mu_{P2} \cdot P2 - \mu_{P2} \cdot P2 \cdot \gamma_{P2} - m_{P2} \cdot P2 - i_{P2Z1} \cdot Z1 - i_{P2Z2} \cdot Z2 - i_{P2OS} \cdot OS - i_{P2CF} \cdot CF + w_{P2} \cdot \frac{\partial P2}{\partial z}$$

$$+ \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial P2}{\partial z} \right) \right)}{\partial z}$$

$$\frac{\partial P3}{\partial t} = \mu_{P3} \cdot P3 - \mu_{P3} \cdot P3 \cdot \gamma_{P3} - m_{P3} \cdot P3 - i_{P3Z2} \cdot Z2 - i_{P3OS} \cdot OS - i_{P3CF} \cdot CF + w_{P3} \cdot \frac{\partial P3}{\partial z} + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial P3}{\partial z} \right) \right)}{\partial z}$$

$$\frac{\partial P4}{\partial t} = \mu_{P4} \cdot P4 - \mu_{P4} \cdot P4 \cdot \gamma_{P4} - m_{P4} \cdot P4 - i_{P4Z2} \cdot Z2 - i_{P4OS} \cdot OS - i_{P4CF} \cdot CF + w_{P4} \cdot \frac{\partial P4}{\partial z} + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial P4}{\partial z} \right) \right)}{\partial z}$$

$$\frac{\partial Z1}{\partial t} = (i_{P1Z1} \cdot Z1 + i_{P2Z1} \cdot Z1 + i_{BACZ1} \cdot Z1 + i_{M1Z1} \cdot Z1) \cdot ass_{Z1} - e_{Z1} \cdot Z1 - m_{Z1} \cdot Z1 - i_{Z1Z2} \cdot Z2 - i_{Z1OS} \cdot OS$$

$$- i_{Z1CF} \cdot CF + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial Z1}{\partial z} \right) \right)}{\partial z}$$

$$\frac{\partial Z2}{\partial t} = (i_{P1Z2} \cdot Z2 + i_{P2Z2} \cdot Z2 + i_{P3Z2} \cdot Z2 + i_{P4Z2} \cdot Z2 + i_{Z1Z2} \cdot Z2 + i_{BACZ2} \cdot Z2 + i_{M1Z2} \cdot Z2) \cdot ass_{Z2} - e_{Z2} \cdot Z2$$

$$- m_{Z2} \cdot Z2 - i_{Z2OS} \cdot OS - i_{Z2CF} \cdot CF + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial Z2}{\partial z} \right) \right)}{\partial z}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial OS}{\partial t} &= (i_{P1OS} \cdot OS + i_{P2OS} \cdot OS + i_{P3OS} \cdot OS + i_{P4OS} \cdot OS + i_{Z1OS} \cdot OS + i_{Z2OS} \cdot OS + i_{BACOS} \cdot OS + i_{M1OS} \cdot OS \\ &\quad + i_{M2OS} \cdot OS) \cdot ass_{OS} - e_{OS} \cdot OS - m_{OS} \cdot OS - i_{OSCF} \cdot CF + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial OS}{\partial z} \right) \right)}{\partial z} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial CF}{\partial t} &= (i_{P1CF} \cdot CF + i_{P2CF} \cdot CF + i_{P3CF} \cdot CF + i_{P4CF} \cdot CF + i_{Z1CF} \cdot CF + i_{Z2CF} \cdot CF + i_{OSCF} \cdot CF + i_{BACCF} \cdot CF \\ &\quad + i_{M1CF} \cdot CF + i_{M2CF} \cdot CF) \cdot ass_{CF} - e_{CF} \cdot CF - m_{CF} \cdot x_{CF} \cdot CF^2 + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial CF}{\partial z} \right) \right)}{\partial z} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial BAC}{\partial t} &= \mu_{BAC} \cdot BAC - e_{BAC} \cdot BAC - m_{BAC} \cdot BAC - i_{BACZ1} \cdot Z1 - i_{BACZ2} \cdot Z2 - i_{BACOS} \cdot OS - i_{BACCF} \cdot CF \\ &\quad + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial BAC}{\partial z} \right) \right)}{\partial z} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial DON}{\partial t} &= d1 \cdot M1 + d2 \cdot M2 + \mu_{P1} \cdot P1 \cdot \gamma_{P1} + \mu_{P2} \cdot P2 \cdot \gamma_{P2} + \mu_{P3} \cdot P3 \cdot \gamma_{P3} + \mu_{P4} \cdot P4 \cdot \gamma_{P4} - \mu_{BACDON} \cdot BAC \\ &\quad + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial DON}{\partial z} \right) \right)}{\partial z} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial M1}{\partial t} &= -d1 \cdot M1 + \mu_{BAC} \cdot BAC + m_{BAC} \cdot BAC + (i_{P1Z1} \cdot Z1 + i_{P2Z1} \cdot Z1 + i_{BACZ1} \cdot Z1 + i_{M1Z1} \cdot Z1) \cdot (1 - ass_{Z1}) \\ &\quad + m_{Z1} \cdot Z1 + (i_{P1Z2} \cdot Z2 + i_{P2Z2} \cdot Z2 + i_{P3Z2} \cdot Z2 + i_{P4Z2} \cdot Z2 + i_{Z1Z2} \cdot Z2 + i_{BACZ2} \cdot Z2 + i_{M1Z2} \cdot Z2) \cdot (1 - ass_{Z2}) \\ &\quad + m_{Z2} \cdot Z2 + m_{P1} \cdot P1 + m_{P2} \cdot P2 + m_{P3} \cdot P3 + m_{P4} \cdot P4 - i_{M1Z1} \cdot Z1 - i_{M1Z2} \cdot Z2 - i_{M1OS} \cdot OS - i_{M1CF} \cdot CF \\ &\quad + w_{M1} \cdot \frac{\partial M1}{\partial z} + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial M1}{\partial z} \right) \right)}{\partial z} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \frac{\partial M2}{\partial t} &= -d2 \cdot M2 + (i_{P1OS} \cdot OS + i_{P2OS} \cdot OS + i_{P3OS} \cdot OS + i_{P4OS} \cdot OS + i_{Z1OS} \cdot OS + i_{Z2OS} \cdot OS + i_{BACOS} \cdot OS \\ &\quad + i_{M1OS} \cdot OS + i_{M2OS} \cdot OS) \cdot (1 - ass_{OS}) + m_{OS} \cdot OS + (i_{P1CF} \cdot CF + i_{P2CF} \cdot CF + i_{P3CF} \cdot CF + i_{P4CF} \cdot CF \\ &\quad + i_{Z1CF} \cdot CF + i_{Z2CF} \cdot CF + i_{OSCF} \cdot CF + i_{BACCF} \cdot CF + i_{M1CF} \cdot CF + i_{M2CF} \cdot CF) \cdot (1 - ass_{CF}) + m_{CF} \cdot x_{CF} \cdot CF^2 \\ &\quad - i_{M2OS} \cdot OS - i_{M2CF} \cdot CF + w_{M2} \cdot \frac{\partial M2}{\partial z} + \frac{\partial \left(K_V \left(\frac{\partial M2}{\partial z} \right) \right)}{\partial z} \end{aligned}$$

EcoMod 2. Tableau 3.6: Système des équations différentielles partielles.

3.2.3 EcoMod 3.

Le but de ce modèle est avant tout de proposer des solutions aux problèmes qui surgissent irrémédiablement quand on essaye de modéliser, à la fois, les cycles du carbone et de l'azote. Le paradigme de Redfield (1958), de Redfield & al. (1963) et celui de Fasham & al. (1990) qui suggère le parallélisme de ces cycles est directement remis en cause par ce type de modèle. Lancelot & Billen (1985) énuméraient les principales causes du manque de parallélisme entre ces cycles:

- l'assimilation du carbone par les cellules phytoplanctoniques n'est pas couplée aux processus d'absorption-assimilation des nutriments. La stoechiométrie du phytoplancton n'est pas constante. Les grandes variations que l'on peut mesurer au niveau des rapports entre les constituants biochimiques intracellulaires (rapports C/N, C/Chl a, acides aminés/protéines, ARN/ADN, etc...) en sont les preuves.
- les exsudats phytoplanctoniques libérés dans le milieu ambiant et les sécrétions destinées à la formation des substances mucilagineuses dans lesquelles certaines colonies se développent (ex: *Phaeocystis* sp.) sont caractérisées par une composition biochimique qui ne reflète pas celle de la cellule qui les produit (bien souvent le rapport C/N de ces composés est plus élevé que celui de la cellule).
- la composition biochimique des détritiques est loin d'être constante, elle est modifiée pendant les processus de la dégradation bactérienne.
- les bactéries répondent différemment aux qualités nutritives de leurs substrats de croissance. Elles sont capables, selon le cas, de libérer ou d'assimiler des nutriments inorganiques.
- des conditions anoxiques dans le sédiment peuvent entraîner une perte significative de l'azote accumulé, par dénitrification, ce qui entraîne une modification dans la composition des matières (variation de leurs rapports C/N).

Ce dernier point ne sera jamais abordé dans cette étude car nous ne modéliserons pas le système benthique et de plus des conditions anoxiques ne sont apparemment jamais rencontrées au niveau des systèmes benthiques du Fladen Ground. Par contre, nous pensons qu'il existe deux autres divergences importantes au niveau des cycles du carbone et de l'azote:

- le zooplancton, à l'image des bactéries, est de la même façon confronté à une ration alimentaire dont la qualité nutritive peut être très variable. Cependant, ces organismes n'ont pas la faculté de compenser une éventuelle déficience d'un élément chimique en assimilant des substances inorganiques comme le font les bactéries. Leur réponse métabolique est la seule arme dont il dispose pour maintenir leur composition biochimique interne plus ou moins constante. Nous verrons par la suite que la respiration, l'excrétion et l'assimilation sont des processus par lesquels le zooplancton est capable de réguler sa composition interne.

- il est bien connu que certaines espèces de copépodes (surtout les copépodes calanoides vivant aux hautes latitudes) ont la capacité d'accumuler des réserves de lipides provoquant ainsi une augmentation de leur rapport C/N.

Toutes ces divergences entre les cycles du carbone et de l'azote provoquent de profondes modifications sur l'évolution des écosystèmes. C'est notamment à partir de ces éléments que Lancelot & Billen (1985) déclarent qu'il est nécessaire de considérer à la fois les contenus en carbone et en azote de chaque compartiment modélisé (si l'azote est le seul nutriment limitant du système).

EcoMod 3 est un ensemble de modules qui ont été réalisés séparément pour étudier spécifiquement ce type de problèmes. Nous avons hésité à les rassembler car nous savions, dès le départ, que le modèle qui en résulterait (EcoMod 3) serait très complexe, et certainement trop complexe pour l'analyse des résultats du FLEX'76. Cependant, il était très intéressant de prendre ce risque pour étudier le comportement d'un tel modèle, pour comparer les résultats qu'il nous fournit avec ceux des modèles 'classiques' que nous avons présentés auparavant (EcoMod 1 et 2).

Essentiellement trois modules décrivent la structure de EcoMod 3:

- sous-modèle des nutriments et du phytoplancton
- sous-modèle du zooplancton
- sous-modèle POM-DOM-bactéries

Nous les décrirons dans cet ordre et nous expliquerons par la suite les connexions qui les unissent.

3.2.3.1 Sous-modèle des nutriments et du phytoplancton.

La structure de base de ce modèle est en fait rigoureusement identique à celle que l'on peut trouver dans EcoMod 2, les mêmes nutriments et les mêmes classes phytoplanctoniques sont utilisées. Les modifications que nous apporterons concernent essentiellement la structure interne du phytoplancton.

3.2.3.1.1 Structure et variables d'état.

Monod (1942) trouvait que la croissance bactérienne, limitée par une source de carbone, était une fonction hyperbolique de la concentration de ce substrat. L'équation de Michaelis-Menten qui est identique à cette fonction était alors utilisée pour décrire les limitations du phytoplancton par les nutriments. Cependant, Droop (1968), Caperon & Meyer (1972), Fush & al. (1972), Davis (1973), Eppley & Renger (1974), Harrison (1974) et Conway (1974) qui travaillaient de façon variée avec la vitamine B12, les nitrates, les silicates et les phosphates reportent que la croissance

ne peut pas être correctement décrite par les équations de Monod et de Michaelis-Menten. Un peu plus tard, Conway & al. (1976) démontrèrent que l'absorption et l'assimilation en terme d'azote ou de silice cellulaire ne sont pas couplés durant des expériences où de fortes concentrations de nutriments limitants sont ajoutées. Les données de De Manche & al. (1979) démontrent l'inefficacité de la cinétique de Michaelis-Menten pour le phytoplancton car les paramètres utilisés peuvent ne pas être constants sauf sous certaines conditions où les contrôles en retour, exercés par les constituants intracellulaires, sont inchangés ou absents.

La principale raison qui explique cette différence entre les cinétiques d'assimilation chez les bactéries et le phytoplancton est la présence, dans les cellules végétales, de réserves intracellulaires qui expliquent le découplage entre les processus d'absorption et d'assimilation. La croissance ne dépend pas directement des concentrations externes des nutriments mais surtout de ces réserves intracellulaires. Le phytoplancton, non limité par l'azote, accumule de l'azote intracellulaire sous plusieurs formes telles que les nitrates, l'ammonium, les acides aminés, les protéines, l'ARN et les pigments photosynthétiques. Quand la cellule devient limitée par l'azote, ces réserves peuvent être complètement épuisées, seul l'ADN reste constant (Dortch & al., 1984).

Quand une source en azote est ajoutée à des cultures de phytoplancton limitées en azote, cet azote est souvent plus vite absorbé qu'assimilé et ceci entraîne une accumulation de cet azote dans des pools intracellulaires (De Manche & al., 1979; Dortch, 1982; Collos, 1982). Chez certaines espèces, les réserves peuvent représenter 50 % de l'azote cellulaire total sous de telles conditions expérimentales (De Manche, 1979; Dortch, 1982, 1984). Cette diminution de l'assimilation est interprétée par une destruction des enzymes qui contrôlent l'assimilation quand le phytoplancton est limité par l'azote (Dortch, 1982).

Dortch (1982) émet l'hypothèse que cette capacité d'accumulation de l'azote dans des réservoirs intracellulaires est un moyen par lequel le phytoplancton est préservé des variations externes et parfois d'une croissance limitée. Le grand avantage d'un tel découplage entre l'absorption et l'assimilation est que la croissance, quand une limitation par l'azote survient, continue 3 jours après que la source externe soit épuisée et ce pour la plupart des espèces examinées par Dortch (1984). De Manche & al. (1979) observent ce phénomène mais la période est plus courte (24 h). Selon Dortch (1984), il est spécialement important de connaître le degré de limitation en azote à partir des caractéristiques intracellulaires plutôt qu'à partir des concentrations externes de l'azote. Dans son étude, les pools de nitrates et d'ammonium sont seulement présents quand le phytoplancton n'est pas limité par l'azote.

Si la présence de pools intracellulaires dans une population naturelle indique que l'azote n'est pas limitant, il ne faut pas conclure qu'une population est limitée si ces pools sont absents car toutes les espèces phytoplanctoniques n'ont pas la capacité d'accumuler des nutriments (Dortch, 1984).

A notre connaissance, un seul modèle tient compte de façon explicite des réservoirs internes du nitrate et de l'ammonium. Le modèle de De Manche & al. (1979) est complexe mais il a l'avantage de représenter de façon réaliste le découplage entre l'absorption et l'assimilation dans les cellules végétales. Dans ce modèle les réservoirs internes contrôlent à la fois les processus d'absorption et d'assimilation: si les réservoirs sont pleins, l'absorption est limitée mais l'assimilation peut devenir

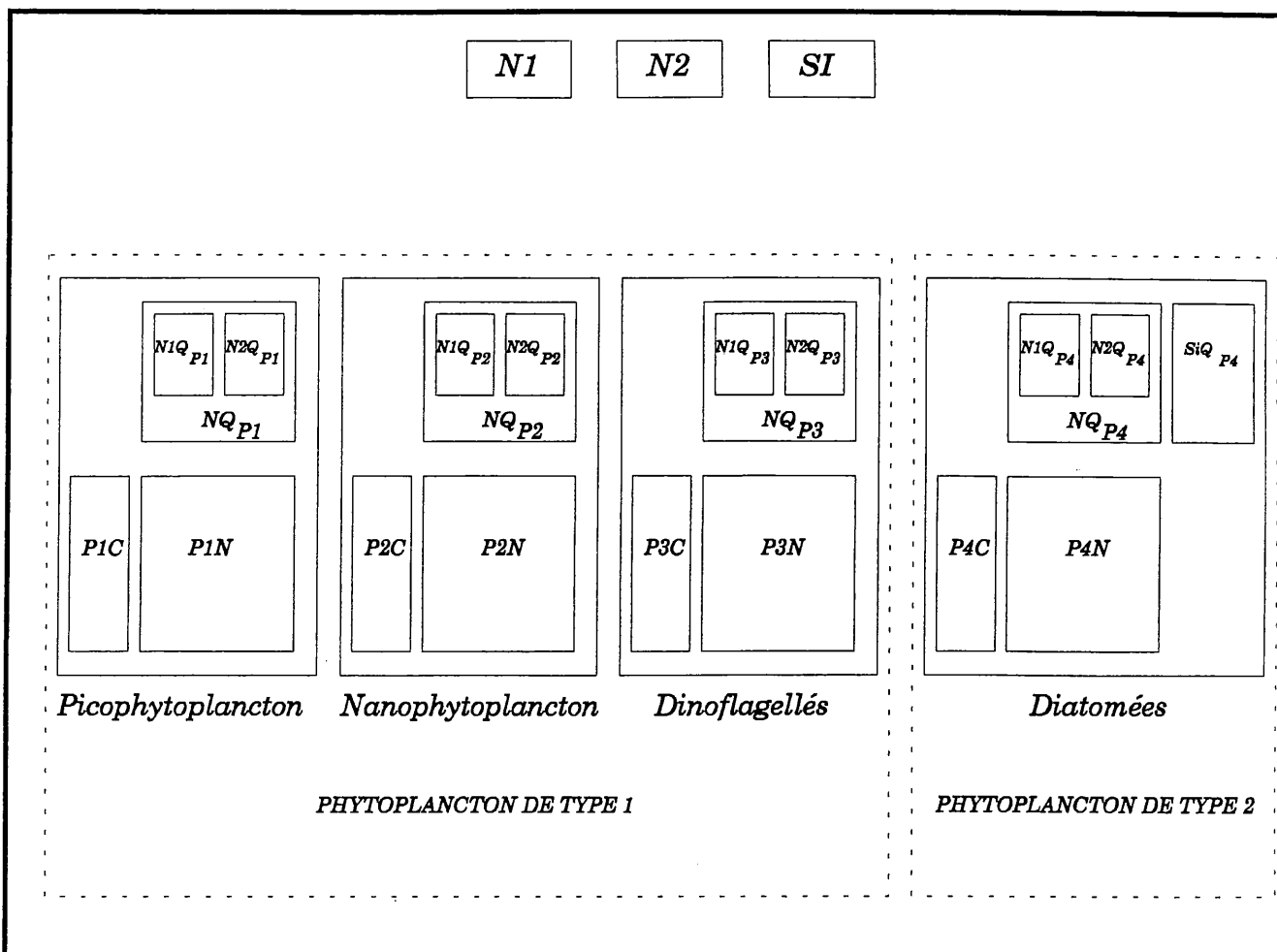
maximale et inversement si les réservoirs sont vides l'absorption ne peut être limitée que par les concentrations externes des nutriments mais l'assimilation est nulle. De plus la réduction intracellulaire des nitrates en ammonium est limitée par la quantité d'ammonium présent dans les cellules. Ce type de modèle présente l'énorme avantage de pouvoir expliquer les observations apparemment contradictoires qui ont été faites sur les absorptions des nitrates et de l'ammonium. Quand la concentration d'ammonium est supérieure à une valeur de $1 \mu\text{g at N/l}$, l'absorption des nitrates est inhibée alors que dans le cas d'une limitation par l'azote, les nitrates et l'ammonium sont absorbés simultanément (Dortch, 1982). Les simulations de De Manche & al. (1979) démontrent la nécessité de considérer les contrôles internes sur les processus d'absorption et de réduction.

Dans EcoMod 2, l'absorption et l'assimilation n'étaient pas découplés, nous avons utilisé la formulation donnée par Wroblevski (1977) pour représenter l'inhibition de l'ammonium sur l'absorption des nitrates. Cette inhibition dépendait des concentrations externes de l'ammonium et nous verrons qu'elle ne dépend en fait que des concentrations intracellulaires de l'ammonium. Dans EcoMod 3 nous essayerons d'obtenir une représentation beaucoup plus réaliste des différents processus qui contrôlent l'utilisation des nutriments par la cellule.

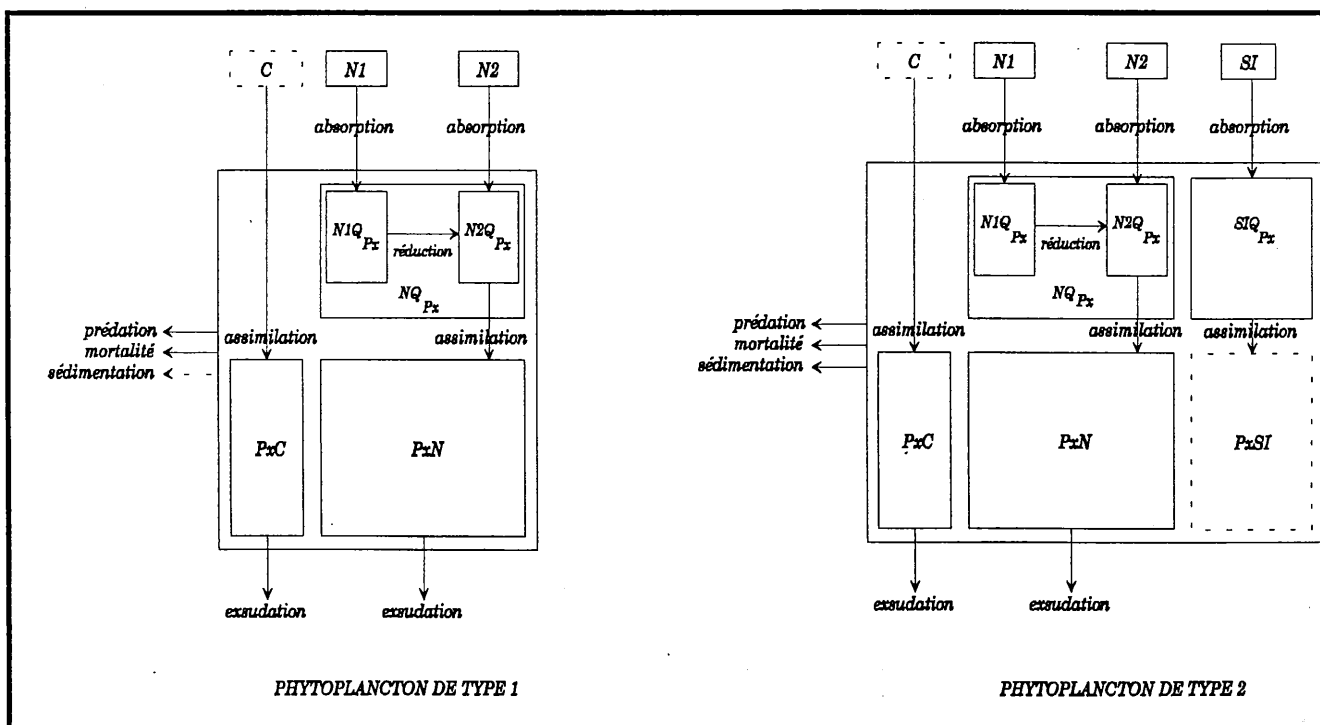
Le sous-modèle du phytoplancton est constitué de 20 variables d'état. Le schéma conceptuel est présenté par la figure 3.5. Le tableau 3.7 donne la liste des variables d'état, leurs symboles et leurs unités. Les mêmes nutriments (N1, N2, SI) sont en mesure de limiter la croissance du phytoplancton. Chaque phytoplancton de type 1 (figure 3.5) est constitué de quatre variables d'état: deux réservoirs intracellulaires sont utilisés pour simuler les pools internes de N1 et N2 (respectivement $N1Q_{Px}$ et $N2Q_{Px}$). La variable NQ_{Px} n'est pas une variable d'état mais elle représente la somme des réservoirs internes de l'azote. Cette quantité sera utilisée pour contrôler les concentrations internes des nutriments qui contiennent de l'azote. La biomasse du phytoplancton est décrite par deux variables d'état: le carbone organique particulaire (PxC) et l'azote organique particulaire (PxN). Cependant, il est important de souligner que ces deux variables d'état peuvent aussi contenir des matières organiques dissoutes et que le terme 'particulaire' peut paraître bien mal choisi. Sachant que la plus grande partie du matériel organique est sous forme particulaire dans le phytoplancton et que la distinction entre le particulaire et le dissous est une notion purement arbitraire, nous garderons ce terme dans ce cas précis.

Les diatomées (phytoplancton de type 2, figure 3.5) ont une variable d'état supplémentaire: un réservoir interne pour la silice (SIQ_{P4}). Les autres variables d'état sont équivalentes à celles que nous avons décrites précédemment.

Il peut paraître très surprenant d'avoir inclus des réservoirs internes pour le phytoplancton de petite taille, mais il est essentiel de garder la même structure de base quel que soit la taille du phytoplancton car nous émettons l'hypothèse que le découplage entre l'absorption et l'assimilation des nutriments est une caractéristique commune à toutes les espèces phytoplanctoniques et ce quel que soit leur taille. Nous avons construit ce modèle de telle façon que la taille des réservoirs soit complètement contrôlée et il est évident que les petites cellules auront de très petits réservoirs. Selon Shuter (1978) et Dortch & al. (1984), les plus grands réservoirs sont généralement trouvés chez les espèces de grande taille bien que la taille ne soit pas le seul facteur déterminant.



EcoMod 3. Figure 3.5: Variables d'état du phytoplancton et des nutriments.



EcoMod 3. Figure 3.6. Processus entre les variables d'état

Lancelot & al. (1986) notent la présence de pools intracellulaires pour le nanophytoplancton *Phaeocystis pouchetii* et ils constatent que le taux d'absorption des nitrates est toujours significativement plus haut que le taux d'assimilation ce qui suggère une accumulation de l'azote dans un réservoir.

Les interactions entre les variables d'état, pour les deux types de phytoplancton, sont décrites par la figure 3.6. C (le carbone inorganique dissous) et PxSI (la silice sous forme particulaire) ne sont pas des variables d'état mais ces symboles sont ajoutés afin de mieux comprendre l'origine du flux d'assimilation du carbone et la finalité du flux d'assimilation des silicates contenus dans le pool interne. Le fait de ne pas modéliser le carbone inorganique dissous (C) implique obligatoirement que cet élément ne peut pas limiter la croissance du phytoplancton. En d'autres termes nous supposons que la concentration externe de C est infinie. L'assimilation du carbone est directe, celles des nutriments sont, dans tous les cas, indirectes: tous les nutriments issus du milieu ambiant doivent nécessairement transiter via les pools internes. Selon le nutriment, deux ou trois étapes successives sont nécessaires avant que ce nutriment puisse être intégré dans le compartiment organique particulaire (PxN ou PxSI). Pour N2 et SI, le transfert du milieu externe vers le milieu interne au travers de la paroi cellulaire et du plasmalemme (absorption) et l'incorporation de ce nutriment dans une molécule organique (assimilation) sont nécessaires. Pour N1, une étape supplémentaire est requise car la cellule est incapable d'assimiler directement cet élément: N1 doit d'abord être réduit en N2.

Variables d'état	Symboles	Unités
Concentration externe des nitrates/nitrites	<i>N1</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration externe de l'ammonium	<i>N2</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration externe des silicates	<i>SI</i>	$\mu\text{g SI/l}$
Concentration du carbone particulaire dans le picophytoplancton	<i>P1C</i>	$\mu\text{g C/l}$
Concentration de l'azote particulaire dans le picophytoplancton	<i>P1N</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration interne de N1 dans le picophytoplancton	<i>N1Q_{P1}</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration interne de N2 dans le picophytoplancton	<i>N2Q_{P1}</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration du carbone particulaire dans le nanophytoplancton	<i>P2C</i>	$\mu\text{g C/l}$
Concentration de l'azote particulaire dans le nanophytoplancton	<i>P2N</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration interne de N1 dans le nanophytoplancton	<i>N1Q_{P2}</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration interne de N2 dans le nanophytoplancton	<i>N2Q_{P2}</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration du carbone particulaire dans les dinoflagellés	<i>P3C</i>	$\mu\text{g C/l}$
Concentration de l'azote particulaire dans les dinoflagellés	<i>P3N</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration interne de N1 dans les dinoflagellés	<i>N1Q_{P3}</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration interne de N2 dans les dinoflagellés	<i>N2Q_{P3}</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration du carbone particulaire dans les diatomées	<i>P4C</i>	$\mu\text{g C/l}$
Concentration de l'azote particulaire dans les diatomées	<i>P4N</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration interne de N1 dans les diatomées	<i>N1Q_{P4}</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration interne de N2 dans les diatomées	<i>N2Q_{P4}</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration interne de SI dans les diatomées	<i>SIQ_{P4}</i>	$\mu\text{g SI/l}$

EcoMod 3. Tableau 3.7: Variables d'état du sous-modèle nutriments-phytoplancton.

Dans cet état, les cycles du carbone et de l'azote sont tout à fait indépendants. La cellule possède des mécanismes de régulation interne très complexes qui permettent un couplage des cycles afin de conserver une composition biochimique compatible avec la vie. Tous les flux que nous venons de décrire existent réellement au niveau des cellules. Toute la difficulté sera de représenter correctement les contrôles qui permettront le couplage des cycles du carbone et de l'azote.

Deux flux supplémentaires décrivent l'exsudation des matières organiques dissoutes à partir des compartiments PxC et PxN (figure 3.6). La prédation, la mortalité et la sédimentation affecteront toutes les variables d'état qui décrivent l'état interne des cellules. La flèche en pointillé pour la sédimentation du phytoplancton de type 1 signifie que le picophytoplancton ne pourra pas sédimenter dans la colonne d'eau à cause de sa taille réduite, le nanophytoplancton et les dinoflagellés auront cette possibilité.

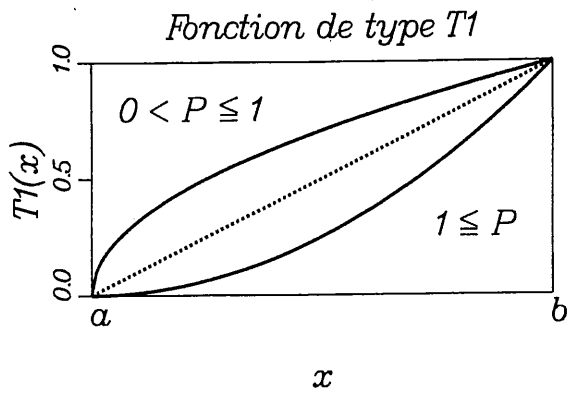
Nous allons maintenant décrire en détail la paramétrisation de tous les processus impliqués dans ce modèle. Avant cela, nous étudierons quelques types de limitation que nous utiliserons dans le calcul de ces processus.

3.2.3.1.2 Limitations couramment utilisées.

Les limitations que nous allons maintenant expliquer interviennent dans la plupart des processus considérés. La première de ces limitations n'est pas du tout spécifique, elle sera abondamment utilisée dans des contextes souvent différents, la seconde est une limitation par la température, la troisième est une limitation par la lumière qui interviendra dans les processus d'absorption et d'assimilation des nutriments.

3.2.3.1.2.1 Limitation de type T(x).

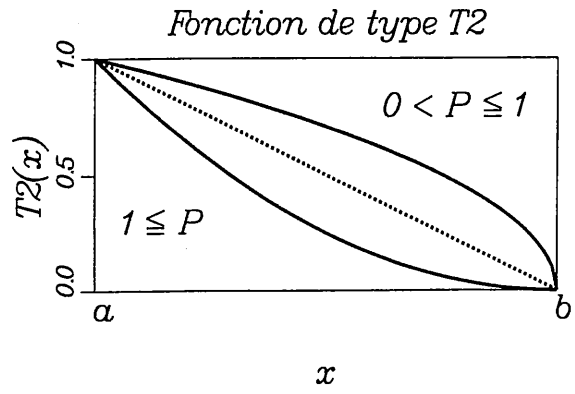
Très couramment, la fonction de Michaelis-Menten est utilisée pour limiter tel ou tel processus. Cette fonction se rapproche de façon asymptotique d'une valeur V_{max} quand x tend vers l'infini. Pour le modèle nous avons besoin d'une fonction qui soit capable de varier entre 0 et 1 (axe des ordonnées) entre deux valeurs finies a et b (axe des abscisses). En fait, nous utiliserons quatre limitations différentes, toutes basées sur le même principe et dont les caractéristiques sont rassemblées dans le tableau 3.8. La courbure de ces fonctions peut être modifiée par un paramètre P qui peut prendre une valeur de 0 à l'infini. Dans tous les cas, si $P=1$, les fonctions seront décrites par des droites. Afin d'avoir une idée de la courbure des fonctions qui décrivent ces limitations, nous calculons les valeurs de ces fonctions au centre de l'intervalle (a,b) . Deux nouvelles fonctions $G(P)$, qui ne dépendent plus que de P , nous permettront de connaître l'allure générale des limitations (tableau 3.9).



$$T1(x) = \left(\frac{x-a}{b-a} \right)^P$$

$$T1'(a) = 0$$

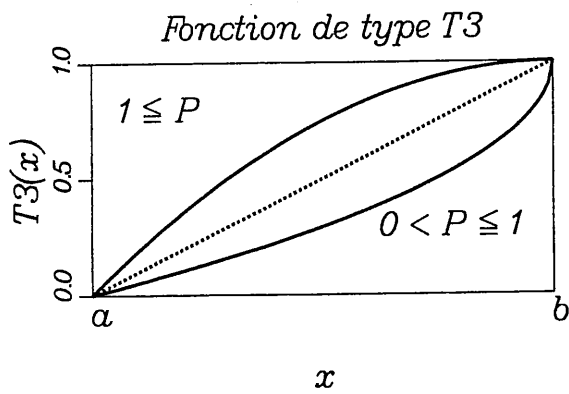
$$T1'(b) = P \cdot \left(\frac{1}{b-a} \right)$$



$$T2(x) = \left(\frac{b-x}{b-a} \right)^P$$

$$T2'(a) = -P \cdot \left(\frac{1}{b-a} \right)$$

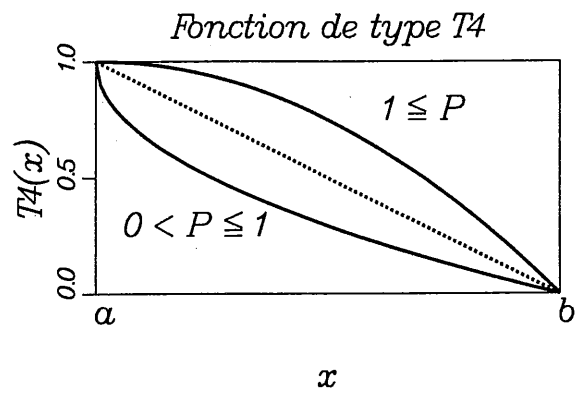
$$T2'(b) = 0$$



$$T3(x) = 1 - \left(\frac{b-x}{b-a} \right)^P$$

$$T3'(a) = P \cdot \left(\frac{1}{b-a} \right)$$

$$T3'(b) = 0$$



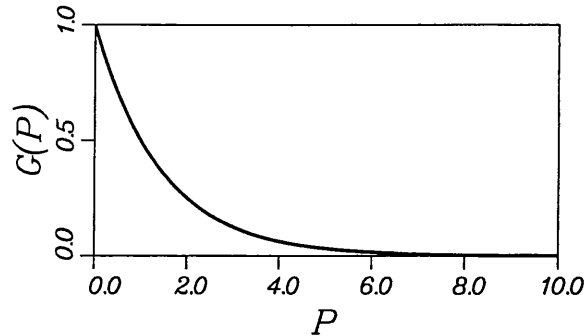
$$T4(x) = 1 - \left(\frac{x-a}{b-a} \right)^P$$

$$T4'(a) = 0$$

$$T4'(b) = -P \cdot \left(\frac{1}{b-a} \right)$$

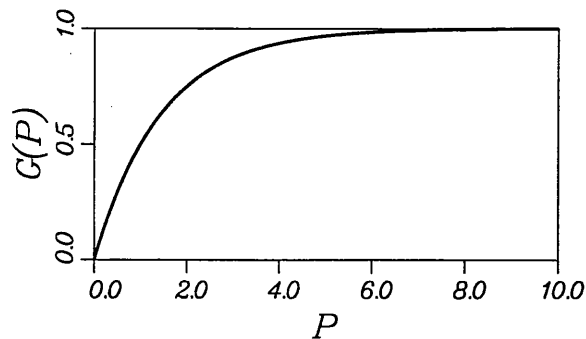
Limitations de type T1(x) ou T2(x)

$$T1\left(\frac{a+b}{2}\right) = T2\left(\frac{a+b}{2}\right) = G(P) = \left(\frac{1}{2}\right)^P$$



Limitations de type T3(x) ou T4(x)

$$T3\left(\frac{a+b}{2}\right) = T4\left(\frac{a+b}{2}\right) = G(P) = 1 - \left(\frac{1}{2}\right)^P$$



EcoMod 3. Tableau 3.9: Valeurs des limitations de type T(x) pour $x=(a+b)/2$.

3.2.3.1.2.2 Limitation par la température.

Cette limitation a déjà été utilisée pour les modèles EcoMod 1 et 2 (tableau 3.10). Les paramètres ont précédemment été expliqués et nous montrons simplement deux exemples de courbes déterminées par le paramètre β_{iPx} .

3.2.3.1.2.3 Lumière dans la colonne d'eau et limitation par la lumière.

L'atténuation de la lumière dans la colonne est calculée à partir de la même formule que nous avons utilisée pour EcoMod 1 et 2 (tableau 3.11). Cependant, quelques modifications ont été

apportées: un troisième coefficient d'atténuation est utilisé (att_3) pour simuler l'atténuation de la lumière en fonction des concentrations de POC (carbone organique particulaire) dans lequel le phytoplancton est exclu car l'effet de la concentration de la chlorophylle est déjà contenu dans le deuxième terme du coefficient d'extinction (tableau 3.11, (1)). Un avantage de ce type de modèle, par rapport aux modèles EcoMod 1 et 2, est que le calcul des concentrations de la chlorophylle a ne nécessite plus l'utilisation des rapports C/N du phytoplancton car EcoMod 3 calcule directement les concentrations en terme de carbone, seuls les rapports Chl a/C ($CHLsC_{px}$) sont requis (tableau 3.11, (2)). Le POC (Part(z)), phytoplancton exclu, est la somme de tous les autres composants particuliers du système: les bactéries (BACC), le nano- et le microzooplancton (Z1C et Z2C), les stages de développement de *Oithona similis* et de *Calanus finmarchicus* (OSxC et CFxC) et les détritiques (POMxC) (tableau 3.11, (3)). Ces constituants seront décrits plus tard.

La limitation a_p décrite dans le tableau 3.12 est du type ouvert-fermé, c'est à dire que si l'éclairement, à une profondeur donnée, n'est pas nul cette limitation sera de 1. Dans le cas contraire elle vaudra 0.

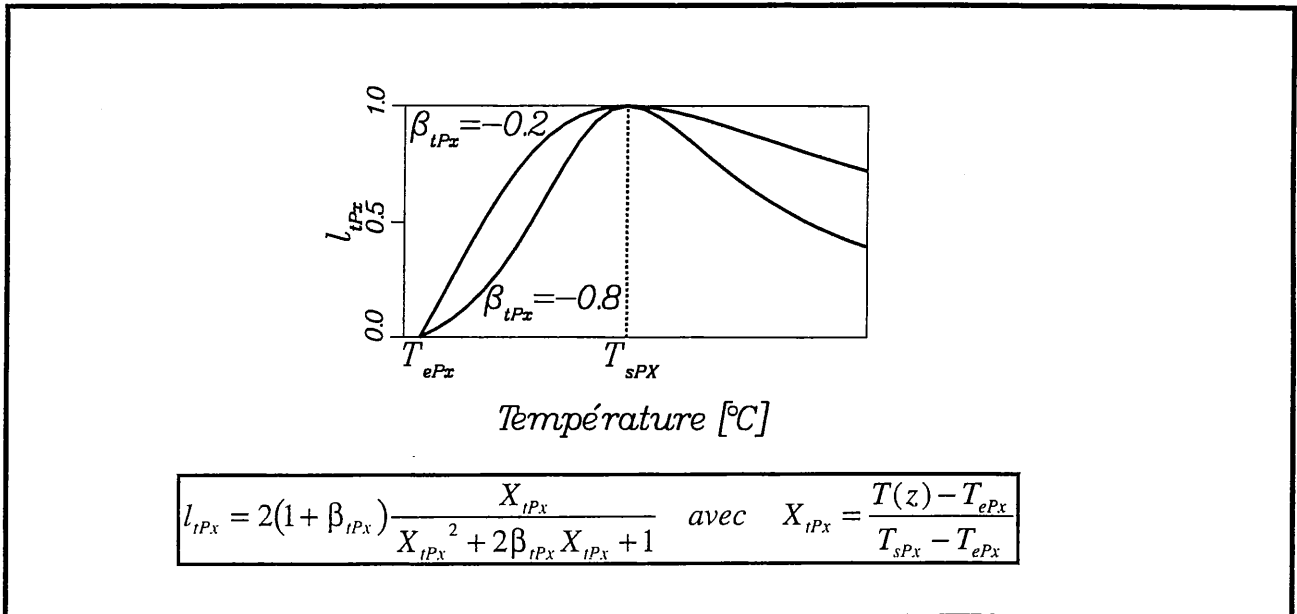
3.2.3.1.3 Phytoplancton de type 1.

Le phytoplancton de ce type est composé du pico-, du nanophytoplancton et des dinoflagellés. Nous décrirons successivement (figure 3.6) les processus pour l'absorption de N1 et N2, la réduction intracellulaire de N1 en N2 et les assimilations du carbone et de l'azote. L'exsudation, la mortalité et la sédimentation seront abordées après la description des processus spécifiques du phytoplancton de type 2. La prédation, qui entre dans le cadre des relations trophiques entre les proies et leurs prédateurs, sera expliquée dans le sous-modèle du zooplancton.

Très souvent nous évoquerons les expériences qui ont été réalisées avec des diatomées pour le phytoplancton de type 1. Nous supposons que les caractéristiques générales sur le découplage entre l'absorption et l'assimilation chez les diatomées sont similaires chez les autres espèces.

3.2.3.1.3.1 Taux d'assimilation net du carbone.

C'est certainement l'un des processus les plus complexes dans EcoMod 3. Cette complexité est justifiée par le fait que ce processus est à l'origine du calcul de la production primaire: l'analyse des résultats du FLEX'76 nous a permis de montrer à quel point les différentes estimations de cette grandeur étaient divergentes. Une description fine de ce processus nous permettra de tester différentes hypothèses, de comparer les résultats aux différentes estimations. Des structures plus simples, comme celles que nous avons décrites pour EcoMod 1 et 2, ont le désavantage d'être très rigides et d'être très éloignées des concepts actuels qui décrivent les mécanismes de la production primaire, définis à partir du cycle du carbone.



EcoMod 3. Tableau 3.10: Limitation par la température.

z	Profondeur au centre d'une maille	$(1) I(z) = I_0 \cdot e^{\left(-att1 \cdot z - att2 \int_0^z Chl(z) dz - att3 \int_0^z Part(z) dz\right)}$ $(2) Chl(z) = \sum_{x=1}^4 PxC \cdot CHLsC_{Px}$ $(3) Part(z) = BACC + Z1C + Z2C + \sum_{x=0}^{12} OSxC + \sum_{x=0}^{12} CFxC + \sum_{x=1}^5 POMxC$
$I(z)$	Eclairement à la profondeur z	
I_0	Eclairement de surface	
$Chl(z)$	Concentration de la chlorophylle a à la profondeur z	
$Part(z)$	Concentration du POC (carbone organique particulaire) sans le phytoplancton	

EcoMod 3. Tableau 3.11: Calcul de la lumière dans la colonne d'eau.

$$Si \ I(z) > 0 \quad a_p = 1$$

$$Si \ I(z) = 0 \quad a_p = 0$$

EcoMod 3. Tableau 3.12: Limitation par la lumière

Le taux d'assimilation net du carbone (taux qui tient compte de la respiration des cellules) est le produit d'un taux d'assimilation net maximal et de deux limitations qui décrivent les influences de la température ($I_{I_{P_x}}$) et de l'état physiologique des cellules (I_{NP_x}) sur ce processus (tableau 3.13, (1)).

Le calcul du taux d'assimilation net maximal dépend avant tout de la valeur du rapport C/N du phytopancton (CsN_{P_x}), grandeur variable dans le modèle. Le rapport P_xC/P_xN est choisi pour représenter le rapport C/N du phytoplancton: cette définition implique que les nutriments inorganiques contenus dans les réservoirs intracellulaires ne peuvent en aucun cas influencer la valeur de ce rapport qui ne tient compte que des constituants organiques de la cellule. Certaines contraintes sont imposées à ce rapport: on émet l'hypothèse qu'il existe deux limites invariables ($CsN_{min_{P_x}}$ et $CsN_{max_{P_x}}$) entre lesquelles ce rapport peut varier. On admet que cette gamme de variation correspond aux valeurs du rapport C/N qui sont compatibles avec la vie des cellules. Pour la limite inférieure de cette gamme de variation nous choisirons une valeur qui est proche du rapport C/N moyen des protéines phytoplanctoniques: ce rapport est de 3.3 (Di Tullio & Laws, 1983). Lancelot & Billen (1985) montrent que les concentrations d'azote inorganique, en milieu naturel ainsi que dans des cultures, influencent la variation du rapport C/N. Cependant, selon Dortch (1982) les variations du rapport C/N dans le phytoplancton sont davantage liées aux quantités de nutriments présents dans les cellules plutôt qu'aux concentrations externes de l'azote inorganique. Banse (1974) trouve qu'entre le début et la fin d'un bloom printanier le rapport C/N augmente approximativement par un facteur 3 et que la gamme de variation du rapport C/N est de 3.6 à 17.5 (rapports d'atomes). Il est apparemment difficile de détecter une telle variation en milieu naturel à cause des influences de la matière détritique qui peut avoir un rapport C/N différent. Dans le modèle, si le rapport C/N ainsi défini est supérieur à la limite inférieure, on considère que la cellule est en mesure d'assimiler le carbone par photosynthèse (tableau 3.13, (2)). Si cette condition n'est pas remplie, la photosynthèse s'arrête (tableau 3.13, (10)).

Dans le cas où le rapport C/N est supérieur à $CsN_{min_{P_x}}$, le taux d'assimilation net du carbone est calculé en utilisant les équations établies par Platt & al. (1980) (tableau 3.13, (2 à 7)). Les noms des variables utilisées, leurs symboles et leurs unités sont rassemblées dans le tableau 3.14. Les paramètres ainsi que leurs symboles, leurs unités et leurs valeurs sont regroupées dans le tableau 3.35. L'équation (3) (tableau 3.13) représente la courbe photosynthèse-lumière (PL) (figure 3.7). Cette équation est constituée de quatre termes: le nombre d'assimilation maximal ($P_{s_{P_x}}$) qui représente le maximum photosynthétique s'il n'y a pas de photoinhibition, la courbe PL sans l'effet de la photoinhibition ($1 - e^{-a}$) qui varie entre 0 et 1, une courbe décroissante qui est responsable de l'effet de la photoinhibition (e^{-b}) et la respiration (R_{P_x}). Seuls a et b dépendent de l'intensité lumineuse $I(z)$ (tableau 3.13, (4)).

Le paramètre de la photoinhibition β_{P_x} (tableau 3.13, (5)) est difficile à utiliser pour comparer les effets de la photoinhibition sur différentes courbes PL car il dépend du paramètre $P_{s_{P_x}}$ qui est une variable. Selon Platt & al. (1980), le paramètre $I_{b_{P_x}}$ qui a la dimension d'un flux de lumière ($\mu E/m^2/s$) est plus adapté pour décrire la photoinhibition. Howard & Joint (1989) ont mesuré les paramètres photosynthétiques pour deux gammes de tailles du phytoplancton ($< 1 \mu m$ et $> 1 \mu m$) et ils trouvent qu'il n'y a pas de photoinhibition pour des éclaircissements allant jusque $1000 \mu E/m^2/s$.

Taux d'assimilation net du carbone

(1)
$$\mu C_{Px} = \mu \max C_{Px} \cdot l_{NPx} \cdot l_{tPx}$$

• Calcul du taux d'assimilation maximal

(2) ♦ si $CsN_{Px} > CsN \min_{Px} \Rightarrow \mu \max C_{Px} = Pt_{Px} \cdot CHLsC_{Px}$

(3)
$$Pt_{Px} = Ps_{Px} \cdot (1 - e^{-a}) \cdot e^{-b} - R_{Px}$$

(4) avec
$$a = \frac{\alpha_{Px} \cdot I(z)}{Ps_{Px}} \quad b = \frac{\beta_{Px} \cdot I(z)}{Ps_{Px}}$$

(5)
$$\beta_{Px} = \frac{Ps_{Px}}{Ib_{Px}}$$

(6)
$$R_{Px} = res_{Px} \cdot Pm_{Px}$$

(7)
$$Pm_{Px} = Ps_{Px} \cdot \left(\frac{\alpha_{Px}}{\alpha_{Px} + \beta_{Px}} \right) \cdot \left(\frac{\beta_{Px}}{\alpha_{Px} + \beta_{Px}} \right)^{\frac{\beta_{Px}}{\alpha_{Px}}}$$

⇒ Variations journalières:

(8)
$$Ps_{Px} = bml_{Px} + ba1_{Px} \cdot (2^{-n1_{Px}}) \cdot \left[1 + \cos\left(\frac{2\pi}{24}\right) \cdot (t - bp1_{Px}) \right]^{n1_{Px}}$$

(9)
$$\alpha_{Px} = bm2_{Px} + ba2_{Px} \cdot (2^{-n2_{Px}}) \cdot \left[1 + \cos\left(\frac{2\pi}{24}\right) \cdot (t - bp2_{Px}) \right]^{n2_{Px}}$$

(10) ♦ si $CsN_{Px} \leq CsN \min_{Px} \Rightarrow \mu \max C_{Px} = 0$.

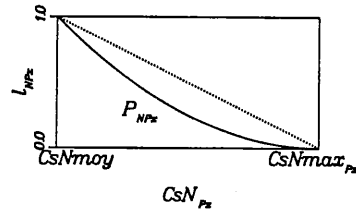
• Calcul des limitations

* l_{NPx}

♦ si $CsN_{Px} < CsNmoy$ alors $l_{NPx} = 1$

♦ si $CsNmoy \leq CsN_{Px} \leq CsN \max_{Px}$ ⇒ limitation de type T2(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

$$\begin{cases} x = CsN_{Px} = \frac{Px C}{Px N} \\ a = CsNmoy \\ b = CsN \max_{Px} \\ P = P_{NPx} \end{cases}$$

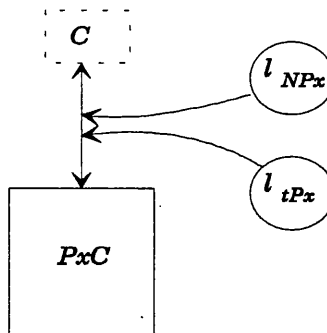


♦ si $CsN \max_{Px} < CsN_{Px}$ alors $l_{NPx} = 0$

* l_{tPx}

limitation par la température (tableau 3.10)

• Diagramme



EcoMod 3. Tableau 3.13: Taux d'assimilation net du carbone.

De la même façon, Kana & Glibert (1987) montrent que la croissance de *Synechococcus* (cyanobactéries) est possible jusqu'à un éclaircissement de $2000 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$, mais les périodes d'adaptation étaient très longues. A l'opposé, Platt & al. (1980) constatent que la photoinhibition varie fortement avec la profondeur et l'heure du jour et que le paramètre $I_{b_{px}}$ peut alors être utile pour caractériser l'état physiologique du phytoplancton. Les résultats de Platt & al. (1983) indiquent que le picophytoplancton est adapté à de plus faibles éclaircissements que les autres phytoplanctons de grandes tailles. La gamme de variation du paramètre $I_{b_{px}}$ est de 370 à $4200 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ (Platt & al., 1980) ce qui correspond à une gamme approximative de 1702 à $19320 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ en utilisant le facteur de conversion de McCree (1972) ($1 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2} = 4.6 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) valable pour la gamme des longueurs d'onde photosynthétiquement actives (PAR). Quand nous tiendrons compte des variations journalières des paramètres de la courbe PL nous verrons que la photoinhibition est moins importante pendant le jour que pendant la nuit car il est reconnu que cette photoinhibition est un phénomène qui dépend du temps (Kok, 1956; Harris & Piccinin, 1977).

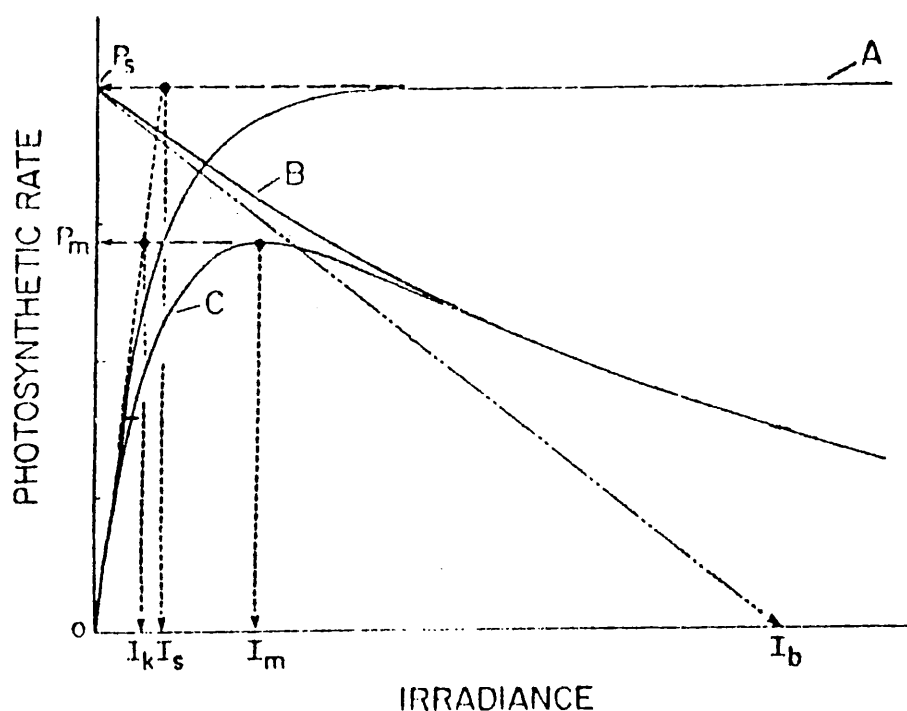


Figure 3.7: courbe photosynthèse-lumière et les différents paramètres. P_s : nombre d'assimilation maximal. P_m : productivité maximale. D'après Platt & al. (1980).

La respiration (tableau 3.13, (6)) est une fraction (res_{px}) de la productivité maximale (Pm_{px}). Cette grandeur a pour effet d'abaisser toute la courbe PL vers les valeurs négatives de l'axe des ordonnées. Pour un faible niveau d'éclaircissement, le taux d'assimilation net maximal du carbone devient négatif. Selon MacCaull & Platt (1977), les variations de la respiration semblent aléatoires. La fraction respirée de Pm_{px} est très variable, elle est de 4 % pour Platt & Jassby (1976). Subba Rao (1969) trouvent une gamme de 8-25 % alors que Humphrey & Subba Rao (1967)

déterminent une gamme encore plus large (16-100%), mais globalement les plus hautes valeurs correspondent aux populations les plus âgées.

Variables	Symboles	Unités
Taux d'assimilation net du carbone	μC_{Px}	j^{-1}
Taux d'assimilation net maximal du carbone	$\mu \max C_{Px}$	j^{-1}
Limitation par le rapport C/N du phytoplancton	l_{NPx}	sd
Rapport C/N du phytoplancton	CsN_{Px}	$\mu g C / \mu g N$
Nombre d'assimilation net	Pt_{Px}	$\mu g C (\mu g Chl a)^{-1} j^{-1}$
Nombre d'assimilation maximal	Ps_{Px}	$\mu g C (\mu g Chl a)^{-1} j^{-1}$
Respiration	R_{Px}	$\mu g C (\mu g Chl a)^{-1} j^{-1}$
Pente de la courbe photosynthèse-lumière	α_{Px}	$\mu g C (\mu g Chl a)^{-1} j^{-1} (\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$
Paramètre de la photoinhibition	β_{Px}	$\mu g C (\mu g Chl a)^{-1} j^{-1} (\mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1})$
Productivité maximale	Pm_{Px}	$\mu g C (\mu g Chl a)^{-1} j^{-1}$
Heure du jour	t	h

EcoMod 3. **Tableau 3.14:** Variables pour le calcul du taux d'assimilation net du carbone.

Pm_{Px} (productivité maximale) est une fonction des processus enzymatiques de la photosynthèse et il dépend de nombreux facteurs comme la température (Eppley, 1972), les nutriments (Glover, 1980), l'histoire lumineuse de la cellule (Beardall & Morris, 1976), l'heure du jour (MacCaull & Platt, 1977), la taille des cellules (Malone, 1980; Platt & al., 1983; Howard & Joint, 1989). La pente de la courbe PL (α_{Px}) est une fonction des processus photochimiques de la photosynthèse et elle dépend de la capacité des cellules à capturer la lumière incidente (Côté & Platt, 1983). Cette pente dépend non seulement de la taille des cellules (Taguchi, 1976, 1981; Platt & al., 1983; Howard & Joint, 1989) mais aussi de la composition en pigments photosynthétiques (Halldal, 1970), de l'adaptation aux conditions lumineuses (Yentsch & Lee, 1966), de la qualité de la lumière (Wallen & Geen, 1971) et des limitations par les nutriments.

Selon Platt & Jasby (1976), Pm_{Px} a une valeur moyenne de $117.6 \mu g C (\mu g Chl a)^{-1} j^{-1}$ avec une gamme allant de 17.52 à $595.2 \mu g C (\mu g Chl a)^{-1} j^{-1}$. Les estimations de Forbes & al. (1986) fournissent une gamme de 120 à $295.2 \mu g C (\mu g Chl a)^{-1} j^{-1}$ pour Pm_{Px} .

Ces derniers auteurs donnent une gamme de 1.0 à $1.9 \mu g C (\mu g Chl a)^{-2} j^{-1} (\mu E m^{-2} s^{-1})^{-1}$ pour α_{Px} . En milieu naturel, les mesures des paramètres photosynthétiques ne sont pas du tout évidentes car, comme nous l'avons vu auparavant, beaucoup de facteurs sont susceptibles d'influencer ces valeurs.

Pm_{Px} et α_{Px} sont positivement corrélés (Platt & Jassby, 1976; Harding & al., 1982, 1983; Côté & Platt, 1983) et chacun de ces paramètres est négativement corrélé avec le volume des cellules phytoplanctoniques (Côté & Platt, 1983). Les paramètres que nous avons choisis suivent cette tendance, c'est à dire que les plus petites cellules auront les valeurs les plus élevées (tableau 3.35).

$P_{s_{P_x}}$ (nombre d'assimilation maximal) et α_{P_x} (pente de la courbe PL) auraient pu être gardés constants, mais il est actuellement reconnu que ces paramètres de la courbe PL varient selon l'heure du jour et qu'ils présentent des maximums en fin de matinée ou vers midi (Prézelin & Matlick, 1980; Kana & al., 1985; Forbes & al., 1986). L'influence des variations journalières de la courbe PL sur la production primaire pourra être quantifiée. Ces variations journalières sont simulées en utilisant la courbe définie par MacCaull & Platt (1977) (tableau 3.13, (8 et 9). La figure 3.8 donne deux exemples de ces courbes pour montrer l'influence des paramètres $n1_{P_x}$ ou $n2_{P_x}$ sur la courbure. Forbes & al. (1986) ajustent leurs mesures des paramètres de la courbe PL en utilisant des facteurs de courbure $n1_{P_x}$ et $n2_{P_x}$ respectivement égaux à 2 et 1. L'avantage de cette formulation est que l'on peut très facilement enlever les effets de cette variation journalière en annulant les paramètres $ba1_{P_x}$ et $ba2_{P_x}$ (amplitudes) et en augmentant de façon appropriée les valeurs de $bm1_{P_x}$ et de $bm2_{P_x}$ (valeurs minimales). De cette façon, $P_{s_{P_x}}$ et α_{P_x} deviennent constants. Quand nous prendrons en compte les variations journalières de ces paramètres, nous admettrons que les valeurs minimales ($bm1_{P_x}$ et $bm2_{P_x}$) et les amplitudes ($ba1_{P_x}$ et $ba2_{P_x}$) du nombre d'assimilation maximal et de la pente initiale sont égaux dans chaque classe de taille du phytoplancton (tableau 3.35). Ceci est à peu près confirmé par les résultats de Forbes & al. (1986) qui trouvent que la valeur minimale et la phase représentent respectivement 46 % et 44 % du nombre d'assimilation maximal. Les valeurs pour la pente initiale sont de 50 % pour la valeur minimale et de 36 % pour l'amplitude.

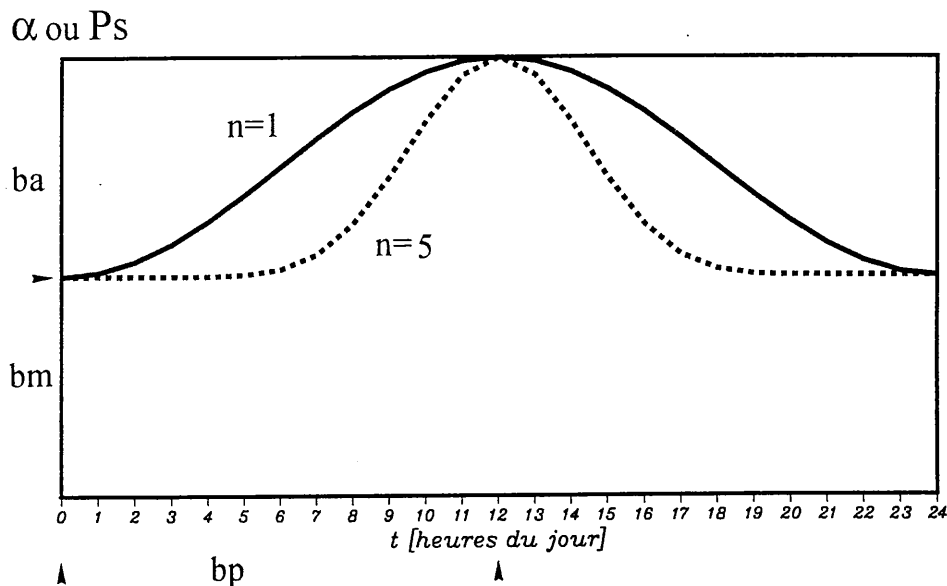


Figure 3.8: variations journalières des paramètres photosynthétiques.

Un bon moyen de rassembler toutes ces idées est de calculer le taux d'assimilation net maximal ($\mu_{maxC_{P_x}}$) en fonction de l'heure du jour et de l'éclairement (figure 3.9). Les paramètres que nous avons utilisés pour réaliser ce graphique sont choisis arbitrairement, mais dans les limites du raisonnable, afin de montrer un exemple concret des conséquences de cette paramétrisation.

Chaque moment de la journée est caractérisé par une courbe PL spécifique, la productivité maximale ($P_{m_{P_x}}$) se situe aux environs de $500 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$. Sous cette valeur, le taux d'assimilation net maximal est limité par le faible niveau de l'éclairement; au-dessus de cette valeur il est limité par un excès de l'éclairement (photoinhibition). Quand la cellule phytoplanctonique est à l'obscurité (pendant la nuit et/ou en profondeur), $\mu_{\text{max}}C_{P_x}$ devient négatif. On peut constater que la respiration est maximale vers midi et on peut interpréter cette augmentation comme une conséquence de la photorespiration.

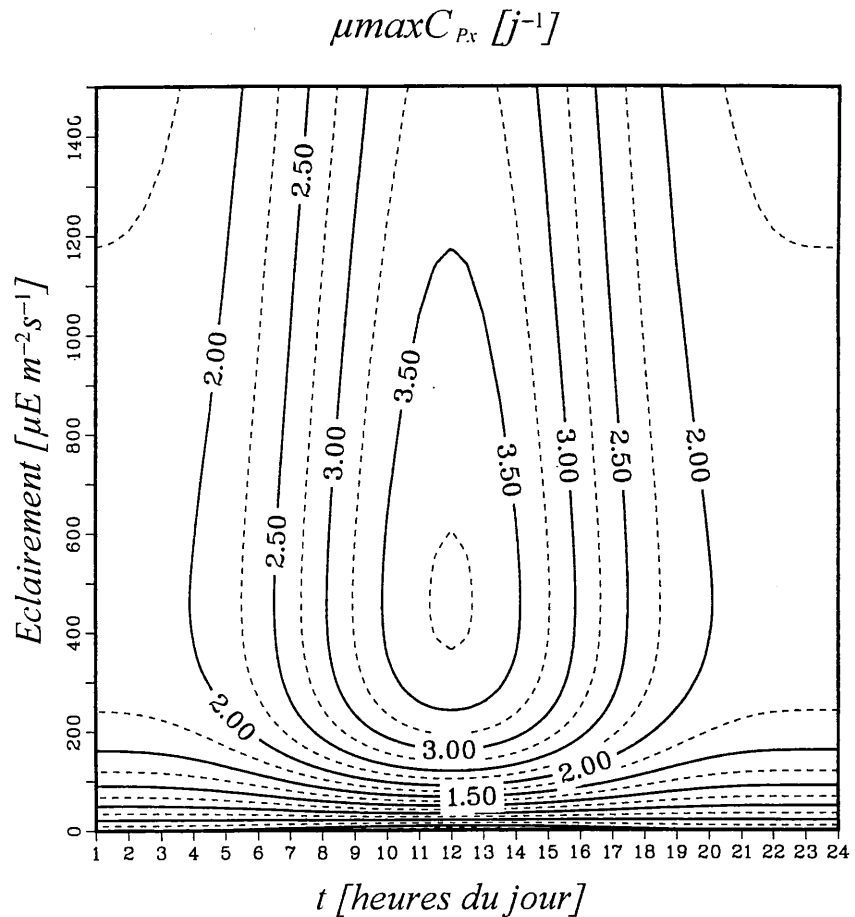


Figure 3.9: Taux d'assimilation net du carbone en fonction de l'heure du jour et de l'éclairement.

Le rapport C/N du phytoplancton (CsN_{P_x}) sera considéré, tout au long de cette étude, comme l'indicateur de l'état physiologique d'une cellule végétale. Quand une cellule est limitée par les nutriments qui contiennent de l'azote, le rapport C/N augmente et cette augmentation s'accompagne d'une détérioration de son état physiologique. Certains indicateurs, comme le rapport acides aminés/protéines, sont considérés comme plus représentatifs de la santé d'une cellule (Dortch & al., 1984) mais la représentation de ces compartiments auraient grandement accru la complexité du modèle. Très souvent nous utiliserons cet indicateur en supposant que la composition biochimique d'une cellule est capable d'influencer la plupart des processus impliqués.

Nous avons déjà défini les limites inférieure et supérieure de la gamme de variation du rapport CsN_{Px} : nous considérerons que plus le rapport C/N d'une cellule se rapprochera de ces limites, plus la santé de la cellule sera mauvaise. Ce concept nous oblige à définir un autre rapport C/N ($CsNmoy$), obligatoirement compris entre $CsNmin_{Px}$ et $CsNmax_{Px}$, qui correspondra à un état physiologique idéal. Une déficience en azote ou une limitation par la lumière entraînera obligatoirement une déviation par rapport à cet état de croissance idéal. Cette déviation aura des répercussions sur les processus de la cellule.

La limitation l_{NPx} (tableau 3.13) est un exemple des contrôles que nous utiliserons pour coupler les cycles du carbone et de l'azote. Dans le cas d'une déficience en carbone, la cellule cherchera à assimiler du carbone et donc le taux d'assimilation net du carbone ne sera pas limité par l_{NPx} : c'est par exemple le cas d'une cellule qui serait située à une profondeur où les nutriments sont abondants et où l'éclairement serait le facteur limitant. Dans le cas d'une déficience en azote (haut rapport CsN_{Px}), les concentrations des protéines et des pigments photosynthétiques diminuent mais il y a aussi une augmentation des produits de stockage tel que les carbohydrates et les lipides (Moal & al., 1987). Parmi les protéines dont les concentrations diminuent pendant une limitation par l'azote, on trouve la ribulose 1-5 carboxylase (RuBPC) qui est l'une des enzymes majeures impliquées dans la fixation du carbone. Cette enzyme peut représenter jusqu'à 50 % des protéines solubles et elle constitue un réservoir d'azote (Huffaker & Peterson, 1974; Dortch & al., 1984). La limitation l_{NPx} essaiera de simuler l'influence des diminutions des concentrations des pigments photosynthétiques et des protéines: quand CsN_{Px} tend vers $CsNmax_{Px}$, l_{NPx} tend vers 0 et l'assimilation du carbone diminue. Nous avons vu antérieurement que la chlorophylle était aussi un moyen par lequel la cellule pouvait accumuler de l'azote. Ce type de réserve représente moins de 1 % de l'azote cellulaire total mais quand une limitation en azote survient, la concentration de chlorophylle a diminué considérablement et cette diminution a un rôle majeur sur la photosynthèse (Dortch & al., 1984). Cette diminution de la concentration de chlorophylle est accompagnée d'une réduction de la taille et du nombre des unités photosynthétiques (Perry & al., 1981).

L'influence de la température sur le taux d'assimilation du carbone est réalisée par la limitation l_{TPx} (tableau 3.13). Certains auteurs trouvent une dépendance linéaire de Pm_{Px} avec la température comme Ichimura (1967), Mandelli & al. (1970), Stadelma & al. (1974) ou Platt & Jassby (1976) alors que d'autres trouvent une dépendance logarithmique comme Williams & Murdoch (1966) ou Eppley (1972). Takahashi & al. (1973) trouvent une dépendance convexe et positive entre 0 et 15°C et cette dépendance devient négative au-dessus de 17°C. Vu la variété des relations qui décrivent la dépendance entre Pm_{Px} et la température nous conserverons le même type de limitation que nous avons utilisée pour EcoMod 1 et 2.

3.2.3.1.3.2 Taux d'absorption de N1.

L'absorption d'un nutriment est définie comme la prise de ce nutriment par les plantes, à partir du milieu externe (De Manche & al., 1979). Il semblerait que l'absorption des nitrates soit un processus qui nécessite une source d'énergie (sous forme d'ATP) pour transférer les ions à travers la membrane cellulaire (Falkowski, 1975; Myklestad, 1977). Dans le modèle, le taux d'absorption

de N1 est le produit d'un taux maximal d'absorption et de plusieurs limitations (tableau 3.15). Les noms des variables utilisées, leurs symboles et leurs unités sont rassemblées dans le tableau 3.16. Les paramètres ainsi que leurs symboles, leurs unités et leurs valeurs sont regroupées dans le tableau 3.35.

Variables	Symboles	Unités
Taux d'absorption de N1	a_{N1Px}	j^{-1}
Limitation par N1	l_{aN1Px}	<i>sd</i>
Limitation par le réservoir interne total	l_{aqNPx}	<i>sd</i>
Limitation par le réservoir interne de l'ammonium (inhibition)	l_{bqNPx}	<i>sd</i>
Limitation par le rapport C/N du phytoplancton	b_{Px}	<i>sd</i>
Concentration du réservoir interne total des nutriments contenant de l'azote	NQ_{Px}	$\mu\text{g N/l}$
Concentration minimale du réservoir interne total des nutriments contenant de l'azote	$NQ_{mi Px}$	$\mu\text{g N/l}$
Concentration maximale du réservoir interne total des nutriments contenant de l'azote	$NQ_{ma Px}$	$\mu\text{g N/l}$

EcoMod 3. **Tableau 3.16:** Variables pour le calcul du taux d'absorption de N1. *sd*: sans dimension.

l_{aN1Px} est la limitation couramment utilisée pour décrire l'influence des concentrations externes des nutriments sur le taux d'absorption, cette limitation est décrite par une cinétique de Michaelis-Menten. Dans des expériences avec des cultures, Caperon & Meyer (1972) et Eppley & Renger (1974) ont montré que l'absorption reflétait le préconditionnement des populations. Quand une quantité importante de nutriments limitants est ajoutée à une culture, trois phases d'absorption peuvent être observées: une absorption très rapide de ce nutriment (Vs), une absorption contrôlée par le milieu intracellulaire de la cellule (Vi) et une absorption contrôlée par le milieu externe (Ve) (Conway & al., 1976; Conway & Harrison, 1977; Demanche & al., 1979; Dortch, 1982). Dans tous les cas, l'absorption Vs est d'autant plus grande que le réservoir intracellulaire est vide ce qui implique un contrôle du milieu intracellulaire sur les processus d'absorption si les réservoirs se remplissent. La limitation l_{aN1Px} est en mesure de reproduire une absorption rapide d'un nutriment qui n'est plus limitant mais la vitesse d'absorption ne pourra jamais être aussi élevée que celles qui ont été mesurées car la structure de notre modèle ne le permet pas: la représentation d'une absorption très rapide nécessite la modélisation des acides aminés qui contrôle en retour le taux d'absorption maximal pendant l'absorption Vs (De Manche & al., 1979). Selon ces auteurs, le temps nécessaire pour que le réservoir se remplisse est de l'ordre de quelques heures mais la plus grande partie du réservoir est remplie pendant les premières minutes. Les populations qui ne sont pas limitées par un nutriment ne montrent pas les différentes absorptions Vs, Vi et Ve.

L'accumulation des nutriments dans les réservoirs cellulaires ne peut être expliquée que par une différence dans les niveaux d'absorption et d'assimilation (Conway & al., 1976). Nous sommes très intéressés par l'impact d'un tel découplage sur l'évolution de l'écosystème. Le modèle mathématique est un outil avec lequel on peut étudier l'importance de ce découplage pour voir si une telle structure est capable d'influencer de façon notable le développement du phytoplancton et les phénomènes de compétition.

Taux d'absorption de N1

$$a_{N1Px} = a \max_{NPx} \cdot \min(l_{aN1Px}, l_{aqNPx}, l_{bqNPx}) \cdot l_{tPx} \cdot a_P \cdot b_{Px}$$

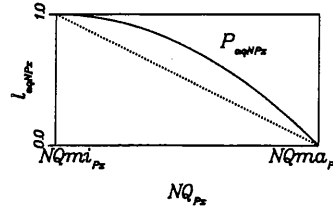
• Calcul des limitations

* $l_{aN1Px} = \frac{N1}{K_{N1Px} + N1}$

* l_{aqNPx} ♦ si $NQ_{Px} < NQmi_{Px}$ alors $l_{aqNPx} = 1$

♦ si $NQmi_{Px} \leq NQ_{Px} \leq NQma_{Px} \Rightarrow$ limitation de type T4(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

$$\begin{cases} x = NQ_{Px} = N1Q_{Px} + N2Q_{Px} \\ a = NQmi_{Px} = NKmi_{Px} \cdot PxN \\ b = NQma_{Px} = NKma_{Px} \cdot PxN \\ P = P_{aqNPx} \end{cases}$$

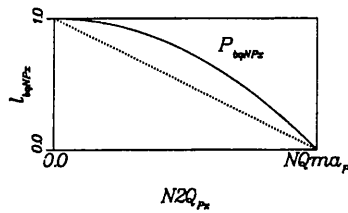


♦ si $NQma_{Px} < NQ_{Px}$ alors $l_{aqNPx} = 0$

* l_{bqNPx} ♦ si $N2Q_{Px} < 0$ alors $l_{bqNPx} = 1$

♦ si $0 \leq N2Q_{Px} \leq NQma_{Px} \Rightarrow$ limitation de type T4(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

$$\begin{cases} x = N2Q_{Px} \\ a = 0 \\ b = NQma_{Px} = NKma_{Px} \cdot PxN \\ P = P_{bqNPx} \end{cases}$$



♦ si $NQma_{Px} < N2Q_{Px}$ alors $l_{bqNPx} = 0$

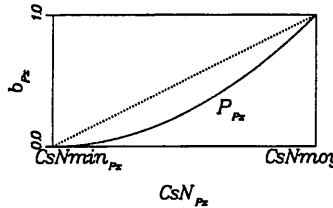
* l_{tPx} limitation par la température (tableau 3.10)

* a_P limitation par la lumière (tableau 3.12)

* b_{Px} ♦ si $CsN_{Px} < CsN \min_{Px}$ alors $b_{Px} = 0$

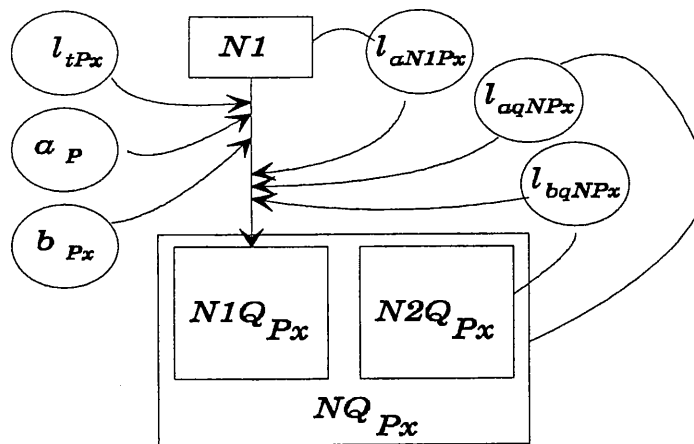
♦ si $CsN \min_{Px} \leq CsN_{Px} \leq CsNmoy \Rightarrow$ limitation de type T1(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

$$\begin{cases} x = CsN_{Px} = \frac{Px C}{Px N} \\ a = CsN \min_{Px} \\ b = CsNmoy \\ P = P_{Px} \end{cases}$$



♦ si $CsNmoy < CsN_{Px}$ alors $b_{Px} = 1$

• Diagramme



EcoMod 3. Tableau 3.15: Taux d'absorption de N1.

La concentration NQ_{Px} représente la somme des concentrations de $N1Q_{Px}$ et $N2Q_{Px}$ dans la cellule. Les concentrations minimale et maximale ($NQmi_{Px}$ et $NQma_{Px}$), du réservoir interne de tous les nutriments qui contiennent de l'azote, seront définies comme des fractions ($NKmi_{Px}$ et $NKma_{Px}$) de PxN (azote organique particulaire). Ces valeurs peuvent être comparées au quota de subsistance et au quota maximal que d'autres auteurs ont utilisés. PxN , dans notre modèle, représente l'indicateur de biomasse à partir duquel nous calculons la taille des réservoirs et il est évident que nous aurions pu choisir PxC et que les résultats auraient été différents. Les concentrations de NQ_{Px} devront nécessairement rester entre les deux limites imposées ($NQmi_{Px}$ et $NQma_{Px}$). Des réservoirs internes ont été observés pour les nitrates (Eppley & Coatsworth, 1968; Conover, 1975) et pour l'ammonium (Thomas & Krauss, 1955; Eppley & Rogers, 1970; Lui & Roels, 1972). La concentration maximale du réservoir des nitrates était de 1.3 fois la concentration de l'azote particulaire dans les cellules de *Skeletonema costatum* (De Manche & al., 1979) ce qui représentait approximativement 55 % de l'azote cellulaire total. Pour les diatomées, la concentration maximale du réservoir des nitrates augmente avec la taille de l'organisme (Dortch & al., 1984). Selon Dortch & al. (1979), les populations limitées par l'azote ont un réservoir très petit, il peut aller de 0 à quelques pourcents de l'azote cellulaire total. Le rapport du quota cellulaire maximal sur le quota cellulaire minimal est très variable selon l'espèce (Dortch & al., 1984).

Cette structure implique un contrôle strict des flux entrants et sortants qui affectent le réservoir total interne de l'azote. La limitation l_{aqNPx} empêche la cellule de dépasser sa capacité de stockage des nutriments qui proviennent du milieu extérieur. Cette limitation essaye de reproduire l'absorption contrôlée par le milieu intracellulaire (V_i) et qui est décrite par Conway & al. (1976): les valeurs de V_i augmentent quand les réserves intracellulaires diminuent. Il est important de remarquer que c'est NQ_{Px} et non $N1Q_{Px}$ qui est en mesure de limiter l'entrée de $N1$ car nous supposons qu'il n'existe pas des concentrations minimale et maximale pour chaque type de nutriment à l'intérieur de la cellule. En d'autres termes la cellule tente de remplir son réservoir quel que soit la source d'azote ($N1$ ou $N2$).

Cependant, pour des raisons énergétiques, la cellule préfère $N2$ à $N1$ et l'absorption de $N1$ sera contrôlée par la concentration interne de $N2Q_{Px}$ au sein du réservoir total. La limitation l_{bqNPx} mime l'effet d'une inhibition par l'ammonium interne sur l'absorption de $N1$, cette notion implique que $N1$ et $N2$ ne sont pas des sources équivalentes d'azote pour la cellule. Après avoir ajouté des nitrates et de l'ammonium dans une culture de *Skeletonema costatum* (diatomée) limitée par l'azote, De Manche & al. (1979) observent tout d'abord une forte absorption des nitrates qui s'accumule dans le réservoir interne. Après cette absorption très rapide des nitrates, l'absorption et l'assimilation des nitrates cessent jusqu'à ce que l'ammonium présent soit utilisé. Après que l'ammonium ait été épuisé, l'assimilation des nitrates était observée.

La limitation par la température l_{IPx} a déjà été évoquée dans le calcul du taux d'assimilation du carbone. Cette limitation intervient dans la plupart des processus et n'est pas en mesure d'influencer le rapport CsN_{Px} car elle modifie de façon équivalente le taux d'assimilation du carbone, les taux d'absorption, de réduction et d'assimilation de nutriments qui contiennent de l'azote.

La limitation a_p empêche l'absorption de N1 quand la cellule est dans l'obscurité. Quelques travaux tendent à prouver qu'une absorption des nutriments est possible quand la cellule est à l'obscurité (Bhovochitra & Swift, 1977) mais il semblerait que cette absorption dépend des réserves énergétiques que la cellule possède (Lancelot & al., 1986). Nous ne modélisons pas ces réserves et de plus leur accumulation dépend étroitement de l'histoire lumineuse de la cellule. Certains modèles envisagent même un flux sortant de nutriments pour maintenir constant soit le rapport C/P (Radach & Moll, 1993), soit le rapport C/N (Tett, 1987) pour équilibrer les pertes du carbone provoquées par la respiration.

La limitation b_{Px} (tableau 3.15) agit dans le sens inverse de la limitation l_{NPx} (tableau 3.13). Dans le cas d'une déficience en azote (haut rapport CsN_{Px}), la cellule cherchera à absorber de l'azote et donc le taux d'absorption de N1 ne sera pas limité par l_{NPx} : c'est typiquement le cas d'une cellule qui se trouverait dans une couche de surface, épuisée en nutriments et où la lumière ne serait pas limitante. Dans le cas d'une déficience en carbone (faible rapport CsN_{Px}), l'état physiologique de la cellule sera mauvais et le processus d'absorption des nutriments sera affecté. Quand CsN_{Px} tend vers $CsN_{min_{Px}}$, b_{Px} tend vers 0. Le taux d'absorption des nitrates est contrôlé par l'intensité lumineuse (MacIsaac & Dugdale, 1972) mais d'un point de vue physiologique, l'effet de la lumière sur l'absorption des nitrates paraît être indirect (Morris, 1974). Nous supposons, dans ce modèle, qu'il existe au moins un facteur intermédiaire et que ce facteur est le rapport CsN_{Px} .

Dortch & al. (1982), à l'opposé de De Manche & al. (1979), observent une absorption Vs pour l'ammonium et non pour les nitrates. Cet auteur estime que cette capacité d'absorption de l'ammonium confère un avantage sélectif aux espèces qui en sont capable surtout quand l'ammonium est présent de façon sporadique et qu'il est produit par l'excrétion du zooplancton. Selon lui, il n'y a pas d'avantage adaptatif à maintenir une absorption Vs pour les nitrates car cet élément est faiblement et continuellement réintroduit vers les couches de surface par diffusion ou advection à partir des couches de fond.

Cependant, si l'on prend le cas du FLEX'76, on peut penser qu'une absorption Vs pour les nitrates peut aussi être un avantage sélectif quand la colonne d'eau est brutalement homogénéisée par une tempête ou un fort coup de vent.

3.2.3.1.3.3 Taux d'absorption de N2.

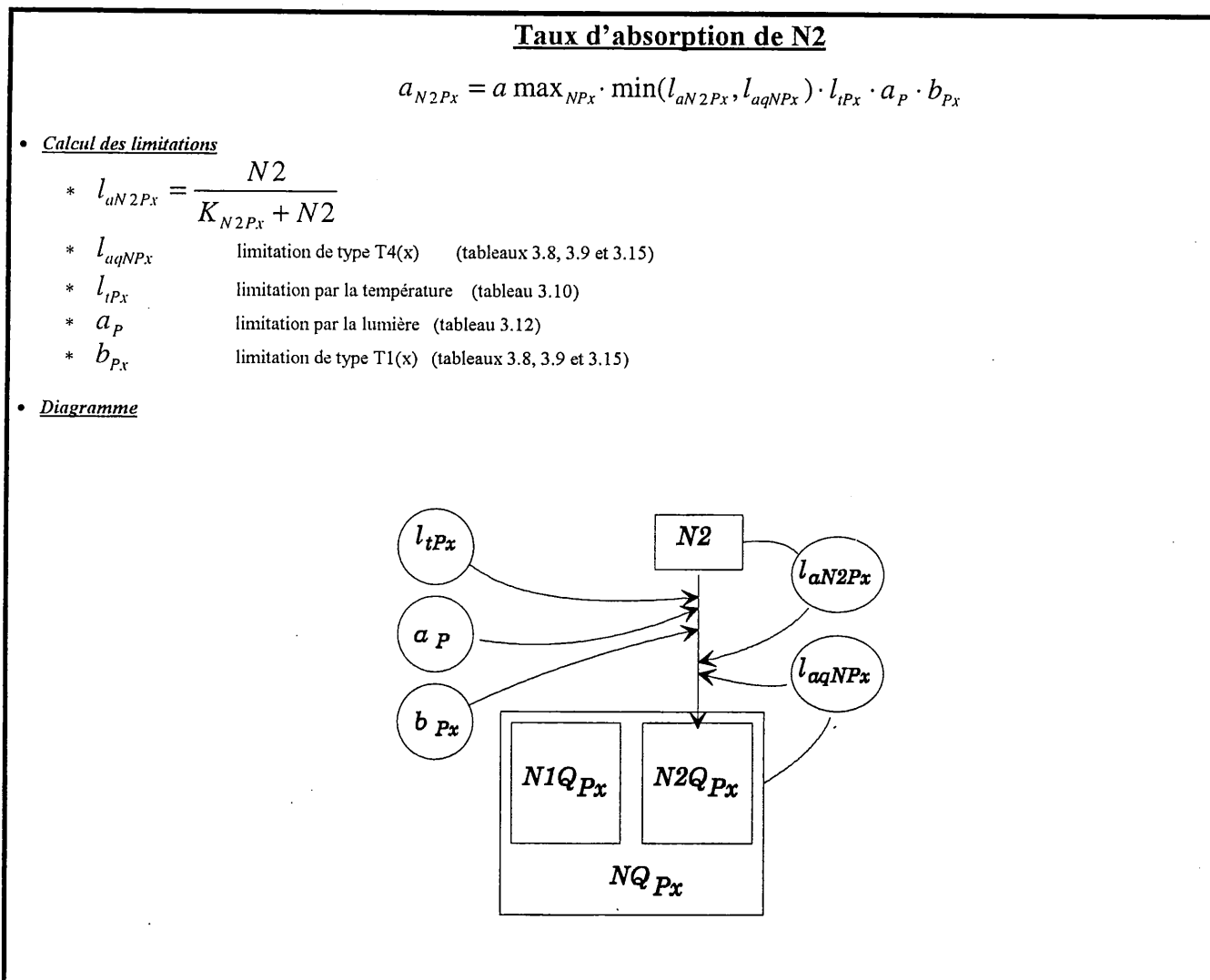
La paramétrisation du processus d'absorption de N2 (tableau 3.17) est très proche de celle de N1. Les noms des variables utilisées, leurs symboles et leurs unités sont rassemblées dans le tableau 3.18. Les paramètres ainsi que leurs symboles, leurs unités et leurs valeurs sont regroupées dans le tableau 3.35.

Toutes les limitations que nous ne décrivons pas ont été commentées précédemment. La limitation l_{aN2Px} est nouvelle mais son rôle et sa structure sont très similaire à celle que l'on a utilisée pour l'absorption de N1 (l_{aN1Px}): elle a pour objectif de limiter le taux si de faibles concentrations de N2

surviennent dans le milieu ambiant. De Manche & al. (1979) utilisent une constante de demi-saturation pour l'absorption de l'ammonium qui égale à 2.8 µg N/l (Skeletonema costatum), notre valeur pour les diatomées est de 2.24 µg N/l (tableau 3.35) et elle est fournie par Kumar & al. (1991).

Variables	Symboles	Unités
Taux d'absorption de N2	a_{N2Px}	j^{-1}
Limitation par N2	l_{aN2Px}	sd

EcoMod 3. **Tableau 3.18:** Variables dans le calcul du taux d'absorption de N2. sd: sans dimension.



EcoMod 3. **Tableau 3.17:** Taux d'absorption de N2.

On peut remarquer que le taux d'absorption maximal de N2 ($a_{max_{NPx}}$) est identique à celui qui est utilisé pour l'absorption de N1 (tableau 3.15). Quelques mesures expérimentales appuient cette hypothèse pour des milieux non limités par l'azote (Dortch & al., 1982) mais rien ne permet d'affirmer qu'elle est valable quelles que soient les conditions de croissance. En admettant que cette hypothèse soit vraie, les flux d'absorption de N1 et N2, dans le modèle, ne dépendent plus que des limitations utilisées et de l'affinité des cellules pour leurs substrats inorganiques (constantes de demi-saturation K_{N1Px} et K_{N2Px}).

Nous n'envisageons pas une inhibition de $N1Q_{Px}$ sur le taux d'absorption de N2 car toutes les études expérimentales qui ont étudié les processus d'absorption-assimilation des nutriments ne mentionnent jamais cette éventualité. Ce type d'inhibition serait en désaccord total avec les stratégies énergétiques des cellules phytoplanctoniques au niveau de l'utilisation de ces nutriments.

3.2.3.1.3.4 Taux de réduction de $N1Q_{Px}$ en $N2Q_{Px}$.

Cette étape est en réalité constituée de deux réactions chimiques: la réduction des nitrates en nitrites (l'enzyme est la nitrate réductase) et la réduction des nitrites en ammonium (l'enzyme est la nitrite réductase). La réduction des nitrates en ammonium est un processus qui nécessite de l'énergie sous forme de NADH (Falkowski, 1975).

Selon le même principe, le taux maximal (taux de réduction maximal) peut être diminué par une série de limitations (tableau 3.19). La valeur de ce taux maximal est de $3.6 j^{-1}$ pour *Skeletonema costatum* (De Manche & al., 1979). Ces auteurs observent qu'il n'y a pas de réserve d'ammonium pendant l'utilisation des nitrates mais que cette réserve d'ammonium existe quand la cellule assimile de l'ammonium: ceci suggère que la réduction peut être une étape limitante et que l'assimilation peut être plus rapide que la réduction dans certaines conditions. Les noms des variables utilisées, leurs symboles et leurs unités sont rassemblées dans le tableau 3.20. Les paramètres ainsi que leurs symboles, leurs unités et leurs valeurs sont regroupées dans le tableau 3.35.

La concentration de $N1Q_{Px}$ au niveau du réservoir total de l'azote NQ_{Px} peut être nulle mais NQ_{Px} ne peut jamais être inférieur à $NQ_{mi_{Px}}$. La réduction de $N1Q_{Px}$ en $N2Q_{Px}$ n'affecte jamais la valeur de NQ_{Px} , seuls les flux entrants ou sortants de NQ_{Px} (absorptions et assimilation) sont en mesure d'affecter la valeur de NQ_{Px} . La limitation l_{rPx} permet de diminuer le taux de réduction de $N1Q_{Px}$ si sa concentration, au sein de NQ_{Px} , diminue. La même limitation l_{bqNPx} que nous avons utilisée pour le processus d'absorption de N1 (tableau 3.15) est utilisée pour permettre une inhibition par la concentration de $N2Q_{Px}$ sur le taux de réduction. Ce type de limitation pour représenter l'inhibition était utilisée dans le modèle de De Manche & al. (1979). L'absorption de N1 et la réduction de $N1Q_{Px}$ en $N2Q_{Px}$ sont deux processus qui nécessitent une source d'énergie (respectivement ATP et NADH dépendant). Il serait paradoxal de n'envisager qu'une seule inhibition alors que la cellule utilise justement ce système pour économiser de l'énergie quand la concentration de $N2Q_{Px}$ le lui permet.

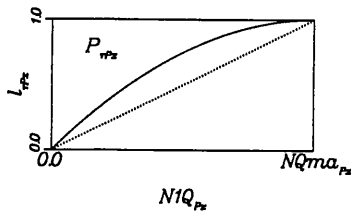
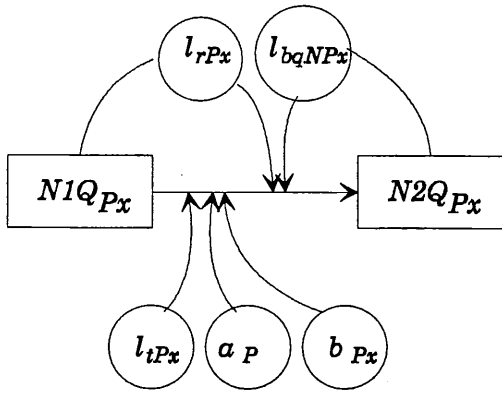
Variables	Symboles	Unités
Taux de réduction des nitrates en ammonium dans le réservoir	rd_{Px}	j^{-1}
Limitation par la concentration des nitrates dans le réservoir	l_{rPx}	sd

EcoMod 3. Tableau 3.20: Variables pour le calcul du taux de réduction. sd:sans dimension.

Taux de réduction de $N1Q_{Px}$ en $N2Q_{Px}$

$$rd_{Px} = rd \max_{Px} \cdot \min(l_{bqNPx}, l_{rPx}) \cdot l_{tPx} \cdot a_P \cdot b_{Px}$$

- **Calcul des limitations**
 - * l_{bqNPx} limitation de type T4(x) (tableaux 3.8, 3.9 et 3.15)
 - * l_{rPx}
 - ♦ si $N1Q_{Px} < 0$ alors $l_{rPx} = 0$
 - ♦ si $0 \leq N1Q_{Px} \leq NQma_{Px} \Rightarrow$ limitation de type T3(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

$$\begin{cases} x = N1Q_{Px} \\ a = 0 \\ b = NQma_{Px} = NKma_{Px} \cdot PxN \\ P = P_{rPx} \end{cases}$$

 - ♦ si $NQma_{Px} < N1Q_{Px}$ alors $l_{rPx} = 1$
 - * l_{tPx} limitation par la température (tableau 3.10)
 - * a_P limitation par la lumière (tableau 3.12)
 - * b_{Px} limitation de type T1(x) (tableau 3.8, 3.9 et 3.15)
- **Diagramme**


EcoMod 3. Tableau 3.19: Taux de réduction de $N1Q_{Px}$ en $N2Q_{Px}$

3.2.3.1.3.5 Taux d'assimilation de $N2Q_{Px}$.

L'assimilation est définie comme l'incorporation des éléments nutritifs dans des molécules organiques (De Manche & al., 1979). Dans le cas des éléments nutritifs qui contiennent de l'azote, cette assimilation permet la fabrication des acides aminés qui seront à leur tour utilisés pour la synthèse des protéines. C'est pour cette raison que nous avons élargi la définition du terme 'particulaire' car PxN contient des matières organiques dissoutes (acides aminés, protéines, etc...). Les mesures de l'incorporation de ^{15}N dans les protéines ont montré que l'assimilation de l'ammonium marqué au ^{15}N était l'étape limitante pour la croissance du phytoplancton (Goldman & al., 1981; Wheeler & al., 1982). Le taux d'assimilation maximal sera donc inférieure aux taux d'absorption dans le modèle afin de simuler cette étape limitante. Le processus qui décrit l'assimilation de $N2Q_{Px}$ vers PxN est expliqué par le tableau 3.21. Les noms des variables utilisées, leurs symboles et leurs unités sont rassemblées dans le tableau 3.22. Les paramètres ainsi que leurs symboles, leurs unités et leurs valeurs sont regroupées dans le tableau 3.35.

Deux limitations sont nécessaires pour contrôler l'utilisation de $N2Q_{Px}$ au sein du réservoir total NQ_{Px} . La première, l_{N2Px} , assure que la quantité NQ_{Px} ne pourra jamais être inférieure à son seuil minimal $NQmi_{Px}$. La seconde, l_{N2sPx} , est contrôlée par la concentration $N2Q_{Px}$ qui peut varier entre 0 et $NQma_{Px}$ (limite supérieure de NQ_{Px}). En effet, prenons une situation qui nous permettra de constater l'utilité de la fonction l_{N2Px} : si $N2Q_{Px}=NQmi_{Px}$ et $N1Q_{Px}=0$, alors $l_{N2Px}=0$ mais $l_{N2sPx}>0$. L'utilité de la limitation l_{N2sPx} est évidente car ce processus doit nécessairement dépendre de la concentration de son substrat.

Variables	Symboles	Unités
Taux d'assimilation de l'ammonium	μ_{NPx}	j^{-1}
Limitation par le réservoir interne total	l_{N2Px}	sd
Limitation par le réservoir de l'ammonium	l_{N2sPx}	sd
Limitation par le rapport C/N du phytoplancton (retard d'assimilation)	l_{rePx}	sd

EcoMod 3. Tableau 3.22: Variables pour le calcul du taux d'assimilation de l'ammonium. sd: sans dimension.

Nous avons déjà mentionné que grâce à l'existence des réservoirs cellulaires, la croissance phytoplanctonique pouvait continuer pendant un certain temps après que les sources externes de l'azote aient été épuisées (Dortch, 1984; De Manche & al., 1979). Cependant il existe aussi un retard de croissance (environ 12 h) juste après que l'élément limitant ait été ajouté (De Manche & al., 1979). C'est ainsi qu'une accumulation dans les réservoirs est possible et ce retard de croissance n'est pas dû à la présence des réservoirs mais aux faibles concentrations des enzymes nécessaires à l'assimilation.

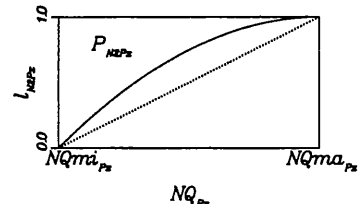
Les expériences qui ont étudié le découplage entre les processus d'absorption et d'assimilation des nutriments par les cellules montrent un retard d'assimilation quand la cellule, qui était initialement placée dans un milieu déficient en azote, est de nouveau exposée à une forte concentration de $N1$ et/ou $N2$.

Taux d'assimilation de $N2Q_{Px}$

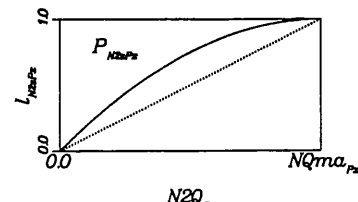
$$\mu N_{Px} = \mu \max N_{Px} \cdot \min(l_{N2Px}, l_{N2sPx}) \cdot l_{rePx} \cdot l_{iPx} \cdot a_p \cdot b_{Px}$$

• Calcul des limitations

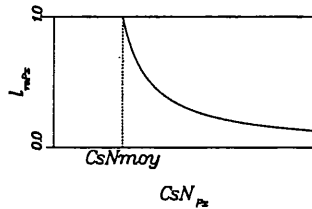
- * l_{N2Px}
 - ♦ si $NQ_{Px} < NQmi_{Px}$ alors $l_{N2Px} = 0$
 - ♦ si $NQmi_{Px} \leq NQ_{Px} \leq NQma_{Px} \Rightarrow$ limitation de type T3(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

$$\begin{cases} x = NQ_{Px} = N1Q_{Px} + N2Q_{Px} \\ a = NQmi_{Px} = NKmi_{Px} \cdot PxN \\ b = NQma_{Px} = NKma_{Px} \cdot PxN \\ P = P_{N2Px} \end{cases}$$


- * l_{N2sPx}
 - ♦ si $NQma_{Px} < N2Q_{Px}$ alors $l_{N2sPx} = 1$
 - ♦ si $N2Q_{Px} < 0$ alors $l_{N2sPx} = 0$
 - ♦ si $0 \leq N2Q_{Px} \leq NQma_{Px} \Rightarrow$ limitation de type T3(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

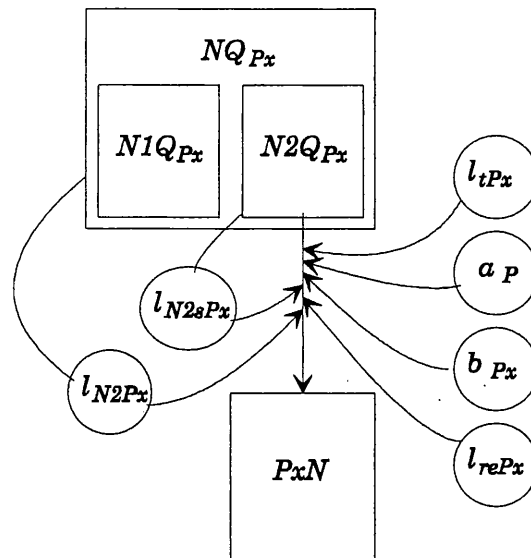
$$\begin{cases} x = N2Q_{Px} \\ a = 0 \\ b = NQma_{Px} = NKma_{Px} \cdot PxN \\ P = P_{N2sPx} \end{cases}$$


- * l_{rePx}
 - ♦ si $NQma_{Px} < N2Q_{Px}$ alors $l_{N2sPx} = 1$
 - ♦ si $CsN_{Px} \leq CsNmoy$ alors $l_{rePx} = 1$
 - ♦ si $CsN_{Px} > CsNmoy$ alors $l_{rePx} = 1 - \frac{CsN_{Px} - CsNmoy}{K_{rePx} + CsN_{Px} - CsNmoy}$



- * l_{iPx} limitation par la température (tableau 3.10)
- * a_p limitation par la lumière (tableau 3.12)
- * b_{Px} limitation de type T1(x) (tableau 3.8, 3.9 et 3.15)

• Diagramme



EcoMod 3. Tableau 3.21: Taux d'assimilation de $N2Q_{Px}$

Ce retard d'assimilation par rapport à l'absorption entraîne inévitablement un remplissage des réservoirs internes. Nous avons vu que dans le cas d'une déficience en azote, la synthèse des protéines diminue nettement et les enzymes nécessaires au bon fonctionnement de la machinerie cellulaire sont aussi affectées. Il est donc raisonnable de penser que les concentrations des enzymes nécessaires aux processus d'absorption et d'assimilation diminuent et ce plus la durée de la limitation est importante. Il est alors surprenant de constater que seul l'assimilation semble être affectée par une telle limitation. Il est encore plus surprenant que les expériences démontrent que la vitesse d'absorption, quand on passe d'un milieu déficient en azote à un milieu qui ne l'est plus, est très nettement augmentée et bien supérieure à celle qui peut être mesurée chez des cellules qui poussent depuis longtemps sur un milieu non déficient. Nous avons vu que Falkowski (1975) avait révélé la présence d'une enzyme, nommée 'NO₃CL ATPase', qui était impliquée dans le processus de l'absorption des nitrates. Cette enzyme, énergie dépendante, permet dans la plupart des situations de lutter contre un gradient négatif des concentrations des nitrates entre le milieu externe et le milieu interne cellulaire. Il paraît peu probable qu'une cellule limitée par l'azote puisse économiser suffisamment d'énergie pour permettre une telle augmentation de sa capacité d'absorption (cela dépend aussi de la durée de la limitation). Par contre on peut émettre l'hypothèse qu'il existe plusieurs systèmes, au niveau des parois cellulaires, pour assurer le transport des ions vers le milieu interne. On peut par exemple imaginer que la cellule possède un système de transport passif qui ne dépend pas de l'énergie et qui serait utilisé dans le cas précis d'un enrichissement du milieu: cette hypothèse est confortée par le fait que le gradient chimique devient, à ce moment là, très nettement positif.

EcoMod 3 ne sera pas en mesure de reproduire une telle augmentation de la capacité d'absorption car non seulement le taux maximal caractéristique de cette absorption semble très élevé (Demanche & al. (1979) utilisent un taux maximal aussi haut que 40 j^{-1}) et de plus les mécanismes intracellulaires qui contrôlent ce taux sont mal connus et les composants impliqués ne sont pas inclus dans la structure de ce modèle. Par contre, nous essayerons de simuler le retard d'assimilation qui est l'un des deux facteurs permettant le remplissage des réservoirs internes: c'est le but de la limitation l_{reP_x} (tableau 3.21). Cette limitation prévoit que si une déficience en azote survient, c'est à dire une augmentation du rapport CsN_{P_x} , l'assimilation sera d'autant plus freinée que le rapport CsN_{P_x} sera élevé. Nous devons donc nous attendre à ce que le remplissage des réservoirs ne soit pas aussi rapide que ceux qui ont été mesurés expérimentalement. Il est à noter que le modèle est capable, même sans cette limitation, de reproduire une accumulation car l'assimilation est un processus qui intervient toujours après l'absorption et il existe un certain temps de retard car le réservoir total de l'azote est vide quand la cellule est limitée par N1 et N2. La limitation l_{reP_x} permet de contrôler l'accumulation des nutriments dans la cellule.

3.2.3.1.4 Phytoplancton de type 2.

Les diatomées ont besoin de la silice, sous forme de silicates, pour construire leurs frustules. L'assimilation du carbone, l'absorption de N1 et celle de N2 ainsi que la réduction de $N1Q_{P_x}$ en $N2Q_{P_x}$ sont paramétrisées de la même façon que pour le phytoplancton de type 1. Seule l'assimilation de $N2Q_{P_x}$ sera modifiée alors que l'absorption de SI et l'assimilation de SIQ_{P_x}

seront ajoutées. Nous adopterons la même démarche pour représenter ces deux derniers processus. Cependant, un couplage direct entre l'assimilation de SIQ_{Px} et celle de $N2Q_{Px}$ sera envisagé: chaque assimilation sera en mesure de contrôler l'autre et cette structure aura des conséquences sur les variations du rapport CsN_{Px} .

3.2.3.1.4.1 Taux d'absorption de SI.

Ce processus a exactement la même structure que le processus de l'absorption de $N2$ (tableaux 3.23 et 3.17). Les noms des variables utilisées, leurs symboles et leurs unités sont rassemblées dans le tableau 3.24. Les paramètres ainsi que leurs symboles, leurs unités et leurs valeurs sont regroupées dans le tableau 3.35. Les limitations $l_{aSI_{Px}}$ et $l_{aqSI_{Px}}$ sont respectivement équivalentes aux limitations $l_{aN2_{Px}}$ et $l_{aqN_{Px}}$. Cependant le réservoir interne de la silice ne contient que des silicates alors que celui de l'azote peut contenir des nitrates/nitrites et de l'ammonium. Le calcul des concentrations minimale et maximale (respectivement $SIQ_{mi_{Px}}$ et $SIQ_{ma_{Px}}$), entre lesquelles SIQ_{Px} peut varier, sont exprimées comme des fractions ($SIK_{mi_{Px}}$ et $SIK_{ma_{Px}}$) de PxN en utilisant un rapport constant silice/azote des diatomées (SI_N) car nous ne modélisons pas le compartiment $PxSI$.

Variables	Symboles	Unités
Taux d'absorption des silicates	$a_{SI_{Px}}$	j^{-1}
Limitation par les silicates	$l_{aSI_{Px}}$	sd
Limitation par le réservoir interne des silicates	$l_{aqSI_{Px}}$	sd

EcoMod 3. Tableau 3.24: Variables pour le calcul du taux d'assimilation des silicates. sd: sans dimension.

Le taux d'absorption maximal des silicates sera identique à celui des nutriments qui contiennent de l'azote (tableau 3.35) car Conway & al. (1976), qui cultivaient des diatomées, observent que les taux d'absorption de l'ammonium et des silicates sont identiques.

Certains auteurs montrent qu'il existe une répression sur l'absorption de nutriments non limitants quand un autre nutriment qui limite la cellule est ajouté: quand on ajoute de l'ammonium à une culture de cellules limitées par cet élément, une diminution dans l'absorption des silicates et des phosphates (nutriments non limitants) est observée. La même constatation peut être faite si les silicates sont utilisés comme élément limitant (Harrison, 1974; Falkowski & Stone, 1975; Conway & al., 1976). On peut concevoir que la cellule utilise cette stratégie afin de réserver son énergie disponible pour l'absorption de l'élément le plus limitant. Notre modèle sera incapable de reproduire ce type de répression car nous n'avons pas prévu de limitations entre les processus d'absorption des différents nutriments.

D'autres auteurs montrent aussi que si un élément est limitant, l'absorption des autres éléments est réprimée: Myklestad (1977) constate qu'une limitation par les phosphates diminue l'absorption des nitrates car l'état physiologique de la cellule est entièrement affecté par la limitation d'un seul nutriment. Là aussi, il nous sera impossible de reproduire de tels processus pour la même raison

que nous avons évoqué auparavant. Pour limiter le nombre des limitations, au détriment de la réalité, nous n'envisagerons des répressions qu'au niveau des flux d'assimilation.

Taux d'absorption de SI

$$a_{SIPx} = a \max_{SIPx} \cdot \min(l_{aSIPx}, l_{aqSIPx}) \cdot l_{iPx} \cdot a_p \cdot b_{Px}$$

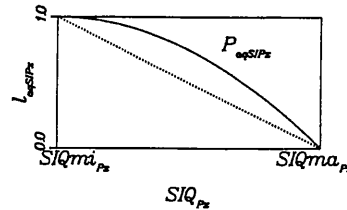
• Calcul des limitations

* $l_{aSIPx} = \frac{SI}{K_{SIPx} + SI}$

* l_{aqSIPx} ♦ si $SIQ_{Px} < SIQ_{mi_{Px}}$ alors $l_{aqSIPx} = 1$

♦ si $SIQ_{mi_{Px}} \leq SIQ_{Px} \leq SIQ_{ma_{Px}}$ ⇒ limitation de type T4(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

$$\begin{cases} x = SIQ_{Px} \\ a = SIQ_{mi_{Px}} = SIK_{mi_{Px}} \cdot PxN \cdot SIsN \\ b = SIQ_{ma_{Px}} = SIK_{ma_{Px}} \cdot PxN \cdot SIsN \\ P = P_{aqSIPx} \end{cases}$$



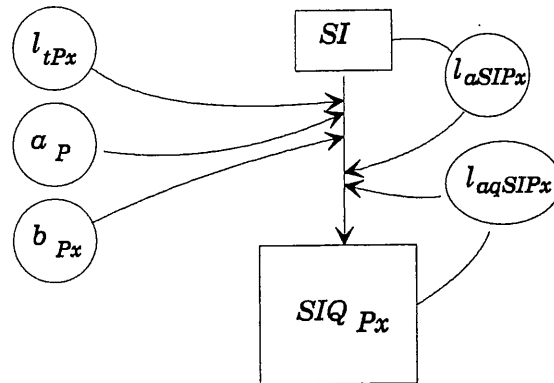
♦ si $SIQ_{ma_{Px}} < SIQ_{Px}$ alors $l_{aqSIPx} = 0$

* l_{iPx} limitation par la température (tableau 3.10)

* a_p limitation par la lumière (tableau 3.11)

* b_{Px} limitation de type T1(x) (tableaux 3.8, 3.9 et 3.15)

• Diagramme



EcoMod 3. Tableau 3.23: Taux d'absorption de SI.

Pour trois espèces de diatomées, Conway & Harrison (1977) observaient que les silicates étaient faiblement ou pas du tout absorbés pendant trois jours après avoir ajouté des silicates dans un milieu limité par ces nutriments. Bien que cette observation puisse avoir des conséquences importantes sur l'évolution d'un écosystème, il nous sera impossible de reproduire ce comportement car la structure du modèle ne permet un tel retard de l'absorption.

3.2.3.1.4.2 Taux d'assimilation de N_2Q_{Px} .

Si l'on compare les diagrammes des tableaux 3.25 et 3.21, une seule limitation supplémentaire (l_{SIP_x}) est utilisée pour le calcul du taux d'assimilation de N_2Q_{Px} chez les diatomées. Toutes les autres limitations ont été décrites auparavant. Les noms des variables utilisées, leurs symboles et leurs unités sont rassemblés dans le tableau 3.26. Les paramètres ainsi que leurs symboles, leurs unités et leurs valeurs sont regroupées dans le tableau 3.35.

Variables	Symboles	Unités
Limitation par le réservoir des silicates	l_{SIP_x}	<i>sd</i>
Concentration du réservoir interne des silicates	SIQ_{Px}	$\mu g SI/l$
Concentration minimale du réservoir interne des silicates	$SIQ_{mi_{Px}}$	$\mu g SI/l$
Concentration maximale du réservoir interne des silicates	$SIQ_{ma_{Px}}$	$\mu g SI/l$

EcoMod 3. **Tableau 3.26:** Variables pour le calcul du taux d'assimilation de l'ammonium. *sd*: sans dimension.

La limitation l_{SIP_x} freine l'assimilation de N_2Q_{Px} dans le cas d'une limitation par les silicates. Bien que très peu de travaux aient été réalisés sur le découplage absorption-assimilation en considérant à la fois les silicates, les nitrates et/ou l'ammonium, il est probable qu'une limitation par les silicates, en diminuant les ressources énergétiques cellulaires, affecte aussi les processus d'absorption et de réduction des nutriments contenant de l'azote. Si l'on devait tenir compte de toutes ces interactions qui existent peut-être au niveau de la cellule, la complexité du modèle serait fortement accrue. Nous supposons donc que la limitation par un nutriment peut seulement affecter l'assimilation des autres nutriments. Ceci a pour conséquence que si une limitation par un nutriment survient, les réservoirs des autres nutriments auront tendance à se remplir si ces mêmes nutriments ne sont pas limitants. Une autre conséquence très importante est que cette capacité à diminuer l'assimilation de N_2Q_{Px} , sous une limitation par la silice, peut provoquer une augmentation du rapport CsN_{Px} . Quel que soit le nutriment qui limite la croissance cellulaire, notre indicateur de l'état physiologique de la cellule (rapport CsN_{Px}) sera affecté.

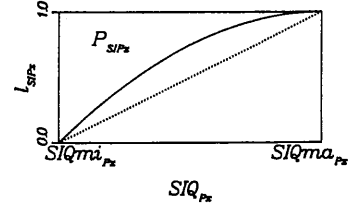
Taux d'assimilation de $N2Q_{Px}$

$$\mu N_{Px} = \mu \max N_{Px} \cdot \min(l_{N2Px}, l_{N2sPx}, l_{SIPx}) \cdot l_{rePx} \cdot l_{tPx} \cdot a_p \cdot b_{Px}$$

• Calcul des limitations

- * l_{N2Px} limitation de type T3(x) (tableaux 3.8, 3.9 et 3.21)
- * l_{N2sPx} limitation de type T3(x) (tableaux 3.8, 3.9 et 3.21)
- * l_{SIPx}
 - ♦ si $SIQ_{Px} < SIQmi_{Px}$ alors $l_{SIPx} = 0$
 - ♦ si $SIQmi_{Px} \leq SIQ_{Px} \leq SIQma_{Px} \Rightarrow$ limitation de type T3(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

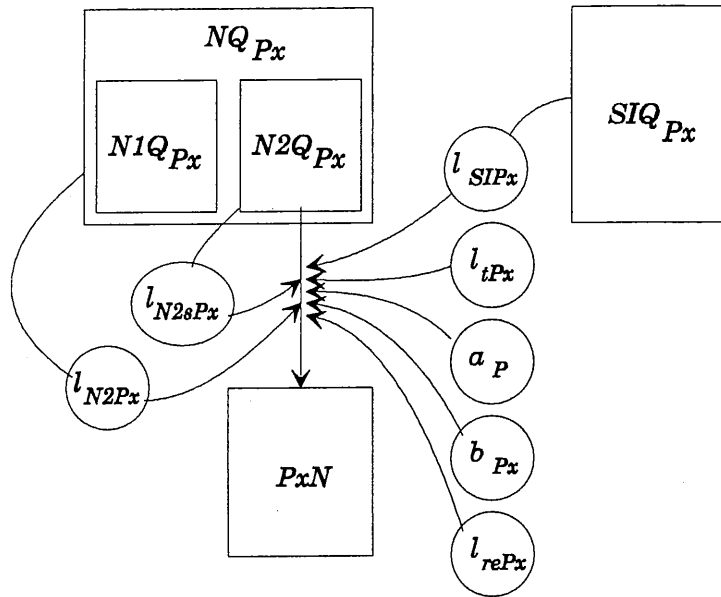
$$\begin{cases} x = SIQ_{Px} \\ a = SIQmi_{Px} = SIKmi_{Px} \cdot PxN \cdot SIsN \\ b = SIQma_{Px} = SIKma_{Px} \cdot PxN \cdot SIsN \\ P = P_{SIPx} \end{cases}$$



- ♦ si $SIQma_{Px} < SIQ_{Px}$ alors $l_{SIPx} = 1$

- * l_{rePx} limitation par le rapport CsN_{Px} (tableau 3.21)
- * l_{tPx} limitation par la température (tableau 3.10)
- * a_p limitation par la lumière (tableau 3.12)
- * b_{Px} limitation de type T1(x) (tableaux 3.8, 3.9 et 3.15)

• Diagramme



EcoMod 3. Tableau 3.25: Taux d'assimilation de $N2Q_{Px}$ pour les diatomées.

3.2.3.1.4.3 Taux d'assimilation de SIQ_{Px} .

Tous les silicates du réservoir interne (SIQ_{Px}) qui seront assimilés, seront perdu pour le système. Notre but est de représenter les cycles du carbone et de l'azote et seulement de tenir compte de l'influence des silicates sur la croissance des diatomées. Bien évidemment, cette structure impose des limites contraignantes comme, par exemple, l'utilisation d'un rapport SI/N constant, hypothèse qui est loin d'être vérifiée par les mesures expérimentales et de terrain.

Variable	Symbole	Unité
Taux d'assimilation des silicates	μSI_{Px}	j^{-1}

EcoMod 3. **Tableau 3.28:** Variable pour le calcul du taux d'assimilation des silicates.

Toutes les limitations utilisées pour le calcul de ce processus ont été décrites (tableau 3.27). Le nom de la variable utilisée, son symbole et son unité sont rassemblées dans le tableau 3.28. Les paramètres ainsi que leurs symboles, leurs unités et leurs valeurs sont regroupées dans le tableau 35.

Si l'on définit le rapport SI/N constant comme le rapport $PxSI/PxN$, le rapport du flux d'assimilation de SIQ_{Px} sur le flux d'assimilation de $N2Q_{Px}$ doit nécessairement être égal au rapport SI/N pour que notre hypothèse soit viable. Ceci est obtenu en appliquant exactement les mêmes limitations sur les deux flux (tableaux 3.25 et 3.27). De plus, le taux d'assimilation maximal de SIQ_{Px} ($\mu_{max}SI_{Px}$) et celui de $N2Q_{Px}$ ($\mu_{max}N_{Px}$) doivent aussi être égaux. Le rapport des flux est:

$$\frac{\mu SI_{Px} \cdot PxN \cdot SI_{SN}}{\mu N_{Px} \cdot PxN} = SI_{SN} = \frac{PxSI}{PxN}$$

Cette formulation implique que les concentrations $N2Q_{Px}$ et NQ_{Px} (qui agissent par l'intermédiaire des limitations l_{N2sPx} et l_{N2Px}) sont toutes les deux en mesure de limiter l'assimilation de SIQ_{Px} . D'autre part, un retard d'assimilation de SIQ_{Px} est obtenu s'il y a un retard d'assimilation de $N2Q_{Px}$ (limitation l_{rePx}). Un retard d'assimilation des silicates qui serait basé sur le rapport SI/N est impossible car ce rapport est constant. Un paradoxe évident de cette structure est que si le rapport SI/N est constant, le rapport SI/C ne l'est pas car le rapport C/N (CsN_{Px}) peut varier. Ceci provient du fait que nous devons faire un choix entre le carbone et l'azote en tant que référence pour inclure les silicates dans le modèle. Nous avons arbitrairement choisi l'azote comme référence, mais il est certain que si nous avons choisi le carbone, les résultats du modèle auraient été différents. Il est raisonnable de penser qu'il faut choisir l'élément le plus stable dans la cellule, mais peut-on dire que le carbone ou l'azote soit plus représentatif de la biomasse cellulaire? Quand une déficience en azote survient, les acides aminés, les protéines, les molécules fonctionnelles et structurales qui contiennent de l'azote voient leurs concentrations baisser. D'autre part cette déficience entraîne une accumulation, par la cellule, de composés (carbohydrates, lipides, etc...) caractérisés par de hauts rapports C/N (Lancelot & Billen, 1985; Moal & al., 1987).

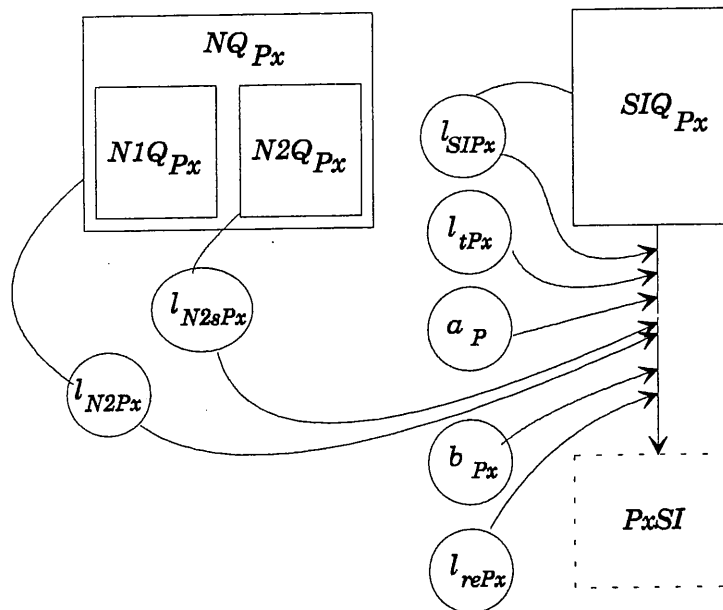
Taux d'assimilation de SIQ_{Px}

$$\mu SI_{Px} = \mu \max SI_{Px} \cdot \min(l_{N2Px}, l_{N2sPx}, l_{SIPx}) \cdot l_{rePx} \cdot l_{tPx} \cdot a_p \cdot b_{Px}$$

• Calcul des limitations

- * l_{N2Px} limitation de type T3(x) (tableaux 3.8, 3.9 et 3.21)
- * l_{N2sPx} limitation de type T3(x) (tableaux 3.8, 3.9 et 3.21)
- * l_{SIPx} limitation de type T3(x) (tableaux 3.8, 3.9 et 3.25)
- * l_{rePx} limitation par le rapport C/N_{Px} (tableau 3.21)
- * l_{tPx} limitation par la température (tableau 3.10)
- * a_p limitation par la lumière (tableau 3.12)
- * b_{Px} limitation de type T1(x) (tableau 3.8, 3.9 et 3.15)

• Diagramme



EcoMod 3. Tableau 3.27: Taux d'assimilation de SIQ_{Px}

3.2.3.1.5 Taux d'exsudation.

Nous abordons maintenant l'un des processus qui concerne les deux types de phytoplancton. Les exsudats libérés par le phytoplancton sont généralement caractérisés par de hauts rapports C/N (Crayton, 1980). Leur composition est très complexe et très peu connue, leur libération dépend de très nombreux facteurs mais l'exsudation est un processus indépendant des variations de l'intensité lumineuse (Lancelot, 1983). Le rôle des exsudats au niveau de l'écosystème est très important: ils alimentent le pool de DOM qui est certainement le type de matières organiques le plus abondant

dans l'eau de mer et ils stimulent la croissance bactérienne (Itturiaga & Hoppe, 1977; Chrost, 1978; Lancelot, 1979; Larsson & Hagstrom, 1979, 1982; Wolter, 1982).

Variables	Symboles	Unités
Taux d'exsudation pour le carbone	exC_{Px}	j^{-1}
Taux d'exsudation pour l'azote	exN_{Px}	j^{-1}
Limitation par le rapport C/N du phytoplancton	I_{exPx}	sd

EcoMod 3. Tableau 3.30: Variables pour le calcul des taux d'exsudation. sd: sans dimension.

Le phytoplancton qui est bonne santé semble être caractérisé par un faible pourcentage d'exsudation qui est compris entre 0 et 10 % de l'assimilation photosynthétique (Williams & Yentsch, 1976; Itturiaga & Hoppe, 1977; Mague & al., 1980; Sellner, 1981; Larsson & Hagstrom, 1982). Les variations saisonnières et géographiques de ce pourcentage sont importantes: les valeurs sont plus élevées à la fin d'un bloom quand l'azote est épuisé et dans les eaux eutrophes de la côte Belge alors qu'elles sont faibles dans les eaux relativement oligotrophes de la Manche (Lancelot, 1983).

Le pourcentage de matières exsudées semble aussi dépendre de l'espèce phytoplanctonique car Lancelot (1983), pour la Mer du Nord, obtenait des valeurs très élevées pour le nanophytoplancton (70 à 80 %) dans des eaux eutrophes et pour les dinoflagellés (46 %) dans des eaux oligotrophes. Ces valeurs élevées sont caractéristiques d'une forte limitation par les nutriments. Cependant cette tendance n'est pas vérifiée chez les diatomées qui ont des pourcentages toujours compris entre 0 et 14 % de l'assimilation photosynthétique et ce quel que soit la limitation par les nutriments qui contiennent de l'azote.

Dans EcoMod 1 et 2, l'exsudation était un certain pourcentage de la production primaire mais il semblerait que ce processus dépende avant tout de la biomasse du phytoplancton (Jamart & al. 1977; Bjornsen, 1988). Les taux d'exsudation (tableau 3.29) en terme de carbone (exC_{Px}) et d'azote (exN_{Px}) sont des fonctions du rapport CsN_{Px} . Les noms des variables utilisées, leurs symboles et leurs unités sont rassemblées dans le tableau 3.30. Les paramètres ainsi que leurs symboles, leurs unités et leurs valeurs sont regroupées dans le tableau 3.35.

Pour simplifier la structure du modèle, nous considérerons que le rapport C/N des exsudats (CsN_{ex}) est constant et élevé. Crayton (1980) a mesuré des rapports C/N compris entre 10 et 15 (rapport d'atomes) pour les substances polymérisées extracellulaires. D'autre part, les flux d'exsudation (en carbone et en azote) seront fonction des biomasses en carbone et en azote et non de la production primaire. Nous nous servirons de notre indicateur de l'état physiologique (CsN_{Px}) pour moduler l'intensité de ces flux grâce à la limitation I_{exPx} . Les taux et les flux d'exsudation seront nuls si l'état physiologique de la cellule est excellent ($CsN_{Px} = CsNmoy$) ou si la cellule est déficience en carbone ($CsN_{Px} < CsNmoy$). Il peut paraître surprenant de parler d'une déficience en carbone quand on suppose que la source de carbone est inépuisable: c'est bien évidemment le processus de l'assimilation de ce carbone (photosynthèse) qui est limité par les conditions ambiantes, il serait donc plus juste de parler d'une déficience en lumière. Cependant, au niveau de la composition biochimique cellulaire, on peut considérer qu'une diminution du rapport CsN_{Px}

peut être interprétée comme une déficience en carbone (le substrat est présent mais l'utilisation de ce substrat est limitée).

Taux d'exsudation

$$C: \text{ex}C_{Px} = \text{ex} \max C_{Px} \cdot l_{\text{ex}Px}$$

$$N: \text{ex}N_{Px} = \text{ex}C_{Px} \cdot \frac{CsN_{Px}}{CsN_{\text{ex}}}$$

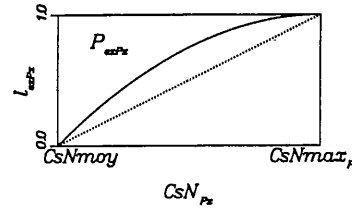
• Calcul des limitations

* $l_{\text{ex}Px}$

♦ si $CsN_{Px} < CsNmoy$ alors $l_{\text{ex}Px} = 0$

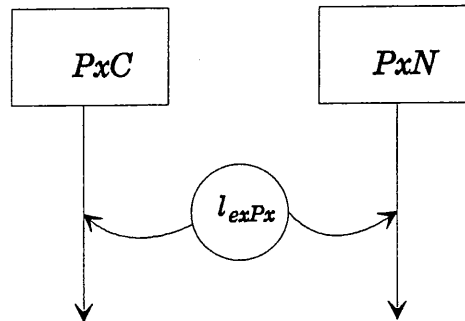
♦ si $CsNmoy \leq CsN_{Px} \leq CsN_{\max Px}$ ⇒ limitation de type T3(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

$$\begin{cases} x = CsN_{Px} = \frac{Px C}{Pc N} \\ a = CsNmoy \\ b = CsN_{\max Px} \\ P = P_{\text{ex}Px} \end{cases}$$



♦ si $CsN_{\max Px} < CsN_{Px}$ alors $l_{\text{ex}Px} = 1$

• Diagramme



EcoMod 3. Tableau 3.29: Taux d'exsudation du phytoplancton.

Quand une déficience en azote ou en silice survient (nous avons vu qu'une limitation par les silicates résultait en une augmentation du rapport CsN_{Px}), le taux d'exsudation en terme de carbone se rapproche d'une valeur maximale $\text{ex} \max C_{Px}$. L'utilisation d'un rapport CsN_{ex} constant impose que le rapport des flux d'exsudation en carbone et en azote soit égal à CsN_{ex} :

$$\frac{\text{ex}C_{Px} \cdot Px C}{\text{ex}N_{Px} \cdot Px N} = CsN_{\text{ex}}$$

Quand nous aborderons la description du sous-modèle POM-DOM-bactéries, nous spécifierons la destination de ces flux.

3.2.3.1.6 Taux de mortalité.

La mortalité du phytoplancton sera simplement décrite mais nous utiliserons de nouveau notre indicateur de l'état physiologique d'une cellule pour en moduler l'importance (tableau 3.31). Les noms des variables utilisées, leurs symboles et leurs unités sont rassemblées dans le tableau 3.32. Les paramètres ainsi que leurs symboles, leurs unités et leurs valeurs sont regroupées dans le tableau 3.35.

Variables	Symboles	Unités
Taux de mortalité	$mort_{Px}$	j^{-1}
Limitation par le rapport C/N du phytoplancton	l_{mPx}	sd

EcoMod 3. **Tableau 3.32:** Variables pour le calcul du taux de mortalité. sd: sans dimension.

Andersen & Nival (1988) modélisaient le processus de la mortalité en supposant que le taux de taux de mortalité était une fonction des concentrations externes des nutriments: au-dessous d'un certain seuil dans le milieu, le taux de mortalité était élevé et constant. Au-dessus de ce seuil, le taux diminuait quand la concentration des sels nutritifs augmentait. L'existence des réservoirs cellulaires permet à la cellule de croître pendant un certain temps quand les ressources du milieu externe sont épuisées et il est donc plus souhaitable que cette mortalité dépende des caractéristiques physiologiques de la cellule. Le terme 'mortalité', dans ce contexte, ne concerne pas la mortalité due à la prédation par le zooplancton. La mortalité, dans EcoMod 3, sera induite par la physiologie de la cellule, elle ne dépendra que des cellules phytoplanctoniques elles-mêmes. Quand le phytoplancton est en bonne santé ($CsN_{Px} = CsNmoy$), nous considérerons que cette mortalité est une conséquence du vieillissement des cellules, le taux de mortalité sera alors minimal et égal à $tmin_{Px}$. Plus l'état physiologique des cellules sera mauvais ($CsN_{Px} \neq CsNmoy$), plus la mortalité sera importante et le taux de mortalité sera maximal si le rapport CsN_{Px} atteint les limites de sa gamme de variation ($CsNmin_{Px}$ et $CsNmax_{Px}$). Il est à noter que le taux maximal de mortalité est la somme de $tmin_{Px}$ et de $tmax_{Px}$.

Pour que le modèle soit viable, il est impératif d'inclure des flux de mortalité pour tous les réservoirs intracellulaires. En d'autres termes, le phytoplancton qui meurt ne peut en aucun cas influencer la composition interne du phytoplancton qui reste vivant. En effet, si seuls PxC et PxN étaient affectés par la mortalité, tous les rapports (nutriments intracellulaires)/(composants particuliers) augmenteraient.

Le même taux de mortalité est appliqué pour tous les flux. Le diagramme du tableau 3.31 indique que la mortalité induit une libération, dans le milieu ambiant, des nutriments qui étaient présents dans les réservoirs internes. Cette paramétrisation implique que si une cellule meurt, elle libère immédiatement tous ces nutriments. En fait la lyse des cellules phytoplanctoniques est progressive, elle dépend du temps, des processus d'autolyse, de l'activité bactérienne, de la sédimentation, etc...

Taux de mortalité

$$mort_{Px} = t \max_{Px} \cdot l_{mPx} + t \min_{Px}$$

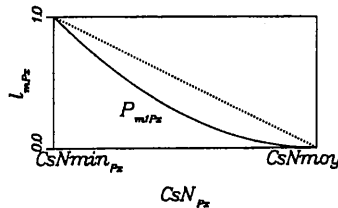
• Calcul des limitations

* l_{mPx}

♦ si $CsN_{Px} < CsN \min_{Px}$ alors $l_{mPx} = 1$

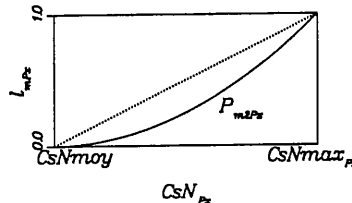
♦ si $CsN \min_{Px} \leq CsN_{Px} < CsNmoy$ ⇒ limitation de type T2(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

$$\begin{cases} x = CsN_{Px} = \frac{Px C}{Px N} \\ a = CsN \min_{Px} \\ b = CsNmoy \\ P = P_{m1Px} \end{cases}$$



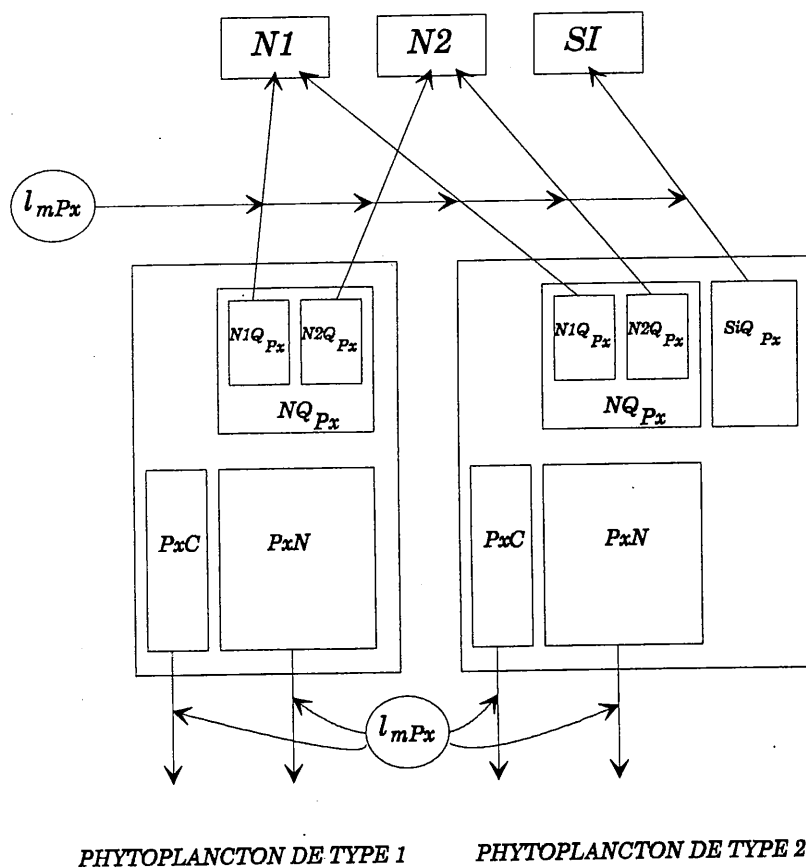
♦ si $CsNmoy \leq CsN_{Px} \leq CsN \max_{Px}$ ⇒ limitation de type T1(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

$$\begin{cases} x = CsN_{Px} = \frac{Px C}{Px N} \\ a = CsNmoy \\ b = CsN \max_{Px} \\ P = P_{m2Px} \end{cases}$$



♦ si $CsN \max_{Px} < CsN_{Px}$ alors $l_{mPx} = 1$

• Diagramme



EcolMod 3. Tableau 3.31: Taux de mortalité du phytoplancton.

On peut penser qu'une éventuelle libération des nutriments intervient quand les parois cellulaires sont rompues ou que ces nutriments diffusent vers le milieu externe si le gradient chimique est négatif (si la structure de la paroi le permet). Les questions sont nombreuses et souvent sans réponses sur ce sujet.

Néanmoins, il est intéressant de constater que la majorité du phytoplancton meurt quand son état physiologique est mauvais: dans le cas d'une déficience en azote, les réservoirs intracellulaires du phytoplancton de type 1 sont vides et la mortalité aura peu de conséquences sur les concentrations externes des nutriments. Si le rapport CsN_{Px} est faible, les réservoirs intracellulaires ne sont pas vides car l'azote n'est pas limitant et une forte mortalité entraînera une importante libération des nutriments. Cependant, nous verrons d'après les résultats du modèle, que le phytoplancton caractérisé par cet état physiologique est surtout présent à des profondeurs où la lumière est limitante et où les concentrations externes des nutriments sont importantes. De nouveau, la libération des nutriments induite par la mort des cellules influencera relativement peu les concentrations externes.

Pour les diatomées (phytoplancton de type 2), la situation est différente: nous avons vu qu'une limitation par la silice ou par l'azote limite les taux d'assimilation et que, de cette façon, une accumulation d'un nutriment non limitant au niveau de son réservoir était prévisible. Si le rapport CsN_{Px} des diatomées est faible, la conclusion est identique à celle que nous avons donnée pour le phytoplancton de type 1. Quand une déficience en azote ou en silice survient (haut rapport CsN_{Px}), la structure du modèle implique une forte mortalité de donc une forte libération du nutriment qui serait peu ou pas limitant. Cette situation survient surtout au niveau des couches de surface ou une limitation par un nutriment peut arriver. Mais il ne faut pas oublier que si un nutriment est peu limitant, ces concentrations dans le milieu externe sont plus ou moins importantes et la libération de ce même nutriment par les cellules aura peu d'influences sur le milieu externe.

La mortalité provoquera un transfert des matières particulières (PxC et PxN) vers des pools détritiques que nous décrirons dans le cadre du sous-modèle POM-DOM-bactéries.

3.2.3.1.7 Vitesses de sédimentation.

Les cellules phytoplanctoniques, selon leur état physiologique, ont la capacité ou non de se maintenir dans une certaine couche d'eau (Jewson & al., 1981; Bienfang & al., 1982).

Variabiles	Symboles	Unités
Vitesse de sédimentation	sed_{Px}	$m. j^{-1}$
Limitation par le rapport C/N du phytoplancton	l_{wPx}	sd

EcoMod 3. **Tableau 3.34:** Variables pour le calcul des vitesses de sédimentation. sd: sans dimension.

Les conditions hydrodynamiques sont en mesure d'influencer directement ou indirectement la vitesse de sédimentation des cellules phytoplanctoniques: la turbulence et les processus advectifs

modifient directement la vitesse de chute mais ces facteurs peuvent aussi changer les conditions nutritives ambiantes qui sont susceptibles d'altérer l'état physiologique des cellules.

Vitesses de sédimentation

$$sed_{Px} = -(w_{max_{Px}} \cdot l_{wPx} + w_{min_{Px}})$$

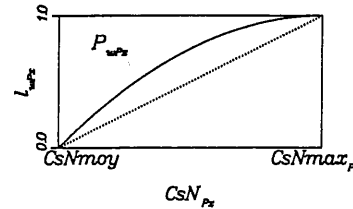
• Calcul des limitations

* l_{wPx}

♦ si $CsN_{Px} < CsNmoy$ alors $l_{wPx} = 0$

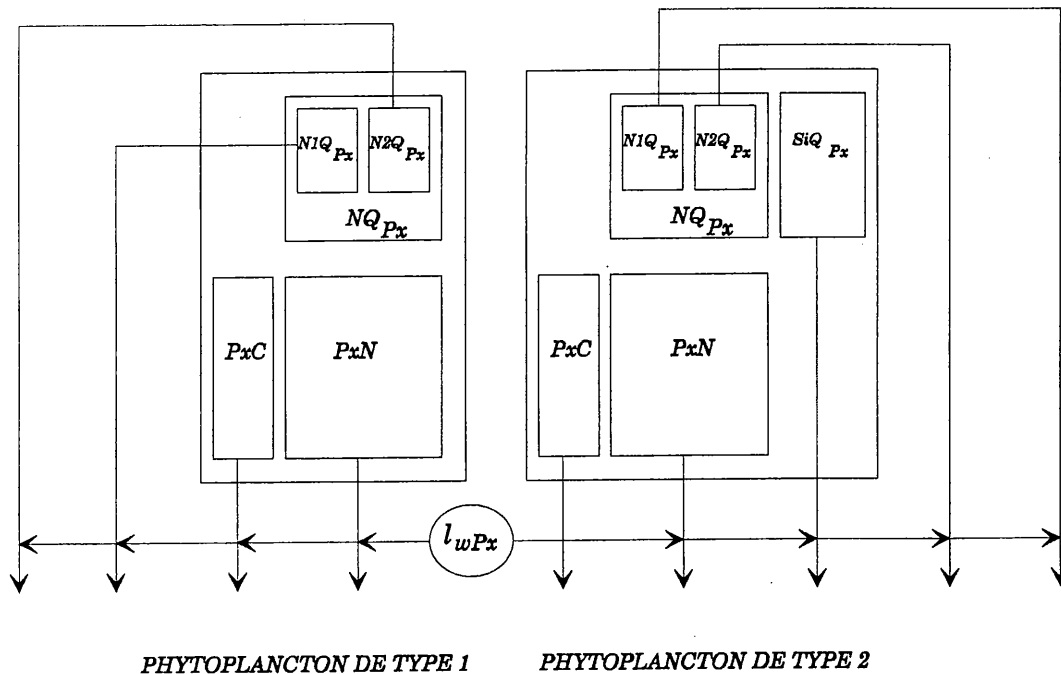
♦ si $CsNmoy \leq CsN_{Px} \leq CsN_{max_{Px}}$ ⇒ limitation de type T3(x) (tableaux 3.8 et 3.9)

$$\begin{cases} x = CsN_{Px} = \frac{Px C}{Px N} \\ a = CsNmoy \\ b = CsN_{max_{Px}} \\ P = P_{wPx} \end{cases}$$



♦ si $CsN_{max_{Px}} < CsN_{Px}$ alors $l_{wPx} = 1$

• Diagramme



EcoMod 3. Tableau 3.33: Vitesses de sédimentation du phytoplancton.

Un terme de sédimentation verticale sera introduit au niveau des équations différentielles partielles qui décrivent les évolutions de toutes les variables d'état du phytoplancton, exceptée celle du picophytoplancton car nous considérons que la taille de ces algues induit une vitesse de sédimentation qui est négligeable. Nous utiliserons la formulation habituelle pour représenter ce type de mouvement vertical:

$$sed_{Px} \frac{\partial X}{\partial z}$$

où sed_{Px} représente la vitesse de sédimentation du phytoplancton, X représente la variable d'état qui peut sédimenter, et z est la profondeur de la colonne d'eau. Toutes les vitesses de sédimentation seront négatives car notre axe de référence pour la profondeur est dirigé vers le haut (hauteur de la colonne d'eau), l'origine étant située au niveau de l'interface eau-sédiment.

Les modèles qui tiennent compte d'une vitesse de sédimentation variable sont peu nombreux: dans le modèle de Jamart & al. (1977), la vitesse de sédimentation dépend de l'état nutritionnel des cellules. Tett (1987) utilise les quotas cellulaires pour rendre variable la vitesse de sédimentation. Ces quotas lui permettent même de modéliser la migration verticale des dinoflagellés dans la colonne d'eau.

La sédimentation, comme la mortalité, doit nécessairement affecter tous les constituants de la cellule (tableau 3.33). Les noms des variables utilisées, leurs symboles et leurs unités sont rassemblées dans le tableau 3.34. Les paramètres ainsi que leurs symboles, leurs unités et leurs valeurs sont regroupées dans le tableau 3.35.

Les variables d'état du phytoplancton ont toujours une vitesse de sédimentation minimale ($w_{min_{Px}}$). La limitation $l_{w_{Px}}$, fonction du rapport CsN_{Px} , module le taux $w_{max_{Px}}$. S'il est admis qu'une déficience en un élément primordial (nutriment) peut provoquer une augmentation de la sédimentation, il existe peu de données qui tiennent compte de l'effet de la lumière sur la vitesse de sédimentation. Waite & Thompson (1992) constatent que les plus hautes vitesses de sédimentation sont mesurées quand les cellules sont placées à l'obscurité ou lorsqu'elles sont traitées avec des inhibiteurs de la respiration. En fait la vitesse de sédimentation dépend étroitement des ressources énergétiques et si une cellule est placée à l'obscurité, sa flottabilité dépend avant tout des réserves disponibles. Il semblerait qu'il existe un besoin énergétique minimal pour la maintenance d'une faible vitesse de sédimentation (Waite & Thompson, 1992). Le seul mécanisme de flottabilité qui a été démontré chez les diatomées est la pompe ionique documentée par Anderson & Sweeney (1977). Cette pompe nécessite de l'énergie et aussi longtemps que la lumière et les nutriments ne sont pas limitants, la vitesse de chute des diatomées doit être faible. Notre modèle ne tient pas compte des réserves énergétiques intracellulaires et nous ne savons pas si un faible rapport CsN_{Px} est capable de provoquer une augmentation de cette vitesse. $l_{w_{Px}}$ sera, par conséquent, indépendant du rapport CsN_{Px} si sa valeur est inférieure à CsN_{moy} .

L'effet de la taille des cellules sur la vitesse de sédimentation est important mais il est loin d'être le facteur déterminant surtout quand les cellules sont en bonne santé (Bienfang & al., 1982). Waite & Thompson (1992) pensent que l'effet de la taille est seulement mesurable quand les cellules n'ont plus de réserves énergétiques: dans ces conditions les cellules sédimenteront comme des particules inertes et avec une vitesse de sédimentation qui est maximale. La taille des cellules est un critère qui doit seulement être utilisé pour déterminer la vitesse de sédimentation maximale (Smayda, 1970). A cause de leurs frustules de silice, les diatomées sont plus denses que l'eau et on peut donc s'attendre à une vitesse de sédimentation élevée si une limitation survient. Mais comme le fait remarquer Bienfang & al. (1982), une limitation par la silice diminue le contenu en silice de la

cellule et on peut donc s'attendre à une diminution de sa densité. Cette faible densité ne s'accompagne pas d'une diminution de la vitesse de sédimentation, bien au contraire, et cela signifie que les facteurs physiologiques sont plus importants que cette caractéristique purement physique (la densité) de la cellule.

Selon le type de nutriment limitant, Bienfang & al. (1982) trouvent qu'une limitation par les silicates, chez les diatomées, entraîne une forte élévation de leurs vitesses de sédimentation. Par contre, une limitation par les nutriments contenant de l'azote ne modifie pas de façon aussi marquée les vitesses de sédimentation. Il semblerait même qu'une limitation par l'azote atteint spécifiquement certaines espèces. Cependant toutes ces études tiennent compte exclusivement des concentrations externes des nutriments. Les réservoirs cellulaires qui contiennent des nutriments peuvent jouer un rôle essentiel car les cellules peuvent maintenir un bon état physiologique, pendant un certain temps, quand les conditions ambiantes paraissent limitantes. De plus, le réservoir contenant les silicates chez les diatomées semble être plus petit (Paasche, 1973 a) que celui des nitrates et on peut penser qu'une limitation par la silice entraîne plus rapidement une détérioration de l'état physiologique des cellules phytoplanctoniques.

Prenons le cas d'une cellule qui se trouve dans une couche de surface et qui est soumise à une limitation par l'azote ou par la silice. Son rapport CsN_{Px} augmentera, son état physiologique se dégradera et sa vitesse de sédimentation sera élevée. Très souvent cette situation correspond au cas d'une colonne d'eau stratifiée juste après un bloom important comme c'est par exemple le cas dans le FLEX'76. La lumière n'est pas limitante en surface, par contre elle limite la croissance du phytoplancton en profondeur. Un ou plusieurs nutriments peuvent limiter la croissance en surface alors que leurs concentrations sont souvent très élevées en profondeur. Dans ce contexte, comment réagit notre phytoplancton tel que nous l'avons représenté: au fur et à mesure de sa descente qui est rapide au début, il est progressivement limité par la lumière et il devient de moins en moins limité par les nutriments. Le résultat est une diminution de son rapport CsN_{Px} , une amélioration apparente de son état physiologique et une diminution de sa vitesse de sédimentation. Cependant sa croissance sera beaucoup plus faible.

Paramètres	Symboles	Unités	Valeurs			
Coefficient d'atténuation de l'eau	<i>att1</i>	m^{-1}				
Coefficient d'atténuation de la chlorophylle a	<i>att2</i>	$m^2(mg\ Chl\ a)$				
Coefficient d'atténuation des matières organiques particulaires autres que le phytoplancton	<i>att3</i>	$m^2(mg\ C)$				
Rapport SI/N	<i>SI/N</i>	$\mu g\ SI/\mu g\ N$	1.6			
Rapport C/N du phytoplancton en bonne santé	<i>CsNmoy</i>	$\mu g\ C/\mu g\ N$	6.			
Rapport C/N du matériel exsudé	<i>CsN_{ex}</i>	$\mu g\ C/\mu g\ N$	15.			
			P1	P2	P3	P4
Rapport chlorophylle a / carbone	<i>CHLsC_{Px}</i>	$\mu g\ Chl\ a/\mu g\ C$	0.025	*	*	*
Rapport C/N minimal	<i>CsN min_{Px}</i>	$\mu g\ C/\mu g\ N$	3.	*	*	*
Rapport C/N maximal	<i>CsN max_{Px}</i>	$\mu g\ C/\mu g\ N$	17.	*	*	*
Température létale inférieure	<i>T_{ePx}</i>	°C	3.	*	*	*
Température optimale de développement	<i>T_{sPx}</i>	°C	13.	12.	13.	11.5
Facteur de forme pour la courbe de thermoinhibition	β_{iPx}	<i>sd</i>	-0.8	-0.75	-0.4	*
Valeur minimale du nombre d'assimilation maximal	<i>bm1_{Px}</i>	$\mu g\ C(\mu g\ Chl\ a)^{-1}j^{-1}$	120.	100.	80.	90.
Amplitude du nombre d'assimilation maximal	<i>ba1_{Px}</i>	$\mu g\ C(\mu g\ Chl\ a)^{-1}j^{-1}$	120.	100.	80.	90.
Facteur de courbure	<i>n1_{Px}</i>	<i>sd</i>	2	*	*	*
Phase	<i>bp1_{Px}</i>	<i>h</i>	12.	*	*	*
Valeur minimale de la pente initiale pour la courbe photosynthèse-lumière	<i>bm2_{Px}</i>	$\mu g\ C(\mu g\ Chl\ a)^{-2}j^{-1}(\mu E\ m^{-2}\ s^{-1})^{-1}$	1.2	1.	0.3	0.4
Amplitude de la pente initiale pour la courbe photosynthèse-lumière	<i>ba2_{Px}</i>	$\mu g\ C(\mu g\ Chl\ a)^{-2}j^{-1}(\mu E\ m^{-2}\ s^{-1})^{-1}$	1.2	1.	0.3	0.4
Facteur de courbure	<i>n2_{Px}</i>	<i>sd</i>	2	*	*	*
Phase	<i>bp2_{Px}</i>	<i>h</i>	12.	*	*	*
Index de photoinhibition	<i>Ib_{Px}</i>	$\mu E.m^{-2}.s^{-1}$	3000	10000	*	15000
Fraction respirée	<i>res_{Px}</i>	<i>sd</i>	0.2	*	*	0.1
Taux d'absorption maximal de N1 et N2	<i>a max_{NPx}</i>	j^{-1}	4.5	4.	2.5	3.5
Taux de réduction maximal de N1 en N2	<i>rd max_{Px}</i>	j^{-1}	4.	3.5	2.	3.
Taux d'assimilation maximal de N2	$\mu\ max\ N_{Px}$	j^{-1}	4.	3.5	2.	3.
Taux d'absorption maximal de SI	<i>a max_{SIPx}</i>	j^{-1}				3.5
Taux d'assimilation maximal de SI	$\mu\ max\ SI_{Px}$	j^{-1}				3.
Constante de demi-saturation pour l'absorption de N1	<i>K_{N1Px}</i>	$\mu g\ N/l$	5.6	11.2	22.4	*
Constante de demi-saturation pour l'absorption de N2	<i>K_{N2Px}</i>	$\mu g\ N/l$	0.56	1.12	2.24	*
Constante de demi-saturation pour l'absorption de SI	<i>K_{SIPx}</i>	$\mu g\ SI/l$				28.1
Fraction qui détermine la taille maximale du réservoir de l'azote	<i>NKma_{Px}</i>	<i>sd</i>	0.03	0.1	0.3	0.5
Fraction qui détermine la taille minimale du réservoir de l'azote	<i>NKmi_{Px}</i>	<i>sd</i>	0.01	*	*	*
Fraction qui détermine la taille maximale du réservoir de la silice	<i>SIKma_{Px}</i>	<i>sd</i>				0.1
Fraction qui détermine la taille minimale du réservoir de la silice	<i>SIKmi_{Px}</i>	<i>sd</i>				0.01
Taux de mortalité maximal	<i>t max_{Px}</i>	j^{-1}	0.07	*	*	*
Taux de mortalité minimal	<i>t min_{Px}</i>	j^{-1}	0.01	0.018	*	*
Taux d'exsudation maximal pour le flux en terme de carbone	<i>ex max_{C_{Px}}</i>	j^{-1}	0.1	*	*	*
Vitesse de sédimentation maximale	<i>w max_{Px}</i>	$m.j^{-1}$		0.1	1.	3.
Vitesse de sédimentation minimale	<i>w min_{Px}</i>	$m.j^{-1}$		0.05	2.	*
Constante de demi-saturation pour le retard d'assimilation	<i>K_{rePx}</i>	$\mu g\ C/\mu g\ N$	10000	*	*	*
Facteur de courbure	<i>P_{Px}</i>	<i>sd</i>	2.	*	*	*
Facteur de courbure	<i>P_{aqNPx}</i>	<i>sd</i>	2.	*	*	*
Facteur de courbure	<i>P_{bqNPx}</i>	<i>sd</i>	2.	*	*	*
Facteur de courbure	<i>P_{aqSIPx}</i>	<i>sd</i>				2.
Facteur de courbure	<i>P_{rPx}</i>	<i>sd</i>	2.	*	*	*
Facteur de courbure	<i>P_{N2Px}</i>	<i>sd</i>	2.	*	*	*

Facteur de courbure	P_{N2sPx}	<i>sd</i>	2.	*	*	*
Facteur de courbure	P_{SIPx}	<i>sd</i>				2.
Facteur de courbure	P_{NPx}	<i>sd</i>	2.	*	*	*
Facteur de courbure	P_{m1Px}	<i>sd</i>	2.	3.	1.	*
Facteur de courbure	P_{m2Px}	<i>sd</i>	2.	3.	1.	*
Facteur de courbure	P_{exPx}	<i>sd</i>	2.	*	0.5	*
Facteur de courbure	P_{wPx}	<i>sd</i>		2.	*	*

EcoMod 3. Tableau 3.35: Valeurs des paramètres du sous-modèle nutriments-phytoplancton pour la simulation standard. (*): la valeur est identique à celle qui se trouve à sa gauche. *sd*: sans dimension.

3.2.3.2 Sous-modèle du zooplancton.

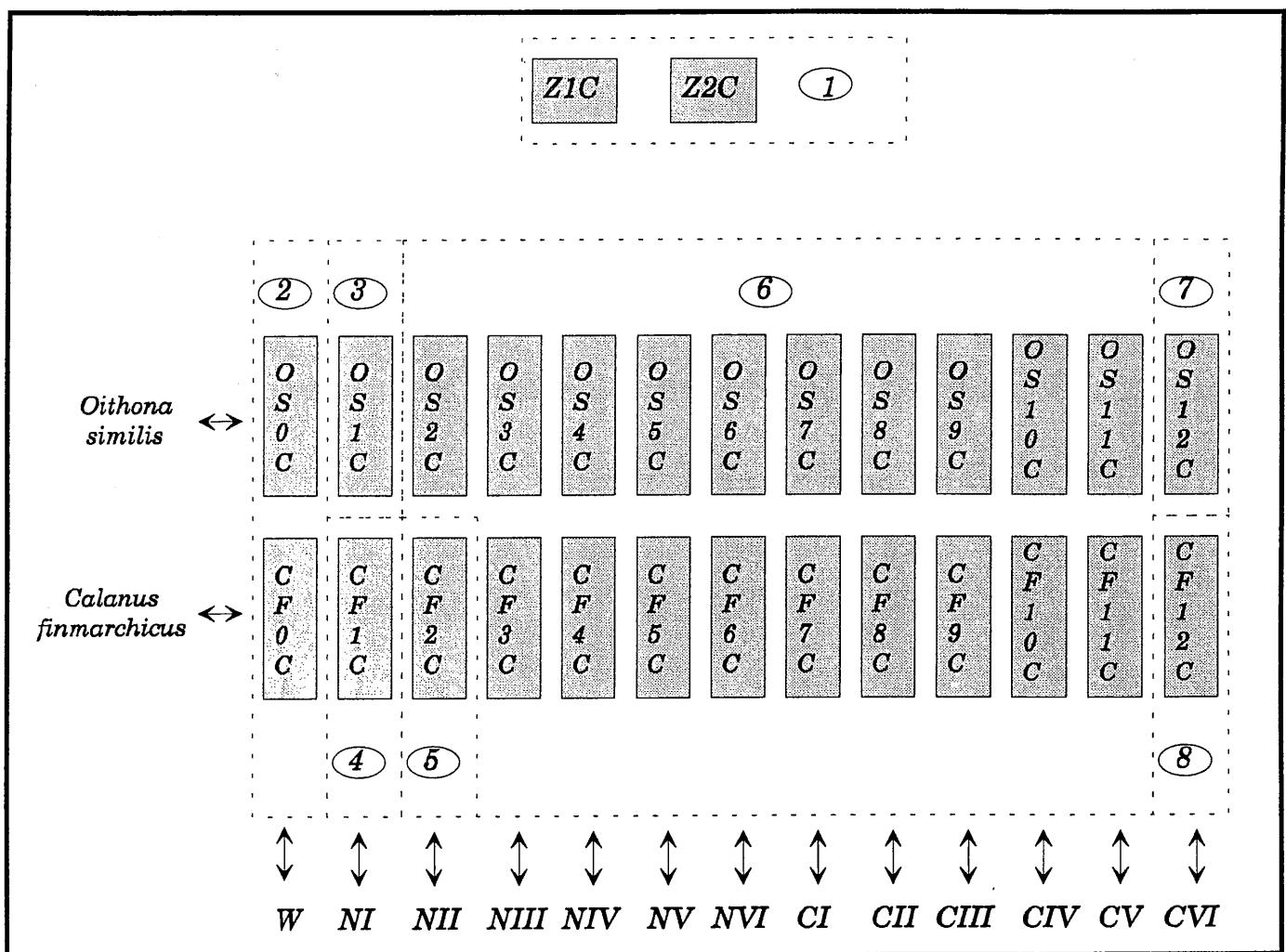
Le zooplancton, dans EcoMod 3, occupera une place vraiment importante. Parce que les données du FLEX'76 expérimental nous le permettent, nous tenterons de représenter tous les stades de développement des copépodes *Oithona similis* et *Calanus finmarchicus*. D'une part, il est vrai que le zooplancton a joué un rôle très important dans l'évolution de cet écosystème et d'autre part nous pensons que les différentes classes de taille qui composent le zooplancton sont responsables d'une grande partie de sa variation. Le FLEX était caractérisé, au niveau du phytoplancton, par une succession diatomées-nanophytoplancton et, au niveau du zooplancton, par une succession *Oithona similis*-*Calanus finmarchicus*. Les successions ne sont pas évidemment aussi claires mais il est assez surprenant de constater que le grand phytoplancton est suivi par le développement d'une petite espèce de copépode (*Oithona similis*) et que le petit phytoplancton est lui suivi par le développement d'un grand copépode calanoïde (*Calanus finmarchicus*). Les autres espèces de copépodes ont certainement eu un impact sur l'évolution de cet écosystème, mais leurs abondances et leurs biomasses sont relativement faibles si on les compare à celles des deux copépodes que nous modéliserons. De nombreuses études montrent l'importance relative du nano- et du microzooplancton (Sorokin, 1981; Klein Breteler & al. (1982), même en Mer du Nord (Peinert & al., 1982): l'importance de ces classes de taille a peut-être été sous-estimée pendant le FLEX. Bien que l'abondance des nauplii de copépodes ait été estimée, leur nombre est souvent considérée comme faible par rapport aux autres organismes qui composent le microzooplancton où l'on trouve une majorité de protozoaires.

Nous commencerons la description de ce sous-modèle par une description des variables d'état qui le compose. Chaque variable d'état sera ensuite classée selon les flux qui la caractérise. Neuf types d'interaction seront successivement décrites: ingestion, prédation, respiration, excrétion, égestion, mortalité, ponte, éclosion et le transfert entre les stades de développement des copépodes. L'ingestion et la prédation sont en fait deux types d'interactions équivalentes car un zooplancton peut ingérer des proies et il peut être ingéré par un prédateur supérieur (prédation). Ces flux sont paramétrisés de la même façon et ils seront donc traités en commun. Cependant au niveau des variables d'état, cette distinction est nécessaire car certains zooplanctons n'ingèrent aucune proie alors que d'autres ne sont pas consommés par un prédateur supérieur (selon la structure du modèle).

Peu de modèles tentent, à la fois, de représenter partiellement les cycles du carbone et de l'azote (ou du phosphore) surtout avec une structure verticale (Radach, 1983; Radach & al., 1984; Tett & al., 1986; Tett, 1987). Parmi ceux-là, la représentation du phytoplancton y occupe la place la plus importante car il semble essentiel de bien décrire les processus de la production primaire qui conditionnent l'évolution du zooplancton avant d'améliorer la structure qui décrit le zooplancton. Si la production primaire conditionne l'évolution du zooplancton, il est tout aussi vrai que le zooplancton, en tout cas pendant le FLEX, était capable de modifier les valeurs de la production primaire. Nous pensons donc que si une description fine des processus est envisageable, cette description doit concerner la plupart des niveaux trophiques que nous représentons.

3.2.3.2.1 Structure et variables d'état.

Le sous-modèle du zooplancton est constitué de 28 variables d'état. La figure 3.10 montre le schéma conceptuel (les flux ne sont pas représentés) et le tableau 3.36 rassemble les noms, les symboles et les unités de ces variables d'état. Deux variables sont attribuées au nano- et au microzooplancton (Z1C et Z2C): il n'y a donc pas de modification apparente avec la structure de EcoMod 2 à ce niveau. Les 26 autres variables d'état décrivent tous les stages de développement de *Oithona similis* et de *Calanus finmarchicus* (13 stages par copépodes: les oeufs, 6 nauplii, 6 copépodites). Le dernier stage de développement (CVI) représente le stage adulte du copépode, mâles et femelles confondus.



EcoMod 3. Figure 3.10: Variables d'état du zooplancton. Les numéros dans les ronds indiquent le type du zooplancton. W: oeuf. N: nauplii. C: copépodite.

Chacune de ces variables d'état est caractérisée par deux grandeurs invariables qui spécifieront leur place au sein du réseau: leur poids moyen et leur taille moyenne (taille moyenne déduite à partir d'une gamme de taille considérée). C'est bien évidemment une simplification grossière car les mesures expérimentales et de terrain prouvent que le poids et la taille d'un organisme, tout du

moins chez les copépodes, dépendent essentiellement de la température et de la quantité de nourriture disponible (Vidal, 1980 a). Les variations autour d'un poids ou d'une taille moyenne peuvent être très importantes: il semblerait que le poids sec moyen des premiers stages copépodites soit peu affecté par la température et la nourriture mais que celui des derniers stages copépodites augmente de façon hyperbolique avec la concentration de nourriture et qu'il soit inversement corrélé avec la température (Vidal., 1980 a). Toujours selon cet auteur, il semblerait aussi que la taille des petites espèces de copépode soit surtout influencée par la température alors que celle des grands copépodes dépend à la fois de la température et de la concentration de nourriture.

Variables d'état	Symboles	Unités
Concentration du nanozooplancton en carbone	<i>Z1C</i>	$\mu\text{g C/l}$
Concentration du microzooplancton en carbone	<i>Z2C</i>	"
Concentration des oeufs de <i>Oithona similis</i> en carbone	<i>OS0C</i>	"
" stage NI "	<i>OS1C</i>	"
" stage NII "	<i>OS2C</i>	"
" stage NIII "	<i>OS3C</i>	"
" stage NIV "	<i>OS4C</i>	"
" stage NV "	<i>OS5C</i>	"
" stage NVI "	<i>OS6C</i>	"
" stage CI "	<i>OS7C</i>	"
" stage CII "	<i>OS8C</i>	"
" stage CIII "	<i>OS9C</i>	"
" stage CIV "	<i>OS10C</i>	"
" stage CV "	<i>OS11C</i>	"
" stage CVI "	<i>OS12C</i>	"
Concentration des oeufs de <i>Calanus finmarchicus</i> en carbone	<i>CF0C</i>	"
" stage NI "	<i>CF1C</i>	"
" stage NII "	<i>CF2C</i>	"
" stage NIII "	<i>CF3C</i>	"
" stage NIV "	<i>CF4C</i>	"
" stage NV "	<i>CF5C</i>	"
" stage NVI "	<i>CF6C</i>	"
" stage CI "	<i>CF7C</i>	"
" stage CII "	<i>CF8C</i>	"
" stage CIII "	<i>CF9C</i>	"
" stage CIV "	<i>CF10C</i>	"
" stage CV "	<i>CF11C</i>	"
" stage CVI "	<i>CF12C</i>	"

EcoMod 3. **Tableau 3.36:** Variables d'état du sous-modèle zooplancton.

Les poids moyens sont rassemblés dans le tableau 3.52, les gammes de taille sont spécifiées dans la Carte d'EcoMod 3. Beaucoup de modèles utilisent des tailles et/ou des poids constants, cela ne justifie pas l'utilisation de ces hypothèses mais la modélisation d'une telle variabilité des tailles et

des poids nécessiterait une structure beaucoup plus complexe tant au niveau des variables d'état que de la paramétrisation des processus. Les modèles qui représentent le zooplancton doivent tenir compte des effets de la température et de la nourriture. Un bon exemple est fourni par les modèles de Carlotti & Sciandra (1989) et Carlotti & Nival (1992) où la température influence la plupart des processus (mortalité, durée des stages, mue, reproduction). De la même façon la nourriture influence la mortalité, la durée du stage, la production des oeufs, la filtration, l'ingestion, l'égestion, l'excrétion et la respiration.

Dans EcoMod 3, le poids moyen d'un organisme déterminera sa capacité d'ingestion et son niveau métabolique (production, respiration, excrétion). La taille moyenne d'un organisme sera utilisée pour spécifier son rôle et sa place au niveau des interactions trophiques.

La structure du modèle implique que les gammes de taille de deux ou plusieurs variables d'état peuvent se chevaucher. Cependant, au niveau des stages de développement d'une espèce de copépode, ces chevauchements sont impossibles dans le modèle. C'est un problème que l'on avait déjà rencontré pour le microphytoplancton avec les diatomées et les dinoflagellés (20-200 μ m). Cela ne perturbe pas la qualité du modèle, prenons le cas hypothétique de deux variables d'état qui ont exactement les mêmes caractéristiques (même gamme de taille, même poids, mêmes processus, mêmes paramètres, etc...) et admettons que ces deux prédateurs se nourrissent d'une seule et même proie. Si l'on faisait fonctionner un tel modèle, il y aurait simplement un partage des ressources disponibles et les biomasses des deux prédateurs seraient égales. Dans EcoMod 3, chaque variable d'état possède ses propres caractéristiques (quelques-unes peuvent être identiques à celles d'une autre variable d'état) et donc chaque variable d'état est unique. Cependant tous les organismes qui sont représentés par une variable d'état ont exactement les mêmes caractéristiques.

Le microzooplancton inclut forcément des nauplii de copépodes mais pas celles de *Oithona similis* et de *Calanus finmarchicus* qui sont déjà des variables d'état. Certains stages des autres copépodes sont donc représentés si la taille d'un de ces stages est incluse dans la gamme de taille du microzooplancton.

Regardons à nouveau le tableau 3.36: on peut remarquer que toutes les unités sont exprimées avec le même élément chimique, le carbone. Ceci implique que tous les organismes qui composent le zooplancton auront des rapports C/N constants. C'est une autre hypothèse que nous utiliserons car elle a l'avantage de permettre une réduction importante du nombre des variables d'état: 28 au lieu de 56. L'autre avantage est que la paramétrisation des processus sera grandement simplifiée. Cette hypothèse est surtout viable pour le zooplancton qui n'a pas la capacité d'accumuler des réserves de lipides qui augmentent leurs rapports C/N: si c'est le cas de la plupart des petites espèces zooplanctoniques (nano-, microzooplancton et *Oithona similis*) ce n'est malheureusement pas le cas de la grande majorité des copépodes calanoides tel que *Calanus finmarchicus*. Les copépodes qui vivent aux basses et aux moyennes latitudes accumulent très peu de lipides (Bamstedt, 1986) et leurs rapports C/N sont d'environ 4.7 (rapport d'atomes) (Bamstedt, 1986). Les copépodes vivant aux hautes latitudes peuvent accumuler de grandes réserves de lipides (Reihardt & Van Vleet, 1986) et la variation saisonnière de cette accumulation peut être très importante (Tande, 1982; Gronvik & Hopkins, 1984): des rapports C/N aussi haut que 15

surviennent (Bamstedt, 1986). Les lipides peuvent être utilisés comme un substrat métabolique qui permet la survie de l'organisme pendant l'hiver.

L'hypothèse des rapports C/N constants n'implique pas, en aucune façon, que les cycles du carbone et de l'azote sont parallèles au niveau du zooplancton. Le parallélisme des cycles n'est possible que si les biomasses et les flux exprimés dans une certaine unité peuvent être déduits à partir des mêmes biomasses et des mêmes flux exprimés dans une autre unité au rapport C/N près. Dans EcoMod 3, nous calculerons la biomasse du zooplancton en terme d'azote à partir de la biomasse en carbone en utilisant le rapport C/N mais certains flux entrants et sortants (exprimés en carbone et en azote) pour chaque variable d'état ne seront pas parallèles.

Ceci signifie par exemple qu'un zooplancton qui est confronté à deux rations alimentaires dont les rapports C/N sont différents, s'arrangera pour que sa composition biochimique reste constante et ceci implique qu'au moins un des flux sortant ne sera pas parallèle. Il sera nécessaire de suivre les voies de transformations du carbone et de l'azote à l'intérieur du zooplancton. La plupart des flux sortants seront déduits à partir des flux entrants. Cette structure est complexe mais beaucoup plus réaliste car la plupart des modèles qui décrivent la respiration et l'excrétion du zooplancton considèrent que ces flux sont totalement indépendants du flux d'ingestion (quantité et qualité de la ration alimentaire). Pour y parvenir nous utiliserons un modèle stoechiométrique que nous décrirons plus tard.

3.2.3.2 Types de zooplancton et classification selon les processus.

Le zooplancton de la figure 3.10 est classé selon divers types notés de ① à ⑧. Cette classification est basée sur la nature des flux qui peuvent influencer l'évolution d'une variable d'état. La figure 3.11 et le tableau 3.37 présentent les différents types du zooplancton. Certains flux, qui apparaissent à la gauche et à la droite de chaque boîte, touchent à la fois les biomasses en carbone et en azote (un flux par élément chimique). D'autres flux ne concernent que le carbone ou l'azote (respiration et excrétion).

Plusieurs hypothèses doivent être formulées après l'analyse de ces schémas:

- les oeufs de *Oithona similis* et de *Calanus finmarchicus* (type 2) ne pourront ni respirer, ni excréter. Nous considérerons que leur métabolisme est très bas et que ces processus sont négligeables.
- les stages NI (type 4) et NII (type 5) de *Calanus finmarchicus* pourront respirer et excréter mais il est reconnu que ces stages n'ingèrent pas de nourriture (Eaton, 1971), ils dépendent de leurs réserves énergétiques. Ces réserves sont essentiellement constituées de lipides car ils fournissent les matières vitales et l'énergie qui permet le développement des premiers stages de développement (Tande & Hopkins, 1981; Tande, 1982; Hirche & Kattner, 1993). L'hypothèse que nous utiliserons est la suivante: l'excrétion et la respiration dépendront d'une courbe

d'ingestion hypothétique qui sera calculée de la même façon que celles des autres stages. Nous reviendrons, par la suite, sur cette hypothèse qui peut paraître surprenante.

- les adultes (type 8) de *Calanus finmarchicus* ne peuvent pas être ingérés de façon explicite par manque d'un prédateur supérieur. Nous supposons que l'impact d'un éventuel prédateur supérieur est négligeable pendant le FLEX. Les résultats du FLEX montrent que la biomasse qui est associée au stage CVI de *Calanus finmarchicus* est faible et que ce stage apparaît surtout après le 4 juin (dernier jour de la simulation) (figure 2.35).

Les processus de ponte et d'éclosion chez les copépodes peuvent être associés à des processus de transfert, mais leurs paramétrisations seront très différentes.

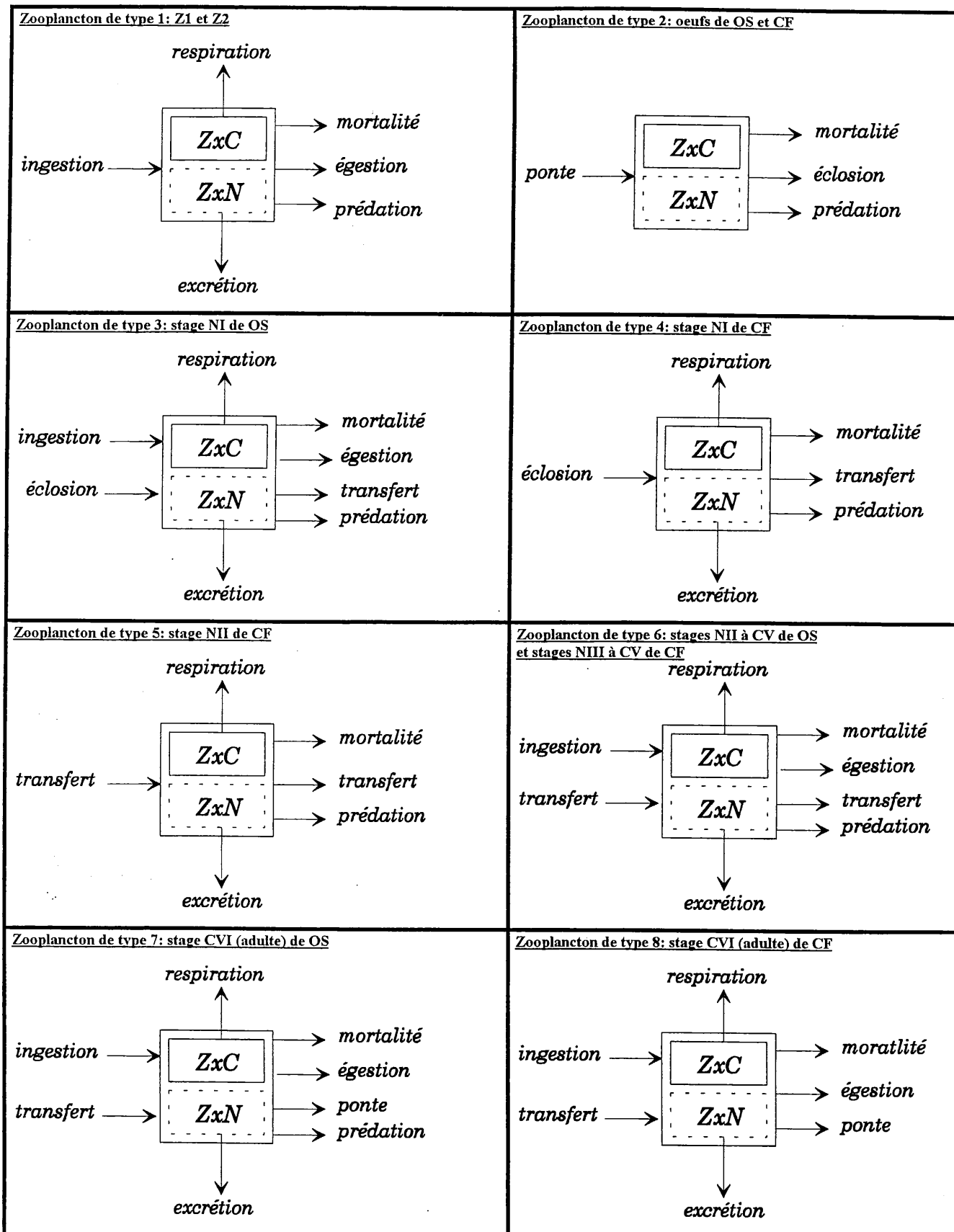
Les flux en terme de carbone et d'azote qui décrivent la mortalité, la ponte, l'éclosion, le transfert et la prédation seront des flux parallèles (la plupart des flux à droite de chaque boîte), c'est à dire qu'un de ces flux en terme de carbone nous permettra directement de calculer le flux correspondant en azote en utilisant le rapport C/N de l'organisme dont ils sont issus.

Comme dans le cas du phytoplancton, les flux de la mortalité doivent nécessairement être parallèles pour que la composition du zooplancton vivant reste constante. Les rapports C/N des stages pour une espèce de copépode seront égaux et il est de ce fait normal que les flux de transfert, d'éclosion et de ponte soient aussi parallèles.

La prédation est un processus qui touche l'organisme en entier, si une sélection des composés biochimiques a lieu c'est au niveau du prédateur mais pas au niveau de la proie. Les flux de prédatations doivent nécessairement être parallèles.

Les flux de l'ingestion, en carbone et en azote, ne seront jamais parallèles car le rapport de ces flux ne peut pas être constant: la ration alimentaire est composée d'un ensemble de proies qui peuvent toutes avoir des rapports C/N différents et de plus le rapport C/N de certaines proies est, lui aussi, susceptible de varier (phytoplancton). Le non-parallélisme des cycles du carbone et de l'azote dans le sous-modèle du phytoplancton était engendré par une déficience des nutriments ou par une limitation induite par la lumière (l'exsudation en est une conséquence). Le manque de parallélisme dans le sous-modèle du zooplancton est engendré par la qualité nutritive de la ration alimentaire et non par la quantité de la nourriture.

Selon la structure du modèle, les seules possibilités pour notre zooplancton de réguler sa composition interne sont les processus de la respiration et de l'excrétion. La maintenance d'un rapport C/N constant, face à une ration dont la composition biochimique peut varier, n'est possible que si le rapport respiration/excrétion est variable. Toute la difficulté réside dans la paramétrisation de ces flux. Normalement, une régulation peut aussi survenir au niveau des efficacités d'assimilation en carbone et en azote mais nous supposons qu'elles sont constantes et égales.



EcoMod 3. **Figure 3.11:** Description des interactions pour les différents types de zooplancton. Les flux entrants positifs et sortants négatifs sont respectivement indiqués à gauche et à droite de chaque boîte. ZxC: concentration en carbone (variable d'état); ZxN: concentration en azote qui apparaît de façon implicite dans le modèle. Les flux sortants qui dépendent exclusivement des concentrations de carbone ou de l'azote sont respectivement indiqués au-dessus et au-dessous de chaque boîte.

	type 1	type 2	type 3	type 4	type 5	type 6	type 7	type 8
ingestion	×		×			×	×	×
prédation	×	×	×	×	×	×	×	
respiration	×		×	⊗	⊗	×	×	×
excrétion	×		×	⊗	⊗	×	×	×
égestion	×		×			×	×	×
mortalité	×	×	×	×	×	×	×	×
ponte		×					×	×
éclosion		×	×	×				
transfert			×	×	×	×	×	×

EcoMod 3. Tableau 3.37: Processus pour le zooplancton. ×: présence du processus; ⊗: la respiration et l'excrétion sont calculées à partir d'une ingestion hypothétique.

3.2.3.2.3 Taux d'ingestion ou de prédation.

Les taux d'ingestion du nano- et du microzooplancton (Z1 et Z2) seront des fonctions de leurs poids moyens, de la température et de la quantité de nourriture (tableau 3.38). Les paramètres ainsi que leurs symboles, leurs unités et leurs valeurs sont regroupées dans le tableau 3.52.

Quand la complexité d'un modèle augmente, très souvent le nombre des paramètres augmente aussi. Il est alors souhaitable de recourir à des lois plus générales qui permettent, selon certains critères, de déterminer les paramètres qui seront directement utilisés par le modèle. Ces lois dépendent elles aussi de paramètres mais leur nombre est réduit. Un bon exemple est fourni par les équations (1) et (8) (tableau 3.38). Nous utilisons une loi allométrique qui permet de calculer le taux d'ingestion spécifique maximal (à 20°C) en fonction du poids d'un organisme: le taux d'ingestion maximal spécifique diminue avec une augmentation de la taille corporelle chez une espèce (Dagg, 1976) et entre les espèces (Capriulo, 1982). Les paramètres de cette loi (f1 et f2) ont été étudiés par Moloney & Field (1989). Le paramètre d'échelle (f2) est très variable selon les différents processus (incluant l'ingestion) et il est généralement compris entre -0.1 et -0.4 (Peters, 1983). Capriulo (1982) donne une valeur de f2 égale à -0.311 pour l'ingestion des invertébrés et Moloney & Field (1989, 1991 a, 1991 b) utilisent une valeur de -0.25 pour tous les processus impliqués dans leurs modèles. La plupart des estimations de f2 approchent la dernière valeur citée mais nous avons constaté, pendant les simulations, qu'une valeur de -0.21 était plus adaptée pour approcher les résultats du FLEX'76. Cette augmentation de f2 entraînait une élévation du taux d'ingestion maximal spécifique à 20°C. L'avantage d'une telle loi est qu'elle nous permet, à partir de principes biologiques bien établis, de déterminer le taux d'ingestion spécifique de chaque zooplancton mais son désavantage réside dans sa rigidité. En effet, cette formulation tient peu compte de la variabilité des espèces: l'écart par rapport à la valeur calculée par la loi allométrique peut être important. Ces lois allométriques sont établies à partir de nombreuses mesures, souvent effectuées dans des contextes différents et sur une très large gamme de taille. Cependant il est certain que ce type de loi est très utile surtout quand la complexité du modèle augmente.

Taux d'ingestion-prédation

Type 1: Z1 et Z2

<i>i</i>	Indice de la proie	(1) $b1_j = f1 \cdot (poids_j \cdot 10^6)^{f2}$
<i>j</i>	Indice du prédateur	(2) $r \max_j = b1_j \cdot f3 \cdot f4^T$
$b1_j$	Taux d'ingestion maximal du prédateur à 20°C	(3) $bio_j = \sum_{i=1}^n e_{ij} \cdot HiC$
$r \max_j$	Taux d'ingestion maximal du prédateur à une température T	(4) si $bio_j \leq b0_j$ alors $r_j = 0$
bio_j	Biomasse des proies potentiellement capturables en unité carbone	(5) si $bio_j > b0_j$ alors $r_j = r \max_j \frac{bio_j - b0_j}{K_j + bio_j - b0_j}$
<i>n</i>	Nombre de proies du prédateur j	(6) $v_j = \frac{r_j}{bio_j}$
e_{ij}	Efficacité de capture de la proie i par le prédateur j	(7) $i_{ij} = v_j \cdot e_{ij} \cdot HiC$
<i>HiC</i>	Concentration de la proie en unité carbone	
r_j	Taux d'ingestion du prédateur	
v_j	Volume exploré	
i_{ij}	Taux d'ingestion de la proie i par le prédateur j	

Type 3 à 8: stages NI à CVI de OS et CF

$r \max_j'$	Taux d'ingestion maximal qui varie en fonction de l'heure du jour	(8) $b1_j = f0_j \cdot f1 \cdot (poids_j \cdot 10^6)^{f2}$
<i>t</i>	Heure du jour	(9) $r \max_j = b1_j \cdot f3 \cdot f4^T$
		(10) $r \max_j' = r \max_j \cdot amp_j + r \max_j (1 - amp_j) \left(2^{-n_j} \right) \left[1 + \cos \left(\frac{2\pi t}{24} \right) \right]^{n_j}$
		(11) $bio_j = \sum_{i=1}^n e_{ij} \cdot HiC$
		(12) si $bio_j \leq b0_j$ alors $r_j = 0$
		(13) si $bio_j > b0_j$ alors $r_j = r \max_j' \left(1 - e^{(-K_j(bio_j - b0_j))} \right)$
		(14) $v_j = \frac{r_j}{bio_j}$
		(15) $i_{ij} = v_j \cdot e_{ij} \cdot HiC$

EcoMod 3. Tableau 3.38: Formulation mathématique pour le calcul des taux d'ingestion ou de prédation.

La plupart des paramètres utilisés dans un modèle peuvent être déduits d'après ces lois et nous aurions très bien pu en faire un plus grand usage. La détermination de la plupart des paramètres dans les modèles de Moloney & Field (1991 a, 1991 b) est basée sur de telles lois allométriques et de plus ces modèles sans dimension spatiale modélisent les cycles du carbone et de l'azote.

Le facteur 10^6 (tableau 3.38, (1 et 8)) est nécessaire pour transformer le poids moyen individuel ($\mu\text{g C/ind.}$) en pg C/ind. qui est l'unité de la loi allométrique utilisée.

De nombreuses expériences ont montré l'influence de la température sur l'ingestion (Mullin & Brooks, 1970; Kiorboe & al., 1982; Thebault, 1985). Les équations (2) et (9) permettent de calculer le taux d'ingestion spécifique maximal pour une température T . Pour Z1 et Z2, la paramétrisation (lignes 3 à 7) (tableau 3.38) est identique à celle que nous avons utilisée pour EcoMod 2 (tableau 3.4, (13 à 17)). La seule différence est l'unité de la proie (HiC) qui est exprimée cette fois-ci en $\mu\text{g C/l}$.

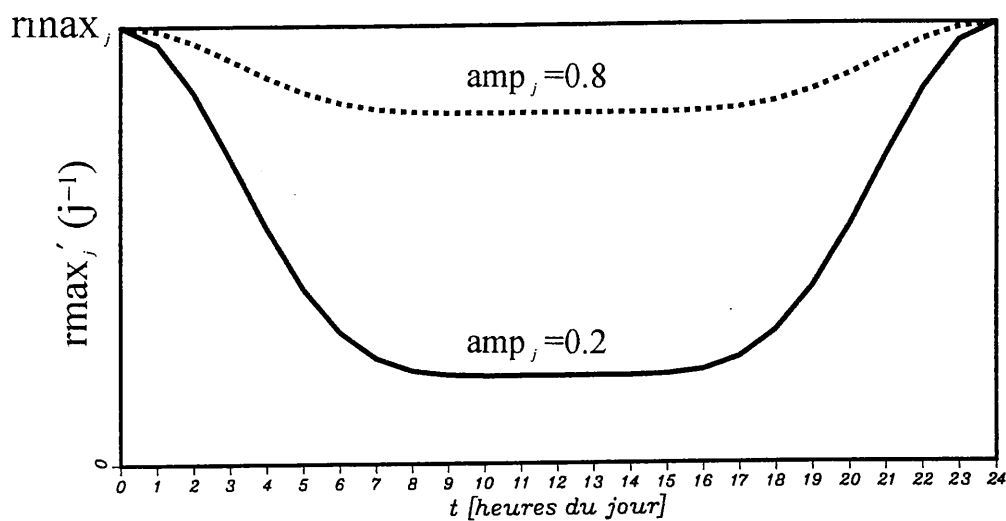


Figure 3.12: variations journalières du taux d'ingestion maximal chez les copépodes.

Dans leur modèle de dynamique des copépodes, Carlotti & Nival (1992) considèrent que trois facteurs peuvent influencer l'ingestion: la nourriture, la température et le poids individuel moyen d'une classe d'âge. Les mêmes facteurs influencent les ingestions de Z1 et Z2 sauf que nos poids moyens ne sont pas représentatifs d'une classe d'âge mais d'une classe de taille. Nous avons vu pendant l'analyse des résultats du FLEX que l'ingestion des copépodes était aussi une fonction de l'heure du jour (Daro, 1980). Cette variation journalière est souvent couplée aux migrations verticales (Atkinson & al., 1992). Pour tous les stages de copépodes (NI et NII de *Calanus finmarchicus* compris) nous utiliserons la même formulation que pour Z1 et Z2 (tableau 3.38, (10 à 15)) mais nous incluons dans cette paramétrisation la possibilité d'une variation journalière du taux d'ingestion maximal (tableau 3.38, (10)). Cette équation provient de la fonction établie par McCaull & Platt (1977) que nous avons déjà employé pour simuler les variations journalières du taux d'assimilation du carbone pour le phytoplancton (tableau 3.13, (8 et 9)). Cependant, quelques

modifications ont été effectuées: nous supposons toujours que les plus hauts taux d'ingestion pourront survenir à minuit ce qui correspond à une phase nulle (le paramètre bp est nul) (figure 3.12). De plus, la valeur minimale et l'amplitude sont respectivement décrites par les termes $[r_{max_j} amp_j]$ et $[r_{max_j} (1-amp_j)]$: le facteur amp_j nous permet de choisir l'amplitude des variations journalières mais de manière à ce que r_{max_j} soit égale à r_{max_j} à minuit. La figure 3.12 donne deux exemples de cette fonction pour deux valeurs de amp_j . La courbure de la fonction peut toujours être modifiée par le paramètre n_j .

Quelques explications doivent être données sur le paramètre $f0_j$ (tableau 3.38, (8)) que nous n'avons pas décrit jusque là. Ce paramètre ne pourra varier qu'entre 1 et 2. Il a le pouvoir d'augmenter le taux d'ingestion spécifique maximal mais il dépend étroitement du paramètre amp_j . La somme $[amp_j + f0_j]$ devra toujours être égale à 2 (tableau 3.52). Le but est d'augmenter, de façon proportionnelle, la capacité d'ingestion et l'amplitude des variations journalières de l'ingestion. En d'autres termes, nous supposons qu'un organisme qui a une ingestion nulle à midi ($amp_j = 0$) aura la capacité de doubler son taux d'ingestion maximal à minuit. Si l'option 'aucune variation journalière du taux d'ingestion' est choisie ($amp_j = 1$), la capacité d'ingestion maximale ne sera pas augmentée ($f0_j = 1$) et le taux d'ingestion maximal sera constant quel que soit l'heure du jour.

Le calcul des taux d'ingestion des stages des copépodes (tableau 3.38, (11 à 15)) est équivalent à celui que nous avons décrit dans EcoMod 2 (tableau 3.4) mais la biomasse des proies est cette fois-ci exprimée en carbone (HiC).

Nous verrons par la suite que les processus de respiration, d'excrétion, d'assimilation et d'égestion dépendent entièrement du processus d'ingestion et que tous ces processus sont influencés par la température (Conover, 1966; Ikeda, 1985). Nous utiliserons l'hypothèse de Carlotti & Nival (1992) qui considèrent que seule l'influence de la température sur l'ingestion est suffisante pour décrire l'influence de la température sur les autres processus qui dépendent de l'ingestion. Cette hypothèse n'est viable que si l'ingestion est capable de limiter tout le budget.

3.2.3.2.4 Modèle des efficacités de capture.

Dans le tableau 3.38 nous utilisons le concept des efficacités de capture e_{ij} comme nous l'avons fait dans EcoMod 1 et 2. Ces paramètres sont d'une part très sensibles et d'autre part très difficiles à déterminer car leur but est de décrire l'affinité entre une proie et son prédateur. Les facteurs qui déterminent cette affinité sont nombreux et peu connus (taille de la proie, structure de l'appareil de filtration et/ou de capture du prédateur, taille du prédateur, qualité nutritive de la proie, vitesses de nage de la proie et du prédateur, turbulence, etc...).

Signalons que le terme 'efficacité de capture' qui est couramment utilisé est pris, dans ce contexte, au sens le plus large. Il est bien évident que la nature biochimique (qualité nutritive) d'une particule n'a rien à voir avec l'aspect mécanique de la capture. Pour nous, ce terme représente

tous les facteurs qui peuvent influencer la relation proie-prédateur et où les capacités d'ingestion du prédateur sont exclues.

Dans EcoMod 3, les relations trophiques seront basées sur une hypothèse de base qui nous permettra de définir toutes les interactions potentielles de type proie-prédateur au sein du réseau considéré: nous admettrons qu'un prédateur aura la possibilité d'ingérer toutes les proies dont les tailles sont inférieures ou égales à celle du prédateur. Cette hypothèse signifie simplement que si cette condition est remplie, le modèle prévoit le calcul d'un flux entre la proie et le prédateur. Cela n'implique pas le calcul de tous les flux qui sont prévus par cette hypothèse: le calcul d'un flux ne sera possible que si l'efficacité de capture e_{ij} est non nulle.

Vu le nombre des interactions possibles, d'après la structure du modèle, il est pratiquement impossible d'assigner une valeur pour chaque efficacité de capture de façon indépendante. Nous l'avons fait pour EcoMod 1 et 2 car les e_{ij} étaient relativement peu nombreux mais il faut avouer que la détermination de ces paramètres se fait essentiellement en fonction de la réponse du modèle et des quelques connaissances que nous avons à ce sujet. Des mesures expérimentales sont toujours possibles, mais les facteurs qui influencent une efficacité de capture sont tellement nombreux et si peu connus que l'on peut avoir des doutes sur la fiabilité des résultats. La plupart de ces mesures se font à partir de cultures en laboratoire et les conditions en milieu naturel peuvent être totalement différentes.

Notre approche consistera à déterminer les efficacités de capture selon des critères simples et nous essayerons de dissocier les différents facteurs qui influencent une efficacité de capture. Notre définition de l'efficacité de capture sera la suivante:

$$e_{ij} = eX1_{ij} \cdot eX2_{ij} \cdot eX3_{ij} \cdot \dots \cdot eXn_{ij}$$

l'efficacité de capture e_{ij} sera le produit des efficacités de capture liées à l'influence d'un facteur (tailles des proies et des prédateurs, nature de la proie, vitesses de nage, turbulence, etc...). Nous simplifierons cette relation en considérant que seulement deux facteurs (la taille et la nature des proies) sont en mesure d'affecter e_{ij} (tableau 3.39, (1)). Les efficacités de capture devront nécessairement varier entre 0 et 1 et nous admettrons donc que les autres efficacités de capture qui tiennent compte des autres facteurs seront égales à 1 (la vitesse de nage du prédateur est toujours très supérieure à celle de sa proie, la turbulence du milieu est telle qu'elle favorise au maximum la capture d'une proie, etc...). C'est une formulation très réductrice mais elle a l'avantage de décomposer le problème tout en sachant que chaque efficacité de capture influencée par ce que l'on appelle un 'facteur' est elle-même très difficile à déterminer et que ce facteur n'est certainement pas unique. Prenons par exemple le cas du facteur de taille: l'efficacité de capture liée à la taille des organismes dépend à la fois des tailles de la proie, du prédateur mais aussi de la taille des appendices qui permettent la filtration ou la capture d'une proie, etc... L'efficacité de capture liée à la nature des particules est certainement beaucoup plus complexe, elle dépend du goût de la proie, du type de prédateur (herbivore, carnivore, omnivore, détritivore, cannibale), des substances chimiques que la proie peut émettre et qui peuvent agir comme des agents attractifs ou répulsifs (Poulet, 1983), etc...

Calcul des efficacités de capture

(1)
$$e_{ij} = eT_{ij} \cdot eN_{ij}$$

♦ Calcul des eT_{ij} . Dans le modèle EcoMod 3, toutes les proies et les prédateurs ont une gamme de tailles caractéristique:

	Taille minimale	Taille maximale
Proie i	$t \min_i$	$t \max_i$
Prédateur j	$T \min_j$	$T \max_j$

(2) ✦ Taille moyenne du prédateur j:
$$\bar{T}_j = \frac{T \max_j + T \min_j}{2}$$

(3) ✦ Taille idéale de la proie i pour le prédateur j:
$$\lambda id_j = \frac{\bar{T}_j}{fid_j}$$

(4) ✦ Taille maximale d'une proie i pour un prédateur j:
$$\lambda \max_j = \frac{\bar{T}_j}{f \max_j}$$

(5) ✦ Taille minimale d'une proie i pour un prédateur j:
$$\lambda \min_j = \frac{\bar{T}_j}{f \min_j}$$

✦ Courbe d'efficacité de capture d'un prédateur j: $H_j(x)$

(6) S1	$x \leq \lambda \min_j$	$H_j(x) = 0.$
(7) S2	$\lambda \min_j < x \leq xav_j$	$H_j(x) = yav_j \left(\frac{x - \lambda \min_j}{xav_j - \lambda \min_j} \right)^{P1av_j}$
(8) S3	$xav_j < x \leq \lambda id_j$	$H_j(x) = yav_j + (1 - yav_j) \left[1 - \left(\frac{\lambda id_j - x}{\lambda id_j - xav_j} \right)^{P2av_j} \right]$
(9) S4	$\lambda id_j < x \leq xar_j$	$H_j(x) = yar_j + (1 - yar_j) \left[1 - \left(\frac{x - \lambda id_j}{xar_j - \lambda id_j} \right)^{P2ar_j} \right]$
(10) S5	$xar_j < x \leq \lambda \max_j$	$H_j(x) = yar_j \left(\frac{\lambda \max_j - x}{\lambda \max_j - xar_j} \right)^{P1ar_j}$
(11) S6	$\lambda \max_j < x$	$H_j(x) = 0.$

♣ Coordonnées des points A et B de la courbe $H_j(x)$:

$$(12) \quad A \quad \begin{cases} x_{av_j} = \lambda \min_j + \alpha_{av_j}(\lambda id_j - \lambda \min_j) & \text{avec } 0 < \alpha_{av_j} < 1 \\ y_{av_j} & \text{avec } 0 < y_{av_j} < 1 \end{cases}$$

$$(13) \quad B \quad \begin{cases} x_{ar_j} = \lambda id_j + \alpha_{ar_j}(\lambda \max_j - \lambda id_j) & \text{avec } 0 < \alpha_{ar_j} < 1 \\ y_{ar_j} & \text{avec } 0 < y_{ar_j} < 1 \end{cases}$$

♣ Détermination des facteurs de courbure $P1av_j$ et $P1ar_j$ en fonction des facteurs de courbure $P2av_j$ et $P2ar_j$:

$$(14) \quad P1av_j = \frac{P2av_j(1 - y_{av_j})(x_{av_j} - \lambda \min_j)}{y_{av_j}(\lambda id_j - x_{av_j})}$$

$$(15) \quad P1ar_j = \frac{P2ar_j(1 - y_{ar_j})(\lambda \max_j - x_{ar_j})}{y_{ar_j}(x_{ar_j} - \lambda id_j)}$$

♣ Calcul de eT_{ij} en fonction de la gamme de tailles d'une proie i:

$$(16) \quad eT_{ij} = \frac{1}{t \max_i - t \min_i} \int_{t \min_i}^{t \max_i} H_j(x) dx$$

♦ **Calcul des eN_{ij} .** Toutes les proies i d'un prédateur j sont réparties selon 4 catégories:

- ① le phytoplancton
- ② les bactéries et le zooplancton dont l'espèce est différente de celle du prédateur
- ③ le zooplancton dont l'espèce est identique à celle du prédateur
- ④ les matières organiques particulières mortes

⇒ on suppose que toute les particules qui composent une catégorie ont une même valeur eN_{ij} .

EcolMod 3. **Tableau 3.39:** Formulation mathématique pour le calcul des efficacités de capture.

En fonction des possibilités que nous procure la structure du modèle, l'efficacité de capture liée à la taille eT_{ij} (tableau 3.39, (1)) ne pourra dépendre que de la taille de la proie et de celle de son prédateur. Dans le modèle, chaque proie et chaque prédateur est caractérisé par sa propre gamme de taille. Nous considérerons que chaque prédateur possède une courbe d'efficacité de capture spécifique $H_j(x)$ qui ne dépend que du prédateur lui-même. La gamme de taille d'une proie sera ensuite comparée à la courbe d'efficacité de capture de son prédateur et nous en déduirons eT_{ij} .

Afin de déterminer la courbe d'efficacité de capture d'un prédateur j, nous aurons besoin de connaître quatre tailles qui détermineront la position de la courbe le long de l'axe des abscisses (taille des proies en μm):

- la taille moyenne du prédateur j à partir de laquelle nous calculerons les autres tailles requises (tableau 3.39, (2)).
- la taille idéale de la proie i pour notre prédateur j : nous supposerons qu'il existe une taille idéale de la proie et pour laquelle l'efficacité de capture liée à la taille est de 1. Cette taille sera calculée par un facteur de proportion fid_j (tableaux 3.39, (3) et 3.52).
- la taille maximale d'une proie i pour un prédateur j : au-dessus de cette taille, le prédateur sera incapable de capturer la proie et donc l'efficacité de capture liée à la taille sera nulle. (tableau 3.39, (4)). Le facteur de proportion $fmax_j$ sera toujours inférieur au facteur de proportion fid_j (tableau 3.52).
- la taille minimale d'une proie i pour un prédateur j : au-dessous de cette taille, le prédateur sera, de la même façon, incapable de saisir ou de retenir sa proie et l'efficacité de capture liée à la taille sera nulle. Le facteur de proportion $fmin_j$ sera toujours supérieur au facteur de proportion fid_j (tableaux 3.39 (5) et 3.52).

Les tailles λ_{min_j} et λ_{max_j} déterminent donc l'emplacement de la courbe sur l'axe des tailles des proies, la taille λ_{id_j} spécifie l'emplacement du maximum de la courbe d'efficacité de capture du prédateur j (figure 3.13).

Moloney & Field (1991, b) ont rassemblé différentes données sur les tailles des prédateurs (zooplancton) et de leurs proies. C'est à partir de ce jeu de données qu'ils ont pu estimer les gammes de variation des différents facteurs de proportion que nous utilisons. Selon leurs calculs, la gamme de variation de fid_j est de 10 à 50 avec une valeur moyenne de 16.6. Le facteur $fmin_j$ est supérieur à 12.5 et sa valeur moyenne est de 25. En ce qui concerne $fmax_j$, la gamme est de 5.88 à 11.11 avec une valeur moyenne de 7.69. Les données que nous utilisons pour le FLEX'76 (tableau 3.52) sont assez représentatives des estimations de Moloney & Field (1991 b). Il est généralement assumé que les prédateurs sont approximativement 10 fois plus grands que leurs proies (Sheldon & al., 1977; Azam & al., 1983; Moloney & Field, 1985) mais les résultats de Moloney & Field (1991 b) ainsi que les résultats de notre modèle suggèrent que ce facteur de proportion est plus élevé: il est compris entre 10 et 50 pour Moloney & Field (1991 b) et il est compris entre 10 et 20 dans notre modèle (tableau 3.52). Il semblerait, d'après des travaux récents, que le paramètre fid_j dépende de la taille du prédateur car Hansen & al. (1994) trouvent une valeur de 18. pour les copépodes, une valeur plus faible de 8. pour les ciliés et enfin une valeur de 3. pour les nanoflagellés mais il n'y aurait pas de variation entre les différents stages d'une espèce de copépode.

La courbe $H_j(x)$ devra nécessairement passer par les trois points $(\lambda_{min_j}, 0)$, $(\lambda_{id_j}, 1)$ et $(\lambda_{max_j}, 0)$. Cette courbe est en fait constituée de six segments (tableau 3.39, (6 à 11)). Les segments S2 à S5 sont formés à partir des courbes $T(x)$ que nous avons utilisées pour les limitations des processus du phytoplancton (tableau 3.8 et 3.9). Deux points importants (A et B)

(tableau 3.39, (12 et 13)) et deux paramètres ($P2av_j$ et $P2ar_j$) permettent de spécifier la courbure. Les paramètres $P1av_j$ et $P1ar_j$ sont respectivement calculés en fonction de $P2av_j$ et $P2ar_j$ (tableau 3.39, (14 et 15)) de telle façon que:

$$\left[\frac{dH_j(xav_j)}{dx} \right]_{S2} = \left[\frac{dH_j(xav_j)}{dx} \right]_{S3} \quad \text{et} \quad \left[\frac{dH_j(xar_j)}{dx} \right]_{S4} = \left[\frac{dH_j(xar_j)}{dx} \right]_{S5}$$

avec les indices S2, S3, S4 et S5 qui indiquent les segments de la courbe $H_j(x)$ sur lesquels chaque calcul de dérivée est effectué.

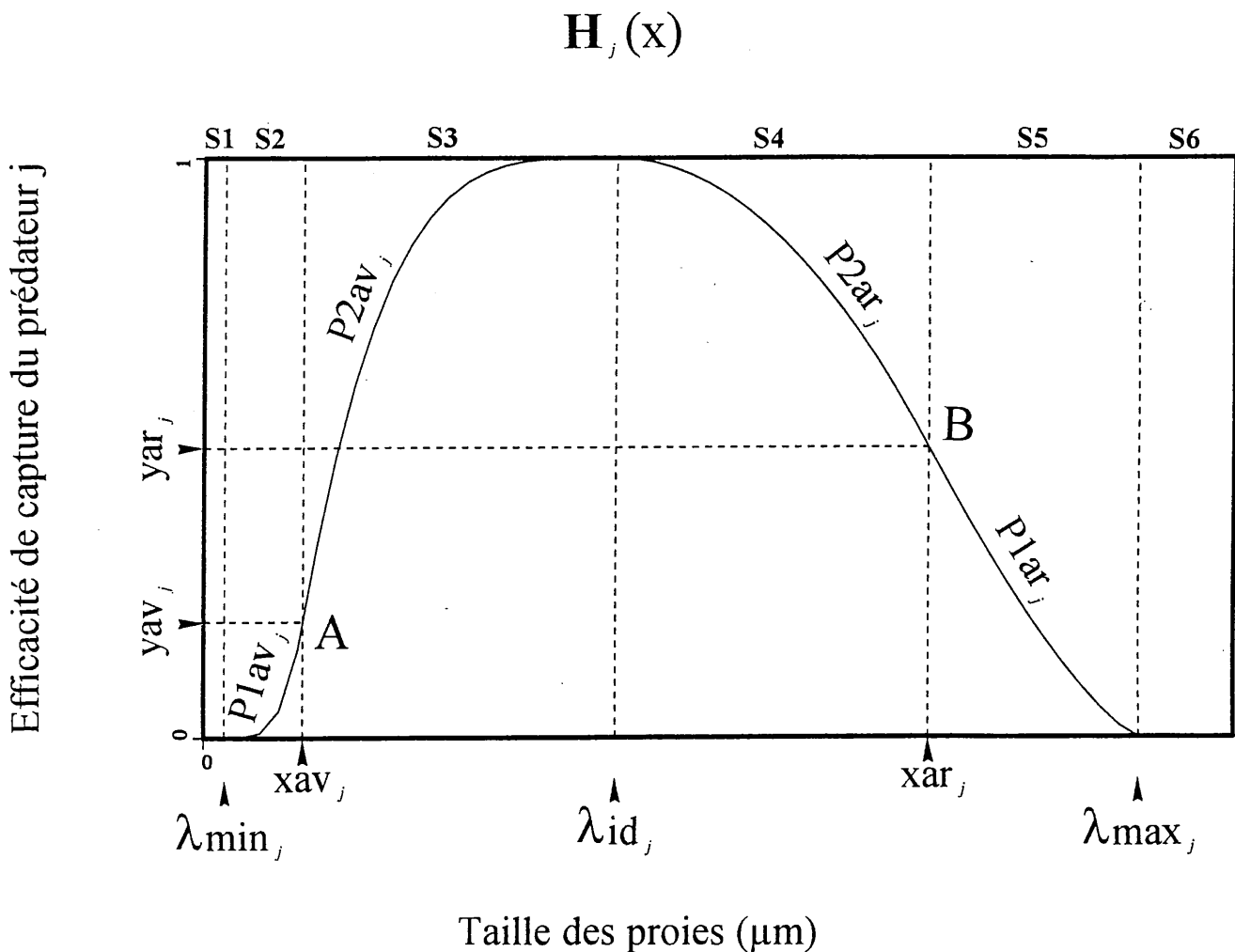


Figure 3.13: courbe d'efficacité de capture d'un prédateur j .

Une efficacité de capture liée à la taille eT_{ij} est déterminée en calculant la valeur moyenne de la courbe $H_j(x)$ sur la gamme de taille d'une proie (tableau 3.39, (16)).

Les prédateurs du modèle sont le nanozooplancton (Z1), le microzooplancton (Z2), les stages de *Oithona similis* (OS) et les stages de *Calanus finmarchicus* (CF). Les stages NI et NII de CF

n'auront pas de courbes d'efficacité de capture car ils vivent de leurs réserves (nous verrons plus tard l'utilité de leurs courbes d'ingestion). En dehors des tailles qui délimitent la gamme de taille d'un prédateur (T_{min_j} et T_{max_j}), les paramètres fid_j , f_{max_j} , f_{min_j} , α_{av_j} , y_{av_j} , α_{ar_j} , y_{ar_j} , $P2_{av_j}$ et $P2_{ar_j}$ sont nécessaires pour le calcul d'une courbe d'efficacité de capture d'un prédateur j . Pour diminuer le nombre des paramètres nous supposons que tous les stages d'une même espèce de copépode auront les mêmes paramètres. De cette façon le nombre total de paramètres nécessaire pour le calcul des courbes d'efficacité de capture de tous les prédateurs sera de 36 (9X4) (tableau 3.52). Ce nombre est évidemment très élevé mais il est très faible si on le compare au nombre des interactions de type proie-prédateur qui sont toutes caractérisées par une certaine valeur de e_{ij} (Carte de EcoMod 3). Sans ce modèle, il aurait été très difficile de déterminer les e_{ij} et de plus ce modèle a l'avantage d'être basé sur des principes logiques (tailles des proies et des prédateurs) qui excluent l'influence des autres facteurs.

Les efficacités de capture liées à la nature des proies eN_{ij} seront déterminées le plus simplement possible car notre modèle ne fournit pas de moyen direct pour les estimer. Nous avons pensé à utiliser les rapports C/N qui caractérisent chaque proie dans le modèle mais il aurait été très surprenant, par exemple, qu'un détritus est une même valeur eN_{ij} qu'un phytoplancton simplement parce que leurs rapports C/N peuvent être égaux. Un moyen plus simple mais plus arbitraire de procéder est de considérer le type des particules en fonction du type de nutrition chez les prédateurs. Toutes les proies seront classées selon 4 catégories (tableau 3.39): tous les prédateurs Z1, Z2, OS (tous stages confondus) et CF (stages NIII à CVI confondus) auront accès à quatre catégories de proies classées selon leurs natures. De cette façon on peut, par exemple, spécifier qu'un zooplancton sera un herbivore stricte (le eN_{ij} de la catégorie ① est différent de 0 et les autres eN_{ij} sont nuls), un carnivore stricte (les eN_{ij} des catégories ② et ③ sont différents de 0 et les autres eN_{ij} sont nuls), un cannibale (le eN_{ij} de la catégorie ③ est différent de 0 et les autres eN_{ij} sont nuls) ou un détritivore stricte (le eN_{ij} de la catégorie ④ est différent de 0 et les autres eN_{ij} sont nuls). De la même façon un autre zooplancton sera considéré comme un omnivore si les eN_{ij} de chaque catégorie pour ce zooplancton sont supérieurs à 0. Tous les niveaux intermédiaires sont possibles et dans une première étape nous considérerons que toute la matière organique vivante (catégories ①, ② et ③) aura la même qualité nutritive (les eN_{ij} de ces catégories auront une valeur de 1) et ce quel que soit le prédateur. Le eN_{ij} pour la catégorie ④ aura une valeur de 0.4 quel que soit le prédateur. Les prédateurs du modèle seront donc tous omnivores avec, cependant, une nette préférence pour la matière organique vivante. Plusieurs études ont montré que la production du zooplancton est plus importante quand les organismes sont nourris avec un mélange de proies (Roman, 1984; Strottrup & Jensen, 1990; Kleppel & al., 1991). Ceci peut être expliqué par le fait que les hétérotrophes sont seulement capables de synthétiser quelques acides aminés et qu'ils doivent trouver les autres dans une nourriture d'origines variées.

Ce modèle d'efficacité de capture est totalement indépendant de EcoMod 3: il calcule les matrices d'efficacité de capture (proies-prédateurs) et EcoMod 3 les utilise pour le calcul des flux pendant la simulation. Les figures 3.13 a, b et c montrent les résultats du modèle des efficacités de capture.

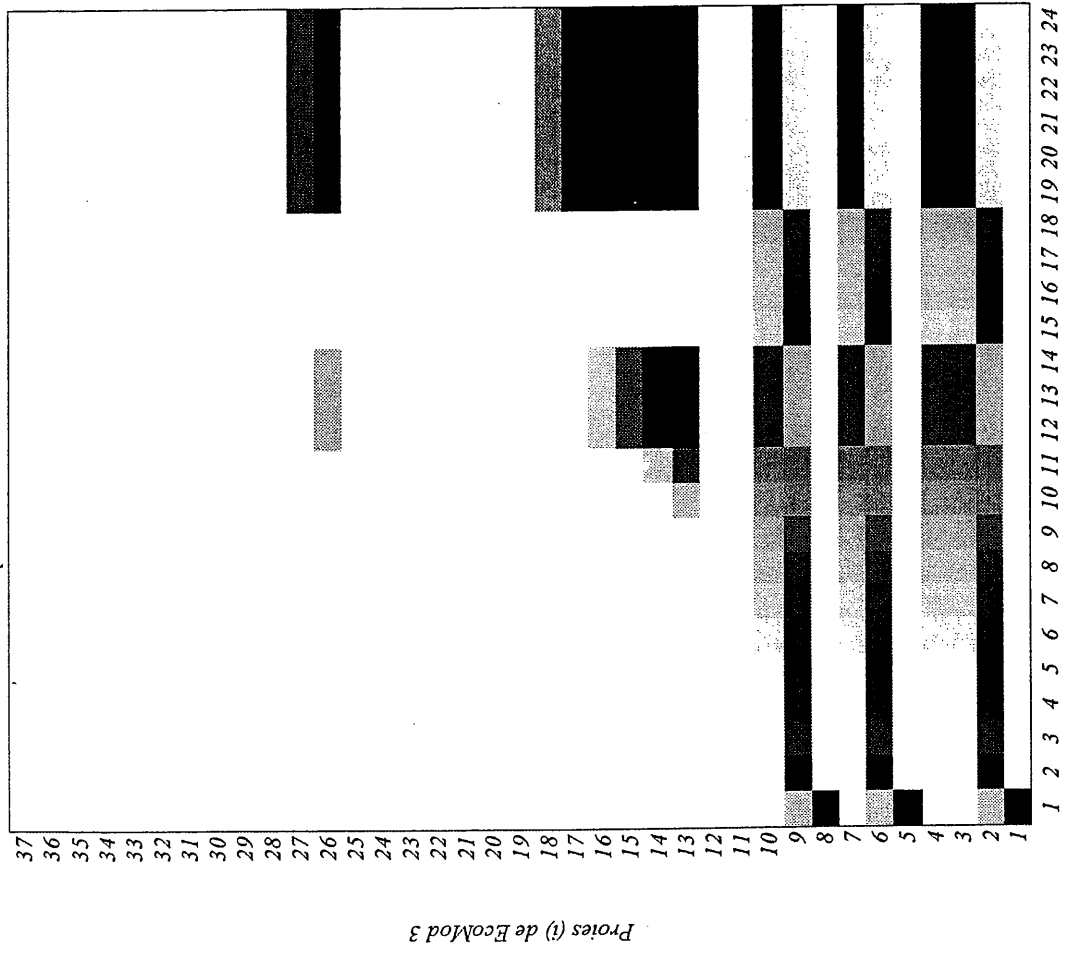


Figure 3.13 a Efficacités de capture liées à la taille (e_{Ti})

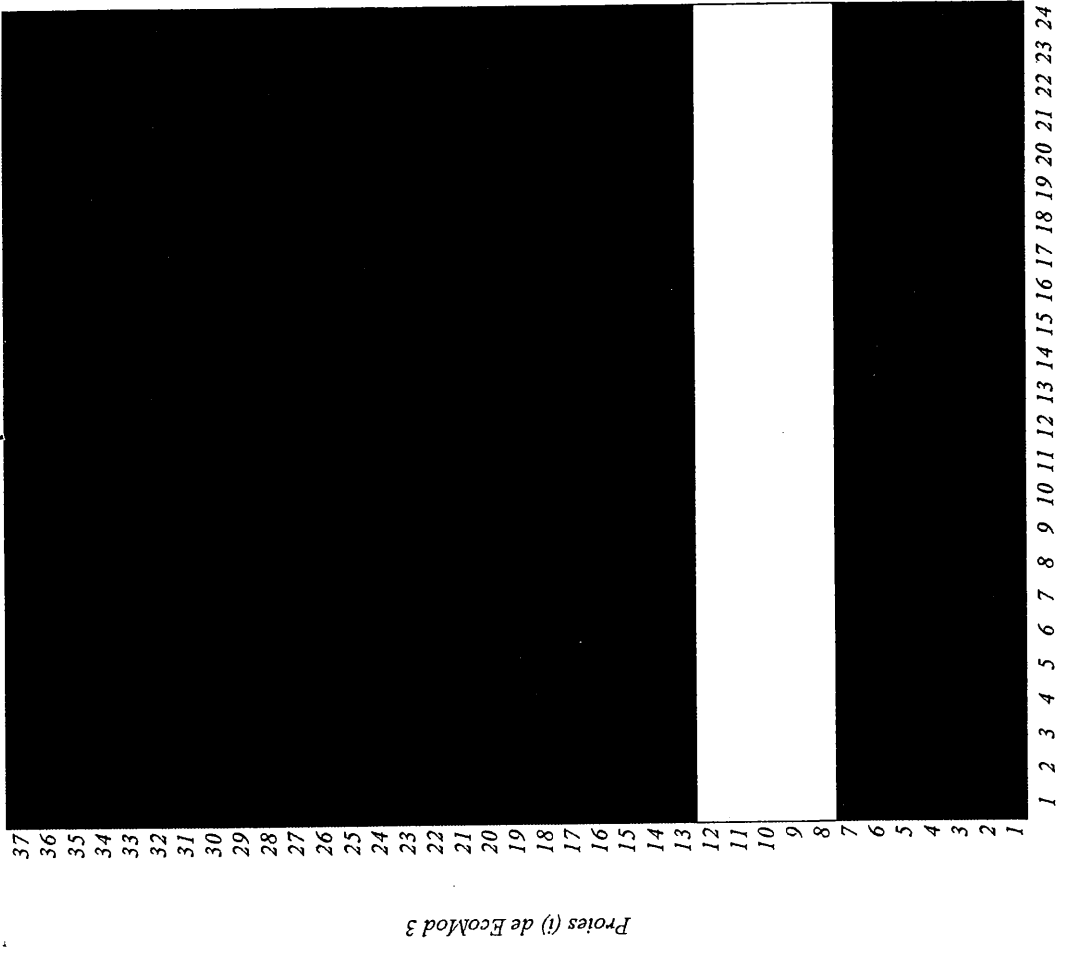
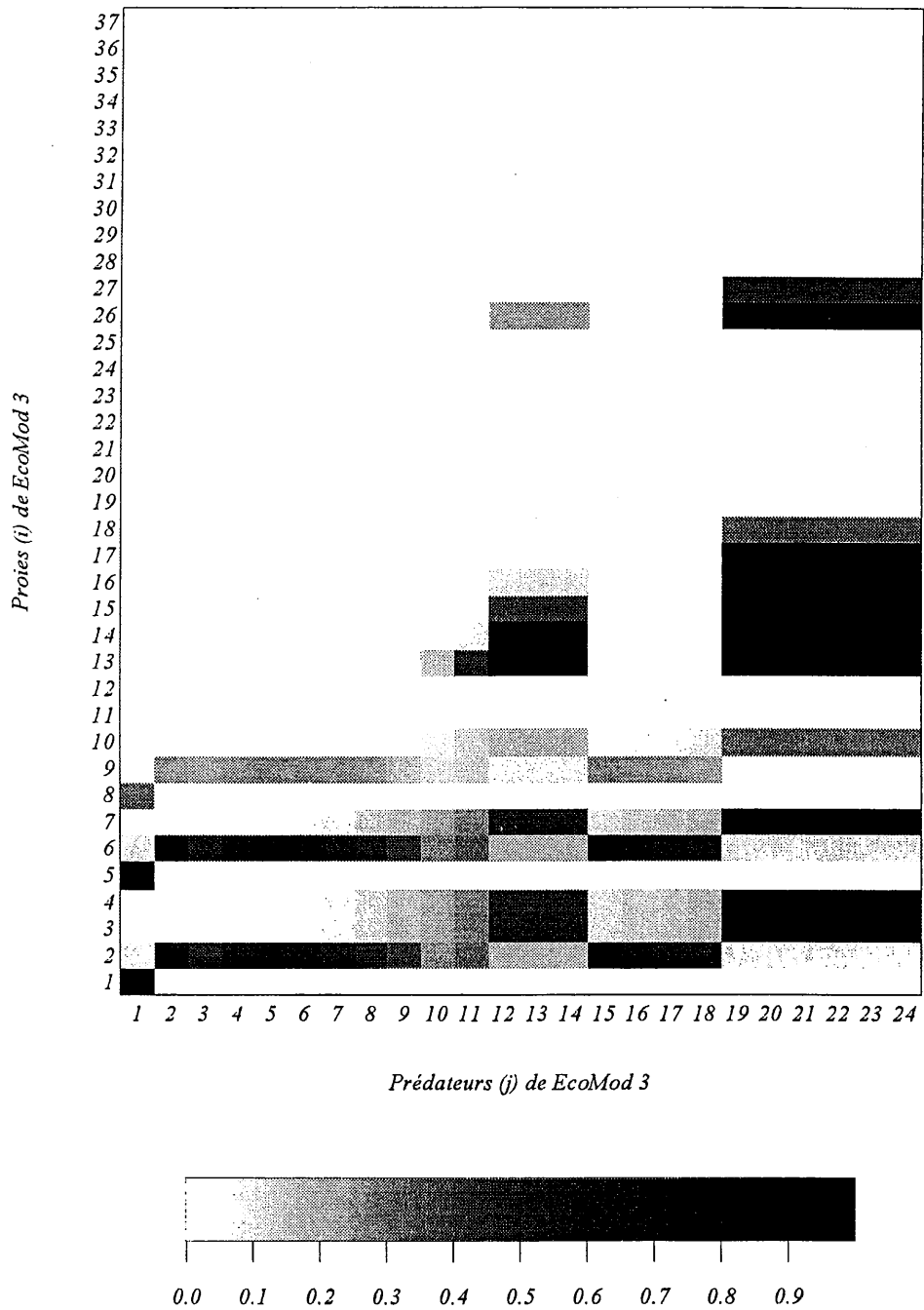


Figure 3.13 b Efficacités de capture liées à la nature (e_{Nij})



i ou j	P r o i e s	
1	P1	
2	P2	
3	P3	C
4	P4	C
5	BAC	C
6	Z1	C
7	Z2	C
8	POM1	C
9	POM2	C
10	POM3	C
11	POM4	C
12	POM5	O
13	OS0	O
14	OS1	O
15	OS2	C
16	OS3	C
17	OS4	C
18	OS5	C
19	OS6	C
20	OS7	C
21	OS8	C
22	OS9	C
23	OS10	C
24	OS11	C
25	OS12	
26	CF0	
27	CF1	
28	CF2	
29	CF3	
30	CF4	
31	CF5	
32	CF6	
33	CF7	
34	CF8	
35	CF9	
36	CF10	
37	CF11	

Figure 3.13 c Efficacités de capture des proies (i) par leurs prédateurs (j) (eij)

Au cours des nombreuses simulations que nous avons réalisées pour approcher les résultats du FLEX'76 experiment, deux modifications ont été effectuées dans le modèle des efficacités de capture. La première concerne les courbes d'efficacité de capture liées à la taille des trois derniers stages copépodites (CIV, CV et CVI) de *Oithona similis*, la seconde concerne les courbes d'efficacité de capture liées à la taille des stages copépodites (CI à CVI) de *Calanus finmarchicus*. Pour chaque espèce, les courbes de ces différents stages étaient identiques à celle de l'adulte. Cela implique que ces stages se nourrissent exactement des mêmes particules mais les capacités d'ingestion de chaque stage restent différentes. D'un point de vue pratique, ces changements devaient entraîner une modification des facteurs de proportion f_{id_j} , f_{max_j} , f_{min_j} pour que les courbes d'efficacité de capture des stages soient identiques à celle de l'adulte de leur espèce. Ceci ne pouvait être possible que par une redéfinition de ces facteurs qui dépendent de l'espèce (pour les copépodes) et non du stage. Une façon beaucoup plus simple de procéder et qui aboutit au même résultat est de considérer, seulement au niveau du modèle des efficacités de capture, que la taille moyenne d'un stage (parmi ceux que nous avons cités) \bar{T}_j est identique à celle de l'adulte de son espèce.

3.2.3.2.5 Ingestion-égestion-respiration-excrétion.

Ces quatre processus seront traités ensemble bien que l'on ait déjà discuté le calcul du taux d'ingestion pour le zooplancton. Dans notre modèle, l'égestion, la respiration et l'excrétion ne peuvent pas être dissociées de l'ingestion. Dans cette section, nous parlerons essentiellement en terme de flux (taux \times biomasse) afin de mieux comprendre les chemins utilisés par la matière nutritive parfois exprimée en carbone, parfois exprimée en azote.

3.2.3.2.5.1 Taux de respiration basal.

Nous ne considérerons jamais le cas d'un animal qui a subi un long jeûne car son activité métabolique peut être sérieusement perturbée, l'animal peut alors développer une toute autre stratégie lui permettant de surmonter cette période difficile.

Quand un animal est au repos et qu'il ne se nourrit pas son activité métabolique est faible mais jamais nulle. Il est donc raisonnable de penser qu'il existe un taux de respiration basal correspondant au métabolisme de maintenance des fonctions vitales. L'animal est alors obligé de vivre sur les réserves qu'il a pu accumuler peu de temps avant.

Nous définirons notre taux de respiration pour la maintenance ($res0_j$) par rapport à une certaine valeur du taux d'ingestion ($r0_j$) (tableau 3.40). Ce taux d'ingestion $r0_j$ est calculé à partir des formules que nous avons déjà utilisées pour chaque type de zooplancton (tableau 3.38, (5 et 13)). La concentration de nourriture $bres_j$, nécessairement supérieure au seuil de nutrition $b0_j$, représente la concentration de nourriture nécessaire pour compenser exactement les pertes de

carbone provoquées par la respiration de maintenance. Cette concentration de nourriture correspond, en fait, à une production nette qui est nulle.

Taux de respiration pour la maintenance

- Type 1: Z1 et Z2

$$(1) \quad res0_j = r0_j \cdot ass_j = r \max_j \frac{bres_j - b0_j}{K_j + bres_j - b0_j} \cdot ass_j$$

- Type 3 à 8: stages NI à CVI de OS et CF

$$(2) \quad res0_j = r0_j \cdot ass_j = r \max_j \left(1 - e^{(-K_j \cdot (bres_j - b0_j))} \right) \cdot ass_j$$

EcoMod 3. Tableau 3.40: Formulation mathématique du taux de respiration pour la maintenance.

Le taux de respiration pour la maintenance est obtenu en multipliant le taux $r0_j$ par le coefficient d'assimilation (ass_j). Tout au long de cette étude nous supposerons que les coefficients d'assimilation du carbone et de l'azote sont identiques ($assC_j = assN_j = ass_j$) bien que la fraction assimilée en terme d'azote soit généralement plus haute que celle en terme de carbone (Hasset & Landry, 1988).

Le taux de respiration pour la maintenance dépendra exactement des mêmes facteurs qui peuvent influencer le taux d'ingestion:

- quand le poids moyen d'un organisme diminue, le taux d'ingestion spécifique augmente et donc le taux de respiration pour la maintenance augmentera.
- quand la température augmente, le taux d'ingestion spécifique augmente et donc le taux de respiration pour la maintenance augmentera.

Dans le cas des copépodes, il doit être mentionné que le taux de respiration pour la maintenance est une fonction de $rmax_j$ et non de $rmax_j'$ (tableau 3.38 et 3.40). Cela signifie que $r0_j$ ne sera pas influencé par les variations journalières du taux d'ingestion.

Le taux de respiration pour la maintenance est calculé à partir d'une concentration de nourriture $bres_j$ constante, mais ce taux ne sera pas une fonction de la biomasse des proies potentiellement capturables bio_j : $res0_j$ ne peut varier que si $r0_j$ varie.

Remarquons enfin que les stages NI et NII de *Calanus finmarchicus* ont aussi un taux de respiration pour la maintenance: c'est pour cette raison que nous avons besoin de considérer leurs courbes d'ingestion.

Le taux d'ingestion r_j (tableau 3.38) est une variable qui dépend de la température, du poids de l'organisme, de la concentration de nourriture et parfois de l'heure du jour si l'on prévoit une

variation journalière du taux d'ingestion chez les copépodes. C'est en fonction de cette valeur que la réponse métabolique du zooplancton sera différente. Il est donc primordial d'analyser les différents cas qui peuvent se présenter.

3.2.3.2.5.2 Cas n°1: $r_j = 0$.

Considérons le cas le plus simple: un taux d'ingestion nul. Ce cas peut survenir si la biomasse des proies potentiellement capturables bio_j est inférieure ou égale au seuil de nutrition $b0_j$. Ce cas peut aussi survenir si l'amplitude des variations journalières, chez les copépodes, est maximale ($amp_j = 0$) et s'il est midi.

Cas n°1: $r_j = 0$

- Calcul des flux

<i>ingestion en carbone:</i>	$ingC_j = 0$
<i>ingestion en azote:</i>	$ingN_j = 0$
<i>égestion en carbone:</i>	$egC_j = 0$
<i>égestion en azote:</i>	$egN_j = 0$
<i>respiration:</i>	$res_j = res0_j \cdot Z_jC$
<i>excrétion:</i>	$exc_j = res0_j \cdot \frac{1}{CsN_j} \cdot Z_jC$
- Diagramme

EcoMod 3. **Tableau 3.41:** Ingestion-Respiration-Excrétion-Egestion: cas n°1. Les zooplanctons de type 4 et 5 sont toujours dans ce cas.

Notre zooplancton ne se nourrit pas, mais il a un métabolisme de maintenance qui lui permet de maintenir ces fonctions vitales. Les flux d'ingestion et d'égestion en carbone et en azote sont nuls (tableau 3.41). La respiration sera calculée en utilisant le taux de respiration basal ($res0_j$) et en le

multipliant par la biomasse en carbone du zooplancton (Z_jC). Pour que le zooplancton conserve un rapport C/N constant (CsN_j), il est absolument nécessaire qu'il élimine une quantité d'azote (excrétion), proportionnelle à la respiration. Ces processus, dans cet état, entraînent une perte de biomasse et les réserves énergétiques du copépode sont directement affectées.

Nous considérerons que les stages NI et NII de *Calanus finmarchicus* resteront toujours dans cet état. La suite du raisonnement ne sera pas valable pour ces deux stages.

3.2.3.2.5.3 Cas n°2: $0 < r_j < r_{0j}$.

Dans ce cas l'ingestion n'est pas nulle mais la quantité de nourriture ne sera pas suffisante pour compenser les pertes dues au métabolisme de maintenance. Une partie des dépenses énergétiques sera compensée par l'apport en nourriture, l'autre partie sera fournie par les réserves de l'organisme.

La composition chimique de la nourriture, dans notre cas le rapport C/N de la ration alimentaire (CsN_{ra_j}), devient un des critères les plus importants car il détermine la réponse métabolique de l'organisme qui doit absolument conserver son rapport C/N (CsN_j) constant. Nous supposons que le rapport CsN_{ra_j} est représentatif de la qualité de la nourriture pour le calcul des différents flux au niveau du zooplancton mais que ce rapport ne permet pas au zooplancton de choisir ses proies (modèle des efficacités de capture). Selon Poulet (1983), le rapport C/N des particules est un bon estimateur de leurs qualités nutritives. Le rapport C/N des particules, en milieu naturel, qui composent la ration alimentaire des copépodes varie entre 2 et 35 (Mann, 1972; Le Masson & al., 1977; Eppley & al., 1977). Cependant, Russel-Hunter (1970) mentionne que le rapport C/N de la nourriture doit être inférieur à 17 pour que les besoins nutritifs des copépodes soient satisfaits. Selon Copin-Montegut & Copin-Montegut (1983) le rapport C/N de la matière organique particulaire des eaux de surface est bas et il est inférieur à 10.

Un prédateur a plusieurs proies, chacune d'elle étant caractérisée par son propre rapport C/N (CsN_i) au moment de l'ingestion. Chaque flux qui décrit une interaction proie-prédateur est double puisqu'il a une composante en carbone et une autre en azote. Le rapport C/N de la ration alimentaire de notre prédateur est déterminé en effectuant le rapport de la somme des flux en carbone sur la somme des flux en azote. Après simplification, la formule qui calcule ce rapport est telle que nous la présentons dans le tableau 3.42.

Les flux d'ingestion en carbone et en azote sont équivalents au rapport CsN_{ra_j} près, rappelons toutefois que r_j est la somme des i_{ij} . Une partie de cette matière ingérée ne sera pas assimilée, elle sera transformée en pelotes fécales. Parce que les coefficients d'assimilation sur le carbone et sur l'azote sont considérés comme égaux, le rapport C/N des matières fécales sera égal au rapport CsN_{ra_j} . Ceci implique que le rapport C/N des matières assimilées sera lui aussi égale au rapport CsN_{ra_j} .

Cas n°2: $0 < r_j < r0_j$

- Calcul du rapport Carbone/Azote de la ration alimentaire d'un prédateur i

$$CsNra_j = \frac{\sum_{i=1}^n i_{ij}}{\sum_{i=1}^n \frac{i_{ij}}{CsN_i}}$$

i: indice de la proie j: indice du prédateur

- Calcul des flux

ingestion en carbone: $ingC_j = r_j \cdot ZjC$

ingestion en azote: $ingN_j = r_j \cdot \frac{1}{CsNra_j} \cdot ZjC$

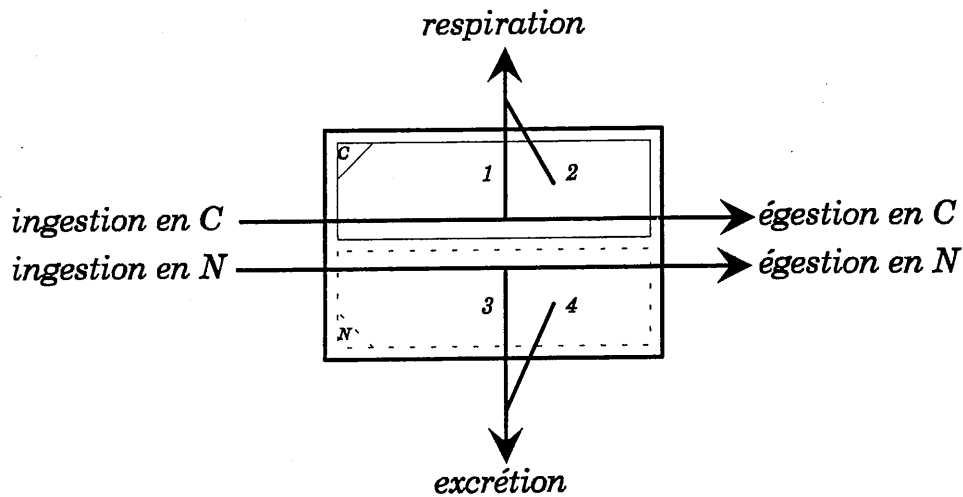
égestion en carbone: $egC_j = (1 - ass_j) \cdot ingC_j$

égestion en azote: $egN_j = (1 - ass_j) \cdot ingN_j$

respiration: $res_j = res0_j \cdot ZjC = \underbrace{ingC_j \cdot ass_j}_1 + \underbrace{(res0_j \cdot ZjC - ingC_j \cdot ass_j)}_2$

excretion: $exc_j = \underbrace{ingN_j \cdot ass_j}_3 + \underbrace{(res0_j \cdot ZjC - ingC_j \cdot ass_j)}_4 \cdot \frac{1}{CsN_j}$

- Diagramme



EcoMod 3. Tableau 3.42: Ingestion-Respiration-Excrétion-Egestion: cas n°2.

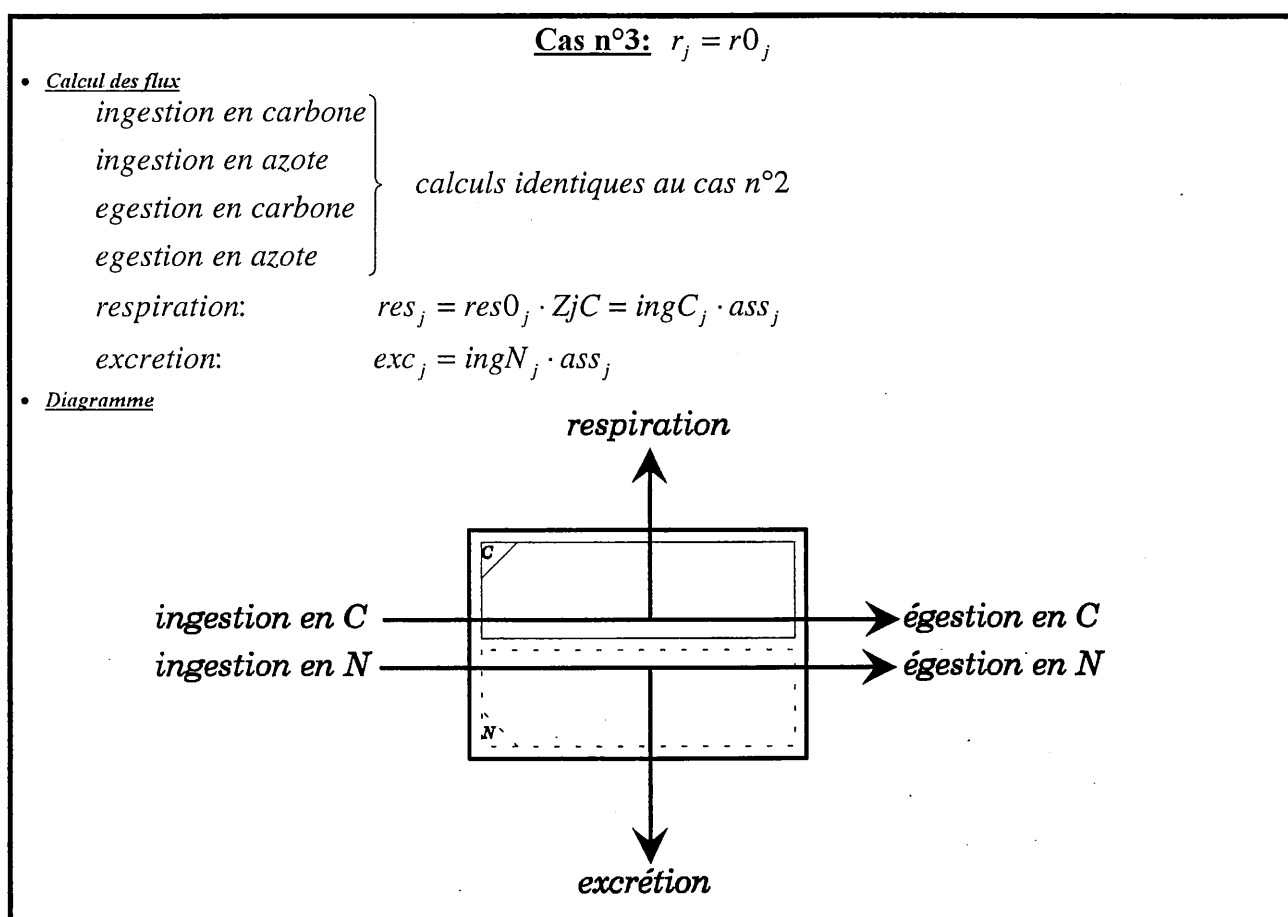
La quantité de nourriture disponible n'est pas suffisante pour couvrir les dépenses énergétiques. Nous supposons que toute la nourriture assimilée sera destinée soit à la respiration (flux 1), soit à l'excrétion (flux 3). Le flux 2 est issu de la biomasse de l'organisme et il représente la différence entre le flux de la respiration pour la maintenance (flux total) et le flux 1. Les flux 4 et 2 sont équivalents au rapport CsN_j près (rapport C/N du zooplancton j).

Remarquons tout de suite que l'on aurait pu suivre le même raisonnement en définissant dès le départ un taux d'excrétion pour la maintenance et que les valeurs des flux de respiration et d'excrétion auraient été différentes dans le cas n°2.

Dans cette situation le zooplancton perd toujours de la biomasse mais moins que dans le cas n°1 car la nourriture lui permet de compenser une partie de ces pertes.

3.2.3.2.5.4 Cas n°3: $r_j = r_{0j}$.

Pour ce taux d'ingestion, $r_j = r_{0j}$, la nourriture consommée est en mesure de compenser exactement les pertes de carbone par respiration. Toute la nourriture assimilée sera destinée à compenser ces pertes, mais il n'y aura aucune perte de biomasse (tableau 3.43). En fait les flux 2 et 4 (tableau 3.42) ont disparu, seuls les flux 1 et 2 subsistent.

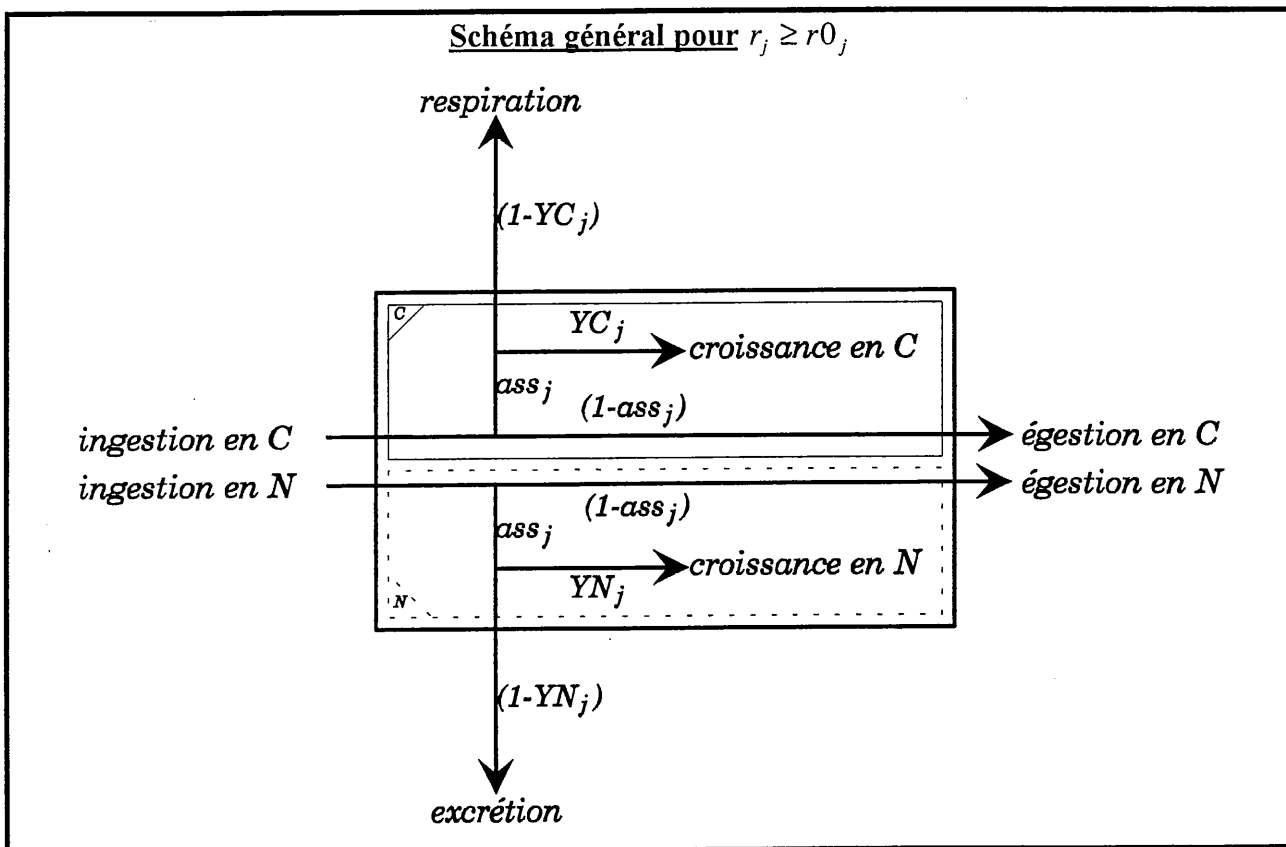


EcoMod 3. Tableau 3.43: Ingestion-Respiration-Excrétion-Egestion. cas n°3.

Il est important de remarquer que pour les cas n° 2 et n° 3, le rapport CsN_{r_j} était en mesure d'influencer la respiration et l'excrétion mais que la biomasse de l'organisme n'a jamais été affectée par ce rapport car il n'y avait pas d'augmentation de biomasse.

3.2.3.2.5.5 Cas n°4: $r_j > r_{0j}$.

Le modèle stoechiométrique utilisé jusque là était somme toute assez simple, en se basant sur un taux de respiration pour la maintenance il a été possible de paramétrer les flux de la respiration et de l'excrétion de telle façon que le rapport CsN_j reste constant et ce quel que soit la qualité nutritive de la nourriture.



EcoMod 3. Figure 3.14: Schéma général pour le cas n°4.

La figure 3.14 montre le schéma général que nous utiliserons dans le cas n°4. C'est une représentation très simplifiée des principales voies de la matière où les cycles du carbone et de l'azote semblent être indépendants, mais il était nécessaire pour les besoins de la modélisation et pour une meilleure compréhension d'adopter cette représentation. Les liens, entre ces cycles, seront les différents rapports C/N de la matière et nous verrons qu'en fait ces cycles sont étroitement dépendants l'un de l'autre.

Nous avons déjà expliqué la signification de ass_j (coefficient d'assimilation sur le carbone et l'azote). Les variables YC_j et YN_j représentent les efficacités de croissance nette respectivement en terme de carbone et en terme d'azote. Deux termes sont couramment utilisés au niveau de la littérature: K1 et K2, l'efficacité de croissance brute et l'efficacité de croissance nette qui pourront être exprimés soit en carbone soit en azote. Ces quatre termes sont définis ainsi:

$$K1C = \frac{\text{croissance en C}}{\text{ingestion en C}} = ass_j \cdot YC_j \quad K1N = \frac{\text{croissance en N}}{\text{ingestion en N}} = ass_j \cdot YN_j$$

$$K2C = \frac{\text{croissance en C}}{\text{assimilation en C}} = YC_j \quad K2N = \frac{\text{croissance en N}}{\text{assimilation en N}} = YN_j$$

Au niveau de la littérature, nous trouvons aussi le terme 'rendement de croissance' qui désigne les variables K2C, K2N, YC_j ou YN_j . Ce terme est surtout réservé à l'étude du métabolisme chez les bactéries. Nous l'utiliserons aussi pour le zooplancton. Ce terme chez les bactéries désigne aussi un rapport croissance/assimilation, assimilation qui se fait directement à partir du milieu extérieur.

Les modèles stoechiométriques prévoient une grande variation des valeurs K1C, K1N, K2C et K2N les unes par rapport aux autres, en fonction de la qualité nutritive du substrat. La littérature donne énormément de valeurs mais paradoxalement les unités (carbone, azote, phosphore, ...) sont très généralement omises et cela peut s'expliquer par le fait que très peu de travaux ont considéré la qualité de la nourriture. Ces valeurs varient aussi en fonction de la quantité de nourriture ce qui peut expliquer les très grands écarts dans les estimations fournies.

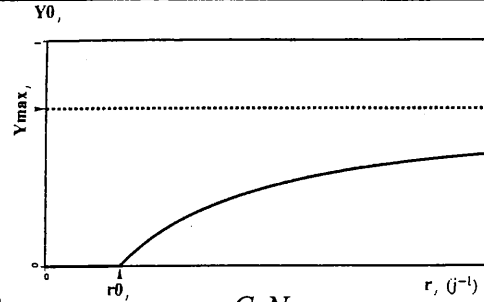
Les efficacités de croissance sont généralement indépendantes de la taille, d'une espèce à une autre (Humphreys, 1979) mais elles sont par contre fonction de la taille dans une même espèce (Moloney & Field, 1989). Selon Paffenhöfer (1976), les valeurs de K1 changent avec les différents stages de développement chez *Calanus helgolandicus* et les valeurs sont maximales pour les stages CI à CIII. Cet auteur note aussi que K1 diminue au-dessus d'un certain seuil de nourriture: K1 est de 32 % quand la concentration de nourriture est de 49 $\mu\text{g C/l}$ et de 24 % pour une concentration de 101 $\mu\text{g C/l}$. Paffenhöfer & Harris (1976) et Checkley (1980) observent la même tendance avec une augmentation de K1 sous un seuil de 50 $\mu\text{g C/l}$. Il est possible que cette diminution de K1 soit liée à une diminution de l'efficacité d'assimilation car Gaudy (1974) a observé que l'assimilation était une fonction inverse du taux d'ingestion mais les études de Conover (1966) et de Tande (1985) ont montré que l'assimilation était peu variable. Par contre, Reeve (1963) et Keer (1971) trouvent que K1 peut augmenter parallèlement à la ration alimentaire jusqu'à une valeur maximale. Ce paramètre semble aussi être influencé par la qualité de la nourriture et la température (Poulet, 1983).

De nombreuses estimations très différentes existent pour le K1 des protozoaires: Fenchel (1982) et Verity (1985) donnent une valeur de 40 % pour les protozoaires; Heinbokel (1982) mentionne une valeur déterminée par Rassoulzadegan et qui est de 31 % pour *Favella sp.*; la gamme de variation de K1 pour *Calanus finmarchicus* est de 18.5 à 29.9 % Paffenhöfer (1976).

Cas n°4: $r_j > r0_j$

• Calcul du rendement de croissance $Y0_j$ pour $CsNra_j = CsN_j$

$$(1) \quad Y0_j = Y \max_j \cdot \frac{r_j - r0_j}{K_{y_j} + r_j - r0_j}$$



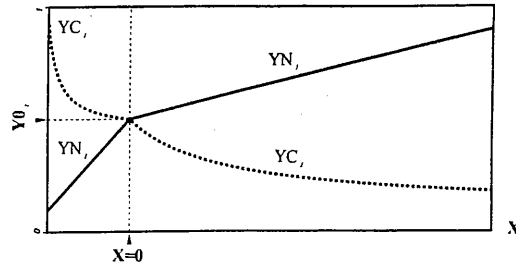
• Calcul des rendements de croissance sur le carbone (YC_j) et sur l'azote (YN_j) quelque soit la valeur de $CsNra_j$

(2) * calcul de YN_j posons: $X = CsNra_j - CsN_j$

(3) ♦ si $X \leq 0$ alors $YN_j = a1_j \cdot X + Y0_j$

(4) ♦ si $X > 0$ alors $YN_j = a2_j \cdot X + Y0_j$

YC_j et YN_j



(5) * calcul de $YC_j \quad \forall X \quad YC_j = \frac{YN_j \cdot CsN_j}{CsNra_j}$

• Calcul des flux

ingestion en carbone
ingestion en azote
egestion en carbone
egestion en azote

calculs identiques au cas n°2

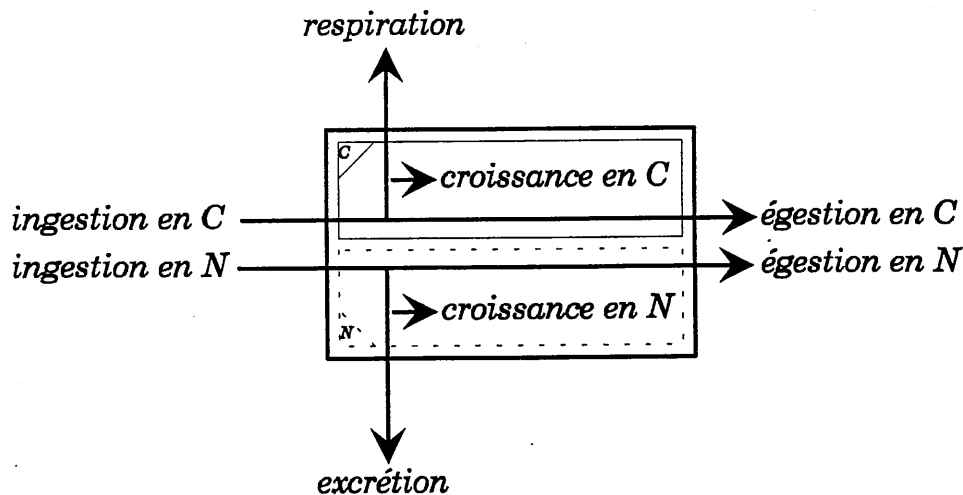
respiration: $res_j = ingC_j \cdot ass_j \cdot (1 - YC_j)$

excretion: $exc_j = ingN_j \cdot ass_j \cdot (1 - YN_j)$

croissance en carbone: $croiC_j = ingC_j \cdot ass_j \cdot YC_j$

croissance en azote: $croiN_j = ingN_j \cdot ass_j \cdot YN_j$

• Diagramme



EcoMod 3. Tableau 3.44: Ingestion-Respiration-Excrétion-Egestion. cas n°4.

Peu d'estimations indiquent à la fois l'unité biochimique de la mesure et la concentration de nourriture utilisée. Selon Corner & al. (1965), le K1 en terme d'azote est de 35.7 % pour les stages CII à CV de *Calanus finmarchicus* à une température de 10 °C et avec une concentration de nourriture de 290 µg C/l (*Skeletonema costatum*). Corner & al. (1967), Butler & al. (1969) et Butler & al. (1970) fournissent leurs estimations avec autant de précisions. D'autres auteurs donnent aussi ce type d'informations mais la plupart n'en mentionnent qu'une partie.

Les valeurs de K2 sont généralement plus élevées que celles de K1 car ces dernières tiennent compte des coefficients d'assimilation et les remarques que nous avons faites pour K1 sont valables pour les valeurs de K2. Moloney & Field (1989), à partir des relations allométriques qui décrivent les taux d'ingestion et de respiration maximaux spécifiques, calculent l'efficacité de croissance nette maximal en terme de carbone (maximum de K2C). Cette valeur est de 75 % pour les organismes hétérotrophes sous des conditions de croissance optimale, à 20 °C et en utilisant un coefficient d'assimilation de 90 %. Calow (1977) trouve un maximum compris entre 70 et 80% tandis que Ross (1982) estime cette valeur à 74 %. Pour les protozoaires, Newell & Linley (1984), Sherr & al. (1986 a) et Verity (1986) trouvent un K2C compris entre 30 et 65 % et un K2N de 50% pendant la phase exponentielle de croissance des organismes.

Nous verrons, par la suite, que si une estimation de ces valeurs est fournie il serait préférable qu'elle soit, au minimum, accompagnée des données sur la quantité de nourriture ingérée par l'organisme mais aussi sur le rapport C/N de la ration (CsN_{ra_j}) (qualité nutritive de la nourriture) dans le cas d'une détermination en carbone et en azote.

D'après la figure 3.14, la matière peut avoir plusieurs destinations après son ingestion. Elle est d'une part assimilée, la fraction restante formant les pelotes fécales. Après avoir été assimilée, une partie de cette matière est respirée (carbone) et excrétée (azote), l'autre partie servira directement à la croissance de l'organisme, éventualité qui n'était pas possible pour les cas n°1, n°2 et n°3.

Nous énoncerons plusieurs hypothèses qui nous serviront par la suite:

- nous admettrons qu'il existe un certain rendement de croissance $Y0_j$ dans le cas particulier d'une égalité des rapports CsN_j et CsN_{ra_j} . Seulement dans ce cas, la double égalité suivante sera respectée: $Y0_j = YC_j = YN_j$. Cela signifie que si la composition chimique de la nourriture est identique à celle du zooplancton (en terme de carbone et d'azote), les flux de la respiration et de l'excrétion seront proportionnels et ce quel que soit la valeur de $r_j > r0_j$. Le rapport de ces flux sera égal au rapport $CsN_j (=CsN_{ra_j})$. Cette hypothèse n'est viable que si les coefficients d'assimilation sur le carbone et sur l'azote sont égaux.
- dans le cas particulier que nous venons de citer, nous admettrons que $Y0_j$ est une fonction du taux d'ingestion r_j (tableau 3.44, (1)). Pour un taux d'ingestion infini, $Y0_j$ tend vers une valeur maximale $Ymax_j$ (nécessairement inférieure à 1). Il est normal de considérer une valeur nulle de $Y0_j$ dans le cas où r_j est égal à $r0_j$ car, comme nous l'avons vu dans le cas n°3, toute la nourriture assimilée est respirée et excrétée (le rendement de croissance est nulle). Vidal (1980 c) mesurait une grande gamme de variation pour le K2 de *Calanus finmarchicus* (entre 0 et 58 %) et

K2 dépendait de la concentration de nourriture. Il montrait que K2C (YC) augmentait de façon hyperbolique avec la concentration de nourriture. Notre $Y0_j$ doit nécessairement être une fonction du taux d'ingestion car pendant les simulations il est possible de trouver une forte concentration de nourriture avec un taux d'ingestion nul: c'est par exemple le cas d'un copépode qui peut avoir un taux d'ingestion nul à cause des variations journalières bien que les concentrations de nourriture puissent être importantes.

L'écart par rapport à cet état idéal sera mesuré par la variable X qui sera définie comme la différence entre les rapports $CsNra_j$ et CsN_j . Si X est non nul, $Y0_j$ est indéfini et donc les variables YC_j et YN_j devront nécessairement être différentes. Cela signifie que si la ration alimentaire ingérée n'a pas la même composition biochimique que celle du zooplancton, l'organisme devra trouver une solution pour conserver son rapport CsN_j en modifiant ces différents rendements de croissance (YC_j et YN_j).

La relation la plus importante dans cette étude est décrite à la ligne (5) (tableau 3.44). Cette formule, que nous démontrons en annexe, relie les valeurs YC_j et YN_j quelque soient les valeurs des rapports CsN_j et $CsNra_j$. Dans le modèle, les deux derniers rapports sont connus. Le but est donc de connaître soit YC_j , soit YN_j . La théorie stoechiométrique prédit que l'évolution de YN_j en fonction de X doit nécessairement être décrite par une droite. De plus, la pente de cette droite doit être comprise entre 0 et $[Y0_j / CsN_j]$ (annexe). Le nombre des solutions est donc infini mais pour que le modèle fonctionne nous devons choisir une valeur pour la pente.

En fait, nous supposons que le zooplancton est capable de changer de stratégie de part et d'autre de $X=0$. Nous aurons donc deux pentes $a1_j$ et $a2_j$ à déterminer (tableau 3.44, (2 à 5)), ceci n'excluant pas le cas $a1_j = a2_j$. La figure en face des lignes (2 à 5) donne un exemple des courbes YN_j et YC_j pour certaines valeurs de $a1_j$ et $a2_j$. On peut voir que le point d'intersection des courbes YC_j et YN_j correspond bien à un rapport CsN_j qui est égal au rapport $CsNra_j$ ($X=0$) et que pour ce point $Y0_j = YC_j = YN_j$. Cette discussion très théorique aura un sens quand nous aborderons la signification écologique des pentes $a1_j$ et $a2_j$.

L'utilisation de ces relations mathématiques permet de conserver un rapport CsN_j constant quel que soit le rapport $CsNra_j$ de la ration. Le zooplancton est alors capable d'adapter sa respiration et son excrétion pour faire face à la variabilité naturelle de la composition biochimique de sa ration. La respiration et l'excrétion sont des fonctions de la quantité et de la qualité de la nourriture.

Le calcul des différents flux est indiqué dans le tableau 3.44.

Une controverse existe sur les relations entre l'ingestion et l'excrétion. Certains auteurs pensent que l'excrétion peut être indépendante de l'ingestion (Smith, 1978; Miller & Landry, 1984). D'autres comme Corner & al. (1965) observent une augmentation proportionnelle de l'excrétion

avec l'ingestion. Miller & Landry (1984) estiment que ces divergences peuvent être attribuées aux artefacts expérimentaux. Ces auteurs pensent que certains copépodes maintiennent un haut niveau métabolique durant des périodes relativement courtes quand les concentrations de nourriture sont faibles et cela leur conférerait un avantage afin d'exploiter plus efficacement les ressources nutritives pendant les migrations verticales. Avec notre modèle il est possible d'obtenir une excrétion constante quel que soit la concentration de nourriture en supposant que le métabolisme basal soit très élevé (b_{res_j} serait alors très grand). Cependant l'excrétion ne pourrait être constante que si la qualité nutritive de la nourriture est elle-même constante. Parce que le taux d'ingestion maximal spécifique augmente avec une diminution de la taille des organismes mais aussi parce que l'excrétion augmente avec l'ingestion dans notre modèle, nous pouvons nous attendre à ce que la contribution du plus petit zooplancton soit plus importante dans les processus d'excrétion de l'ammonium. Bidigare (1983) constate que la production de l'ammonium par les protozoaires est plus importante que celle des métazoaires. Cependant ces remarques doivent être nuancées car cette production dépend de la biomasse des organismes et la biomasse associée aux copépodes, pendant une période de bloom, est généralement plus importante que celle qui est associée aux protozoaires (comme c'est probablement le cas dans le FLEX'76). De plus la qualité nutritive peut influencer cette tendance en diminuant ou en augmentant la production d'ammonium pour tel ou tel autre organisme en fonction des rapports C/N de leurs rations alimentaires.

3.2.3.2.5.6 Significations écologiques des pentes a_{1_j} et a_{2_j} .

Une façon d'aborder la signification écologique des pentes a_{1_j} et a_{2_j} est d'analyser les cas extrêmes qui peuvent être déduits de la théorie stoechiométrique. Nous l'avons dit, les pentes peuvent varier entre 0 et $[Y_{0_j}/C_sN_j]$. Au niveau du modèle nous n'utiliserons jamais ces pentes directement mais nous les calculerons à partir de deux autres paramètres α_{1_j} et α_{2_j} qui peuvent varier entre 0 et 1 (tableau 3.45, (1 et 2)). C'est à partir de ces deux paramètres que nous discuterons des significations écologiques des pentes a_{1_j} et a_{2_j} .

Quatre situations extrêmes peuvent être envisagées: elles sont décrites par les lignes (3) à (6) et par les quatre figures qui représentent chaque situation (tableau 3.45).

Dans les deux premiers cas ($\alpha_{1_j}=0$ et $\alpha_{1_j}=1$), l'azote contenu dans la nourriture est toujours en excès. Le zooplancton peut donc avoir deux stratégies adaptatives complètement différentes pour conserver son rapport C_sN_j constant:

- il excrète tout l'azote excédentaire et ne modifie pas sa respiration ($\alpha_{1_j}=0$). Cet organisme 'suicidaire' ne cherche pas à économiser ces ressources.
- il économise au maximum son carbone, en diminuant sa respiration et en maintenant une excrétion constante ($\alpha_{1_j}=1$). Le gain de biomasse pour ce grand 'économe' sera plus important que celui de notre organisme 'suicidaire'.

Significations écologiques des pentes $a1_j$ et $a2_j$

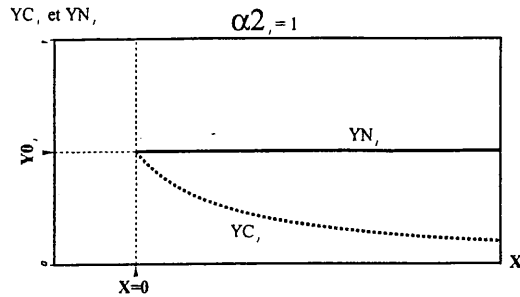
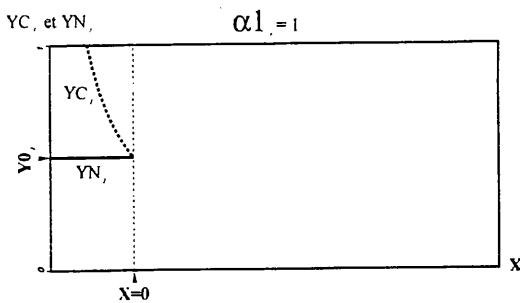
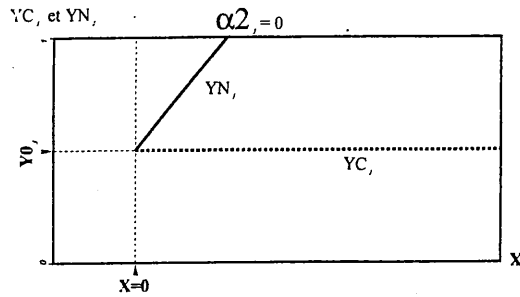
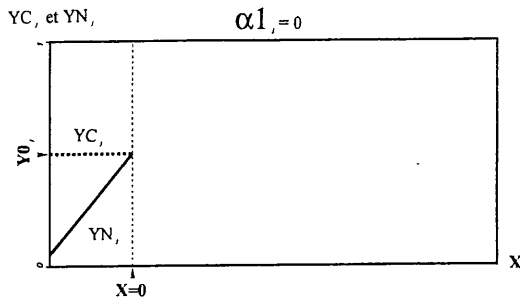
♦ Selon X, on considère deux cas:

(1) si $X < 0$ alors $a1_j = (1 - \alpha 1_j) \frac{Y0_j}{CsN_j}$

(2) si $X > 0$ alors $a2_j = (1 - \alpha 2_j) \frac{Y0_j}{CsN_j}$

♦ Significations écologiques (pour une certaine valeur de $Y0_j$ qui reste constante):

		$X \leq 0$	$X > 0$
(3)	$\alpha 1_j = 0$	plus X devient petit plus l'excrétion est importante alors que la respiration reste constante	
(4)	$\alpha 1_j = 1$	plus X devient petit plus la respiration est faible alors que l'excrétion reste constante	
(5)	$\alpha 2_j = 0$		plus X devient grand plus l'excrétion est faible alors que la respiration reste constante
(6)	$\alpha 2_j = 1$		plus X devient grand plus la respiration est importante alors que l'excrétion reste constante



EcoMod 3. Tableau 3.45: Significations écologiques des pentes pour le cas n°4.

Dans les deux derniers cas ($\alpha 2_j=0$ et $\alpha 2_j=1$), le carbone contenu dans la nourriture est toujours en excès. Le zooplancton peut donc avoir, de la même façon, deux stratégies complètement différentes pour conserver son rapport CsN_j constant:

- il économise au maximum son azote, en diminuant son excrétion et en maintenant une respiration constante ($\alpha 2_j=0$). Nous retrouvons là notre grand 'économe'.
- il excrète tout le carbone excédentaire et ne modifie pas son excrétion ($\alpha 2_j=1$). A nouveau notre organisme 'suicidaire' ne cherche pas à économiser ces ressources.

L'organisme le plus 'suicidaire' que notre modèle est en mesure de représenter sera caractérisé par des pentes $\alpha 1_j=0$ et $\alpha 2_j=1$.

Le plus grand 'économe' sera caractérisé par les pentes $\alpha 1_j=1$ et $\alpha 2_j=0$. Cependant, quand nous regardons les figures qui correspondent à ces cas, nous nous apercevons que YC_j peut dépasser une valeur de 1 si le rapport $CsNra_j$ passe au-dessous d'un certain seuil S1. De la même façon, YN_j peut aussi dépasser 1 si $CsNra_j$ passe au-dessus d'un certain seuil S2. Ces seuils sont calculés de la façon suivante:

$$S1 = \frac{\alpha 1_j \cdot Y0_j \cdot CsN_j}{1 + (\alpha 1_j - 1)Y0_j} \quad S2 = \frac{1 - \alpha 2_j \cdot Y0_j}{(1 - \alpha 2_j) \frac{Y0_j}{CsN_j}}$$

Il est donc impératif que les rapports $CsNra_j$ qui seront calculés par le modèle tiennent compte de ces limites. N'oublions pas que ce cas est extrême et que dans la pratique nous choisirons des valeurs $\alpha 1_j$ et $\alpha 2_j$ de telle façon que la gamme des rapports $CsNra_j$ soit comprise entre les seuils S1 et S2. Une vérification automatique au niveau du modèle est prévue pour s'en assurer.

Mais les conclusions générales que l'on peut tirer d'un tel modèle sont très intéressantes: notre organisme 'suicidaire' est un mauvais économe mais il est capable de supporter n'importe quelle variation du rapport $CsNra_j$ car les rendements de croissance YC_j et YN_j ne peuvent jamais atteindre une valeur de 1. Par contre, notre grand 'économe' aura des difficultés si les rapports $CsNra_j$ deviennent trop petits ou trop grands. Cependant ces conclusions doivent être nuancées car nous avons vu que $Y0_j$ était une fonction de l'ingestion. Si l'ingestion est faible, $Y0_j$ diminuera et les valeurs de S1 et S2 seront modifiées: S1 diminuera et S2 augmentera. Les systèmes marins sont souvent caractérisés par de faibles concentrations de nourriture qui ne suffisent pas aux copépodes pour rencontrer leurs besoins métaboliques (Dagg & al., 1980; Dagg, 1993). Sous ces conditions, notre copépode qui économise ces ressources peut être nettement avantagé car la gamme des rapports $CsNra_j$ qu'il peut supporter devient plus large.

Selon Anderson & Hessen (1995), on peut s'attendre à ce que les organismes utilisent leur nourriture de façon à accroître, au maximum, leur production et que l'élément (azote ou carbone) présent en plus faible quantité sera utilisé avec la plus grande efficacité possible. Cette théorie correspond parfaitement avec notre grand 'économe'. Cette stratégie de croissance pose une question qui doit être abordée: est-il raisonnable de penser que YC_j et YN_j puissent atteindre une valeur de 1? YC_j ne pourra jamais atteindre une valeur de 1 car tout le matériel organique respiré contient du carbone mais la situation peut être différente pour YN_j car si les dépenses métaboliques sont exclusivement couvertes par l'utilisation de lipides et de carbohydrates qui ne contiennent pas normalement d'azote, il est théoriquement possible que YN_j puisse atteindre une valeur de 1 (Anderson & Hessen, 1995). Anderson (1992) et Anderson & Hessen (1995) ont construit des modèles stoechiométriques différents du notre et plus complexes: les valeurs estimées de S2 sont respectivement de 10.35 pour le premier et très souvent supérieur à 10 pour le second. Les structures de leurs modèles et du notre ne sont pas comparables mais la valeur de S2 est pour eux une fonction de K2C et du rapport CsN_j . Dans notre modèle, S2 dépend de $Y0_j$, CsN_j et $\alpha 2_j$: ce dernier paramètre est certainement le plus important car il nous permet d'envisager la plupart des situations dans le cadre de la théorie des modèles stoechiométriques.

Checkley (1980) qui étudiait *Paracalanus parvus* et Kiorboe (1989) qui étudiait *Acartia tonsa* ont mesuré la production de ces copépodes comme une fonction du rapport C/N de la nourriture. Leur K1C diminuait d'une façon curviligne d'une valeur de 0.4 pour un rapport C/N de la nourriture de 6.625 à moins de 0.1 pour un rapport C/N de la nourriture supérieure à 15-20. Leurs K1N sont constants et ils sont indépendants du rapport C/N de la nourriture: les valeurs sont de 0.37 pour Checkley (1980) et de 0.38 pour Kiorboe (1989). Les résultats des modèles de Anderson (1992) et Anderson & Hessen (1995) ne validaient pas ces résultats. Il sera très intéressant de comparer les résultats de notre modèle à ces données expérimentales mais ceci sort du cadre de cette étude.

3.2.3.2.6 Productions brutes et nettes.

Nous calculerons les productions brutes et nettes, selon les différents cas, en terme de carbone et d'azote, non seulement pour les besoins du modèle mais aussi comme moyen de vérification de la cohérence de la théorie stoechiométrique.

Dans le cas n°1 (tableau 3.46), les productions brutes sont nulles car l'ingestion est nulle. Les productions nettes sont négatives comme il se doit et les biomasses en carbone et en azote baisseront.

Dans le cas n°2, les productions brutes ne sont pas nulles car une faible ingestion existe mais cette ingestion n'est pas suffisante pour compenser les pertes dues au métabolisme de maintenance. Les productions nettes sont négatives mais supérieures à celles du cas n°1.

Dans le cas n°3, à nouveau les productions brutes augmentent car l'ingestion augmente. Cette fois-ci, la quantité de nourriture est suffisante pour compenser les pertes et les productions nettes

sont nulles. Si un organisme restait dans cet état, il n'y aurait ni augmentation, ni diminution de sa biomasse.

Productions brutes et nettes

$$PB = PN + R$$

• Cas n°1

production brute en carbone: $PBC = 0$

production brute en azote: $PBN = 0$

production nette en carbone: $PNC = -res0_j \cdot ZjC$

production nette en azote: $PNN = -res0_j \cdot \frac{1}{CsN_j} \cdot ZjC$

• Cas n°2

production brute en carbone: $PBC = r_j \cdot ass_j \cdot ZjC$

production brute en azote: $PBN = r_j \cdot ass_j \cdot \frac{1}{CsNra_j} \cdot ZjC$

production nette en carbone: $PNC = (-res0_j + r_j \cdot ass_j) \cdot ZjC$

production nette en azote: $PNN = (-res0_j + r_j \cdot ass_j) \cdot \frac{1}{CsN_j} \cdot ZjC$

• Cas n°3

production brute en carbone: $PBC = r_j \cdot ass_j \cdot ZjC$

production brute en azote: $PBN = r_j \cdot ass_j \cdot \frac{1}{CsNra_j} \cdot ZjC$

production nette en carbone: $PNC = 0$

production nette en azote: $PNN = 0$

• Cas n°4

production brute en carbone: $PBC = r_j \cdot ass_j \cdot ZjC$

production brute en azote: $PBN = r_j \cdot ass_j \cdot \frac{1}{CsNra_j} \cdot ZjC$

production nette en carbone: $PNC = r_j \cdot ass_j \cdot YC_j \cdot ZjC$

production nette en azote: $PNN = r_j \cdot ass_j \cdot YN_j \cdot \frac{1}{CsNra_j} \cdot ZjC$

Dans tous les cas

$$PBC = PBN \cdot CsNra_j$$

$$PNC = PNN \cdot CsN_j$$

Dans le cas n°4, les productions brutes et nettes sont positives, les organismes peuvent se développer.

Dans tous les cas, le rapport PBC/PBN est égal au rapport C/N de la ration alimentaire mais il est plus juste de dire que le rapport PBC/PBN est égal au rapport (carbone assimilé/azote assimilé). Cependant, ce dernier rapport est lui même égal au rapport $CsNra_j$ (cf avant).

Le rapport des productions nettes devait nécessairement être égal au rapport C/N du zooplancton pour que ce dernier reste constant.

3.2.3.2.7 Mortalité du zooplancton.

Les processus qui décrivent la mortalité seront très simplement paramétrisés et ils seront identiques à ceux de EcoMod 1 et 2. Les taux de mortalité (m_j) de Z1 et Z2 seront constants (tableau 3.47), ceux des stages de *Oithona similis* et *Calanus finmarchicus* seront soit constants ($Mm_j=0$) soit nous utiliserons la loi logistique pour les calculer ($Mm_j=1$).

Flux de Mortalité du zooplancton

Type 1: Z1 et Z2

$$mort_j = m_j \cdot Z_j C$$

Type 2 à 8: tous les stages de développement de Oithona similis et de Calanus finmarchicus

♦ si $Mm_j = 0$ alors $mort_j = m_j \cdot Z_j C$

♦ si $Mm_j = 1$ alors $mort_j = m_j \cdot Z_j C^2$

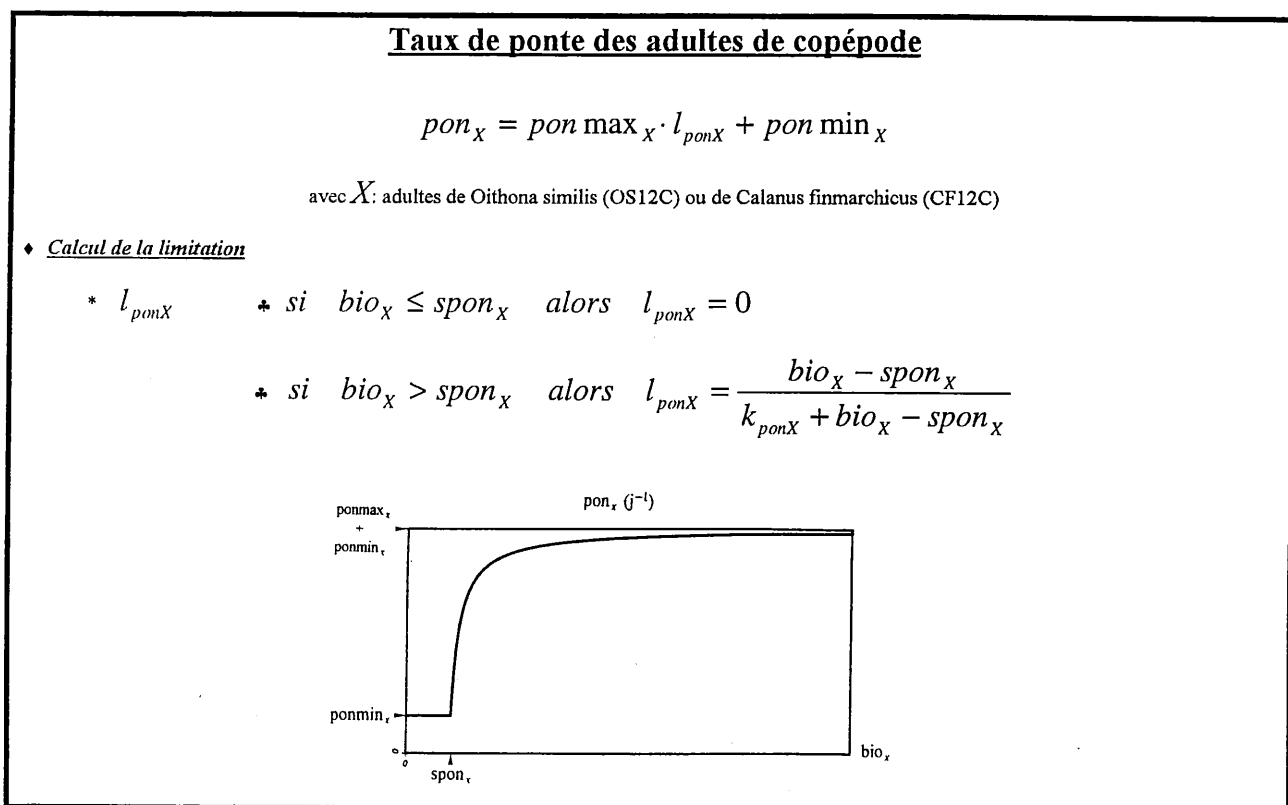
EcoMod 3. Tableau 3.47: Formulation mathématique des flux de mortalité pour le zooplancton.

Dans la plupart des modèles, le taux de mortalité est généralement constant pour toute une population. Nous supposons que le taux de mortalité peut être différent mais constant pour chaque stage de développement des copépodes (Sciandra, 1986). En fait, ce taux varie pour les différents individus d'un même stage surtout en fonction des conditions physiologiques (Carlotti & Nival P., 1992; Carlotti & Nival S. (1992).

Nous supposons que la mortalité est plus importante pour les plus jeunes stages de développement (nauplii) (Mullin & Brooks, 1970; Paffenhöfer, 1976).

3.2.3.2.8 Taux de ponte des adultes de copépode.

La ponte est un processus qui dépend du vécu de l'adulte: les processus physiologiques qui contrôlent la ponte, la quantité et la qualité de la nourriture, la température et d'autres facteurs déterminent le moment de la ponte, la quantité d'oeufs produits et leur viabilité.



EcoMod 3. Tableau 3.48: Formulation mathématique des taux de pontes chez les copépodes.

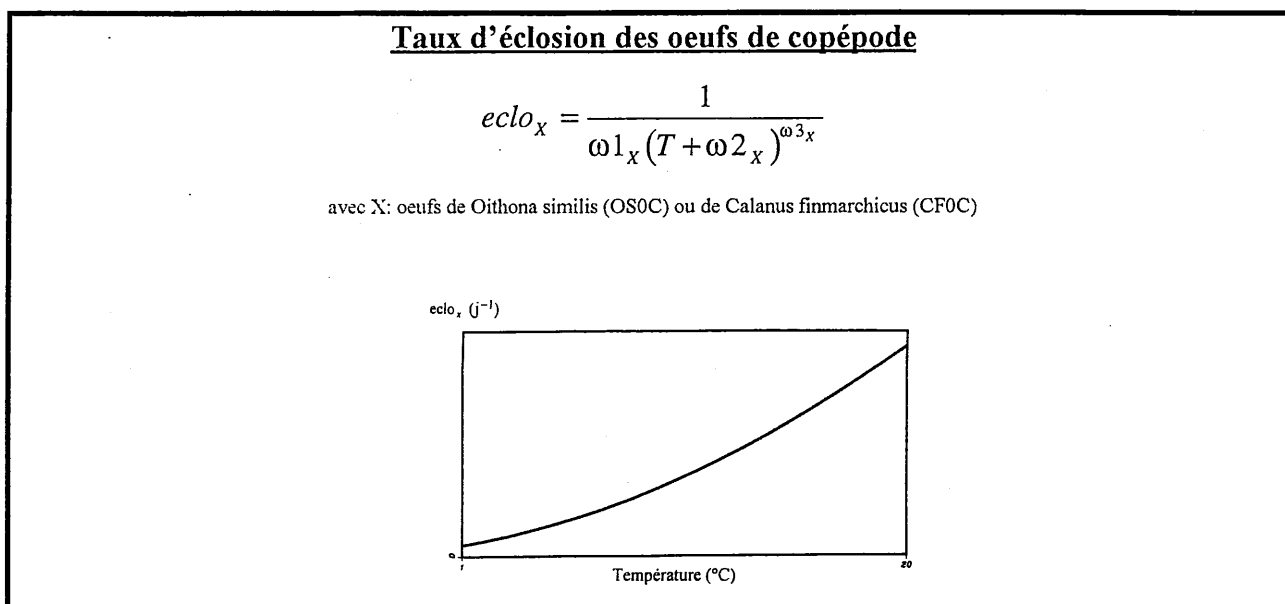
La paramétrisation de ce processus, dans EcoMod 3, dépendra essentiellement de la quantité et de la qualité de la nourriture. De nombreuses expériences démontrent que la production des oeufs est fortement influencée par la quantité et la qualité de la ration alimentaire: Gaudy (1974) observe que la production augmente très rapidement avec un excès de nourriture. La production des oeufs par *Acartia clausi* cesse pour de basses concentrations de nourriture et cette production atteint un maximum qui augmente avec la température si la concentration de nourriture est très haute (Sekiguchi & al., 1980). Verity & Smayda (1989) montrent que la taille des proies est aussi un facteur essentiel car *Acartia* sp. ne se reproduit pas quand des colonies (>200 μ m de diamètre) ou des cellules simples (3-5 μ m) de *Phaeocystis* sp. sont fournies comme nourriture. Nous admettrons qu'il existe toujours un faible taux de ponte (pon_{min_x}) quel que soit la quantité de nourriture disponible (tableau 3.48). Ce taux de ponte se rapprochera d'un taux de ponte maximal ($pon_{max_x} + pon_{min_x}$) si les conditions nutritives sont suffisantes. La soudaine production des oeufs pendant le FLEX'76 correspond très bien aux blooms de phytoplancton et ce pour les deux espèces de copépodes représentés. Nous considérerons qu'une production massive d'oeufs pourra survenir si la concentration de nourriture dépasse un certain seuil ($spon_x$) qui est introduit dans la

limitation l_{ponX} . La constante de demi-saturation k_{ponX} sera élevée, de telle façon que la production simulée des oeufs soit importante une fois ce seuil dépassé.

La ponte des oeufs dépend donc de la concentration de nourriture mais pas de n'importe quel type de nourriture. Cette production est une fonction de la biomasse des proies potentiellement capturables (bio_x) qui contient les préférences alimentaires (taille et nature de la proie) du prédateur. Marshall (1949) trouvait que la période de production maximale des oeufs pour plusieurs petites espèces de copépodes, dont *Oithona similis*, survenait au moment de la production maximale des diatomées.

3.2.3.2.9 Taux d'éclosion des oeufs de copépodes.

Nous utiliserons la fonction de Belehradek qui estime le temps d'éclosion des oeufs, fonction qui dépend de la température. Le taux d'éclosion sera déterminé en calculant l'inverse de cette fonction (tableau 3.49). Les différentes valeurs des paramètres sont reprises dans le tableau 3.52. Les paramètres pour *Oithona similis* ont été déterminés par Eaton (1971).



EcoMod 3. Tableau 3.49: Formulation mathématique des taux d'éclosion des oeufs de copépode.

3.2.3.2.10 Taux de développement des copépodes.

Nous calculerons les taux de développement en prenant l'inverse des temps de développement (Wroblewski, 1980, 1982). Cette hypothèse signifie que le recrutement dans le stage est constant et que tous les individus d'un même stage passeront exactement le même temps dans ce stage. Le temps de développement d'un stage de copépode dépend avant tout de la nourriture et de la température ambiante (Vidal, 1980 b): la durée moyenne des stages diminue de façon hyperbolique

quand la concentration de nourriture augmente et le temps minimal de développement diminue de façon logarithmique avec une augmentation logarithmique de la température. L'histoire du copépode déterminera la vitesse à laquelle il se développera. Les processus impliqués sont très compliqués et nous utiliserons le modèle de Vidal (1980 b) pour calculer les temps de développement des différents stages. Nous tenterons aussi d'introduire le vécu de l'organisme bien que cette notion soit théoriquement impossible d'accès dans notre type de modèle car nous ne suivons pas les individus un par un (principe Lagrangien). Les variables d'état représentent un ensemble d'organismes décrits par leur biomasse qui ont tous les mêmes caractéristiques et il est impossible d'avoir accès à la variabilité individuelle.

Le temps que passe un copépode dans un stage, avant de subir sa prochaine mue, dépend de son vécu. Sachant que son temps de développement est principalement déterminé par la température et par la concentration de nourriture, nous essayerons d'introduire au niveau de ces deux facteurs l'influence des conditions ambiantes antérieures. Nous calculerons pour chaque couche d'eau (maille du modèle) la température moyenne (\bar{T}) et la concentration de nourriture moyenne (\overline{bio}_j) sur une certaine période de temps (T_{ing}) juste avant le calcul des temps de développement (tableau 3.50, (1 à 3)).

Les équations des lignes (4) et (6) (tableau 3.50) sont tirées de Vidal (1980 b), elles calculent respectivement le temps de développement minimal de chaque stage (D_{min_j}) qui dépend exclusivement de la température et le temps de développement (D_j) qui est une fonction de la température et de la concentration de nourriture. Tous les paramètres qui interviennent dans les calculs sont repris dans le tableau 3.52. Les valeurs ont été estimées de telle façon que les temps de développement calculés soient assez représentatif des résultats du FLEX'76.

Les stages NI et NII de *Calanus finmarchicus* ne se nourrissent pas et donc la concentration de nourriture n'est pas en mesure d'influencer leurs temps de développement. Nous supposons donc que leur temps de développement (D_j) est égal à leur temps de développement minimal (D_{min_j}) qui ne dépend pas de \overline{bio}_j (tableau 3.52, (5)). La variable Ω (exposant spécifiant la pente de la courbe) est pleine d'incertitudes, nous l'avons estimée à partir des quelques résultats de Vidal (1980 b) qui travaillait avec le copépode *Calanus pacificus* et nous supposons que ces estimations sont valables pour *Calanus finmarchicus* et *Oithona similis*. Cette variable dépend à la fois de la température et du stage (j), nous l'avons estimé par l'équation d'un plan (plan qui n'est pas réel car les valeurs de j sont discrètes).

Les deux figures, au bas du tableau 3.52, montrent deux exemples de calcul du temps de développement: la première est représentative d'un stage qui ne se nourrit pas comme les stages NI et NII de *Calanus finmarchicus* (le temps de développement est indépendant de la concentration de nourriture). La seconde est un exemple de ce que l'on peut obtenir pour les autres stages. Les temps de développement augmentent quand la température et/ou la concentration de nourriture augmente.

Les taux de développement sont calculés en prenant l'inverse des temps de développement de chaque stage (tableau 3.50, (8)).

Calcul des taux de transfert pour les stages de copéode

♦ Température et abondance moyenne de la nourriture sur une certaine période de temps T_{intg} dans une couche d'eau:

(1) * Période d'intégration juste avant le calcul des taux de transfert: $T_{intg} = t_2 - t_1$

(2) * Température moyenne:
$$\bar{T} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} T(t) dt$$

(3) * Abondance moyenne de la nourriture:
$$\overline{bio_j} = \frac{1}{t_2 - t_1} \int_{t_1}^{t_2} bio_j(t) dt$$

♦ Calcul du temps de développement minimal pour un stage j :

(4)
$$D \min_j = 10^{(A+B \log \bar{T})}$$
 avec
$$\begin{cases} A = a1_x \cdot j + b1_x \\ B = a2_x \cdot j + b2_x \end{cases}$$

♦ Calcul du temps de développement pour un stage j :

(5) * Temps de développement des stages NI (CF1C) et NII (CF2C) de *Calanus finmarchicus*:
$$D_j = D \min_j$$

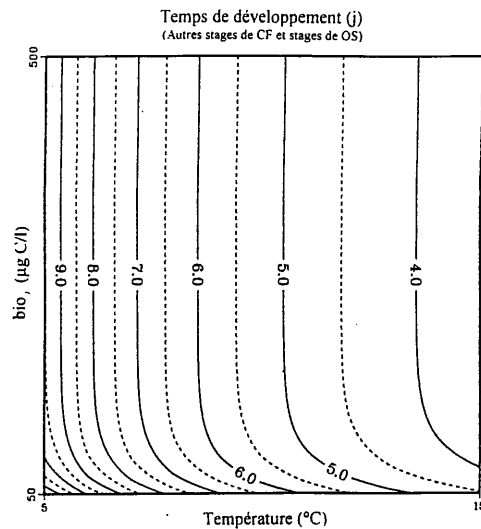
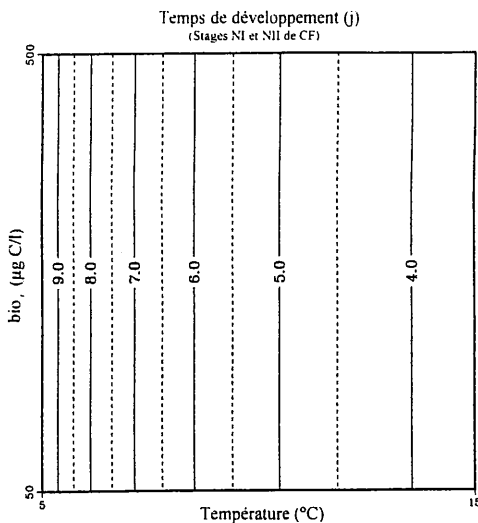
(6) * Temps de développement des autres stages de *Calanus finmarchicus* et de tous les stages de *Oithona similis*:
$$D_j = D \min_j \frac{1}{1 - e^{(-\Omega \cdot \overline{bio_j})}}$$

♦ Calcul du paramètre Ω :

(7)
$$\Omega = -\alpha_x (\bar{T} - T0_x) - \beta_x (j - j0_x) + \Omega0_x$$

♦ Calcul des taux de transfert des stages de développement de *Oithona similis* et *Calanus finmarchicus*:

(8)
$$Trans_j = \frac{1}{D_j}$$



EcoMod 3. **Tableau 3.50:** Formulation mathématique des taux de transfert.

3.2.3.2.11 Vitesses de migration verticale des copépodites de *Calanus finmarchicus*.

L'analyse des résultats du FLEX'76 révèle que les stages copépodites de *Calanus finmarchicus* entreprennent des migrations verticales à l'échelle de la journée (cycle nyctéméral). D'autres études en milieu naturel montrent que les copépodites de plusieurs espèces réalisent des migrations verticales après le stage CII (Atkinson & al., 1992). Le stage à partir duquel commencent les migrations verticales dépend étroitement de l'espèce considérée. L'amplitude de ces migrations verticales augmente progressivement pendant le FLEX. Ce changement de comportement peut principalement être attribué d'une part à la succession des différents stages, pendant le FLEX, avec une nette prédominance des plus vieux stages à la fin du FLEX, et d'autre part à la quantité mais aussi à la qualité de la nourriture présente dans la colonne d'eau.

De nombreuses théories ont été élaborées pour expliquer les raisons et les causes de ce comportement. Certaines tentent d'expliquer ce phénomène par une stratégie qui consisterait à éviter les prédateurs potentiels pendant le jour et donc les copépodes plongeraient pour ce mettre à l'abri dans l'obscurité (Zaret & Suffern, 1976). D'autres estiment que les caractéristiques physiologiques de l'organisme déterminent son comportement migratoire et la température semble être un facteur important car les organismes ont un métabolisme plus bas pour de basses températures. La migration pourrait alors être interprétée comme un moyen par lequel l'organisme économiserait ces ressources énergétiques. Vidal (1980 a) suggère que, pour optimiser leur taux de croissance dans un environnement limité par la nourriture, les petites espèces de copépode et les premiers stages de développement vivent dans les eaux de surface plus chaudes. Quand les plus vieux stages de développement atteignent une taille critique, une croissance optimale peut seulement survenir à de basses températures sous de telles conditions nutritives. Ces théories fournissent des arguments qui peuvent expliquer la plongée de ces organismes mais il est aussi nécessaire de connaître les facteurs qui motivent leur remontée alors que la température dans les couches de surface ne leur est pas favorable. Les concentrations de nourriture sont généralement plus importantes en surface et il est probable que ce soit la principale cause de la remontée pendant la nuit.

L'éclairement est aussi considéré comme un facteur déterminant des migrations verticales bien qu'il n'ait, a priori, aucune influence directe sur la physiologie de l'organisme. Elle agirait plutôt comme un signal qui déclencherait les mécanismes de la migration.

Très peu de modèles ont tenté de modéliser la migration verticale des copépodes car il faut au minimum une structure verticale et il est aussi souhaitable que les différents stages apparaissent comme des variables d'état. Le terme de migration qui apparaîtra au niveau des équations différentielles partielles sera équivalent à celui que nous utilisons pour la sédimentation du phytoplancton. Seul le signe de la vitesse pourra être différent.

La vitesse de migration verticale, dans EcoMod 3, sera une fonction de l'éclairement et de la quantité de nourriture. La lumière sera le moteur de cette migration, la concentration de nourriture agira comme un agent perturbateur du cycle idéal de migration engendré par la lumière.

Vitesse de migration verticale des stages copépodites de Calanus finmarchicus (CI à CVI)

♦ Intensité de la vitesse de migration: $w_j = w \max_j \cdot l_{1wj} \cdot l_{2wj}$

♦ Calcul des limitations:

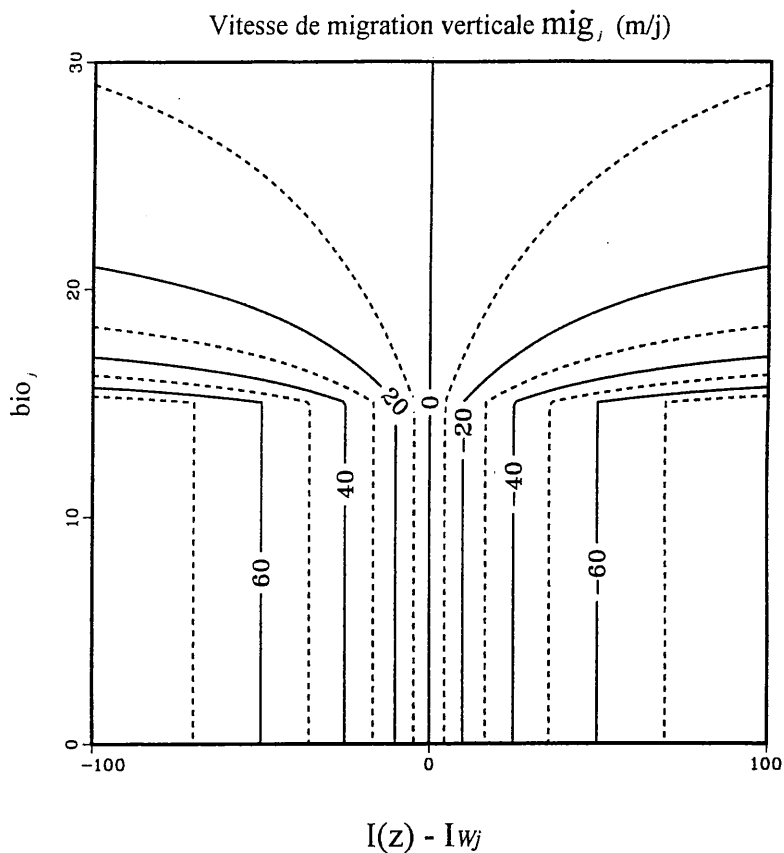
♣ Limitation par la nourriture:
$$l_{1wj} = 1 - \frac{bio_j - b0_j}{k_{1wj} + bio_j - b0_j}$$

♣ Limitation par la lumière:
$$l_{2wj} = \frac{|I(z) - I_{wj}|}{k_{2wj} + |I(z) - I_{wj}|}$$

♦ Direction de la migration verticale:

si $I(z) - I_{wj} \geq 0$ alors $mig_j = w_j$

si $I(z) - I_{wj} < 0$ alors $mig_j = -w_j$



EcoMod 3. Tableau 3.51: Formulation mathématique des vitesses de migration verticale pour les copépodites de Calanus finmarchicus.

Chaque stage copépodite de *Calanus finmarchicus* sera caractérisé par une vitesse maximale de migration (w_{max_j}) et cette vitesse sera d'autant plus grande que le stage sera vieux (tableaux 3.51 et 3.52).

Deux limitations seront en mesure de moduler la vitesse maximale de migration. Nous supposons que chaque copépodite essaiera de suivre une certaine valeur de l'éclairement (I_{wj}) pendant le jour: si un copépode essaie de suivre cette valeur particulière de l'éclairement un cycle journalier sera nécessairement généré. La capacité du copépode à suivre cette valeur dépend jusqu'à maintenant de sa vitesse de migration maximale. Imaginons que notre copépodite se trouve, pour une raison quelconque, éloigné de cette valeur I_{wj} . A un instant donné, cette valeur de l'éclairement se trouve à une certaine profondeur alors que notre copépodite est soit situé au-dessus, soit situé au-dessous (la couche d'eau où il se situe est caractérisée par une autre valeur d'éclairement $I(z)$). Il sera normal de considérer que si notre copépodite atteint la profondeur où se situe la valeur I_{wj} de l'éclairement, sa vitesse de migration sera nulle. La limitation l_{2wj} agira comme une force de rappel, c'est à dire que plus notre copépodite sera éloigné de sa valeur d'éclairement I_{wj} , plus sa vitesse de migration sera importante. Cette limitation ne détermine que l'intensité de la vitesse. Les I_{wj} seront choisis de telle façon que l'amplitude des plus vieux stages copépodites soit la plus importante (Bougis, 1974; Atkinson & al., 1992).

Pendant la nuit, selon cette paramétrisation, notre copépodite se trouvera dans la couche de surface qui est la dernière couche par laquelle notre valeur de l'éclairement I_{wj} est passée. La condition limite que nous imposerons à l'interface air-mer empêchera que notre copépodite quitte le système.

Au court de ce cycle idéal induit par la lumière notre copépodite traversera différentes couches qui auront chacune leurs caractéristiques propres. La concentration de nourriture sera en mesure de modifier la vitesse de migration de notre organisme. Elle agira comme un frein sur le cycle induit par la lumière. Plus la concentration de nourriture sera élevée, plus l'organisme essaiera de rester en contact avec son substrat nutritif. Cependant, plus il passera de temps dans une certaine couche où les conditions nutritives sont favorables, plus la force de rappel sera importante car, entre temps, sa valeur d'éclairement se sera éloignée. Atkinson & al. (1992) observaient en milieu naturel les migrations verticales de quatre espèces de copépodes et ils constataient que pendant la nuit, ces copépodes se situaient au niveau du maximum de la chlorophylle entre 15 et 30 m de profondeur. De plus, ces auteurs ont remarqué que les copépodes analysés dans une zone continentale (plus riche en nourriture) avaient une période de nutrition beaucoup plus longue (16 heures) que ceux d'une zone océanique pauvre en ressources nutritives (8 heures). Il est raisonnable de penser que plus la nourriture est importante, plus les copépodes restent au niveau des fortes concentrations de nourriture et que la période de nutrition augmente.

La limitation l_{1wj} reproduit l'effet de la concentration de nourriture sur la vitesse de migration verticale. Une importante caractéristique est que notre copépodite ne freinera pas sa vitesse de migration si la concentration de nourriture dans une certaine couche est au-dessous de son seuil de nutrition b_{0j} .

Les constantes de demi-saturation k_{1w_j} et k_{2w_j} sont importantes car elles déterminent, en quelque sorte, les affinités qu'ont les copépodites vis à vis de leur nourriture et vis à vis de la valeur de l'éclairement qu'ils suivent. Il existe des espèces eurylumes qui supportent de grandes variations de lumière autour de l'éclairement optimal I_{w_j} et des espèces sténolumes beaucoup plus strictes. Selon Bougis (1974), *Calanus finmarchicus* est plutôt une espèce eurylume et son éclairement optimal I_{w_j} est d'environ 30 à 40 % de l'éclairement de surface.

Le sens de la migration verticale est déterminé par la position relative du copépodite par rapport à sa valeur de l'éclairement I_{w_j} . Si un copépodite se trouve sous cette valeur, il devra se diriger vers la surface (phototactisme positif) et sa vitesse sera positive. Au contraire, s'il se trouve à une profondeur plus faible que celle de sa valeur, il devra descendre (phototactisme négatif) et sa vitesse de migration sera négative. Selon Bougis (1974), les vitesses ascensionnelles de *Calanus finmarchicus* sont comprises entre 360 et 1584 m/j alors que les vitesses de descente varient entre 1128 et 2568 m/j. Selon Rudjakov (1970), la montée des organismes serait un processus actif alors que leur descente serait un processus passif car la vitesse de chute des animaux anesthésiés est du même ordre.

La figure du tableau 3.51 montre un exemple de notre modèle de migration verticale. L'axe des abscisses représente en fait l'éloignement du copépodite par rapport à la valeur I_{w_j} . Si l'organisme se trouve dans la couche d'eau où se situe la valeur I_{w_j} , sa vitesse sera nulle quel que soit la concentration de nourriture présente. Sous le seuil de nutrition b_0j ($15 \mu\text{g C/l}$), la vitesse est indépendante des concentrations de nourriture et la force de rappel est d'autant plus grande (tantôt positive, tantôt négative) que l'éloignement est important. Quand la concentration de nourriture est suffisante, la vitesse de migration diminue.

Paramètres								Symboles			Unités		
stage j	oeuf	NI	NII	NIII	NIV	NV	NVI	CI	CII	CIII	CIV	CV	CVI
Concentration de nourriture pour le calcul du taux de respiration pour la maintenance								bres j			µg C/l		
Z1	6.												
Z2	18.												
OS		19.5	*	*	*	*	*	18.	*	*	*	*	*
CF		18.	*	*	*	*	*	16.5	*	*	*	*	*
Seuils de nutrition								b0 j			µg C/l		
Z1	5.												
Z2	15.												
OS		15.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CF		15.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Constantes de demi-saturation pour l'ingestion de Z1 et Z2 et coefficients d'Ivlev pour l'ingestion des stades de OS et CF								K j			µg C/l ou l/(µg C)		
Z1	2.												
Z2	10.												
OS		0.0153	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CF		0.0109	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Poids moyen d'un individu								poids j			µg C/ind.		
Z1	0.0093												
Z2	0.09												
OS		0.01	0.02	0.04	0.07	0.10	0.16	0.27	0.52	0.96	1.57	2.52	3.48
CF		0.1	0.11	0.115	0.20	0.27	0.32	0.38	1.22	2.57	9.05	18.09	39.91
Fraction assimilée								ass j			sd		
Z1	0.6												
Z2	0.6												
OS		0.7	*	*	*	*	*	0.8	*	*	*	*	*
CF		0.8	*	*	*	*	*	0.9	*	*	*	*	*
Rendement maximal de croissance								Ymax j			sd		
Z1	0.6												
Z2	0.625												
OS		0.7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CF		0.7	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Constante de demi-saturation pour le calcul du rendement de croissance Y								KY j			j⁻¹		
Z1	1.												
Z2	1.												
OS		1.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CF		1.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Rapport C/N du zooplancton								CsN j			µg C/µg N		
Z1	4.5												
Z2	5.												
OS		5.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CF		5.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Coefficient qui détermine la pente a1 j								α1 j			sd		
Z1	0.												
Z2	0.												
OS		0.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CF		0.	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Coefficient qui détermine la pente a2 j								α2 j			sd		
Z1	0.5												
Z2	0.5												
OS		0.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CF		0.5	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Taux de mortalité								m j			j⁻¹		
Z1	0.03												
Z2	0.03												
OS		0.09	*	*	*	*	*	0.03	*	*	*	*	*

CF	0.15	0.09	*	*	*	*	*	0.03	*	*	*	*	*
Type de la mortalité													
								Mm	<i>j</i>			sd	
Z1	0												
Z2	0												
OS	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
CF	0	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Vitesses maximales de migration verticale													
								wmax	<i>j</i>			m/j	
CF								-120.	-240.	-480.	-720.	-960.	-1200.
Éclairement pour lequel la vitesse de migration verticale est nulle													
								I_{wj}				µE/m²/s	
CF								100.	80.	60.	50.	40.	35.
Constante de demi-saturation pour la limitation par la nourriture de la vitesse migration													
CF								k_{1wj}				µg C/l	
CF								2.	*	*	*	*	*
Constante de demi-saturation pour la limitation par l'éclairement de la vitesse migration													
CF								k_{2wj}				µE/m²/s	
CF								50.	*	*	*	*	*

Paramètres	Symboles	Unités	Valeurs
Coefficient du taux d'ingestion de la fonction allométrique à 20°C	f1	pg C ^{0.21} j ⁻¹	63.
Exposant de la fonction allométrique du taux d'ingestion maximal à 20°C	f2	sd	-0.21
Coefficient pour l'influence de la température sur le taux d'ingestion	f3	sd	0.3768
Exposant pour l'influence de la température sur le taux d'ingestion	f4	sd	1.05
Temps d'intégration pour le calcul des taux de développement	Ting	j	0.125

Paramètres	Symboles	Unités	Valeurs				
			j:	<u>Z1</u>	<u>Z2</u>	<u>OS</u>	<u>CF</u>
Facteur de courbure pour la variation journalière de l'ingestion	n _j	sd				1	*
Fraction qui détermine le minimum du taux d'ingestion maximal à midi	amp _j	sd				0.125	0.5
Facteur multiplicatif du taux d'ingestion maximal	f0 _j	sd				1.875	1.5
Taux de ponte minimal	ponmin _j	j ⁻¹				0.007	0.0002
Taux de ponte maximal	ponmax _j	j ⁻¹				0.002	0.25
Seuil de ponte	spon _j	µg C/l				50.	100.
Constante de demi-saturation pour le calcul du taux de ponte	kpon _j	µg C/l				1.	*
Facteur pour le calcul des taux de transfert	α _j	sd				0.00018	*
Facteur pour le calcul des taux de transfert	β _j	sd				0.00018	*
Facteur pour le calcul des taux de transfert	T0 _j	°C				5.	*
Facteur pour le calcul des taux de transfert	j0 _j	sd				1	*
Facteur pour le calcul des taux de transfert	Ω0 _j	l/(µg C)				0.035	*
Facteur pour le calcul des taux de transfert	a1 _j	sd				0.085	0.1075
Facteur pour le calcul des taux de transfert	b1 _j	sd				1.0765	*
Facteur pour le calcul des taux de transfert	a2 _j	sd				0.005	0.02
Facteur pour le calcul des taux de transfert	b2 _j	sd				-0.9	-1.4

Facteur de proportion pour le calcul des efficacités de capture	$f_{id j}$	sd	15.	10.	14.	20.
Facteur de proportion pour le calcul des efficacités de capture	$f_{max j}$	sd	2.2	4.	5.	10.
Facteur de proportion pour le calcul des efficacités de capture	$f_{min j}$	sd	100.	106.	*	520.
Facteur pour le calcul des efficacités de capture	$\alpha_{av j}$	sd	0.05	0.25	0.2	*
Facteur pour le calcul des efficacités de capture	$y_{av j}$	sd	0.05	0.4	*	*
Facteur pour le calcul des efficacités de capture	$\alpha_{ar j}$	sd	0.8	0.75	0.7	0.8
Facteur pour le calcul des efficacités de capture	$y_{ar j}$	sd	0.4	*	*	0.2
Facteur pour le calcul des efficacités de capture	$P_{2av j}$	sd	10.	2.	*	4.
Facteur pour le calcul des efficacités de capture	$P_{2ar j}$	sd	2.	*	*	4.
Constante pour le calcul du taux de ponte	$\omega_1 j$	sd			1403.	1122.
Constante pour le calcul du taux de ponte	$\omega_2 j$	sd			5.	14.1
Constante pour le calcul du taux de ponte	$\omega_3 j$	sd			-2.05	*

EcoMod 3: **Tableau 3.52.** Valeurs des paramètres pour le sous-modèle du zooplancton et pour la simulation standard. (*): la valeur est identique à celle qui se trouve à sa gauche. sd: sans dimension.

3.2.3.3 Sous-modèle POM-DOM-bactéries.

Les organismes qui se développent dans la colonne d'eau produisent souvent une importante quantité de matières organiques détritiques, de composition très diverse, surtout après un bloom printanier. Cette forte production coïncide généralement avec une détérioration de la santé de l'écosystème, détérioration qui est surtout provoquée par une limitation de la croissance phytoplanctonique. Cependant, un écosystème bien portant peut aussi produire de grandes quantités de matières si par exemple l'activité zooplanctonique est importante. Les principales sources de ces matières organiques détritiques sont d'une part l'exsudation, la sédimentation et la mortalité du phytoplancton, d'autre part l'égestion et la mortalité du zooplancton.

Les tailles de ces détritiques peuvent être aussi variées que leurs compositions, certains de ces détritiques sont classés arbitrairement parmi les matières organiques dissoutes, les autres parmi les matières organiques particulaires. Les caractéristiques physiques et biochimiques qui les accompagnent déterminent leurs rôles futurs au sein de l'écosystème. La taille, la densité et la forme des particules détermineront en partie leurs temps de résidence dans la colonne d'eau. En partie seulement car les conditions hydrodynamiques ambiantes peuvent fortement influencer la distribution de ces détritiques.

Pendant et après un bloom printanier, la majorité de ces détritiques est produite dans les couches de surface aux environs des zones de plus fortes activités biologiques. Les matières organiques dissoutes (DOM) et les plus petites particules auront tendance à s'accumuler dans les couches où elles ont été produites. De plus, si une thermocline existe, la sédimentation éventuelle des plus petites particules peut être arrêtée au niveau de la barrière de diffusion. Les plus grandes particules sédimenteront avec une certaine vitesse, vitesse qui dépend à la fois de leurs caractéristiques propres et des conditions hydrodynamiques. Les plus grosses particules pourront passer sans difficulté la barrière de diffusion au niveau de la thermocline.

Cela ne veut pas dire qu'il n'existe pas de matières organiques dissoutes (DOM) et de petites particules sous la thermocline. Elles peuvent être transportées à partir des couches de surface vers le fond quand les conditions hydrodynamiques le permettent comme cela peut être le cas pendant une forte tempête. Elles peuvent aussi provenir du sédiment: pendant le FLEX, la turbulence du fond générée par les marées entraîne une resuspension des matières. Elles peuvent aussi être importées latéralement mais elles peuvent surtout être produites localement. Cette production locale a principalement deux sources: les organismes qui résident habituellement dans ces zones et la décomposition des grosses particules produites dans les couches de surface et qui ont sédimenté. Cette décomposition peut être chimique et/ou biologique.

Dans tous les cas ces particules jouent un rôle très important dans l'écosystème car elles permettent le développement des organismes benthiques pendant une période plus ou moins longue. De nombreux organismes pélagiques (bactéries, zooplancton) dépendent de ces ressources nutritives: les détritiques sont alors transformés, décomposés, recyclés et ils peuvent agir de façon indirecte sur la production primaire. Des phénomènes de compétition existent pour les détritiques entre les bactéries et les organismes filtreurs (Azam, 1984; Azam & Cho, 1987; Pomeroy & Wiebe, 1988) ainsi qu'entre les bactéries et le phytoplancton pour certains éléments nutritifs

(Azam & al., 1983; Wheeler & Kirchmann, 1986; Tupas & Koike, 1990). Il est donc très important de prendre en compte les composants majeurs de ces détritiques (DOM, POM) ainsi que les organismes qui sont capables de les transformer et de les utiliser (bactéries, zooplancton). Les interactions POM-zooplancton ont déjà été incluses dans le modèle, les seuls organismes qui seront décrits dans ce sous-modèle seront les bactéries. Seules les interactions au niveau du système pélagiques seront abordées.

3.2.3.3.1 Structure et variables d'état.

Beaucoup de modèles représentent ce système par un flux unique reliant la matière organique particulaire détritique à un élément nutritif (reminéralisation). C'est ce que nous avons fait au niveau de EcoMod 1, les bactéries du système y sont représentées de façon implicite. Dans EcoMod 2, les bactéries apparaissent de façon explicite mais les processus de dégradation sont loin des connaissances que nous avons actuellement sur ce sujet. EcoMod 3 aborde la modélisation de ce système d'une façon plus complexe mais certainement plus réaliste.

Le schéma conceptuel de ce sous-modèle POM-DOM-bactéries est présenté par la figure 3.15. Ce schéma est partiellement basé sur les travaux de Billen & Fontigny (1987) (figure 1.23 b). Les noms des variables d'état, leurs symboles et leurs unités sont indiqués dans le tableau 3.53.

Le système est composé de 15 variables d'état: 5 classes de matières organiques particulières détritiques (POM1 à POM5), chacune de ces classes étant exprimée en carbone et en azote. On trouve également deux classes de matières organiques dissoutes détritiques (DOM1 et DOM2), chacune d'elles étant de nouveau exprimée en carbone et en azote. Enfin, une variable d'état sera utilisée pour représenter les bactéries libres en terme de carbone.

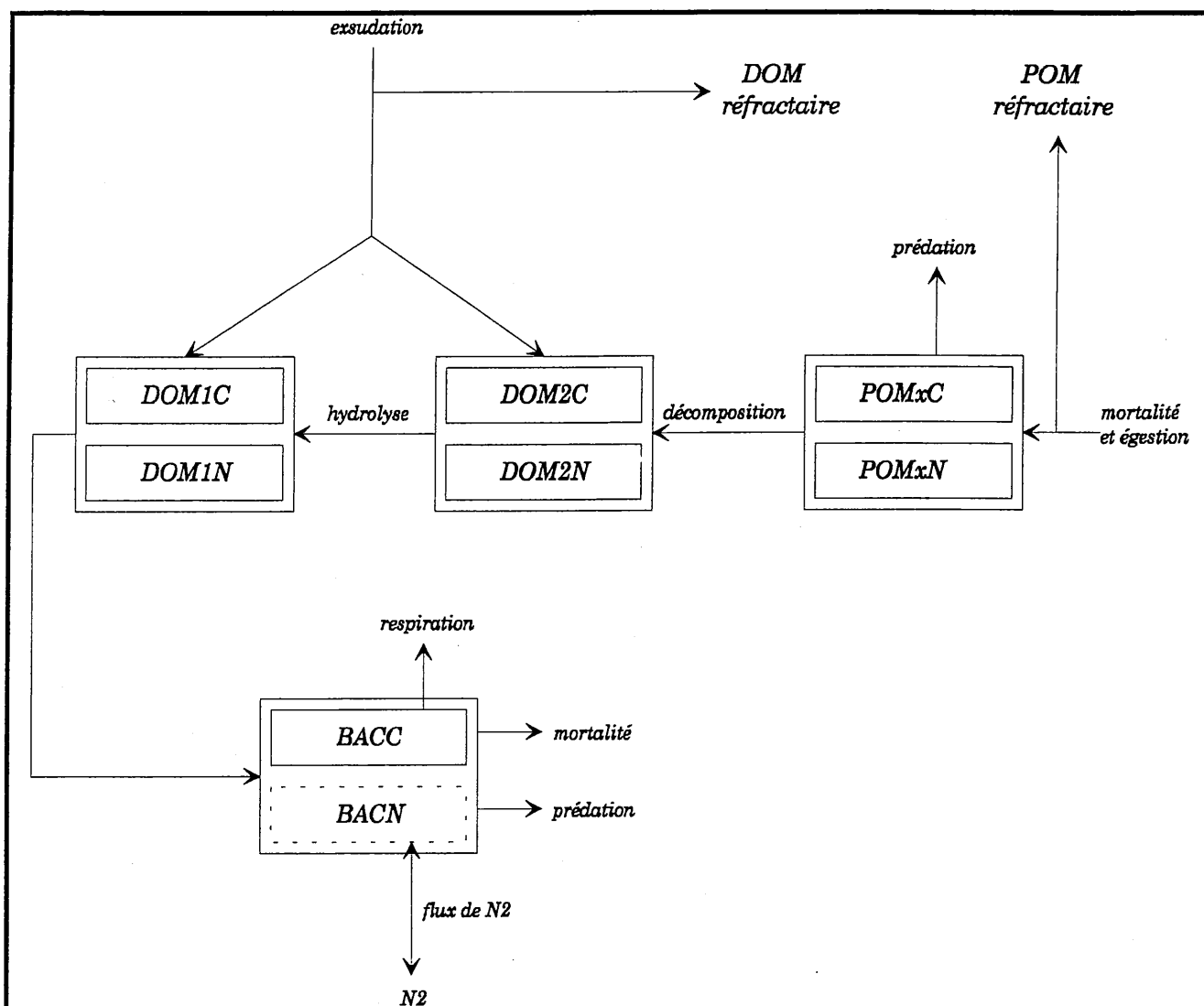
Chaque POM est caractérisée par une gamme de taille spécifique (Carte de EcoMod 3) qui lui confère une vitesse de sédimentation constante (tableau 3.63). POM1 ne peut pas sédimenter car les particules qui composent cette classe sont trop petites (0.2-2 μm). Il est à noter que nous avons simplifié le schéma en n'indiquant qu'une seule classe de POM. Toutes les classes de POM ont exactement les mêmes types de flux sortants et entrants (mais les valeurs des flux sont différentes).

Chaque DOM est caractérisée par son poids moléculaire: DOM1 représente les matières de faible poids moléculaire, DOM2 représente les matières de haut poids moléculaire. La limite entre les deux types de matières diffère selon l'auteur: Lancelot & Billen (1985) donne une valeur de 1000 d alors Bianchi & Van Wambeke (1989) trouvent que la limite compatible avec un transport direct des substrats est de 500 d.

Les principales sources du système sont au nombre de trois:

- les exsudats phytoplanctoniques qui peuvent alimenter un pool de DOM réfractaire qui sera considéré comme une perte pour le système. La fraction labile des exsudats, c'est à dire la matière qui est susceptible d'être décomposée par l'activité bactérienne pendant la période du FLEX, sera

en fait constituée soit de DOM1, soit de DOM2. Rappelons que le rapport C/N des exsudats (CsN_{ex}) est constant (tableaux 3.29 et 3.35).



EcoMod 3. Figure 3.15: Variables d'état du sous-modèle POM-DOM-bactéries.

- les organismes morts qui alimentent les POM. De la même façon une fraction de cette source sera considérée comme réfractaire (substances humiques) et elle sera directement éliminée du système. Selon Servais & al. (1987), seule une petite partie du DOC est sensible à l'attaque bactérienne, c'est la fraction biodégradable du DOC qui stimule la croissance. Pour l'eau de mer (Mer du Nord), ces auteurs trouvent que 30 à 37 % du DOC est biodégradable et de plus, les bactéries qui se développent dans ces eaux atteignent une biomasse maximale de 200 $\mu\text{g C/l}$ en l'absence de protozoaires et à 20°C. Dans le modèle, trois types d'organismes peuvent mourir: le phytoplancton, le zooplancton et les bactéries. Le zooplancton et les bactéries ainsi que leurs cadavres ont des rapports C/N constants. Le phytoplancton mort aura le même rapport C/N que le phytoplancton vivant au moment précis de sa mort.

- les pelotes fécales du zooplancton qui n'ont pas le même rapport C/N que l'organisme qui les a produit. Le rapport C/N de ces matières fécales est identique à la ration alimentaire ingérée par le zooplancton.

Selon ces différentes sources il apparaît qu'il est impossible de considérer des rapports C/N constants au niveau de toutes les POM et DOM car certaines sources ont des rapports C/N variables.

Variables d'état	Symboles	Unités
Concentration des matières organiques particulaires de classe 1 en terme de carbone	<i>POMIC</i>	$\mu\text{g C/l}$
Concentration des matières organiques particulaires de classe 1 en terme d'azote	<i>POMIN</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration des matières organiques particulaires de classe 2 en terme de carbone	<i>POM2C</i>	$\mu\text{g C/l}$
Concentration des matières organiques particulaires de classe 2 en terme d'azote	<i>POM2N</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration des matières organiques particulaires de classe 3 en terme de carbone	<i>POM3C</i>	$\mu\text{g C/l}$
Concentration des matières organiques particulaires de classe 3 en terme d'azote	<i>POM3N</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration des matières organiques particulaires de classe 4 en terme de carbone	<i>POM4C</i>	$\mu\text{g C/l}$
Concentration des matières organiques particulaires de classe 4 en terme d'azote	<i>POM4N</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration des matières organiques particulaires de classe 5 en terme de carbone	<i>POM5C</i>	$\mu\text{g C/l}$
Concentration des matières organiques particulaires de classe 5 en terme d'azote	<i>POM5N</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration des matières organiques dissoutes de faible poids moléculaire en terme de carbone	<i>DOMIC</i>	$\mu\text{g C/l}$
Concentration des matières organiques dissoutes de faible poids moléculaire en terme d'azote	<i>DOMIN</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration des matières organiques dissoutes de haut poids moléculaire en terme de carbone	<i>DOM2C</i>	$\mu\text{g C/l}$
Concentration des matières organiques dissoutes de haut poids moléculaire en terme d'azote	<i>DOM2N</i>	$\mu\text{g N/l}$
Concentration des bactéries en terme de carbone	<i>BACC</i>	$\mu\text{g C/l}$

EcoMod 3. Tableau 3.53: Variables d'état du sous-modèle POM-DOM-bactéries.

L'exsudation et la mortalité du phytoplancton sont habituellement considérées comme les deux principales sources de matières organiques utilisées par les bactéries (Larsson & Hagtröm, 1982; Lancelot & Billen, 1984, 1985). La contribution des niveaux trophiques supérieurs par les processus de mortalité et d'égestion sont souvent plus faibles. Une étroite relation existe entre le phytoplancton et les bactéries pendant les blooms printaniers de la Mer du Nord (Lancelot & Billen, 1984). Les bactéries répondent très rapidement à la production des exsudats et plus lentement à la lyse du phytoplancton. Dans les eaux côtières, Azam & al. (1983) estiment que la production bactérienne peut représenter de 5 à 30 % de la production primaire. Pour Fuhrman & Azam (1982), les bactéries consomment de 10 à 50 % du carbone fixé par le phytoplancton. Dans les écosystèmes marins tempérés et au printemps, Billen (1990) trouve un délai d'environ 10 jours entre les pics du phytoplancton et des bactéries: cet auteur estime que l'utilisation des substrats de faible poids moléculaire ne peut pas expliquer ce délai car ces substrats sont très rapidement assimilés mais que la lyse du phytoplancton permet d'attribuer ce retard à l'étape d'hydrolyse qui limite la décomposition des substrats de haut poids moléculaire dont les concentrations sont beaucoup plus importantes après un bloom.

Malgré la complexité du modèle, le processus de décomposition des POM en DOM2 est très simplifié: nous modéliserons de façon implicite les bactéries liées qui sont en partie responsables de

cette décomposition. Nous supposons que toute la matière décomposée transite obligatoirement par DOM2 avant d'être hydrolysée en DOM1.

Nous utiliserons la terminologie de Billen & Fontigny (1987) qui mentionnent l'existence de deux types de substrats bactériens: les substrats 'indirects' (DOM2) et les substrats 'directs' (DOM1). Seuls les substrats directs pourront être assimilés par les bactéries, les substrats indirects devront d'abord subir une hydrolyse qui n'est possible que par une action bactérienne.

Le rapport C/N bactérien sera maintenu constant. Ceci implique que les bactéries devront, comme le zooplancton, réguler leur métabolisme face à une variabilité de la qualité nutritive de leurs substrats. Cependant, nous verrons que les bactéries possèdent certaines caractéristiques qui leur permettent d'assimiler des nutriments inorganiques pour compenser, dans certaines circonstances, un éventuel déficit en azote de leurs substrats de croissance. Nous admettrons que seul l'ammonium (N_2) pourra être assimilé par les bactéries dans une telle situation. Selon Wheeler & Kirchman (1986) et Goldman & al. (1987), l'urée est une source pauvre en azote pour les bactéries: il y a un nombre limité de bactéries qui peuvent hydrolyser l'urée.

Le flux nommé 'flux de N_2 ' représentera en fait le bilan net (assimilation-excrétion) de l'ammonium et ce flux pourra soit être positif (gain de N_2), soit négatif (perte de N_2) pour la bactérie.

Les bactéries respireront, mourront et pourront être ingérées par des prédateurs. Tous les flux de ce sous-modèle, à l'exception de la respiration et du flux de N_2 chez les bactéries, seront doubles avec une composante en carbone et une autre en azote.

3.2.3.3.2 Apports par exsudation du phytoplancton.

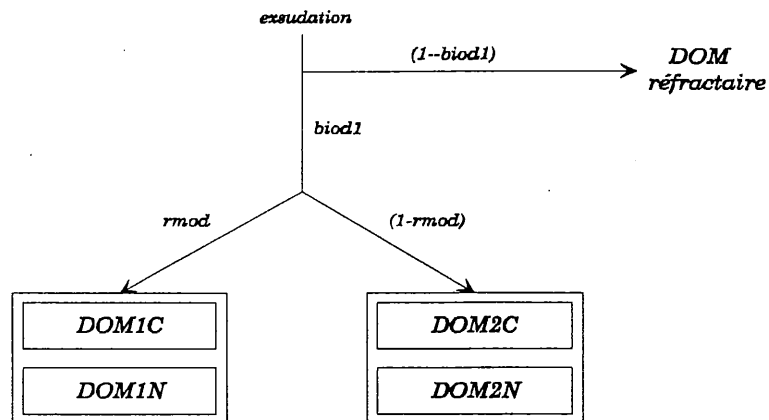
Les différentes voies des matières exsudées, en terme de carbone et d'azote, conduisant au pool de DOM réfractaire et à DOM1 et DOM2 sont détaillées dans le tableau 3.54. Différentes fractions constantes (biod1 et rmod) sont utilisées pour la répartition de cette matière. Les valeurs, les symboles et les unités des paramètres utilisés sont rassemblées dans le tableau 63.

La composition du matériel exsudé est très peu connu, Hellebust (1965) trouvait que jusqu'à 90 % du matériel exsudé n'était pas identifiable. Selon cet auteur, les protéines représentent un très faible pourcentage des composés exsudés (1 à 5 %) pour cinq différentes classes de phytoplancton. La plupart des composés présents ont un haut rapport C/N comparé au phytoplancton vivant (Lancelot & Billen, 1985). Une partie du matériel exsudé est composé par des matières organiques de faible poids moléculaire qui seront très vite utilisées par les bactéries (entre 2 et 20 h) et par des composés de haut poids moléculaire beaucoup moins vite assimilés (Lancelot, 1984). Fuhrman (1987) trouve que les substrats directs sont aussi vite assimilés qu'ils sont produits et qu'ils ne sont jamais accumulés dans l'eau de mer.

Si DOM2 ne recevait pas les produits de la décomposition, les rapports C/N de DOM2 et DOM1 pourraient être maintenus constants car le rapport CsN_{ex} des exsudats est constant.

Apports par exsudation du phytoplancton

<i>flux d'exsudation en carbone:</i>	$exC_{Px} \cdot PxC$
<i>flux d'exsudation en azote:</i>	$exN_{Px} \cdot PxN$
<i>flux des DOM réfractaires en carbone:</i>	$exC_{Px} \cdot PxC \cdot (1 - biod1)$
<i>flux des DOM réfractaires en azote:</i>	$exN_{Px} \cdot PxN \cdot (1 - biod1)$
<i>flux vers DOM1C:</i>	$exC_{Px} \cdot PxC \cdot biod1 \cdot r_{mod}$
<i>flux vers DOM1N:</i>	$exN_{Px} \cdot PxN \cdot biod1 \cdot r_{mod}$
<i>flux vers DOM2C:</i>	$exC_{Px} \cdot PxC \cdot biod1 \cdot (1 - r_{mod})$
<i>flux vers DOM2N:</i>	$exN_{Px} \cdot PxN \cdot biod1 \cdot (1 - r_{mod})$



EcoMod 3. Tableau 3.54: Apports par exsudation du phytoplancton.

3.2.3.3.3 Apports par égestion du zooplancton et mortalité de tous les organismes.

Comme dans le cas des apports par exsudation, nous supposons qu'une fraction constante (*biod2*) des matières issues des processus d'égestion et de mortalité est biodégradable (tableau 3.55). Le rapport des flux en carbone et en azote pour l'égestion n'est pas constant quel que soit le zooplancton. Selon l'organisme, le rapport des flux en carbone et en azote pour la mortalité sera

constant pour les bactéries et le zooplancton et variable pour le phytoplancton. Le taux $mort_x$ représente le taux de mortalité quel que soit l'organisme concerné.

Apports par l'égestion du zooplancton et par la mortalité de tous les organismes

j: indice d'un zooplancton et *X*: indice ou biomasse d'un organisme

flux de la fraction biodégradable des pelotes fécales en carbone:

$$r_j \cdot (1 - ass_j) \cdot Z_j C \cdot biod2$$

flux de la fraction biodégradable des pelotes fécales en azote:

$$r_j \cdot (1 - ass_j) \cdot \frac{1}{CsNra_j} Z_j C \cdot biod2$$

flux de la fraction réfractaire des pelotes fécales en carbone:

$$r_j \cdot (1 - ass_j) \cdot Z_j C \cdot (1 - biod2)$$

flux de la fraction réfractaire des pelotes fécales en azote:

$$r_j \cdot (1 - ass_j) \cdot \frac{1}{CsNra_j} Z_j C \cdot (1 - biod2)$$

flux de la fraction biodégradable des organismes morts en carbone:

$$mort_x \cdot X \cdot biod2$$

flux de la fraction biodégradable des organismes morts en azote:

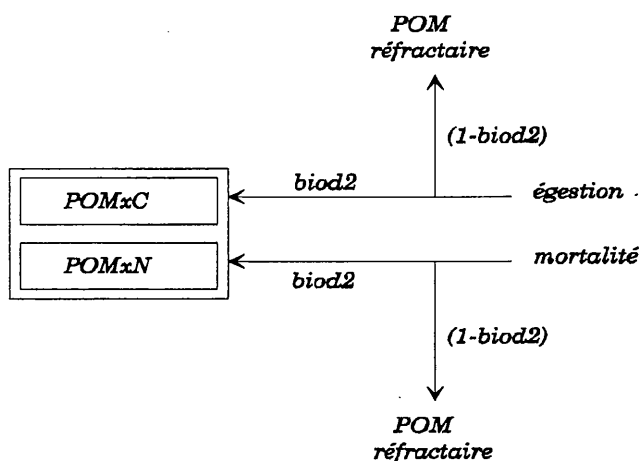
$$mort_x \cdot \frac{1}{CsN_x} \cdot X \cdot biod2$$

flux de la fraction réfractaire des organismes morts en carbone:

$$mort_x \cdot X \cdot (1 - biod2)$$

flux de la fraction réfractaire des organismes morts en azote:

$$mort_x \cdot \frac{1}{CsN_x} \cdot X \cdot (1 - biod2)$$



EcoMod 3. Tableau 3.55: Apports par égestion du zooplancton et par mortalité des organismes.

3.2.3.3.4 Décomposition des POMx en DOM2.

Ce processus est très simplifié car nous supposons que la décomposition est proportionnelle à la quantité de POM présente. Les bactéries liées à la matière organique particulaire sont modélisées d'une façon totalement implicite et ceci implique que leur activité est constante quel que soit la quantité et la qualité des substrats qu'elles décomposent. D'une manière rigoureuse, ce processus devrait être une fonction de la température car ce facteur influence non seulement le taux de croissance des bactéries liées mais aussi les réactions purement chimiques de dégradation de la matière. Le taux de décomposition que nous utilisons est constant et le flux des matières décomposées sera le produit de ce taux par la concentration d'une certaine POMx à la fois en terme de carbone et en terme d'azote. Les valeurs du taux de décomposition ont été discutées dans le cadre du modèle EcoMod 2.

3.2.3.3.5 Hydrolyse de DOM2 en DOM1.

L'hydrolyse des substrats indirects en substrats directement assimilables par le bactérioplancton est un processus qui est contrôlé par les bactéries qui synthétisent les exohydrolases (enzymes hydrolysantes) et par la température (Tableau 3.56). Il semblerait que les exohydrolases soient fixées à la paroi bactérienne car 70 à 100 % de l'activité enzymatique se trouve dans la fraction de 0.2 à 2 μm qui correspond à la gamme de taille des bactéries (Hollibaugh & Azam, 1983; Vives Rego & al., 1985).

<u>Hydrolyse de DOM2</u>	
♦ <u>Calcul du taux d'hydrolyse:</u>	$hy = hy \text{ max} \cdot l_{DOM2}$
avec:	$hy \text{ max} = hya \cdot T + hyo$
	$l_{DOM2} = \frac{DOM2C}{k_{DOM2} + DOM2C}$
♦ <u>Calcul des flux:</u>	$\text{hydrolyse en carbone: } hy \cdot BACC$
	$\text{hydrolyse en azote: } hy \cdot BACC \cdot \frac{MOD2N}{MOD2C}$

EcoMod 3. **Tableau 3.56:** Hydrolyse des matières organiques dissoutes de haut poids moléculaire.

Le taux d'hydrolyse (hy) est le produit d'un taux d'hydrolyse maximal (hymax) et d'une limitation (l_{DOM2}) qui module le taux en fonction des concentrations de substrats présents (DOM2C). Le taux d'hydrolyse maximal est une fonction de la température (Lancelot & Billen, 1985). Nous avons choisi une relation linéaire pour décrire cette influence.

Nous utiliserons l'hypothèse de Billen & Servais (1989) pour les besoins de la modélisation: l'action des exohydrolases sera considérée comme une propriété constitutive de la biomasse bactérienne. Ces auteurs trouvent des constantes de demi-saturation très élevées pour les processus d'hydrolyse, elles sont comprises entre 250 et 2500 $\mu\text{g C/l}$. Notre valeur sera de 1375 $\mu\text{g C/l}$ pour k_{DOM2} et l'on peut s'attendre à ce que cette étape freine d'une part la croissance bactérienne et que les matières organiques dissoutes de haut poids moléculaire s'accumulent dans la colonne d'eau. Selon Rogers (1961) et Somville & Billen (1983), cette étape d'hydrolyse limite la dégradation bactérienne des matières organiques de haut poids moléculaire.

3.2.3.3.6 Bactéries libres.

Nous ne modéliserons pas les bactéries liées à la POM pour les raisons que nous avons indiquées dans EcoMod 2 bien que certains modèles comme celui de Pace & al. (1984) prévoient une variable d'état pour ces organismes.

Le rôle des bactéries est central au sein de la boucle microbienne mais l'efficacité de cette boucle reste toujours à démontrer car certains pensent qu'une grande partie du carbone assimilé est perdu via la respiration (hypothèse du 'sink') alors que d'autres croient qu'une proportion importante de ce carbone assimilé peut parvenir jusqu'aux niveaux trophiques supérieurs (mésos- et macrozooplancton) via le microzooplancton (surtout les flagellés hétérotrophes) (hypothèse du 'link'). En fait, Ducklow (1991) donne des définitions plus précises du 'link' et du 'sink': le 'link' est le carbone transmis au maillon supérieur du réseau trophique alors que le 'sink' est le carbone dissipé. Des études physiologiques et des études de terrain ont montré la haute efficacité de capture et de conversion des bactérivores à partir des proies bactériennes (Fenchel, 1982). A l'opposé, des études en mésocosme montrent que seulement une petite partie du carbone assimilé par les bactéries échappe à la respiration (Ducklow & al., 1986).

La réponse métabolique d'une bactérie est très complexe car elle dépend des substrats utilisés (concentration, nature biochimique) et des conditions externes (température, salinité, etc...). La clé du problème 'link-sink' se trouve essentiellement à ce niveau bien que les efficacités de capture et les capacités d'ingestion des prédateurs sont des paramètres qui ne doivent pas être négligés.

La structure du modèle pour les bactéries aura de fortes similitudes avec celle que nous avons décrite pour le zooplancton. De nouveau, nous utiliserons la théorie stoechiométrique pour que le rapport C/N bactérien reste constant quel que soit la quantité et la qualité des substrats directs qui seront assimilés. Selon la littérature, le rapport C/N des bactéries est beaucoup plus constant que ceux du phytoplancton et des organismes qui ont la capacité de stocker des réserves car justement ces petits organismes ne possèdent pas de réserves intracellulaires. Selon Goldman & al. (1987), la composition chimique des bactéries est relativement constante et leur rapport d'atomes C/N est de 5: ce rapport varie très peu même si le rapport C/N des substrats assimilés est très variable. Rappelons toutefois que la théorie stoechiométrique n'exige pas l'utilisation d'un rapport C/N constant pour l'organisme mais cette méthode permet d'équilibrer les différents éléments chimiques au sein même de l'organisme en fonction des apports et des pertes de ces éléments. Cependant les modèles du zooplancton et des bactéries ne seront pas équivalents car les bactéries

ont, entre autres, une particularité que le zooplancton ne possède pas: une capacité à assimiler des nutriments inorganiques sous certaines conditions de croissance.

3.2.3.3.6.1 Taux d'assimilation de DOM1 et taux de respiration pour la maintenance.

Le processus d'assimilation des substrats directs de faible poids moléculaire est modélisé de la même façon que la procédure de l'hydrolyse, c'est à dire que le taux d'assimilation maximal ($\mu_{\max BA}$) sera une fonction linéaire de la température et il sera modulé par une limitation l_{DOM1} qui tient compte de la concentration externe du substrat DOM2C (tableau 3.57). L'assimilation des composés dissous par la cellule bactérienne obéit à une cinétique Michaelienne décrite par Caperon (1967) et Dugdale (1967). Les valeurs, les symboles et les unités des paramètres utilisés sont rassemblées dans le tableau 63. La constante de demi-saturation utilisée pour ce processus est celle de Billen (1990).

Taux d'assimilation de DOM1C et taux de respiration pour la maintenance	
• <u>Taux d'assimilation de DOM1C:</u>	
(1)	$\mu_{BA} = \mu_{\max BA} \cdot l_{DOM1}$
(2)	avec: $\mu_{\max BA} = b_{ap} \cdot T + b_{ao}$
(3)	$l_{DOM1} = \frac{DOM1C}{k_{DOM1} + DOM1C}$
• <u>Taux de respiration pour la maintenance:</u>	
(4)	$res_{0BA} = \mu_{0BA} = \mu_{\max BA} \cdot \frac{b_{resBA}}{k_{DOM1} + b_{resBA}}$

EcoMod 3. Tableau 3.57: Formulation mathématique du taux d'assimilation de DOM1C et du taux de respiration pour la maintenance.

Les bactéries, comme le zooplancton, ont un métabolisme de maintenance qui permet le maintien des fonctions vitales. Nous définirons donc un taux de respiration maintenance (tableau 3.57, (4)) dont la structure globale est équivalente à celle utilisée pour le zooplancton. Cependant deux différences doivent être notées: les bactéries assimilent directement leurs substrats dans le milieu extérieur alors que le zooplancton assimilait ses ressources nutritives qui se trouvaient dans son tube digestif. La conséquence de cette différence est qu'il ne sera pas nécessaire d'utiliser un coefficient d'assimilation bien que certains auteurs comme Andersen & Rassoulzadegan (1991) prévoient un flux d'égestion dans leur modèle avec un pourcentage d'assimilation de 60%. Dans notre modèle nous considérons que toute la matière contenue dans MOD1 est assimilable et que la fraction non assimilable a été éliminée dans le pool de matières réfractaires. La seconde différence concerne l'absence d'un seuil d'assimilation qui pourrait être comparable au seuil d'ingestion ou de nutrition chez le zooplancton. Dans la littérature, l'existence d'un tel seuil n'a jamais été

mentionnée mais cela ne signifie pas que ce seuil soit absent car il se pourrait que les techniques de mesure du DOC ne soient pas assez précises pour le détecter.

C'est à partir d'une certaine concentration de substrat res_{0BA} , nécessairement supérieure à 0, que l'on calculera le taux de respiration pour la maintenance res_{0BA} (tableau 3.57, (4)). Comme pour le zooplancton, cette quantité de substrat compensera exactement les pertes de carbone engendrées par la respiration de maintenance. Quand μ_{0BA} sera égal à μ_{BA} , la production nette sera nulle. La température aura exactement les mêmes effets sur le taux d'assimilation maximal et sur le taux de respiration pour la maintenance: quand la température augmente le métabolisme de maintenance augmente. Thingstad (1987) a mis en évidence, avec son modèle, l'existence d'un métabolisme de maintenance chez les bactéries.

Le taux d'assimilation μ_{BA} est une variable qui dépend de la température et de la concentration du substrat. C'est en fonction de cette valeur que la réponse métabolique des bactéries pourra être différente et il est donc important d'étudier les différents cas qui pourront survenir.

3.2.3.3.6.2 Cas n°1: $\mu_{BA} = 0$.

Cas n°1: $\mu_{BA} = 0$

- Calcul des flux

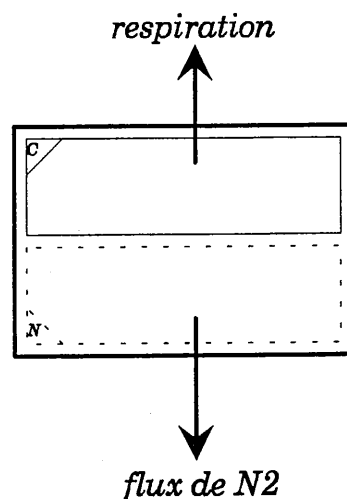
assimilation en carbone: $ass_{BAC} = 0$

assimilation en azote: $ass_{BAN} = 0$

respiration: $res_{BA} = res_{0BA} \cdot BACC$

flux de N_2 : $exc_{BA} = res_{0BA} \cdot \frac{1}{C_{sN_{BA}}} \cdot BACC$

- Diagramme

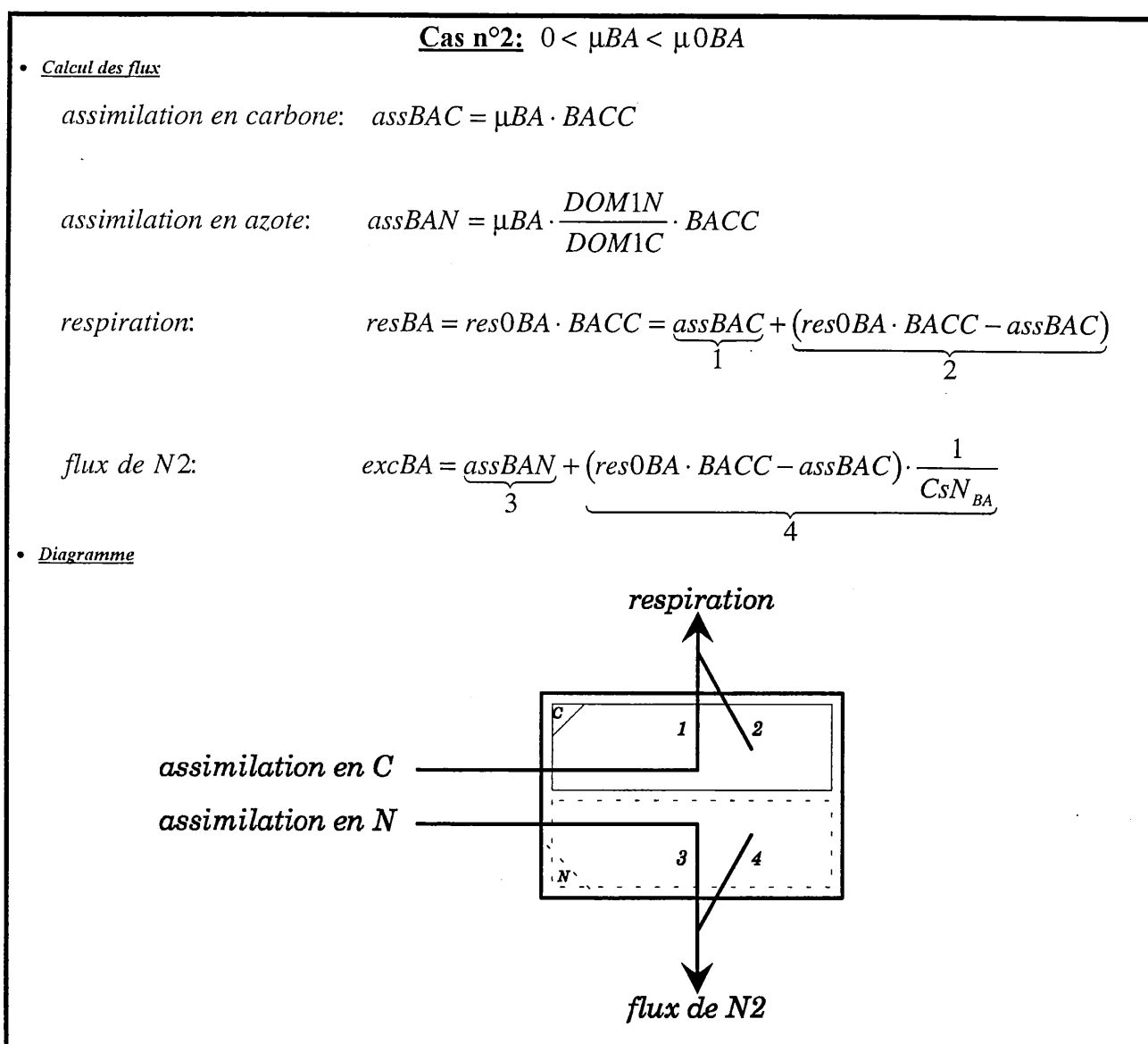


EcoMod 3. Tableau 3.58: Assimilation-Respiration-flux de N_2 des bactéries. cas n°1.

Ce cas est identique au cas n°1 pour le zooplancton. L'assimilation des substrats est nulle (tableau 3.58), le flux de respiration (res_{BA}) doit être égal au taux de respiration basal (res_{0BA}) multiplié par la biomasse des bactéries en carbone et le flux de N2 est calculé de telle façon que le rapport C/N des bactéries (CsN_{BA}) reste constant. Cette situation entraîne inévitablement une perte de biomasse en terme de carbone et en terme d'azote. Le flux de N2 est, dans ce cas, toujours négatif et ce flux correspond à un flux d'excrétion de l'ammonium.

3.2.3.3.6.3 Cas n°2: $0 < \mu_{BA} < \mu_{0BA}$.

L'assimilation des substrats directs n'est pas nulle mais la quantité assimilée ne sera pas suffisante pour compenser les pertes de carbone dues au métabolisme de maintenance (Tableau 3.59).



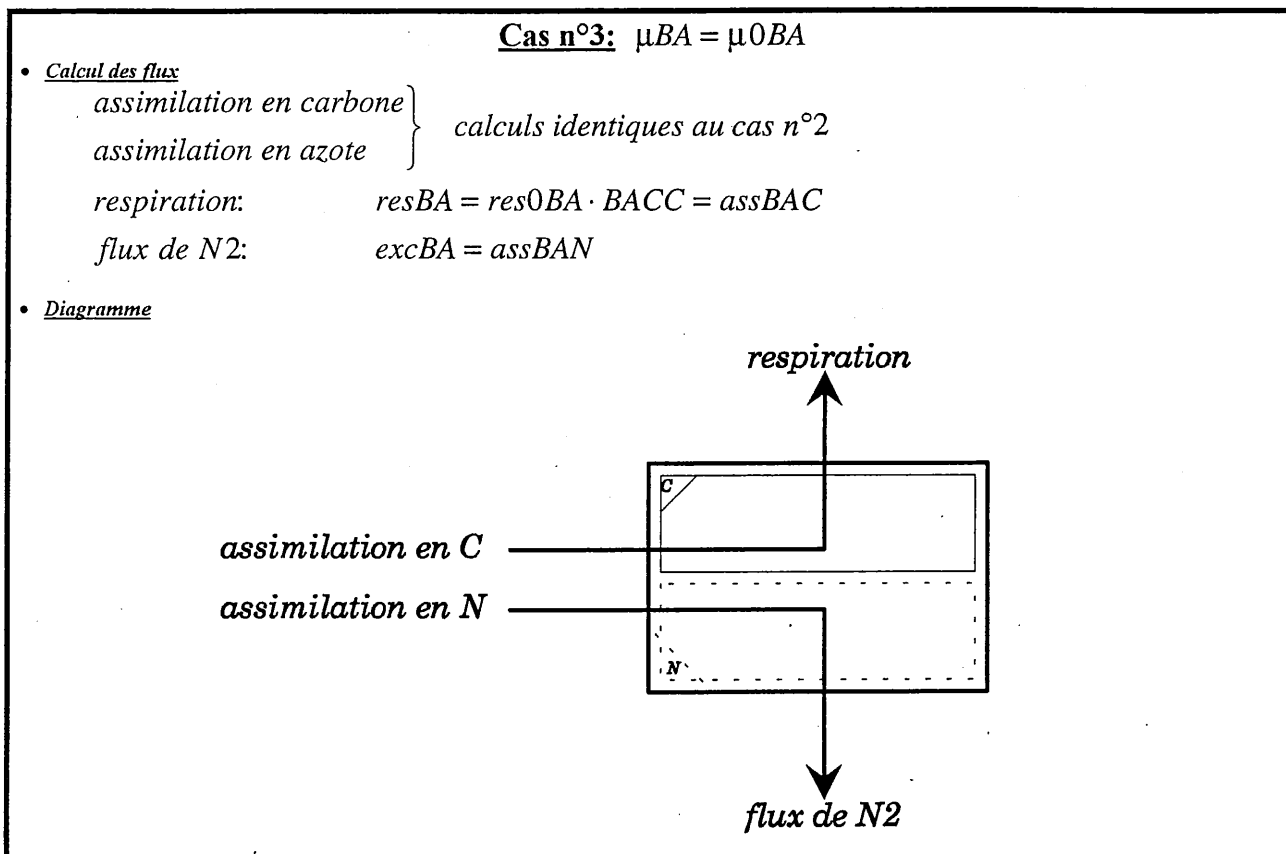
EcoMod 3. Tableau 3.59: Assimilation-Respiration-flux de N2 des bactéries, cas n°2.

Les calculs des processus impliqués sont très similaires à ceux du cas n°2 pour le zooplancton mais il n'existe pas de flux d'égestion et il n'est pas utile de calculer le rapport C/N du matériel assimilé car la source de ce matériel est unique. Le rapport C/N du matériel assimilé est directement déterminé par le rapport de DOM1C sur DOM1N. Nous admettrons que ce rapport est représentatif de la qualité nutritive des substrats directs assimilés et que ce rapport ainsi que celui des bactéries détermineront la réponse métabolique de ces organismes.

Nous supposons que toute la matière assimilée sera destinée soit à la respiration (flux 1), soit à l'excrétion (flux 3). Le flux 2 est issu de la biomasse de l'organisme et il représente la différence entre le flux de la respiration basale (flux total) et le flux 1. Les flux 4 et 2 sont équivalents au rapport CsN_{BA} près. La perte de biomasse, dans cette situation, est moins importante que dans le cas n°1 et le flux de N2 est toujours un flux d'excrétion.

3.2.3.3.6.4 Cas n°3: $\mu_{BA} = \mu_{0BA}$.

Les substrats directs assimilés compensent exactement les pertes de carbone dues à la respiration. Toute la nourriture assimilée sera utilisée pour la respiration mais il n'y aura pas une diminution de la biomasse (tableau 3.60).



EcoMod 3. Tableau 3.60: Assimilation-Respiration-flux de N2 des bactéries. cas n°3.

Les flux 2 et 4 du tableau 3.58 ont disparu, seuls les flux 1 et 2 restent. Jusqu'à présent le rapport DOM1C/DOM1N n'a jamais pu influencer la biomasse des bactéries car il n'y a jamais eu augmentation de cette biomasse.

3.2.3.3.6.5 Cas n°4: $\mu_{BA} > \mu_{0BA}$.

Le modèle que nous utiliserons dans ce cas sera différent du modèle que nous avons construit pour le zooplancton (cas n°4). Une équation très importante de ce nouveau modèle (calcul du paramètre Φ : tableau 3.61) provient de la formule établie par Parnas (1975) et qui était successivement utilisée par Fenchel & Blackburn (1979), Billen (1984), Lancelot & Billen (1985) et Goldman & al. (1987). Lancelot & Billen (1985) ont démontré expérimentalement l'utilité de la formule de Parnas (1975). Les autres équations proviennent de notre étude. Quand nous utiliserons ces formules, nous supposerons que les pertes, qui peuvent survenir par excrétion de matières organiques dissoutes, sont négligeables.

Tout le raisonnement, dans ce modèle, est basé sur le rendement de croissance en terme de carbone (K_{2C}) que nous appellerons aussi Y_{0BA} . La particularité importante de ce modèle est que Y_{0BA} est indépendant du rapport C/N de la matière assimilée (DOM1C/DOM1N).

Par contre, nous supposerons, comme dans le cas du zooplancton, que le rendement de croissance net Y_{0BA} est une fonction croissante du taux d'assimilation (tableau 3.61). Si le taux d'assimilation μ_{BA} est égal au taux de respiration basal ($res_{0BA} = \mu_{0BA}$), Y_{0BA} sera nul. Cela signifie que, dans ce cas précis, tous les substrats assimilés seront respirés et excrétés.

Les valeurs du rendement de croissance chez les bactéries sont très variables et les estimations sont nombreuses: Lucas & al. (1981) et Newell & al. (1983) donnent des valeurs aussi hautes que 0.37 quand le rapport C/N du substrat est bas alors que les rendements de croissance sont compris entre 0.07 et 0.13 quand les substrats ont un rapport C/N élevé (Linley & al., 1983; Newell & al., 1983). McManus (1991) donne une valeur de 0.5. Selon Billen & Servais (1989), il existe une controverse pour la valeur du rendement de croissance: certains auteurs donnent une gamme de 0.6 à 0.9 (Hobbie & Crawford, 1969; Williams, 1970; Crawford & al., 1974; Williams & al., 1976) alors que Billen & al. (1980) et King & Berman (1984) ont montré que ces hautes valeurs proviennent d'un artefact et selon eux le rendement de croissance est compris entre 0.1 et 0.3.

Le paramètre Φ représente le rapport de l'excrétion sur l'assimilation en terme de carbone:

$$\Phi = \frac{\text{excretion}}{\text{assimilation en C}}$$

Le rapport Φ est une fonction du rapport C/N de la matière assimilée (DOM1C/DOM1N), du rendement de croissance net sur le carbone (Y_{0BA}) et du rapport C/N des bactéries (CsN_{BA}).

Cas n°4: $\mu_{BA} > \mu_{0BA}$

- Calcul du rendement de croissance Y_{OBA} :

$$Y_{OBA} = Y_{\max BA} \cdot \frac{\mu_{BA} - \mu_{0BA}}{k_{YBA} + \mu_{BA} - \mu_{0BA}}$$

- Calcul du paramètre Φ :

$$\Phi = \frac{DOM1N}{DOM1C} - \frac{Y_{OBA}}{CsN_{BA}}$$

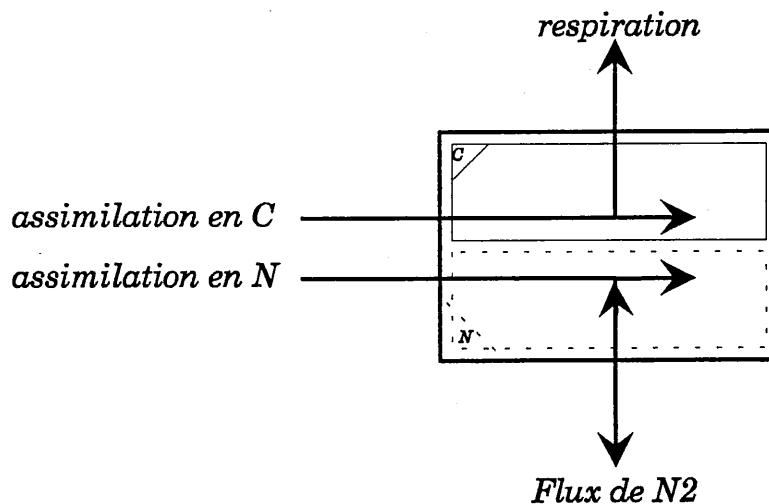
- Calcul des flux:

assimilation en carbone } calculs identiques au cas n°2
assimilation en azote }

* si $\Phi \geq 0 \Rightarrow$ $\left\{ \begin{array}{l} \text{respiration: } resBA = assBAC \cdot (1 - Y_{OBA}) \\ \text{flux de } N_2: excBA = assBAC \cdot \Phi \end{array} \right.$

* si $\Phi < 0 \Rightarrow$ $\left\{ \begin{array}{l} \text{flux de } N_2: excBA = -assBAC \cdot \Phi \cdot l_{N_2BA} \\ \text{avec } l_{N_2BA} = \frac{N_2}{k_{N_2BA} + N_2} \\ \text{respiration: } resBA = assBAC \cdot (1 - Y_{BA}) \\ \text{avec } Y_{BA} = \left[\frac{DOM1N}{DOM1C} - \Phi \cdot l_{N_2BA} \right] \cdot CsN_{BA} \end{array} \right.$

- Diagramme:



EcoMod 3. Tableau 3.61: Assimilation-Respiration-Flux de N2 des bactéries. cas n°4.

L'analyse de cette formule révèle que le rapport Φ peut devenir nul ou négatif si le rapport DOM1C/DOM1N est supérieur ou égal à un certain seuil que nous appellerons S2 par analogie avec le seuil S2 du zooplancton. Ce nouveau seuil S2 est défini par:

$$S2 = \frac{CsN_{BA}}{Y0BA}$$

Nous avons vu, pour le zooplancton, qu'il était théoriquement possible que l'excrétion devienne nulle si le rapport C/N de la ration alimentaire atteignait le seuil S2 (Anderson & Hessen, 1995). Chez les bactéries, il a été démontré que cette théorie était une réalité (Lancelot & Billen, 1985; Goldman & al., 1987) et qu'il existe effectivement un certain seuil pour lequel l'excrétion est nulle et ce seuil a une valeur de 10. d'après leurs résultats expérimentaux. Notre seuil S2 augmente si le rendement de croissance net sur le carbone (Y0BA) diminue. La réponse métabolique des bactéries sera très différente en fonction de la valeur du rapport Φ .

Dans le cas où l'excrétion existe ($\Phi > 0$), le calcul du flux de la respiration et du flux de N2 (excrétion) est immédiat (tableau 3.61) car nous avons toutes les valeurs nécessaires: le rapport DOM1C/DOM1N, Y0BA et CsN_{BA} sont connus. Le flux de N2 (dans ce cas une excrétion) est simplement déduit selon la valeur de Φ (cf avant). Si $\Phi = 0$, le calcul est identique mais l'excrétion est nulle, cependant les bactéries respirent.

Quand l'azote, contenu dans les substrats organiques assimilés, limite la croissance bactérienne il a été démontré que les bactéries sont capables d'assimiler de l'azote inorganique (N2) (Lancelot & Billen, 1985; Goldman & al., 1987) selon une cinétique comparable à celle du phytoplancton (Tempest & al., 1970; Brown & al., 1972). Les bactéries sont alors en mesure d'entrer en compétition avec le phytoplancton pour cette ressource (Rittenberg, 1963; Johannes, 1968). Selon Lancelot & Billen (1985) cette assimilation de N2 survient dès que le rapport Φ devient négatif: les bactéries sont alors capables de compenser une éventuelle déficience en azote de leurs substrats de croissance en assimilant de l'ammonium. Cependant, cette assimilation de l'ammonium dépend étroitement des concentrations externes de cet élément et si une limitation par ce nutriment survient, il a été observé que Y0BA diminue (Lancelot & Billen, 1985).

Pour modéliser ce processus, nous émettons l'hypothèse que Y0BA, sous de telles conditions, devra diminuer de telle façon que le rapport C/N des bactéries (CsN_{BA}) reste constant. Donc, dans le cas où Φ est négatif (tableau 3.61), nous supposons que le flux de N2 (dans ce cas une assimilation) est l'opposé du flux d'excrétion qui était devenu négatif. Ce flux sera modulé par la limitation I_{N2BA} qui tient compte de la concentration externe de N2. Si cette limitation est inférieure à 1, le calcul de la nouvelle valeur de Y0BA (YBA) est réalisé de telle façon que le rapport C/N des bactéries reste constant. Si la limitation vaut 1, YBA sera égal à Y0BA. Si la limitation vaut 0, YBA vaudra:

$$YBA = \frac{DOM1N \cdot CsN_{BA}}{DOM1C}$$

3.2.3.3.6.6 Productions brutes et nettes.

Le tableau 3.62 rassemble le calcul des productions brutes et nettes en terme de carbone et en terme d'azote.

Les conclusions sont exactement similaires à celles que nous avons faites pour le zooplancton. La production brute en terme de carbone est équivalente à celle en terme d'azote au rapport DOM1C/DOM1N près. La production nette en terme de carbone est équivalente à celle en terme d'azote au rapport CsN_{BA} près.

3.2.3.3.6.7 Mortalité des bactéries.

La mortalité des bactéries sera formulée par l'utilisation d'un taux constant (mBA). La mortalité sera donc proportionnelle à la biomasse bactérienne. La gamme du taux de mortalité fournie par Billen & Servais (1989) est de 0.096 à 0.6 j^{-1} , nous utiliserons la plus faible valeur de cette gamme dans une première étape.

Paramètres	Symboles	Unités	Valeurs
Facteur pour le calcul du taux d'assimilation maximal	<i>bap</i>	<i>sd</i>	2.
Facteur pour le calcul du taux d'assimilation maximal	<i>bao</i>	<i>sd</i>	-2.
Constante de demi-saturation pour l'assimilation de DOM1	k_{DOM1}	$\mu g C/l$	100.
Constante de demi-saturation pour l'hydrolyse de DOM2	k_{DOM2}	$\mu g C/l$	1375.
Rendement de croissance maximal en terme de carbone	$Y_{max BA}$	<i>sd</i>	0.4
Constante de demi-saturation pour le calcul du rendement de croissance	k_{YBA}	j^{-1}	1.
Rapport C/N des bactéries	CsN_{BA}	$\mu g C/\mu g N$	4.
Constante de demi-saturation pour l'assimilation de N2	k_{N2BA}	$\mu g N/l$	0.56
Concentration du substrat de croissance pour le calcul du taux de respiration pour la maintenance	<i>bresBA</i>	$\mu g C/l$	10.
Taux de mortalité des bactéries	<i>mBA</i>	j^{-1}	0.096
Facteur pour le calcul du taux d'hydrolyse	<i>hya</i>	<i>sd</i>	0.6
Facteur pour le calcul du taux d'hydrolyse	<i>hyo</i>	<i>sd</i>	0.
Fraction exsudée vers MOD1	<i>r mod</i>	<i>sd</i>	1.
Fraction biodégradable des exsudats	<i>biod1</i>	<i>sd</i>	0.7
Fraction biodégradable des POM	<i>biod2</i>	<i>sd</i>	0.9
Taux de décomposition des POM	<i>td</i>	j^{-1}	0.05
Vitesse de sédimentation de POM2	w_{POM2}	<i>m/j</i>	-0.5
Vitesse de sédimentation de POM3	w_{POM3}	<i>m/j</i>	-6.
Vitesse de sédimentation de POM4	w_{POM4}	<i>m/j</i>	-95
Vitesse de sédimentation de POM5	w_{POM5}	<i>m/j</i>	-150.

EcoMod 3. Tableau 3.63: Valeurs des paramètres pour le sous-modèle POM-DOM-bactéries et pour la simulation standard. sd: sans dimension.

Productions brutes et nettes

$$PB = PN + R$$

• Cas n°1

production brute en carbone: $PBC = 0$

production brute en azote: $PBN = 0$

production nette en carbone: $PNC = -res0BA \cdot BACC$

production nette en azote: $PNN = -res0BA \cdot \frac{1}{CsN_{BA}} \cdot BACC$

• Cas n°2

production brute en carbone: $PBC = \mu_{BA} \cdot BACC$

production brute en azote: $PBN = \mu_{BA} \cdot \frac{DOM1N}{DOM1C} \cdot BACC$

production nette en carbone: $PNC = (-res0BA + \mu_{BA}) \cdot BACC$

production nette en azote: $PNN = (-res0BA + \mu_{BA}) \cdot \frac{1}{CsN_{BA}} \cdot BACC$

• Cas n°3

production brute en carbone: $PBC = \mu_{BA} \cdot BACC$

production brute en azote: $PBN = \mu_{BA} \cdot \frac{MOD1N}{MOD1C} \cdot BACC$

production nette en carbone: $PNC = 0$

production nette en azote: $PNN = 0$

• Cas n°4

production brute en carbone: $PBC = \mu_{BA} \cdot BACC$

production brute en azote: $PBN = \mu_{BA} \cdot \frac{DOM1N}{DOM1C} \cdot BACC$

si $\Phi \geq 0 \Rightarrow$ production nette en carbone: $PNC = \mu_{BA} \cdot BACC \cdot Y0BA$

production nette en azote: $PNN = \mu_{BA} \cdot BACC \cdot \frac{Y0BA}{CsN_{BA}}$

si $\Phi < 0 \Rightarrow$ production nette en carbone: $PNC = \mu_{BA} \cdot BACC \cdot YBA$

production nette en azote: $PNN = \mu_{BA} \cdot BACC \cdot \frac{YBA}{CsN_{BA}}$

Dans tous les cas

$$PBC = PBN \cdot \frac{DOM1C}{DOM1N}$$

$$PNC = PNN \cdot CsN_{BA}$$

EcoMod 3.: Tableau 3.62: Productions brutes et nettes des bactéries.

3.2.3.4 Relations entre les sous-modèles.

Un schéma simple et clair où tous les flux seraient indiqués, dans chaque sous-modèle et entre les sous-modèles, est pratiquement irréalisable et serait de toute façon incompréhensible. Ce type de schéma était possible pour EcoMod 1 (figure 3.1), il l'était beaucoup moins pour EcoMod 2 (figure 3.3) et c'est pour cette raison que nous avons décrit chaque variable d'état de façon individuelle avec les flux qui les caractérisent (figure 3.2 et 3.4). Ce dernier type de représentation est aussi à exclure car EcoMod 3 est constitué de 63 variables d'état et le nombre des interactions est très élevé.

Nous avons adopté une nouvelle méthode qui consiste à rassembler toutes les informations qualitatives sur les flux afin d'établir une carte du modèle (Carte de EcoMod 3). Chaque ligne ou chaque colonne est caractérisée par une variable d'état (fond gris) ou par une variable qui représente l'équivalent en azote d'une certaine variable d'état (fond blanc) pour laquelle le rapport C/N est constant. Le point d'intersection (une case) entre une ligne et une colonne peut contenir un ou plusieurs flux entre les deux variables concernées (qui ne sont pas forcément des variables d'état).

Tous les flux qui se situeront sur une ligne seront considérés comme des termes de perte pour la variable de cette ligne. Tous les flux que l'on pourra trouver dans une colonne seront considérés comme des termes de source pour la variable de cette colonne. Au total, 16 types d'interactions sont répertoriées (au bas de la Carte de EcoMod 3) et l'on peut observer que la majorité des flux dans EcoMod 3 concernent les relations proies-prédateurs. Cependant, la plupart de ces flux ne sont pas utilisés car le calcul d'un flux d'ingestion n'est possible que si l'efficacité de capture qui le caractérise est non nul. Le nombre des flux 'actifs' dans EcoMod 3 dépend étroitement des résultats calculés par le modèle des efficacités de capture.

EcoMod 3 n'est pas un système fermé: la dernière ligne du tableau rassemble les différentes sources qui proviennent du milieu extérieur et qui ne sont que d'un seul type (le carbone inorganique dissous assimilé par le phytoplancton et qui est une source inépuisable). Les différents types de perte pour le système sont rassemblés dans la colonne 'Pertes'. Parmi ces pertes nous avons: U (exsudation), M (mortalité) et L (égestion) qui correspondent aux quantités de matières considérées comme réfractaires que nous avons décrit dans le sous-modèle POM-DOM-bactéries. Les pertes R (respiration) alimentent un pool de carbone inorganique dissous qui n'est pas représenté de façon explicite dans EcoMod 3. Enfin la perte S (assimilation de la silice par le phytoplancton) existe parce que la variable P_xSI n'est pas une variable d'état (figure 3.6).

La dernière colonne de la Carte de EcoMod 3 spécifie le type de mouvements verticaux qui interviendront au niveau des équations différentielles partielles de chaque variable d'état (SEDIM: sédimentation; MIGRA: migration verticale; DIFFU: diffusion turbulente verticale).

Nous ne pourrions pas représenter de façon détaillée chaque équation différentielle partielle mais nous en donnerons la forme générale:

$$\frac{\partial Y}{\partial t} = \sum \text{sources} - \sum \text{pertes} + \left[\begin{array}{c} \text{sédimentation} \\ \text{ou} \\ \text{migration} \end{array} \right] + \text{diffusion turbulente}$$

Y représente une variable d'état de EcoMod 3. Les sources sont associées à la colonne de la variable d'état. Les pertes sont associées à la ligne de la variable d'état (Carte de EcoMod 3). Le terme de sédimentation ou de migration n'est pas toujours présent mais la diffusion turbulente verticale influence toutes les variables d'état. Le terme de migration est identique à celui de la sédimentation et le terme de diffusion turbulente verticale est équivalent à ceux que nous avons utilisés pour EcoMod 1 et 2.

3.2.4 Résolution spatiale et discrétisation.

La colonne d'eau, au point géographique de la Station Centrale, à une profondeur de 155m. Les résolutions verticales de tous les modèles EcoMod (1, 2 et 3) seront identiques et elles seront représentées par 31 mailles. Toutes les mailles auront une même hauteur de 5 m. La limite supérieure de la dernière maille (m=31) (figure 3.16) représentera l'interface air-mer et la limite inférieure de la première maille représentera l'interface eau-sédiment. Les concentrations des variables d'état (Y_k) ainsi que les vitesses de sédimentation ou de migration (W_k) dans une certaine maille k seront calculées au centre de chaque maille. Le calcul des transferts de matières par sédimentation, migration ou diffusion entre les mailles se fera aux interfaces de chaque maille. Ceci implique le calcul des valeurs moyennes, entre deux mailles successives, pour les concentrations des variables d'état ($\overline{Y_k}$) et les vitesses de sédimentation ou de migration ($\overline{W_k}$). Les coefficients de diffusion turbulente verticale (K_{vk}) sont déterminés à partir des résultats du modèle physique au niveau des interfaces entre deux mailles successives. Les vitesses de sédimentation devront nécessairement être négatives car notre axe des Z (hauteur) est dirigé vers le haut. Une vitesse de migration négative entraînera les organismes vers l'interface eau-sédiment, une vitesse positive les entraînera vers l'interface air-mer.

3.2.5 Stabilité numérique et conservation des masses.

Tous les termes intervenant dans toutes les équations différentielles partielles, sauf les termes de diffusion turbulente verticale, seront résolus numériquement par la méthode explicite (méthode d'Euler). Le critère de stabilité du schéma numérique reliant les pas de temps et d'espace au coefficient maximal de diffusion turbulente verticale, pour une méthode totalement explicite, est (Roache, 1972):

$$\Delta t \leq \frac{\Delta z^2}{2 \cdot K_v}$$

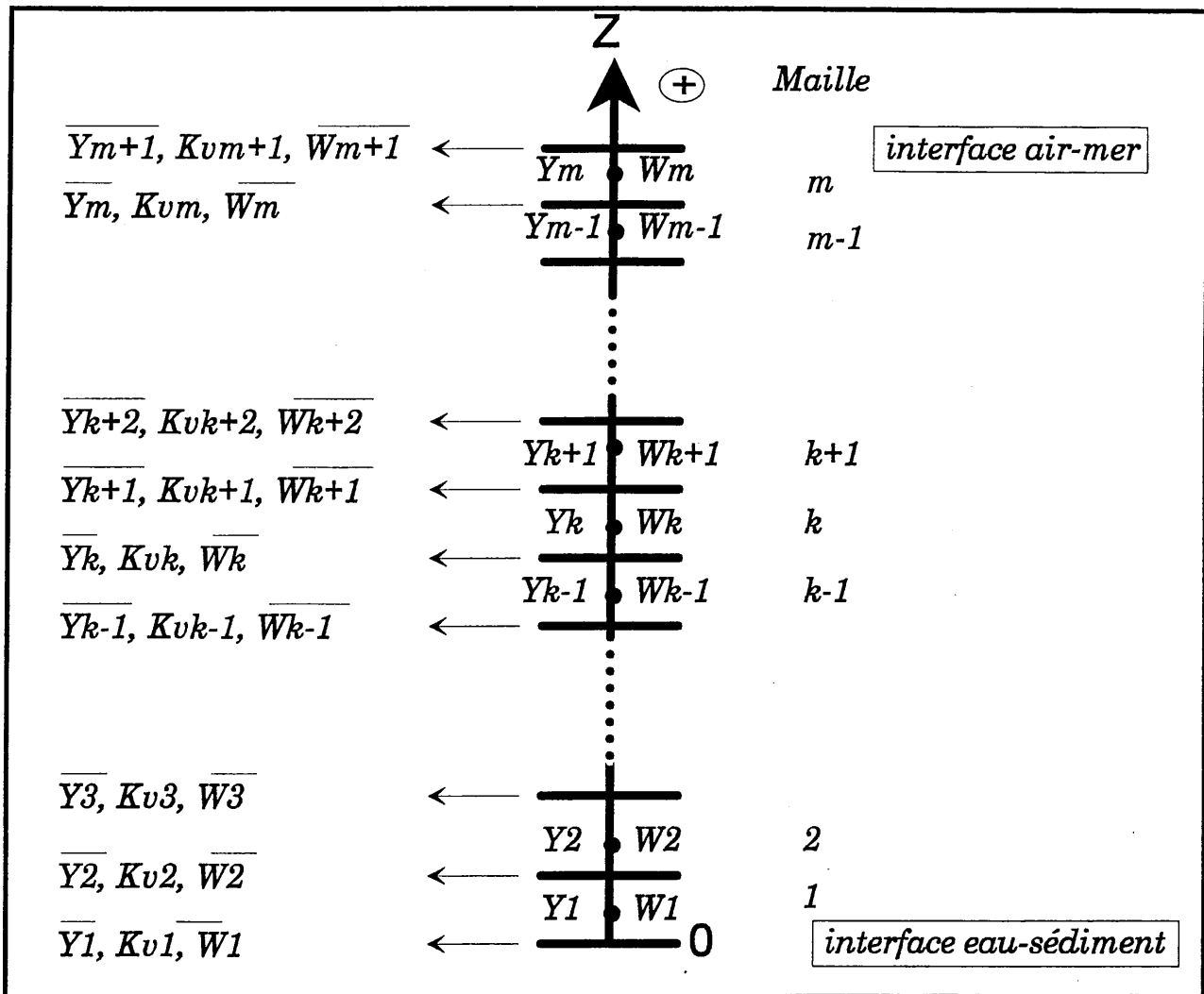


Figure 3.16: Discrétisation verticale de la colonne d'eau. Les valeurs de Y (concentration d'une variable d'état) et de W (vitesse de sédimentation ou de migration d'une variable d'état) sont calculées au centre de chaque maille. Les valeurs moyennes de Y et W entre deux mailles successives ainsi que les valeurs des coefficients de diffusion turbulente verticale sont utilisées pour calculer le transport des constituants dans la colonne d'eau.

la résolution verticale est de 5 m (Δz) et le coefficient maximal de diffusion turbulente vertical (k_v) est de 0.0472 m²/s. Selon ce critère de stabilité, le pas de temps (Δt) doit être inférieur ou égal à 4.41 mn. Nous utiliserons une méthode totalement implicite pour le terme de diffusion turbulente vertical pour que le schéma soit inconditionnellement stable pour ce terme. Aux dépens de la précision des calculs, nous pourrions augmenter le pas de temps.

Le pas de temps, pour tous les modèles EcoMod (1, 2 et 3), pourra varier au cours d'une simulation. La gamme de variation des Δt est de 0.72-5.76 mn. Les vitesses de migration verticale pour les copépodites de *Calanus finmarchicus* peuvent être très élevées et il est nécessaire que la distance parcourue par un organisme qui migre, pendant un pas de temps Δt , n'excède pas la hauteur de maille Δz . La plus haute vitesse de migration verticale est de 1200 m/j (stage CVI de *Calanus finmarchicus*) et la hauteur minimale d'une maille doit être de 4.8 m en utilisant la limite supérieure de la gamme de variation du pas de temps Δt . Cette condition nous a motivé pour choisir une hauteur de maille de 5 m.

Nous avons choisi un pas de temps variable car il existe certains processus dans le modèle qui nécessitent quelques précautions. Par exemple, une cinétique Michaelienne qui décrit l'absorption d'un nutriment et dont la constante d'affinité est très faible peut entraîner le calcul d'une valeur négative pour ce nutriment. Ce type d'erreur survient sous certaines conditions qui ne peuvent pas être généralisées et la seule solution est de diminuer le pas de temps. Pratiquement, à chaque pas de temps, toutes les valeurs calculées des variables d'état sont gardées en mémoire. Si un problème de ce type survient dans le calcul des nouvelles valeurs, nous diminuons le pas de temps par un facteur 2 et nous utilisons de nouveau les anciennes valeurs. Si ce pas de temps n'est toujours pas suffisant, l'opération est encore une fois effectuée. Pour les simulations standards, ce type de problèmes n'a jamais été rencontré, le pas de temps était toujours à sa valeur maximale.

Un des moyens de vérifier la cohérence d'un modèle est de voir s'il y a conservation des matières qui composent le système. Nous avons vérifié les conservations du carbone et de l'azote pour tous les modèles EcoMod (1, 2 et 3). Cependant cette conservation n'est possible que si le système est fermé et ceci n'est pas le cas dans nos modèles. Par exemple, nous avons vu pour EcoMod 3 qu'il existait des sources de carbone et des pertes d'azote ou de carbone pour le système. Nous avons résolu ce problème en ajoutant des variables d'état fictives pour vérifier la conservation des éléments chimiques: nous sommes donc passé d'un système ouvert à un système fermé. Des variables d'état ont été créées pour le carbone inorganique dissous et pour les matières réfractaires contenant du carbone et de l'azote. De la même façon, pour vérifier la conservation des masses nous sommes obligés de changer la condition limite du fond pour les variables qui sédimentent afin d'empêcher une perte des matières (cf plus loin).

3.2.6 Conditions initiales.

Les conditions initiales que nous utiliserons pour les différents modèles EcoMod ont été très difficiles à déterminer et renferment de nombreuses imprécisions. Les données du FLEX'76 existent mais, malheureusement, elles semblent indisponibles à l'heure actuelle. Les seules sources que nous possédons proviennent de la littérature, du D.O.D. de Hamburg (température, salinité) et

des données digitalisées fournies par Radach & al. (1994). Dans le but d'approcher les résultats du FLEX, nous avons aussi digitalisé un certain nombre de courbes présentes dans la littérature mais ce sont le plus souvent des valeurs intégrées sur la profondeur et elles sont peu utiles pour le calcul des conditions initiales.

Pour la période du 13 au 23 avril, il y a peu ou aucune donnée pour les nutriments (figure 2.7 à 2.9). Nous avons donc utilisé une méthode de reconstruction des champs de données (Brasseur, 1991,1994) qui nous a permis d'estimer les profils du 19 avril, date du début des simulations (figures 3.17 et 3.18).

Toutes les autres variables d'état auront des profils constants car soit les données manquent, soit elles sont elles-mêmes pleines d'imprécisions. Le phytoplancton a été mesuré en terme de carbone, mais nous avons vu, pendant l'analyse du FLEX, que ces concentrations étaient très certainement sous-estimées. Seules les données de la chlorophylle sont utilisables mais ceci implique l'utilisation des rapports C/Chl a et C/N du phytoplancton. De plus la chlorophylle était, pendant le FLEX, un indicateur de la biomasse totale du phytoplancton et il est par conséquent impossible d'accéder à la biomasse des différentes classes phytoplanctoniques. Les différentes conditions initiales pour les trois modèles sont rassemblées dans les tableaux 3.64, 3.65 et 3.66. Quelle que soit la complexité du modèle, la difficulté dans le choix des conditions initiales et leurs imprécisions sont identiques. Les importances relatives des différentes classes du phytoplancton ont été choisie en fonction des données du phytocarbone et en supposant que les erreurs commises ne dépendaient pas du type de phytoplancton. Ces données révèlent une prédominance des dinoflagellés, puis des diatomées et enfin du nanophytoplancton pour le 19 avril. Le picophytoplancton semble ne pas avoir existé pendant le FLEX, sa concentration initiale sera faible. Dans EcoMod 3, les biomasses phytoplanctoniques en terme d'azote ont été déterminées à partir des biomasses en terme de carbone, en utilisant un rapport C/N de 6. (rapport de masses) ce qui implique que le phytoplancton, le 19 avril, était en très bonne santé. Les différents réservoirs, en début de simulation, seront complètement remplis et dans le cas des réservoirs contenant de l'azote nous supposons que la moitié sera constituée de N1 et que l'autre moitié sera constituée de N2.

Pour le zooplancton, nous avons digitalisé les données fournies par Krause & Trahms (1983) (figure 2.37) sur l'abondance des différents stages de *Oithona similis* et *Calanus finmarchicus*. Ce type d'opération peut être une source d'erreur d'autant plus que le 19 avril l'abondance des différents stages était très faible. La conversion des abondances en biomasses nécessite l'utilisation des poids moyens individuels de chaque stage et l'erreur peut aussi être importante. Sachant que les vraies valeurs des abondances peuvent elles-mêmes contenir des erreurs il est possible que les conditions initiales que nous utilisons soient surestimées ou sous-estimées. Une difficulté supplémentaire survient pour le nanozooplancton et le microzooplancton pour lesquels il n'existe aucune information pendant le FLEX'76.

Les données du FLEX sur les bactéries existent mais nous savons qu'elles sont totalement sous-estimées à cause de la méthode utilisée (cf analyse du FLEX). C'est en fonction des différentes gammes de données rassemblées par Billen & al. (1990) sur la Mer du Nord, que nous avons estimé les conditions initiales.

Aucune estimation directe n'est possible pour les détritiques pendant le FLEX'76. Nous connaissons les valeurs du carbone organique particulaire (POC) pendant le FLEX (figure 2.12) mais d'une part les données n'existent pas pour le 19 avril et d'autre part les imprécisions sur le carbone organique vivant sont tellement importantes qu'il n'est pas envisageable d'estimer le POC détritique en soustrayant le POC vivant du POC total.

Les données pour le DOC existent (figure 2.44), la valeur moyenne est d'environ 1500 µg C/l le 19 avril. Cette valeur très élevée nous pose un certain nombre de problèmes car nous ne connaissons pas les pourcentages des matières réfractaires et biodégradables. EcoMod 1 ne tient pas compte des matières organiques dissoutes, par contre EcoMod 2 et 3 ont besoin de ces conditions initiales. Les conditions initiales pour la DOM sont très différentes pour EcoMod 1 et 2 mais nous verrons que cela peut s'expliquer par les structures des modèles.

Le tableau 3.67 nous permet de faire une comparaison directe entre les conditions initiales des modèles qui servent pour les simulations standards. Les valeurs calculées dans ce tableau ont été obtenues par addition des différentes variables d'état pour chaque type de matière. Toutes les unités ont été exprimées en terme d'azote, en utilisant les rapports C/N des variables d'état pour le modèle EcoMod 3.

TYPE	EcoMod 1	EcoMod 2	EcoMod 3
Phytoplancton	0.35	0.25	0.38
Zooplancton	0.05	0.04	0.079
Détritiques	0.4	0.5001	0.0144
Bactéries libres		0.12	0.075
DOM		0.01078	14.35

Tableau 3.67: Comparaison des différentes conditions initiales des modèles EcoMod. Toutes les unités sont en (µg at N/l).

Les conditions initiales du phytoplancton et du zooplancton sont différentes mais elles restent dans une gamme qui nous semble acceptable, bien qu'il n'existe aucun moyen de la vérifier d'une manière précise. Pour les détritiques, la valeur de EcoMod 3 est beaucoup plus faible que celles de EcoMod 1 et 2 mais une analyse de sensibilité sur ces valeurs montre qu'elles ne modifient pas beaucoup l'évolution du système. Les concentrations des bactéries sont à peu près similaires mais celles de DOM sont très différentes. La concentration de DOM pour EcoMod 3 est représentative des concentrations mesurées le 19 avril: DOM1C a une concentration initiale de 10 µg C/l et DOM2C a une valeur de 1500 µg C/l (tableau 3.66). La valeur pour EcoMod 2 devait nécessairement être beaucoup plus faible car la structure du modèle nous l'impose. En effet si nous utilisions une valeur aussi élevée nous obtiendrions un développement irréaliste des bactéries. C'est en fait un bon moyen de voir que la structure du sous-modèle POM-DOM-bactéries est beaucoup plus réaliste et adaptée aux concentrations naturelles du DOC. Nous avons vu que l'hydrolyse était l'étape limitante de l'utilisation de la matière organique dissoute par les bactéries et que seul DOM1 était directement assimilable par les bactéries. La modélisation des processus de dégradation dans EcoMod 2 permet une utilisation directe de DON (azote organique dissous) et il est donc impossible, en respectant les paramètres fournis par Fasham & al. (1990) et par Andersen

& Rassoulzadegan (1991), d'utiliser les valeurs mesurées du DOC. En fait DON, dans EcoMod 2, est beaucoup plus représentatif de DOM1 dans EcoMod 3.

Variables d'état	Unités	Valeurs
N1	µg N/l	figure 3.18
N2	"	
SI	µg SI/l	2.
P1C	µg C/l	
P1N	µg N/l	0.33
P2C	µg C/l	7.
P2N	µg N/l	1.16
P3C	µg C/l	15.
P3N	µg N/l	2.5
P4C	µg C/l	8.
P4N	µg N/l	1.33
N1Q _{p1}	"	0.00495
N2Q _{p1}	"	0.00495
N1Q _{p2}	"	0.058
N2Q _{p2}	"	0.058
N1Q _{p3}	"	0.375
N2Q _{p3}	"	0.375
N1Q _{p4}	"	0.332
N2Q _{p4}	"	0.332
SIQ _{p4}	µg SI/l	0.212
BACC	µg C/l	4.2
Z1C	"	2.
Z2C	"	0.5
OS0C	"	0.05
OS1C	"	0.0076
OS2C	"	0.0065
OS3C	"	0.023
OS4C	"	0.047
OS5C	"	0.054
OS6C	"	0.097
OS7C	"	0.1361
OS8C	"	0.1217
OS9C	"	0.0496
OS10C	"	0.2533
OS11C	"	0.5968
OS12C	"	0.1908
CF0C	"	0.003
CF1C	"	0.0039
CF2C	"	0.0003
CF3C	"	0.0014
CF4C	"	0.0026
CF5C	"	0.0063
CF6C	"	0.0062
CF7C	"	0.0184
CF8C	"	0.0506
CF9C	"	0.012
CF10C	"	0.0394
CF11C	"	1.3205
CF12C	"	0.03
DOM1C	µg C/l	10.
DOM1N	µg N/l	1.
DOM2C	µg C/l	1500.
DOM2N	µg N/l	200.
POM1C	µg C/l	0.1
POM1N	µg N/l	0.0125
POM2C	µg C/l	0.5
POM2N	µg N/l	0.0625
POM3C	µg C/l	1.
POM3N	µg N/l	0.125
POM4C	µg C/l	0.01
POM4N	µg N/l	0.002
POM5C	µg C/l	0.001
POM5N	µg N/l	0.00018

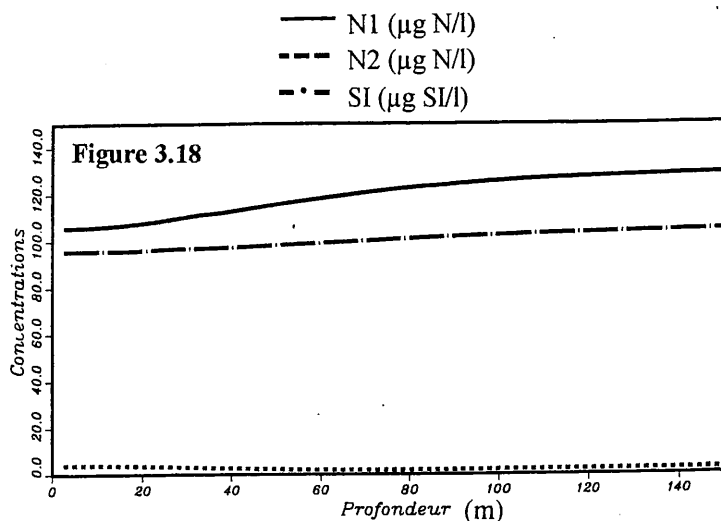
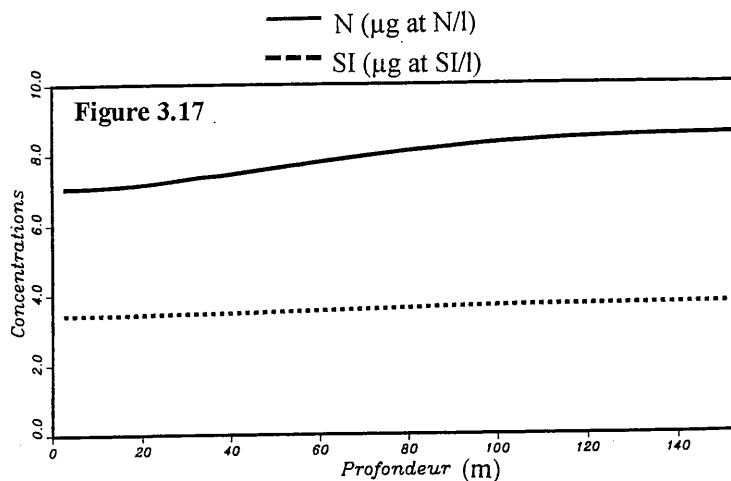
Tableau 3.66: Conditions initiales pour les variables d'état de EcoMod 3 et pour la simulation standard. Les valeurs sont indépendantes de la profondeur sauf celles de N1, N2 et SI.

Variables d'état	Unités	Valeurs
N	µg at N/l	figure 3.17
SI	µg at SI/l	
P	µg at N/l	0.35
Z	"	0.05
M	"	0.4

Tableau 3.64: Conditions initiales pour les variables d'état de EcoMod 1 et pour la simulation standard. Les valeurs sont indépendantes de la profondeur sauf celles de N et SI.

Variables d'état	Unités	Valeurs
N1	µg at N/l	figure 3.18
N2	"	
SI	µg at SI/l	0.03
P1	µg at N/l	
P2	"	0.05
P3	"	0.1
P4	"	0.07
Z1	"	0.0053
Z2	"	0.0048
OS	"	0.012
CF	"	0.018
BAC	"	0.12
M1	"	0.5
M2	"	0.0001
DON	"	0.01078

Tableau 3.65: Conditions initiales pour les variables d'état de EcoMod 2 et pour la simulation standard. Les valeurs sont indépendantes de la profondeur sauf celles de N1, N2 et SI.



3.2.7 Conditions aux limites.

Toutes les matières dissoutes et particulaires dans tous les modèles EcoMod peuvent être homogénéisées verticalement par diffusion et, selon la variable d'état, transportées verticalement par sédimentation ou par migration. Il est donc nécessaire d'imposer des conditions aux limites du domaine d'étude (interfaces air-mer et eau-sédiment) pour éviter une perte irréaliste des matières. Dans EcoMod 1: P et M sédimentent et il n'y a aucune migration verticale. Dans EcoMod 2: P2, P3,P4, M1 et M2 sédimentent et il n'y toujours pas de migration verticale. Pour EcoMod 3, les variables qui sédimentent ou qui migrent sont indiquées dans la Carte de EcoMod 3. Les conditions aux limites peuvent être déduites à partir de la figure 3.16:

- pour toutes les variables d'état de tous les modèles, la matière ne pourra pas diffuser au niveau des interfaces:

interfaces	air-mer	eau-sédiment
conditions	$Kvm + 1 = 0$	$Kv1 = 0$

- pour toutes les variables d'état qui sédimentent, la matière qui atteint l'interface eau-sédiment sera considérée comme une perte pour le système:

interfaces	air-mer	eau-sédiment
conditions	$\overline{Wm + 1} = 0$	$\overline{W1} = W1$

- pour toutes les variables d'état qui migrent, la matière ne pourra pas sortir du système:

interfaces	air-mer	eau-sédiment
conditions	$\overline{Wm + 1} = 0$	$\overline{W1} = 0$

Nous considérerons donc que la matière qui sédimente sera bloquée au niveau du sédiment et qu'elle ne pourra plus influencer le système. Les organismes qui migrent doivent rester dans la colonne d'eau mais, selon la structure d'EcoMod 3, ces organismes ne pourront jamais atteindre le fond car ils dépendent de leur éclairage optimal I_{wj} .

3.2.8 Temps de calcul et parallélisation.

La plupart des modèles biologiques sont caractérisés par des temps d'exécution relativement courts car leurs structures sont simples. C'est par exemple le cas pour les modèles EcoMod 1 et 2 qui ont des temps d'exécution d'environ 7s et 57s respectivement. Ces temps d'exécution ont été mesurés pendant des 'benchmarks', c'est-à-dire que l'ordinateur utilisé était réservé à une seule exécution de façon à ce que le temps de calcul ne soit pas influencé par les autres utilisateurs. L'ordinateur en question est un des noeuds de la machine parallèle SP2 d'IBM (POWERparallel systems SP2)..

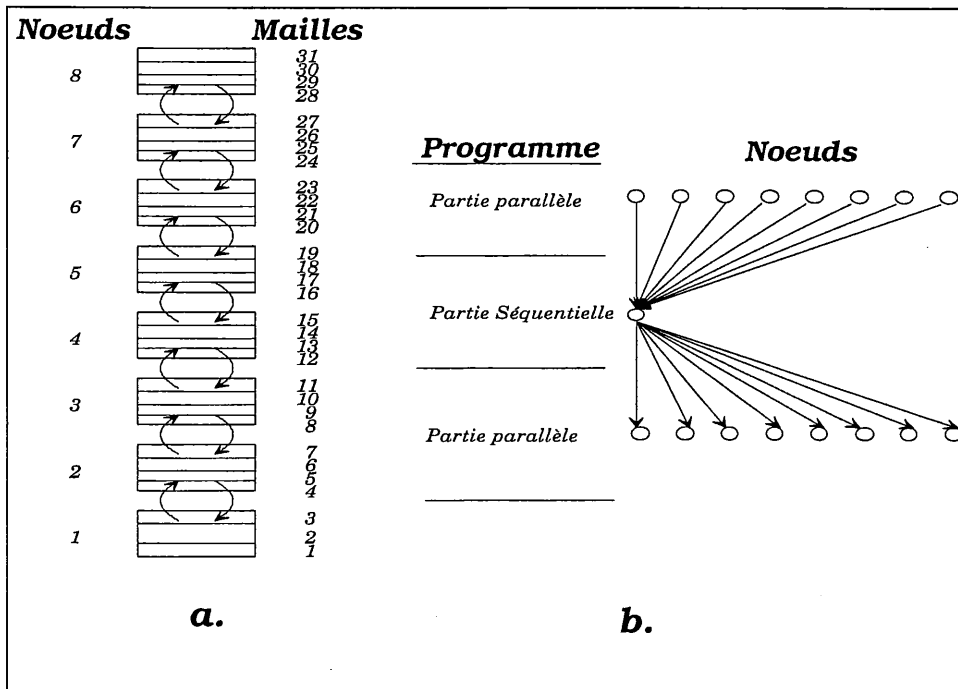
Quand la complexité d'un modèle augmente, son temps d'exécution s'accroît le plus souvent. Il était donc souhaitable de recourir à des nouvelles techniques informatiques qui permettent de diminuer considérablement les temps de calculs. Le principe de base est d'utiliser plusieurs processeurs qui se partagent le travail. Ces processeurs exécutent différentes parties du programme en parallèle mais ceci implique une grande modification du programme séquentiel. On peut donc penser qu'un programme parallélisé peut avoir un temps de calcul qui serait égal au temps de calcul du programme séquentiel divisé par le nombre de processeurs. Mais cette vue de l'esprit n'est pas possible car d'une part la parallélisation exige qu'il y ait des transferts d'informations entre les différents processeurs et d'autre part certaines parties du modèle EcoMod 3 ne peuvent pas être parallélisées (figure 3.19 b). Ces deux contraintes augmentent les temps d'exécution.

Un mois de travail a été nécessaire pour comprendre et pour entreprendre la parallélisation d'EcoMod 3 qui compte actuellement plus de 10 000 lignes de codes. L'expérience du GHER dans ce domaine nous a été d'une grande utilité (Beckers & al., 1995; Schmitz & al. 1995). Nous avons toujours gardé une version séquentielle qui nous permettait de vérifier la concordance des résultats. Cette technique, qui est habituellement réservée aux modèles 3D, s'est avérée très efficace pour les modèles biologiques complexes. L'ordinateur SP2 d'IBM est une machine spécialement conçue pour le travail en parallèle et nous avons accès à 8 processeurs RISC/6000 connectés par un HPS (High Performance Switch) qui permet des échanges très rapides d'informations. Pour l'échange des messages entre les tâches qui tournaient sur les différents noeuds, nous avons utilisé le logiciel PVM (Parallel Virtual Machine) de l'Oak Ridge National Laboratory (Geist & al., 1994). Nous n'entrerons pas dans les détails de cette technique mais il est intéressant de mentionner les différents choix possibles pour la répartition des tâches selon les processeurs. Ces choix sont:

- une répartition des variables d'état selon les processeurs
- une répartition des mailles du modèle selon les processeurs

D'autres solutions existent mais il semblerait que pour EcoMod 3 ces deux possibilités soient les plus adaptées. Le choix du type de répartition est conditionné par la quantité d'information qui doit être échangée entre les différents processeurs pendant l'exécution. Une répartition selon les variables d'état est possible mais elle aurait été très coûteuse en temps de calcul car nous avons vu que la plupart des interactions dans EcoMod 3 étaient des interactions de type proies-prédateurs.

Figure 3.19: a.: répartition des mailles selon les différents noeuds. Les transferts d'informations entre les différentes mailles sont indiqués par des flèches. b. Répartition des tâches selon les noeuds et en fonction des parties du programme.



Processeur	1	2	3	4	5	6	7	8
Mailles	1-3	4-7	8-11	12-15	16-19	20-23	24-27	28-31

Tableau 3.67: répartition des mailles du modèle EcoMod 3 selon les processeurs.

Le calcul de ce type d'interaction nécessite les valeurs des variables d'état impliquée-s qui pourraient se situer sur d'autres processeurs. Nous avons choisi une répartition selon les mailles du modèle car seules les informations qui concernent les transferts de matières entre les couches sont requises par les autres processeurs (figure 3.19 a et tableau 3.67).

La version parallélisée de EcoMod 3 était construite de telle façon que l'on puisse utiliser de 1 à 12 processeurs. Le nombre de processeurs disponibles était de 8 mais nous pouvions faire exécuter le modèle par un nombre plus petit. Cette possibilité était très intéressante car certains de ces processeurs étaient parfois inaccessibles (utilisation réservée, panne, etc...). L'utilisation d'un seul processeur est équivalente à une version séquentielle.

Nous avons donc calculé les différents temps de calcul en fonction du nombre de processeurs utilisés afin de montrer l'énorme avantage de la parallélisation. Le paramètre (Ting) (tableau 3.50) influence énormément le temps d'exécution du modèle EcoMod 3 et tous les résultats des 'benchmarks' qui seront présentés dans le tableau 3.67 ont été réalisés avec une valeur pour Ting de 5.0 j. La période simulée est comprise entre le 19 avril et le 4 juin 1976.

	Temps d'exécution
Version séquentielle	2 h 10 min 21 s

Versions parallélisées Nombre de processeurs	Temps d'exécution	Rapport des temps d'exécution version séquentielle/version parallèle
1	2 h 10 min 4 s	1.002
2	1 h 5 min 59 s	1.975
3	47 min 16 s	2.757
4	34 min 33 s	3.772
5	30 min 14 s	4.311
6	26 min 39 s	4.891
7	23 min 13 s	5.614
8	20 min 4 s	6.495

Tableau 3.67: temps d'exécution des différentes versions utilisées.

On peut donc voir que l'utilisation d'une version parallèle avec 8 processeurs nous permet de réduire le temps d'exécution par un facteur 6.495 par rapport au temps de la version séquentielle. Cependant ces temps d'exécution ne sont pas représentatifs de la simulation standard de EcoMod 3 pour laquelle le facteur Ting vaut 0.125 j. Pour cette simulation standard, le temps d'exécution est de 8 min 40 s.

3.2.9 Analyse de sensibilité.

L'analyse de sensibilité d'un modèle est très importante, elle permet de reconnaître les processus, les paramètres sensibles du modèle. Platt & al. (1981) mentionnaient quatre étapes pour tester la sensibilité d'un modèle: les paramètres, les conditions initiales, les paramètres de structure (par exemple, les facteurs de conversion) et la structure du modèle.

Cependant, nous avons dû faire un choix dans la présentation des résultats et nous ne présenterons pas l'étude de sensibilité que nous avons réalisée. Les différents modèles EcoMod représentent à eux seuls une analyse de sensibilité sur la structure des modèles. Bien sûr les différences entre les modèles sont importantes mais nous essayerons de comparer les résultats de ces modèles par l'intermédiaire des résultats du FLEX'76. Dans le chapitre suivant nous aborderons quelques résultats qui ne proviennent pas des simulations standards et qui ont été réalisées dans le but d'étudier certains problèmes spécifiques qui nous intéressent tout particulièrement ici.

Chapitre IV

4. Résultats et discussion.

Pour la présentation des résultats des modèles EcoMod, nous étions confrontés à deux choix possibles: nous pouvions soit présenter peu de résultats et les analyser en détail, soit montrer une grande partie des résultats que nous avons actuellement à notre disposition et les décrire de façon succincte. Une analyse détaillée des résultats serait difficile et incertaine car tous les éléments nécessaires à la discussion ne sont pas encore connus. A cette étape de notre travail, il est préférable d'avoir une vision générale sur les potentialités des modèles EcoMod. L'analyse ne pourra pas être approfondie tant que toutes les informations sur les flux du modèle ne seront pas connues. Nous avons actuellement les résultats de la production primaire et du grazing, mais ces deux flux, bien qu'ils soient essentiels, ne suffisent pas pour expliquer le comportement des modèles. Les simulations standards des modèles EcoMod seront seulement commentées et peu analysées mais nous étudierons par la suite quelques cas particuliers qui entrent directement dans le cadre de cette étude. Parmi ces cas, nous étudierons plus spécifiquement quelques aspects sur le manque de parallélisme entre les cycles du carbone et de l'azote au niveau du phytoplancton, des bactéries et du zooplancton.

4.1 Résultats du modèle physique.

Les contraintes physiques (éclairage, température, diffusion turbulente verticale) seront identiques pour tous les modèles EcoMod. Nous verrons, d'après les résultats des modèles écologiques, que la température et surtout le mélange vertical conditionnent le développement des blooms phytoplanctoniques. Selon Legendre & Demers (1985), une augmentation du mélange vertical a plusieurs effets sur le phytoplancton: le taux de perte des cellules phytoplanctoniques à partir de la couche euphotique est plus important, l'activité photosynthétique et la production sont plus faibles car la hauteur de la couche de mélange augmente et les concentrations des nutriments augmentent dans les couches de surface. La qualité des résultats fournis par le modèle physique est une condition nécessaire mais non suffisante pour que les résultats des modèles écologiques soient le plus près possible des résultats du FLEX'76.

L'éclairage de surface (I_0) (figure 4.1 A) est une contrainte physique qui sera directement utilisée par les modèles écologiques EcoMod. On peut voir que l'intensité moyenne de l'éclairage augmente au cours du temps et qu'elle favorisera donc la production primaire. L'intensité et la direction du vent sont très variables (figure 4.1 B et C) et elles sont directement utilisées pour forcer le modèle physique. Entre le 17 et le 22 mai, les données n'existent pas pour tous les paramètres physiques présentés (éclairage, intensité et direction du vent, température dans la colonne d'eau). Pour l'éclairage nous avons utilisé une courbe journalière moyenne mais il n'existe pas d'informations plus précises pour cette période. L'intensité du vent est un paramètre très sensible qui détermine l'intensité des processus turbulents de surface et l'enfoncement plus ou moins important de la thermocline. Pour la période sans données, nous fixons arbitrairement l'intensité du vent à 6 m/s et pour la direction du vent nous avons fait une interpolation linéaire entre les données qui encadrent la période en question.

L'évolution de la température (figure 4.1 D) dépend étroitement du vent en surface: pour chaque coup de vent de durée variable correspond un mélange plus ou moins important des couches de surface. La tempête des 12 et 13 mai a de fortes répercussions sur la structure thermique de la colonne d'eau mais la thermocline principale n'est pas altérée (Soetje & Hubert, 1980). Les données observées de la température ne sont disponibles qu'entre 0 et 100 m de profondeur mais le modèle physique fournit les données calculées pour toute la colonne d'eau (figure 4.1 E et F). Le modèle physique simule très correctement la température observée: la thermocline principale se situe à la bonne profondeur et l'influence de la tempête est bien marquée.

Le coefficient de diffusion turbulente verticale (figure 4.1 F) est élevé en surface et en profondeur. En surface, il est essentiellement conditionné par la friction du vent qui est une source de mélange turbulent et au fond cette turbulence est principalement générée par l'action des marées. Le réchauffement des eaux de surface, qui correspond à une augmentation de l'éclairement, s'oppose au mélange turbulent généré par les vents et les marées.

Cette turbulence de fond était remarquée par Dooley (1979) en Mer du Nord et elle était aussi observée par Davies & Payne (1984) pendant le FLEX'76. Les résultats du modèle de Sundaram & Rehm (1973) utilisés par Radach & al. (1983) (figure 2.56) pour la simulation du FLEX'76 ne montrent pas une telle turbulence de fond. Il se peut que cette turbulence n'est pas une grande influence sur l'évolution et la distribution des constituants biologiques et chimiques au niveau des couches de surface car la thermocline agit comme une barrière. Cependant la distribution des sels nutritifs sous la thermocline doit fortement être influencée par cette turbulence et donc la quantité de nutriments qui diffuse lentement au niveau de la thermocline peut aussi être affectée.

Si les résultats du modèle physique avaient été peu représentatifs nous n'aurions pas tenté d'approcher les résultats écologiques du FLEX avec les modèles EcoMod. La qualité des résultats physiques nous a encouragé à poursuivre cette étude.

4.2 Quelques résultats préliminaires des modèles EcoMod.

A ce stade de notre étude, très peu de résultats fournis par les modèles EcoMod 1, 2 et 3 ont été analysés. Nous avons sélectionné les résultats qui permettent une comparaison directe des données issues des simulations avec les données du FLEX'76. Les résultats pour certaines variables d'état qui ne peuvent pas être comparés aux résultats du FLEX sont aussi présentés afin d'avoir une idée sur le comportement général de chaque modèle. Très peu de processus sont présentés: la production primaire et la consommation (ou 'grazing') ont été mesurées ou estimées dans le cadre du FLEX'76 et nous présenterons nos propres estimations.

4.2.1 Résultats de EcoMod 1.

La simulation standard de EcoMod 1 ne tient pas compte d'une limitation par la silice (paramètre Sim=0) (figure 4.3). La légère augmentation de la concentration moyenne des silicates dans la

couche d'eau 0-50 m est seulement due aux processus de mélange dans la colonne d'eau. La concentration des silicates est homogène sur la profondeur, 8 jours après le début de la simulation (109^{ème} jour de l'année: 19 avril). L'évolution de N (figure 4.2) est très proche de la courbe estimée à partir d'une méthode de reconstruction des champs de données. Les fluctuations, à petite échelle, de la concentration moyenne des nutriments qui contiennent de l'azote ne sont pas reproductibles. La figure 4.10 A montre l'évolution spatio-temporelle de N: les résultats du FLEX ne permettent pas une comparaison directe car les nitrates/nitrites et l'ammonium ont été mesurés séparément (figure 2.7 et 2.9). Cependant l'évolution générale est assez bien reproduite: une diminution des concentrations de N peut être observée à partir du 28 avril dans les couches de surface et ceci correspond à l'apparition du premier bloom de phytoplancton. La tempête des 12 et 13 mai homogénéise la colonne d'eau et elle provoque une augmentation des concentrations de surface.

Le premier bloom phytoplanctonique est assez bien décrit par EcoMod 1 en terme de carbone (figure 4.4) et en terme de chlorophylle (figure 4.6) mais il était impossible, au cours des très nombreuses simulations que nous avons effectuées, de reproduire le second bloom. La sédimentation du phytoplancton est très visible si l'on compare les deux courbes de la chlorophylle (figure 4.6 C et D). Un transfert de chlorophylle entre les couches de surface et les couches de fond est surtout observé quand la concentration de chlorophylle est maximale mais ceci était prévisible car la vitesse de sédimentation est constante et le flux de matériel qui sédimente est directement proportionnel à la concentration du phytoplancton. La figure 4.10 B peut être comparée à la figure 2.17: la position du premier bloom est correcte, le maximum de la chlorophylle dépasse légèrement les 10 mg Chl a/m³ comme il se doit et une sédimentation importante survient juste après le bloom principal (cette sédimentation peut aussi être observée à partir de la figure 4.10 D). Le second bloom est très mal décrit et nous pensons que ceci provient essentiellement des paramètres que nous avons choisis. Ces paramètres sont constants et ils devaient être représentatifs des diatomées pour que le premier bloom puisse être reproduit. Il est donc théoriquement impossible de simuler le développement du nanophytoplancton (2^{ème} bloom) avec ce même jeu de paramètres.

Le zooplancton simulé (Z) est très différent de la biomasse intégrée de *Calanus finmarchicus* et de *Oithona similis* (figure 4.5). L'augmentation progressive de la biomasse n'est pas décrite et nous obtenons un pic irréaliste juste après le bloom principal du phytoplancton. Ce pic beaucoup trop important est responsable de la forte diminution de la chlorophylle pendant la phase de déclin du bloom principal (figure 4.6). La distribution du zooplancton selon la profondeur et le temps (figure 4.10 C) montre que le zooplancton dépend essentiellement du phytoplancton et faiblement de la matière organique particulaire détritique (M) (figure 4.10 D). On pourrait penser que cet excès de biomasse zooplanctonique est dû à d'autres composants du zooplancton tels que les autres copépodes ou des organismes plus petits, mais les résultats du FLEX confirment que les autres copépodes ont une biomasse beaucoup plus faibles que celles de *Calanus finmarchicus* et *Oithona similis* (cf. analyse du FLEX). De plus les paramètres que nous avons choisis sont assez représentatifs des copépodes (bien qu'il y ait une très forte variabilité parmi ces organismes) et il est donc impossible d'associer cet excès de biomasse à du zooplancton de petite taille. La biomasse du zooplancton reste très importante, même après ce pic, et elle ne permet pas le développement du second bloom du phytoplancton. Nous avons essayé de diminuer cette

biomasse mais nous obtenions alors un excès tout aussi irréaliste de la biomasse phytoplanctonique.

Pendant l'analyse des résultats du FLEX, nous avons longuement discuté de la production primaire et de la consommation du zooplancton (grazing). Nous avons vu que les différentes mesures ou estimations étaient très divergentes mais que les résultats de Weichart (1980) pour la production primaire semblaient être les plus réalistes et qu'ils étaient peut-être même sous-estimés (Brockmann & al., 1983). La figure 4.7 ne contient pas les résultats de Weichart (1980) et notre estimation de la production primaire cumulée sur la profondeur est généralement supérieure aux valeurs mesurées et rassemblées par Mommaerts (1981) pendant le premier bloom. Le pic de production primaire intervient juste avant celui de la biomasse phytoplanctonique et il atteint une valeur d'environ $4.9 \text{ g C/m}^2/\text{j}$. Cette valeur est une valeur instantanée et ce n'est pas une moyenne journalière de la production primaire. La figure 4.11 A montre les variations journalières de la production primaire brute instantanée dans la colonne d'eau et on peut voir que la croissance phytoplanctonique se situe principalement dans les 30 premiers mètres. Nos estimations pour la production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (figure 4.8) sont très légèrement supérieures aux estimations fournies par Weichart (1980). Cependant les données de Weichart sont des productions nettes alors que EcoMod 1 ne peut fournir qu'une estimation de la production brute car ce modèle ne tient pas compte du cycle du carbone. L'unité en azote ne nous permet pas d'estimer la respiration du phytoplancton. Il n'est donc pas surprenant d'obtenir des valeurs plus élevées que celles de Weichart (1980). L'effet du second bloom est très peu marqué sur la courbe de production primaire cumulée alors que cet effet est important pour les courbes de Mommaerts (Figure 4.8 A) et de Weigel & Hagmeier (Figure 4.8 B). En fin de simulation, notre production primaire brute cumulée est d'environ 80 g C/m^2 (19 avril-4 juin). Cette valeur est bien supérieure à celles des autres estimations mais elle est compatible avec la gamme de production primaire nette annuelle fournie par Reid & al. (1990) et qui est de 150 à $200 \text{ g C/m}^2/\text{an}$ pour la région septentrionale de la Mer du Nord. Selon nos estimations, la production printanière représenterait de 40 à 53% de la production primaire annuelle. Selon la North Sea Task Force (NSTF (4)), la production primaire cumulée pendant la période du FLEX aurait été de 105 g C/m^2 (période avant le bloom jusqu'à la mi-juin) et le pourcentage par rapport à la production annuelle était d'environ 66% . D'après ces résultats il se peut que notre production primaire cumulée soit légèrement sous-estimée mais la méthode de comparaison avec la production primaire annuelle est très discutable.

Le grazing cumulé du zooplancton (Z) est aussi très supérieur aux estimations fournies par Radach & al. (1984) qui ne tient compte que du grazing des stages copépodites de *Calanus finmarchicus* (figure 4.9). Notre courbe est irréaliste dans la mesure où l'augmentation du grazing n'intervient pas à la bonne période, mais le grazing cumulé sur toute la période est tout de même compris entre les estimations de Radach. Notre valeur pour la période totale est d'environ 62 g C/m^2 , elle est comprise entre les estimations de Williams & Lindley (1980 b) et celles de Radach & al. (1994) (tableau 2.5). Le grazing cumulé est inférieure à la production primaire cumulée sur toute la période et ceci signifie que la principale source de nourriture, pour le zooplancton, est le phytoplancton. Le grazing instantané (figure 4.11 B) est très inférieure à la production primaire instantanée (figure 4.11 A) mais il ne faut pas oublier que la production primaire brute est nulle pendant la nuit alors que le grazing peut survenir aussi bien le jour que la nuit. Les petites

oscillations du grazing qui sont surtout visibles pendant la période du second bloom correspondent aux fluctuations de la biomasse phytoplanctonique qui augmente pendant le jour et qui diminue pendant la nuit.

Un autre moyen de comparer nos résultats avec ceux du FLEX est de calculer les valeurs du POC (carbone organique particulaire total) (figure 4.11 D). Les valeurs du POC pendant le FLEX (figure 2.12) présentent un maximum le 29 et le 30 avril en dépassant une concentration de 500 $\mu\text{g C/l}$. Nos résultats, pour le POC, ainsi que ceux du FLEX sont étroitement liés à la biomasse du phytoplancton qui représente la plus grande partie du matériel particulaire. La période du maximum et la concentration maximale simulée du POC sont identiques à ceux des résultats du FLEX. L'influence de la sédimentation est aussi marquée pour le POC réel que pour le POC simulé.

4.2.2 Résultats de EcoMod 2.

Les avantages de EcoMod 2 permettent d'approcher les résultats du FLEX d'une façon beaucoup plus spécifique car les nutriments qui contiennent de l'azote peuvent être scindés en nitrates/nitrites (N1) et en ammonium (N2). Les silicates doivent obligatoirement être pris en compte car les diatomées sont modélisées et nous allons enfin pouvoir quantifier les impacts des différents copépodes (*Oithona similis* et *Calanus finmarchicus*) sur le système.

Les concentrations moyennes simulées des nitrates/nitrites sont assez représentatives de celles qui ont été mesurées (figure 4.12) avec un effet marqué de la tempête des 12 et 13 mai. Cependant la turbulence simulée, pendant cette période de tempête, n'était peut-être pas assez forte car les données réelles sont supérieures mais il se peut aussi que l'assimilation de N1 par le phytoplancton ait été trop importante. Les modèles de Radach (1980, 1982, 1983) et Radach & al. (1984) avaient une condition limite de fond qui maintenait une concentration importante et constante de nutriments (phosphates) près du sédiment. Nous aurions pu faire de même et il se peut alors que les concentrations aient été plus importantes, au niveau des couches de surface, pendant la tempête. Nous avons vu aussi que les influences hydrodynamiques étaient plus importantes pendant la seconde moitié du FLEX et il se peut qu'une certaine quantité de nutriments aient été importés latéralement. Néanmoins, l'évolution des concentrations moyennes de N1 dans les 50 premiers mètres de la colonne d'eau est cohérente avec les mesures et nous pouvons voir avec la figure 4.23 A que la distribution de N1 est assez représentative de la distribution observée des nitrates/nitrites (figure 2.7).

Jamais il n'a été possible d'atteindre les très hauts niveaux des concentrations d'ammonium mesurés pendant le FLEX (figure 4.13). L'une des grandes difficultés résidait dans le choix de la condition initiale car les données sont absentes pour le 19 avril. Nous avons essayé d'augmenter cette condition initiale mais cela entraînait un développement trop important du phytoplancton et modifiait très peu la concentration maximale calculée pendant la simulation. La figure 4.23 B est assez peu représentative de la distribution observée (figure 2.9): les concentrations maximales mesurées se situent au niveau de la thermocline et elles atteignent des valeurs supérieures à 4 $\mu\text{g N/l}$ à 50 m de profondeur. De plus, les concentrations de surface sont beaucoup plus importantes

après la tempête du FLEX. Le phytoplancton a évidemment une grande influence sur la distribution de surface et l'utilisation de N₂ était beaucoup trop importante pour permettre une accumulation de ce nutriment pendant la simulation.

La disparition des silicates est très importante pendant le bloom principal qui est principalement constitué de diatomées. Durant cette période, les résultats de la simulation sont comparables à ceux du FLEX (figure 4.14). Pendant la tempête et le second bloom la concentration moyenne calculée est toujours inférieure à celle qui a été estimée par la méthode de reconstruction des champs de données. La comparaison des figures 4.23 C et 2.8 montre que les concentrations au niveau des couches de surface étaient plus importantes pendant le FLEX mais il se peut que les influences hydrodynamiques aient joué un rôle car les concentrations de fond augmentent entre le 16 et le 22 mai (figure 2.8) et nous savons que la reminéralisation de la silice est un processus lent. Le modèle décrit correctement la distribution des silicates jusqu'au 16 mai, les concentrations diminuent aussi bien en surface qu'en profondeur.

L'évolution des concentrations intégrées de la chlorophylle est bien décrite par EcoMod 2 (figure 4.15). Cette fois-ci, les deux blooms apparaissent aux bonnes périodes bien que les valeurs intégrées, à la fin du second bloom, soient légèrement surestimées par rapport aux concentrations observées. Une sédimentation importante du phytoplancton peut être observée à partir des figures 4.15, 4.23 D, 4.26 D et 4.27 C. La distribution de la chlorophylle (figure 4.23 D) est très comparable à la distribution observée (figure 2.17): les pics de biomasses interviennent aux bons moments et les maximums atteints sont représentatifs des mesures. Cependant, le pic simulé du second bloom se situe à une profondeur approximative de 30 m alors que le pic observé est près de la surface. Pendant la phase de déclin du second bloom, les phytoplanctons observés et simulés se développent juste au-dessus de la thermocline principale et l'on peut voir que le modèle arrive à reproduire une légère augmentation de la biomasse le dernier jour de la simulation (le 4 juin). La concentration moyenne calculée du phytocarbène pendant le second bloom est très supérieure à l'estimation fournie par Brockmann & al. (1983). Pour la simulation standard de EcoMod 2, les rapports C/Chl a sont identiques pour toutes les classes phytoplanctoniques (tableau 3.5) et il est possible que le rapport C/Chl a de la population phytoplanctonique du second bloom ait été plus bas que 40. Bien qu'une comparaison avec les données du FLEX soit impossible, nous présentons les résultats que nous avons obtenus pour les différentes variables d'état du phytoplancton (figure 4.24). Le bloom principal est essentiellement constitué de diatomées mais les dinoflagellés représentent aussi une fraction importante de la biomasse totale. Pour le second bloom, la biomasse du nanophytoplancton est légèrement supérieure à celle des dinoflagellés et les diatomées ont une concentration minimale car les silicates limitent leur croissance. Le picophytoplancton est négligeable pendant le FLEX car les cellules phytoplanctoniques qui le composent sont adaptées à des températures plus élevées mais il ne faut pas exclure une prédation active par le nanozooplancton. Pendant les phases de déclin des deux blooms, la croissance du phytoplancton a lieu juste au-dessus de la thermocline principale: ceci résulte des effets combinés d'une limitation par la lumière et d'une limitation par les sels nutritifs.

Les biomasses intégrées et simulées des copépodes *Oithona similis* et *Calanus finmarchicus* sont comparées aux estimations déterminées à partir de l'abondance des différents stages (figure 4.20). La qualité des résultats obtenus n'est pas réelle car une analyse des distributions pour le

zooplancton (figure 4.25) permet d'affirmer que le déclin du bloom phytoplanctonique principal est partiellement expliqué par la pression de prédation exercée par le microzooplancton. L'efficacité de capture des diatomées par Z2 est faible (0.1, tableau 3.5) mais celle des dinoflagellés est de 0.3: c'est essentiellement à partir des dinoflagellés que le microzooplancton s'est développé. De plus une efficacité de capture de OS par CF valant 0.3 (tableau 3.5) est certainement très surestimée car il est peut probable que *Calanus finmarchicus* soit en mesure de contrôler la biomasse de *Oithona similis*. Les oeufs et les jeunes stages de *Oithona similis* peuvent certainement être ingérés par les plus vieux stages copépodites de *Calanus finmarchicus* mais cette subtilité ne peut pas être décrite dans EcoMod 2. Une efficacité de capture de 0.3 signifie que les plus vieux stages de *Calanus finmarchicus* contrôlent partiellement le développement des plus vieux stages de *Oithona similis* car les biomasses totales de OS et CF représentent avant tout les derniers stages de développement. Si le nano- et le microzooplancton avaient réellement atteint des biomasses aussi importantes (figure 4.25 A et B), il est certain que ces organismes auraient été remarqués pendant le FLEX. Les résultats de EcoMod 2 ne sont donc pas cohérents avec les résultats du FLEX. La distribution de la biomasse totale du zooplancton (figure 4.26 A) indique qu'une biomasse maximale de 234.2 µg C/l juste après le bloom principale est certainement fautive et très surestimée.

La distribution de la biomasse bactérienne (figure 4.26 B) est étroitement liée aux distributions du DOC (figure 4.26 C) et du nanozooplancton (figure 4.25 A). Le délai entre le pic du phytoplancton (bloom principal) et le pic des bactéries est d'environ 9 jours et ce délai correspond bien aux observations faites en Mer du Nord par Billen & al. (1990) et à celui du FLEX (figure 2.49). Cependant les raisons de ce retard ne sont pas compatibles avec les observations qui ont été faites en Mer du Nord: ce retard est avant tout provoqué par une faible disponibilité du DOC (substrats directs produits par exsudation) pendant la phase de déclin du bloom et c'est surtout la lyse du phytoplancton qui permet le développement des bactéries. L'hydrolyse des matières détritiques produites par la lyse du phytoplancton (étape limitante) semble être la raison essentielle de ce retard (Billen, 1990). Selon les résultats d'EcoMod 2, le nanozooplancton (figure 4.25 A) empêche la croissance bactérienne juste après le bloom principal du phytoplancton. Cette pression exercée par le nanozooplancton permet une accumulation relative du DOC dans les couches de surface. On peut donc constater que les raisons de ce retard de croissance bactérienne sont très différentes car les observations en Mer du Nord expliquent ce fait par la disponibilité en DOC alors que ce délai, dans EcoMod 2, résulte avant tout des interactions proies-prédateurs.

La fraction détritique (figure 4.26 D) représente une partie importante du POC total dans la colonne d'eau (figure 4.27 C) et les distributions dépendent étroitement des deux blooms phytoplanctoniques. Les résultats obtenus pour le POC total sont assez similaires à la distribution observée (figure 2.12).

Les résultats pour la production primaire sont présentés par les figures 4.17, 4.18, 4.19 et 4.27 A. La production primaire brute cumulée sur le temps et la profondeur atteint une valeur de 90 g C/m² (figure 4.17) et est donc supérieure à celle fournie par EcoMod 1 (figure 4.8). Cette augmentation peut être expliquée par une contribution importante du petit zooplancton aux processus d'excrétion de l'ammonium. Nous avons vu que les concentrations calculées de N₂ étaient inférieures à celles qui étaient observées (figures 4.13, 4.23 B et 2.9) mais cela ne signifie

pas que l'excrétion du zooplancton était faible. Bien au contraire, nous pensons que ces faibles concentrations proviennent de l'importante utilisation de N_2 par le phytoplancton. Cependant la valeur que nous obtenons (90 g C/m^2) est toujours compatible avec les estimations fournies par Reid & al. (1990) et la North Sea Task Force (NSTF, (4)) mais elle est très nettement supérieure aux autres estimations du FLEX'76, y compris celle de Weichart (1980). La figure 4.19 montrent les différentes contributions des phytoplanctons à la production primaire instantanée. La production de chaque phytoplancton est en fait plus ou moins proportionnelle à leur biomasse. La production primaire instantanée (figure 4.18) est plus importante que celle fournie par EcoMod 1, elle atteint un maximum de $6.8 \text{ g C/m}^2/\text{j}$. De la même façon, l'évolution spatio-temporelle de cette production primaire instantanée (figure 4.27 A) est d'une part plus importante que celle calculée par EcoMod 1 (figure 4.11 A) mais de plus, des productions plus élevées surviennent à de plus grandes profondeurs. Les périodes, où une limitation de croissance est observée, sont caractérisées par des productions plus faibles, localisées juste au-dessus de la thermocline principale.

Les valeurs du grazing cumulé (figure 4.21) sont très élevées et très nettement supérieures aux estimations de Radach & al. (1984), la valeur pour le dernier jour est de 190 g C/m^2 . On est donc très loin des différentes estimations rassemblées dans le tableau 2.5. Cependant toutes les estimations, pendant le FLEX, ont été faites pour les copépodes et les euphausiacées et il se peut que ses valeurs soient sous-estimées si du nano- et du microzooplancton étaient effectivement présents car nous savons que les taux d'ingestion spécifiques de ces petits organismes hétérotrophes sont bien plus élevés que ceux des copépodes (Moloney & Field, 1989). La figure 4.22 donne la contribution de chaque zooplancton et l'on peut voir que la contribution des deux copépodes (34 g C/m^2 en fin de simulation) est compatible avec la gamme proposée par Radach & al. (1984). L'évolution spatio-temporelle du grazing dans la colonne d'eau (figure 4.27 B) est étroitement liée à celle de la production primaire instantanée (figure 4.27 A).

4.2.3 Résultats de EcoMod 3.

EcoMod 3 est un modèle très complexe et les résultats, très nombreux, qu'il peut fournir n'ont pas encore été analysés dans le détail. Une étude très approfondie est absolument nécessaire mais cela sort du cadre de ce travail. Comme pour EcoMod 1 et 2, nous avons sélectionné les résultats qui pouvaient être comparés aux résultats du FLEX'76 ainsi que ceux qui décrivent l'évolution des variables d'état. Certains résultats du FLEX'76, que nous ne mentionnons pas ici, pourraient faire l'objet d'une comparaison et nous avons, de la même façon, effectuer une sélection.

Pour les concentrations moyennes et simulées des nitrates/nitrites (figure 4.28), nos remarques sont à peu près similaires à celles qui ont été faites dans le cadre de EcoMod 2. Cependant, l'écart entre les courbes observée et calculée est plus important, l'effet de la tempête des 12 et 13 mai n'est pas bien reproduit car, à cette époque, les concentrations étaient plus élevées dans les couches de surface (figures 4.46 A et 2.7). On peut noter une légère amélioration dans l'évolution de la concentration moyenne des silicates (figure 4.30) par rapport à celle qui était calculée par EcoMod 2 (figure 4.14): dans la seconde moitié du FLEX, les concentrations sont plus élevées et il est remarquable que les figures 4.46 C et 4.23 C soient presque identiques.

C'est avec EcoMod 3 qu'il a été possible d'atteindre les très hauts niveaux des concentrations moyennes de l'ammonium dans les couches de surface (figure 4.29). Ces résultats sont loin d'être parfaits surtout pour la première période du FLEX où les niveaux observés étaient plus élevés. En comparant les distributions spatio-temporelles simulée et observée de N2 (figure 4.46 B et 2.9), on constate que les similitudes sont importantes: la concentration maximale calculée est de 3.99 μg at N/l et ces valeurs élevées se situent bien entre 30 et 60 m. Juste après la tempête, les concentrations des couches de surface augmentent mais les valeurs calculées par EcoMod 3 sont plus élevées. Pendant le second bloom, N2 est presque épuisé dans les 25 premiers mètres puis il augmente à nouveau. Le dernier jour de la simulation (le 4 juin) est caractérisé par une nouvelle diminution des concentrations dans les couches de surface. En profondeur, EcoMod 2 prédit une élévation constante des concentrations et il n'est malheureusement pas possible de vérifier cette augmentation sur la figure 2.9.

Les deux blooms du phytoplancton sont assez bien décrits avec cependant un retard d'environ 1 à 2 jours pour le second maximum (figure 4.31) et une augmentation non justifiée de la chlorophylle durant les 3 derniers jours de la simulation. Les variations journalières sont beaucoup plus marquées dans EcoMod 3 que dans EcoMod 2 (figures 4.31 et 4.15). Ces variations au niveau des données mesurées sont surtout visibles pendant les phases de déclin des deux blooms mais nous savons, d'après la grille d'échantillonnage de la chlorophylle (figure 1 de Radach & al., 1980), qu'un seul profil journalier était établi jusqu'au 27 avril. Les données ne peuvent pas donc pas reproduire les variations des concentrations à l'échelle de la journée. Pendant le second bloom, les données manquent juste pendant la phase de croissance exponentielle et une interpolation linéaire a été réalisée. La sédimentation semble plus faible (figures 4.31 A et B): EcoMod 2 (figures 4.15 A et B) surestimait la sédimentation des cellules qui contenait de la chlorophylle (les maximums étaient bien reproduits mais les valeurs moyennes ne l'étaient pas). Dans EcoMod 3, la vitesse de sédimentation des cellules varie en fonction de leur état physiologique et le flux de sédimentation ne dépend pas seulement de la concentration de la chlorophylle. Selon la figure 4.46 D, il semblerait que l'écart entre les courbes C et D de la figure 4.31 ne soit pas dû à une sédimentation de la biomasse vivante du phytoplancton mais à une croissance des cellules dans la couche 50-100 m. La sédimentation est surtout visible au niveau du matériel détritique qui contient essentiellement du phytoplancton mort (figure 4.56 A) et au niveau du POC total (figure 4.56 C).

La contribution de chaque phytoplancton en terme de chlorophylle peut être observée à partir des figures 4.47 A, C et 4.48 A, C. Le premier bloom est essentiellement constitué des diatomées qui atteignent une concentration maximale de 10.73 mg Chl a/m³. La concentration maximale des dinoflagellés est de 1.7 mg Chl a/m³ mais ces organismes autotrophes se développent juste après les diatomées. La contribution du nanophytoplancton est faible pendant le bloom principal mais la chlorophylle du second bloom est essentiellement contenue dans ces organismes: leur concentration maximale est de 4.15 mg Chl a/m³. Le picophytoplancton est pratiquement absent durant toute la période de la simulation. La figure 4.32 présente les résultats pour le phytocarbone: le premier bloom est bien décrit alors que le second est surestimé et il se peut que le rapport C/Chl a constant que nous utilisons pour le nanophytoplancton soit trop élevé.

Les évolutions des rapports C/N pour le phytoplancton sont décrites par les figures 4.47 B, D et 4.48 B, D: d'après ces estimations les rapports C/N sont plus élevés en surface qu'en profondeur et ils sont d'autant plus importants qu'une limitation par un nutriment intervient. L'élément le plus limitant du FLEX est la silice et nous avons vu qu'une limitation par la silice, d'après la structure de EcoMod 3, était en mesure d'influencer le rapport C/N des diatomées. Ces organismes ont un rapport C/N maximal de 15.91 (rapport de masses) juste avant la tempête et au niveau des couches de surface. Ces rapports élevés ne sont pas associés aux fortes biomasses qui se situent plus profondément (figure 4.48 C). Les autres phytoplanctons (P1, P2 et P3) ont toujours des rapports C/N inférieurs à 7.6 et les valeurs les plus élevées interviennent pendant le second bloom. Ces faibles valeurs traduisent une faible limitation par l'azote. Cela ne signifie pas que les phosphates ont été plus limitants mais que la détermination des facteurs limitants ne peut pas seulement être basée sur les concentrations externes des sels nutritifs. C'est, avant tout, l'état physiologique des cellules phytoplanctoniques qui doit être considéré.

D'autres éléments dans EcoMod 3 nous permettent d'apprécier les conditions de croissance des cellules phytoplanctoniques: les réservoirs intracellulaires de l'azote et de la silice. Une présentation directe des concentrations pour les différents réservoirs n'est pas souhaitable car la quantité des sels nutritifs intracellulaires dépend étroitement des biomasses et il est alors plus facile d'interpréter une quantité de nutriments par unité de biomasse. L'unité que nous avons choisie est la chlorophylle, nous aurions tout aussi bien pu choisir le carbone ou l'azote particulière. Les figures 4.49 et 4.50 A montrent les évolutions des différents rapports (nutriment intracellulaire/unité de chlorophylle). Si l'on compare chacun de ces rapports avec le rapport C/N correspondant du phytoplancton, on peut voir qu'il existe une très forte corrélation négative entre ces deux rapports, c'est essentiellement la quantité de nutriments contenue dans les cellules qui détermine la valeur de notre indicateur de l'état physiologique d'une cellule (rapport C/N).

Pour l'ensemble du phytoplancton, le rapport C/N maximal est de 9.93 (figure 4.50 D) et il est très intéressant de comparer ce rapport à celui des diatomées (figure 4.48 D): pour le phytoplancton total, les valeurs élevées du rapport C/N semblent correspondre aux plus fortes valeurs de la biomasse des diatomées. Ceci est intéressant car si des mesures étaient faites en milieu naturel nous aboutirions à cette conclusion alors que nous savons d'après les résultats du modèle que les plus hauts rapports C/N sont associés à de faibles biomasses si l'on regarde les différents composants du phytoplancton de façon individuelle (surtout chez les diatomées). En fait, cet effet est seulement dû aux dinoflagellés qui se développent juste au-dessus des diatomées et qui abaissent, avec leur faible rapport C/N, la valeur du rapport C/N pour le phytoplancton total.

Si le pico-, le nanophytoplancton et les dinoflagellés sont faiblement limités par l'azote, comment peut-on expliquer leurs faibles biomasses? Les paramètres que nous avons utilisés déterminent en partie leurs croissances mais nous pensons que le principal facteur limitant est le grazing du zooplancton. Le zooplancton, dans EcoMod 3, occupe la place la plus importante car nous avons estimé que les interactions de type proies-prédateurs étaient en mesure d'expliquer une partie importante de l'évolution du phytoplancton. Il se peut que les diatomées ont davantage été influencées par une limitation due aux silicates mais il se peut aussi que cette limitation serait intervenue beaucoup plus tôt si le zooplancton n'avait pas influencé le développement de ces organismes.

Les différents stades de développement des copépodes sont très difficiles à décrire dans un modèle, leurs évolutions dépendent de très nombreux facteurs souvent mal connus mais il était intéressant de tenter une telle expérience pour essayer de déterminer leurs rôles dans un tel système. Les figures 4.36 et 4.37 montrent les résultats que nous avons obtenus pour les stades de *Oithona similis* et *Calanus finmarchicus*: la qualité des résultats obtenus est très éloignée de celle que nous avons pour le phytoplancton mais les tendances générales sont relativement bien décrites. Au niveau des données, la succession des différents stades n'est pas très claire car la période de production des oeufs chez les copépodes peut durer plusieurs semaines, les individus ont tous un vécu différent et ce sont essentiellement la température et la concentration de nourriture qui gouvernent leurs temps de développement. Nous savons, d'autre part, que le calcul des taux de transfert selon la méthode de Wroblewski (1980, 1982) est loin d'être satisfaisante pour décrire la succession des différents stades. En effet, cette méthode implique que tous les individus d'un même stade sont équivalents et qu'il n'y a donc aucune variabilité. Les travaux de Carlotti & Sciandra (1989) et de Carlotti & Nival (1992) montrent que la variabilité au niveau d'un stade de développement peut être importante et que cette variabilité influence directement la succession des stades. La méthode que nous utilisons est celle de Wroblewski, et cette méthode implique que tous les individus d'un même stade ont la même probabilité de muer vers le stade suivant. Une façon simple de montrer le principal défaut de cette méthode est de prendre un cas très particulier: si en début de simulation il n'existe que des oeufs, cette méthode prédit qu'après 12 pas de temps de simulation nous aurons déjà de la biomasse chez l'adulte. Bien évidemment cette biomasse est très faible mais si la simulation dure très longtemps, l'erreur peut être énorme. L'une des solutions est de considérer des classes d'âge à l'intérieur de chaque stade et d'affecter à chacune de ces classes des caractéristiques différentes de développement, c'est le principal avantage des modèles de Carlotti & Sciandra (1989) et Carlotti & Nival (1992). La biomasse simulée du stade NI de OS (figure 4.36) atteint une valeur maximale quelques jours après le maximum observé pendant le FLEX, il est possible que la production des oeufs intervienne trop tard ou que le taux d'éclosion soit trop faible. La succession simulée des différents stades naupliens est logique car le maximum de biomasse se déplace au court du temps (NI à NVI) mais cette succession n'est pas du tout évidente au niveau des données. Chaque courbe de biomasse déterminée à partir de l'abondance de chaque stade nauplien est tracée avec, tout au plus, une vingtaine de points et il est donc très difficile de visualiser une succession d'autant plus que le temps de développement des jeunes stades est beaucoup plus court que celui des plus vieux stades. Si l'on veut mettre en évidence une succession des stades il est absolument nécessaire d'augmenter la fréquence d'échantillonnage surtout pour les stades qui ont un taux de transfert élevé. Pendant le FLEX, comme en témoignent les courbes pour les copépodites, la fréquence d'échantillonnage des vieux stades était plus élevée et la succession des stades CI à CVI de OS est plus claire. Des divergences apparaissent entre les courbes calculées et estimées mais les successions ainsi que les biomasses maximales sont plus ou moins respectées. Les nauplii de *Calanus finmarchicus* montrent une succession dans le temps qui est généralement respectée au niveau des courbes calculées (figures 4.37). La biomasse simulée pour ces stades est plus élevée mais, de nouveau, le nombre de points pour les courbes estimées est beaucoup trop faible. Les biomasses estimées pour les stades copépodites sont très variables et très élevées surtout en fin de période. Pendant l'analyse des résultats du FLEX (chapitre II), nous avons vu que les influences hydrodynamiques étaient peut-être à l'origine d'une augmentation des individus de *Calanus finmarchicus* à la station

centrale et en fin de période du FLEX. Si cela était le cas, notre modèle ne sera pas en mesure de reproduire une telle augmentation de biomasse. La biomasse du stage CII de CF est largement surestimée alors que celles des stages CIII à CV sont sous-estimées en fin de période.

Les biomasses totales calculées pour les deux copépodes sont comparées aux biomasses totales estimées (figure 4.38). Les courbes sont assez représentatives mais la biomasse de OS est légèrement trop élevée après le bloom principal du phytoplancton et cette surestimation est provoquée par les biomasses trop élevées des stages copépodites CIV, CV et CVI durant cette période (figure 4.36). Pour *Calanus finmarchicus*, une sous-estimation survient à la fin de la période du FLEX. La très forte variabilité de la biomasse, durant cette période, ne peut pas être expliquée par la croissance des copépodes car leur taux de croissance, même dans les meilleures conditions de développement, ne leur permet de doubler ou de tripler leur biomasse sur une période de 2 à 3 jours.

Les distributions spatio-temporelles des abondances pour les différents stages de *Oithona similis* sont rassemblées dans la figure 4.51. Cette figure peut être comparée avec la figure 2.36. Tous les stages de OS montrent une abondance plus élevée dans les couches de surface et l'abondance est d'autant plus faible que le stage est vieux. L'abondance maximale observée de NI est située en fin de période et la valeur est comprise entre 100 et 200 ind./10l. Durant la même période notre abondance maximale est de 184.5 ind./10l, cependant notre pic n'est pas aussi étalé dans le temps que les données observées: une abondance comprise entre 10 et 50 ind./10l peut déjà être notée à partir du 1er mai. Pour le stage NII de OS, la situation est similaire au niveau des données observées mais nous obtenons une valeur légèrement supérieure à 200 ind./10l pour les abondances calculées. De plus, le pic est légèrement décalé dans le temps. L'abondance maximale calculée de NIII est très supérieure à celle qui est observée, nous obtenons une valeur de 160 ind./10l alors que le maximum observé est compris entre 10 et 50 ind./10l (la figure 4.36 met en évidence cette différence). La différence est moins importante pour NIV car nous obtenons une abondance de 72.7 ind./10l et la plupart des individus sont toujours situés près de la surface. Le maximum de NV (23.4 ind./10l) est cette fois-ci compris dans la gamme maximale observée (10-50 ind./10l) et vers le 5 mai il y a une très légère augmentation d'abondance mais qui reste inférieure à 10 ind./10l comme pour les données observées. L'abondance de NVI est sous-estimée, nous obtenons une valeur maximale de 7 ind./10l alors qu'elle devrait être supérieure à 10 ind./10l, mais la distribution générale est assez bien respectée. Cependant le pic entre le 30 avril et le 15 mai intervient trop tard par rapport au pic des données observées qui survient pendant la phase exponentielle du bloom principal. Pour tous les stages copépodites, les abondances maximales calculées (CI: 14.01; CII: 12.18; CIII: 16.59; CIV: 23.4; CV: 37.2; CVI: 40. ind./10l) sont comprises dans la gamme des abondances maximales observées (10-50 ind./10l). Les abondances calculées montrent une succession temporelle de deux pics pour les stages copépodites: cette tendance n'est pas présente au niveau des abondances observées. Les deux pics que nous obtenons sont en fait un artefact qui provient de la structure du modèle: chaque pic correspond à un bloom phytoplanctonique et donc à une augmentation de biomasse. Nous utilisons des poids moyens individuels constants pour calculer les abondances et si la biomasse augmente, le nombre d'individus augmente. Or, en réalité, une augmentation de biomasse n'est pas automatiquement suivie par une augmentation du nombre des individus mais par une augmentation du poids de

l'individu. Il n'est donc pas souhaitable de travailler en terme d'abondance car tout ce passe comme si des nouveaux individus pouvait naître au niveau de chaque stage.

Les distributions spatio-temporelles des abondances pour les stages de *Calanus finmarchicus* sont présentées par la figure 4.52 et elles peuvent être comparées avec celles de la figure 2.35. Les distributions calculées pour les stages naupliens sont assez similaires à celles qui ont été observées: les abondances maximales calculées sont comprises entre 16.41 et 34.3 ind./10l (NI:28.7; NII:25.; NIII:21.2; NIV:17.5; NV:16.41; NVI:34.3 ind./10l) et elles sont comprises dans la gamme des abondances maximales observées (10.-50. ind./10l). De plus, les successions temporelles des stages sont plus ou moins équivalentes mais les abondances au niveau des pics secondaires (artefacts) de NV et NVI sont trop élevées. La situation pour les stages copépodites est très différente dans la mesure où ces organismes sont capables d'effectuer des migrations verticales nyctémérales, phénomènes très visibles au niveau des abondances observées. Nous avons tenté de les reproduire avec EcoMod 3. Pendant le bloom principal, la migration verticale des individus est soit très faible soit absente et si elle était importante elle serait surtout visible chez les plus vieux stages mais leurs abondances sont très faibles durant cette période. L'amplitude des migrations verticales augmente au cours du FLEX et elles sont d'autant plus importantes que l'âge du copépodite est élevé. Toutes ces caractéristiques ont été reproduites par EcoMod 3 mais les effets de la tempête des 12 et 13 mai ne sont décrits par notre modèle. Une des conséquences de la migration verticale des organismes est le regroupement des individus dans certaines couches d'eau selon l'heure du jour. Les abondances maximales observées atteignent très localement la gamme des 50 à 100 ind./l et l'on peut constater que les abondances maximales calculées pour les copépodites sont parfois plus élevées que celles des nauplii (CI:31.3; CII:51.8; CIII:29.8; CIV:21.6; CV:8.47; CVI:2.9 ind./10l).

Les évolutions spatio-temporelles des biomasses totales de *Oithona similis* et *Calanus finmarchicus* sont présentées par les figures 4.53 C et D: la biomasse est plus élevée pour le copépode calanoïde et sa distribution est fortement imprégnée par les migrations verticales des plus vieux stages. Pour les deux copépodes, les biomasses maximales sont atteintes en fin de simulation et cela suggère une question importante: quelles sont les compositions de leurs rations alimentaires après le bloom des diatomées? Cette question n'a toujours pas de réponse car nous ne sommes pas allés aussi loin dans l'analyse mais nous pensons que le nanophytoplancton et le microzooplancton ont joué un rôle important dans le maintien des fortes biomasses chez les copépodes, surtout après la fin du bloom principal.

Les évolutions spatio-temporelles du nano- et du microzooplancton (figures 4.53 A et B) montrent que les biomasses maximales sont beaucoup plus faibles et donc plus réalistes que celles que nous avons obtenues avec EcoMod 2 bien qu'il n'existe aucun moyen de comparaison avec les résultats du FLEX'76. Le microzooplancton entre en compétition avec les copépodes pour le nanophytoplancton (second bloom) mais le microzooplancton est aussi ingéré par ces mêmes copépodes. Cependant, le gain d'énergie est certainement plus important si les copépodes ingèrent directement le phytoplancton car une étape supplémentaire dans la chaîne nutritive (phytoplancton → microzooplancton → copépodes) implique la perte d'une partie de cette énergie (par respiration et excrétion) au niveau du microzooplancton. Mais il se peut que l'ingestion du microzooplancton présente aussi un avantage car ces organismes sont caractérisés par des rapports

C/N beaucoup plus constants que celui du phytoplancton et nous avons vu que la qualité nutritive de la nourriture est un important facteur qui ne doit pas être négligé.

Le zooplancton total (figure 4.54 B) est principalement dominé par le copépode calanoïde *Calanus finmarchicus*. Les biomasses maximales se situent généralement à des profondeurs intermédiaires entre la surface et la thermocline principale. Pendant le second bloom phytoplanctonique, la biomasse est maximale près de la surface et les figures 4.53 B et C montrent que le microzooplancton et *Oithona similis* sont les principaux prédateurs du nanophytoplancton durant cette période.

Les oeufs de copépode sont essentiellement produits pendant le bloom principal et leur distribution suit de très près celle des diatomées (figure 4.48 C). Les adultes de *Calanus finmarchicus*, pendant leurs migrations verticales pondent très peu en profondeur car le processus de ponte dépend de la quantité de nourriture disponible, ils auront donc tendance à pondre dans les couches de surface et au moment des blooms.

La figure 4.33 montre les résultats obtenus par EcoMod 3 pour la production primaire nette cumulée sur le temps et la profondeur. Cette courbe peut donc directement être comparée aux données de Weichart (1980). En fin de simulation la production cumulée est de 90.9 g C/m² et cette valeur est bien représentative de la gamme fournie par Reid & al. (1990). Cependant, la production primaire brute intégrée sur la profondeur (figure 4.34) atteint une valeur maximale de 8.3 g C/m²/j pendant le bloom principal. La contribution des diatomées est la plus importante pendant le premier bloom alors que celle du nanophytoplancton est maximale pendant le second bloom (figure 4.35). Ces valeurs sont très élevées et elles sont supérieures à celles qui étaient calculées par EcoMod 1 et 2 mais nous pensons que le découplage entre les cycles du carbone et de l'azote en est la cause principale car l'augmentation du rapport C/N du phytoplancton (surtout celui des diatomées) provoque une divergence entre les productions primaires qui seraient calculées en terme de carbone et en terme d'azote. Pour EcoMod 1 et 2, la production primaire en terme de carbone était calculée à partir du cycle de l'azote en utilisant un rapport C/N pour le phytoplancton qui était constant. Il se peut donc que la production primaire calculée à partir du cycle de l'azote soit sous-estimée par rapport à celle qui serait calculée à partir du cycle du carbone si le rapport C/N du phytoplancton n'est pas constant. D'autres éléments, tels que la paramétrisation du processus de la production primaire (très différents dans les modèles EcoMod) ou les variations journalières peuvent expliquer en partie les différences que nous obtenons. On peut remarquer que pour chaque modèle EcoMod, le pic de la production primaire intervient toujours avant le pic de la biomasse phytoplanctonique, une tendance qui était observée par Legendre & al. (1986). Les évolutions spatio-temporelles des productions primaires instantanées brute et nette sont montrées par les figures 4.50 B et C: la production primaire brute atteint une valeur maximale de 759.6 mg C/m³/j, celle de la production primaire nette est de 661.8 mg C/m³/j. Au niveau de ces valeurs maximales qui interviennent le 29 avril, une fraction respirée de 12.8 % est calculée et cette valeur est donc plus représentative de la fraction respirée des diatomées (10%) (tableau 3.35). La figure 4.50 C ne permet pas de visualiser les productions nettes négatives mais la valeur minimale de cette production est -49.9 mg C/m³/j. Pendant la phase de déclin du premier bloom, la production primaire présente deux maximums selon la profondeur: le premier pic de surface est associé à la biomasse des dinoflagellés (figure 4.48 A), le second pic (entre 30 et 55 m

de profondeur) est associé à la biomasse des diatomées (figure 4.48 C). Les valeurs, en profondeur, sont plus élevées car la biomasse des diatomées est plus importante que celle des dinoflagellés durant cette période mais la productivité des dinoflagellés doit être supérieure à celle des diatomées.

La valeur du grazing cumulé (pour tout le zooplancton) sur toute la période du FLEX est comprise entre les estimations fournies par EcoMod 1 et 2, elle est de 102.65 g C/m² (figure 4.39). Cette valeur est supérieure à celle de la production primaire nette cumulée qui était de 90.98 g C/m², ce qui indique que le zooplancton n'ingère pas uniquement du phytoplancton. Il est donc intéressant d'analyser les différentes contributions pour chaque zooplancton (figures 4.40 à 4.45). Le grazing cumulé du nanozooplancton est de 21.72 g C/m² et il est inférieur à celui du microzooplancton qui est de 35.87 g C/m² (figure 4.40). La consommation pour les stages naupliens des copépodes est toujours très inférieure à celle des stages copépodites. Le grazing cumulé pour *Oithona similis* (tous stages confondus) est de 19.89 g C/m² et il est de 25.07 pour *Calanus finmarchicus*. Une valeur de 24.11 g C/m² est calculée pour les stages copépodites de *Calanus finmarchicus* et cette valeur se trouve bien dans la gamme estimée par Radach & al. (1984) (figure 4.39). Bien qu'au niveau des biomasses maximales *Calanus finmarchicus* soit le plus important (figure 4.53), le zooplancton de petite taille (protozoaires) semble jouer un rôle essentiel dans l'évolution de l'écosystème même si sa biomasse est relativement faible. Il est dommage que le FLEX n'est pas mesuré l'abondance ou la biomasse de ces organismes car cela aurait peut-être pu expliquer les divergences entre les différentes estimations pour le grazing (tableau 2.5). Le grazing instantané atteint une valeur maximale de 210.2 mg C/m³/jour (figure 4.54 C) pendant le second bloom. Il semble clair que le zooplancton a totalement contrôlé l'amplitude du second bloom pendant le FLEX, d'autant plus que le rapport C/N du phytoplancton n'indique pas une limitation importante par les sels nutritifs (figure 4.50 D). Pendant le bloom principal, la situation est moins évidente car le grazing est relativement faible alors que la production primaire nette instantanée est très élevée (figure 4.50 C). Il semble que le zooplancton a partiellement contrôlé le bloom principal et que la raison de son déclin peut avant tout être expliqué par une limitation des silicates car le rapport C/N des diatomées est très élevé (figure 4.48 D). Les dinoflagellés et le picophytoplancton semblaient être limités par des facteurs physiologiques ou environnementaux (température, turbulence, taux de croissance maximal pour les dinoflagellés) et faiblement par le grazing. Le nanophytoplancton, à cause de sa faible taille, subissait d'avantage l'effet du grazing car le zooplancton de petite taille et *Oithona similis* étaient déjà bien présents à cette époque du FLEX.

Les bactéries libres représentent une faible fraction de la matière organique vivante, elles atteignent une biomasse maximale de 22.8 µg C/l dans la nuit du 12 au 13 mai, soit 12 ou 13 jours après le maximum de la biomasse phytoplanctonique pendant le bloom principal (figure 4.56 D). Un retard d'une durée équivalente (11 jours) peut être observé pendant le second bloom bien que la période simulée ne couvre pas l'entièreté du deuxième pic de la biomasse bactérienne. Nous n'avons pas encore toutes les informations nécessaires qui nous permettraient d'expliquer ce retard mais il est certain que les principaux prédateurs des bactéries (le nanozooplancton) ont joué un rôle mineur car la biomasse maximale de ces organismes intervient juste après le bloom principal du phytoplancton (figure 4.53 A). Entre le pic du nanozooplancton et celui des bactéries il existe encore un délai d'environ 10 jours. Par contre, le nanozooplancton intervient pendant la

phase de déclin du pic bactérien (second pic du nanozooplankton). Entre le 3 et 12 mai, le microzooplankton (figure 4.53 B) a pu jouer un rôle mais sa biomasse est faible et l'affinité du microzooplankton pour les bactéries n'est pas aussi élevée que celle du nanozooplankton pour ces mêmes proies. Il est donc raisonnable de penser que ce retard est essentiellement provoqué par la disponibilité des substrats de croissance. Le substrat qui soutient la croissance bactérienne est la matière organique dissoute de faible poids moléculaire (figure 4.55 A) qui présente un maximum entre le 4 et le 11 mai. La source principale de ce substrat est la production des matières exsudées par le phytoplancton qui intervient bien après le bloom du phytoplancton. Ce retard est provoqué par la dégradation progressive de l'état physiologique des diatomées (figure 4.48 D). Selon la structure du modèle, l'exsudation augmente quand l'état physiologique devient mauvais. La décomposition des matières organiques particulaires puis l'hydrolyse des matières organiques dissoutes de haut poids moléculaire qui sont issues des processus de décomposition ne sont pas en mesure d'expliquer ce retard car le rapport C/N de MOD2 (figure 4.55 D) est bien plus faible que le rapport C/N de MOD1 (4.55 B). La correspondance entre les pics de DOM1 (figure 4.55 A) et DOM2 (figure 4.55 C) impliquerait une hydrolyse beaucoup trop rapide (l'hydrolyse est en fait une étape limitante dans EcoMod 3) si l'essentiel de la concentration de DOM1 était issue de DOM2. Nos résultats sont donc en désaccord avec ceux de Billen (1990) (cf. simulation standard de EcoMod 2) et nous pensons que la lyse du grand phytoplancton (diatomées) influence peu la dynamique bactérienne dans les couches de surface car les cellules mortes de ce phytoplancton sédimentent rapidement.

Nous avons vu que la qualité chimique des substrats bactériens déterminait la réponse métabolique des bactéries. Si le rapport C/N des substrats directs (figure 4.55 B) dépasse un certain seuil, les bactéries assimileront plus d'ammonium qu'elles n'en produiront. Elles peuvent donc entrer en compétition avec le phytoplancton pour N₂. Ce seuil n'a pas une valeur constante puisqu'il dépend de la valeur du rendement de croissance sur le carbone (YC) et cette variable dépend elle-même du taux d'assimilation des bactéries. Si la valeur de YC pour les bactéries est de 0.4 (valeur maximale), il y a aura compétition si le rapport C/N des substrats dépasse 10. (seuil). Si YC diminue, le seuil augmente. Les résultats que nous présentons au niveau de cette simulation standard ne nous permettent pas de dire s'il y a ou non compétition. C'est un sujet que nous aborderons de façon plus détaillée par la suite. Les rapports C/N de DOM2 (figure 4.55) et de la matière organique particulaire détritique (figure 4.56 B) sont très constants et faibles, ils varient entre 7.2 et 7.5 pour le premier et entre 3.7 et 7.93 pour le second. Le premier de ces rapports est très constant à cause des conditions initiales: la condition initiale de DOM2 est peut-être trop élevée car nous ne connaissons pas le pourcentage de la matière biodégradable dans DOM2 et d'autre part les incertitudes sont grandes en ce qui concerne le rapport C/N initial de cette matière.

Le carbone organique particulaire total atteint une valeur maximale de 600.2 µg C/l pendant le premier bloom et sa distribution est avant tout influencée par celle du phytoplancton. Ces résultats peuvent être comparés avec ceux de la figure 2.12.

4.3 Comparaisons des résultats obtenus avec ceux des autres modèles du FLEX'76.

Les résultats ou les estimations du FLEX comportent de nombreuses anomalies (phytocarbone, bactéries, DOC, production primaire, grazing) et les modèles de Radach (1980, 1982, 1983) et de Radach & al. (1984) ont démontré les inconsistances qui existaient entre les données du phytocarbone et les différentes estimations de la production primaire d'une part mais aussi entre le phytocarbone et les mesures de la chlorophylle d'autre part. Nous avons discuté de ces problèmes dans l'analyse des résultats du FLEX et c'est pour ces raisons que nous n'avons jamais tenté d'approcher les données du phytoplancton en terme de carbone, les concentrations mesurées des bactéries et nous avons toujours estimé que la production primaire nette déterminée par Weichart (1980) était certainement l'une des meilleures (Touratier, 1995). Avec ces modèles, Radach s'est efforcé de réconcilier les concentrations du phytoplancton en terme de carbone avec les estimations de la production primaire, sans y parvenir réellement car les inconsistances entre les jeux de données étaient beaucoup trop importantes. Notre but n'était pas de refaire les mêmes simulations. L'expérience acquise par Radach sur les incompatibilités du FLEX nous a permis de choisir, dès le départ, les jeux de données qui ont été comparés aux résultats de nos simulations.

La complexité de EcoMod 1 est du même ordre que celles des modèles utilisés par Radach mais les structures sont totalement différentes car notre but n'était pas de minimiser l'envergure ni d'introduire le maximum d'informations issues du FLEX, sous forme de contraintes. Au contraire, notre stratégie était de construire un modèle qui serait, dans la mesure du possible, indépendant des résultats du FLEX et dont l'envergure serait la plus adaptée. En effet, nous pensons que les modèles développés par Radach minimisent trop l'envergure du système et qu'une incertitude au niveau des contraintes utilisées (grazing, éclaircissement dans la colonne d'eau) se surajoute à celle des paramètres. Cependant les buts de ces modèles n'étaient pas exactement les mêmes car nous avons tenté de simuler les deux blooms du FLEX alors que seul le premier de ces blooms était simulé par Radach (1980, 1982, 1983) et Radach & al. (1984). La simulation du second bloom implique une augmentation de l'envergure du modèle pour que la régénération des nutriments soit décrite du mieux possible.

Parmi toutes les simulations effectuées par Radach, celle qui se réfère au cas (4) (tableau 2.9, figures 2.57 et 2.58) est certainement la plus comparable avec nos simulations. Dans ce cas, Radach (1983) valide la concentration des phosphates, la production primaire de Weichart (1980) et le grazing des copépodes est simulé de façon satisfaisante. Cependant, la croissance du phytoplancton, dans cette simulation, n'était pas limitée par la lumière dans la zone euphotique et le rapport C/Chl a utilisé était de 20. $\mu\text{g C}/\mu\text{g Chl a}$. Avec les modèles EcoMod, il n'a pas été nécessaire de faire une telle approximation et cela provient essentiellement du fait que notre rapport C/Chl a est deux fois plus élevé. Le rapport mesuré pendant le FLEX était d'environ 5. $\mu\text{g C}/\mu\text{g Chl a}$ pendant le bloom principal et il est tout aussi raisonnable d'utiliser un rapport de 40. que d'utiliser un rapport de 20. car, dans les deux cas, le rapport mesuré est considéré comme totalement faux.

Deux remarques peuvent être faites sur la contrainte exercée par le zooplancton dans le modèle de Radach. La première est que cet auteur considère que le grazing est proportionnel à la biomasse des stages copépodites de *Calanus finmarchicus* qui représente 80 % de la biomasse totale du zooplancton. Or, nous avons vu avec les résultats de EcoMod 2 et 3, que le grazing résultait avant tout des activités du nano- et du microzooplancton. Les résultats de EcoMod 2 sont très contestables mais ceux de EcoMod 3 peuvent être cohérents dans la mesure où ces organismes avaient des biomasses relativement faibles si on les compare à celles des copépodes et qu'ils ont pu être négligés durant le FLEX. Selon les résultats d'EcoMod 3 et pour toute la durée de la simulation standard, le grazing des stages copépodites de *Calanus finmarchicus* ne représentait pas 80 % du grazing total mais seulement 23.48 %. Ce pourcentage peut paraître très faible mais le grazing cumulé de *Calanus finmarchicus* calculé par EcoMod 3 concorde avec les résultats calculés par Radach & al. (1984). On peut donc se demander si la biomasse du zooplancton total considérée par Radach ne représentait pas elle-même une sous-estimation de la biomasse réelle du zooplancton. Cependant une surestimation des biomasses du nano- et du microzooplancton au niveau des résultats de EcoMod 3 est tout à fait envisageable mais elle n'est pas vérifiable.

Notre deuxième remarque concerne l'approximation faite par Radach (1980) qui utilise un rapport POC/phytocarbone de 10. pour la conversion des données de POC en carbone phytoplanctonique. C'est à partir de ce carbone que cet auteur calcule la contrainte exercée par le zooplancton sur le phytoplancton pendant la simulation. D'après les estimations du tableau 2.1, il est vrai que ce rapport est d'environ 10. dans le cas du FLEX, mais il est d'environ 1.2 selon les résultats de Steele & Baird (1965) et de 1.1 pendant le REFLEX'83. La surestimation de ce rapport provient de la sous-estimation des concentrations du phytocarbone pendant le FLEX et l'on peut se poser des questions sur la viabilité de la contrainte utilisée par Radach & al. (1980).

Lancelot & Mathot (1989) ont tenté de simuler les deux blooms du FLEX'76 avec leur modèle qui comprenait un nutriment limitant et un phytoplancton. Les valeurs de la production primaire calculées (figure 2.60 a) sont en accord avec nos résultats et avec ceux de Weichart (1980). Les phases de croissance exponentielle du phytoplancton étaient bien reproduites (figure 2.60 b) mais les biomasses phytoplanctoniques pendant les deux phases de déclin étaient largement surestimées. Ceci provient essentiellement de la structure du modèle qui ne tient pas compte du zooplancton, de la sédimentation et de la mortalité du phytoplancton.

EcoMod 3 est un modèle très complexe mais le but n'était pas uniquement d'approcher les données de la chlorophylle, celles d'un nutriment limitant et celles de la production primaire. Cette structure complexe nous a permis d'approcher les différents types de nutriments (nitrates+ nitrites, silicates et ammonium), la concentration du phytoplancton, les biomasses de tous les stages de *Oithona similis* et *Calanus finmarchicus*, la DOM, la POM, les bactéries, la production primaire, le grazing, etc... avec des résultats plus ou moins cohérents. Il semble donc essentiel qu'une augmentation de la complexité d'un modèle soit suivie par l'augmentation du nombre des jeux de données qui pourront être comparés avec les résultats. L'objectif de ce modèle était avant tout de résoudre certains problèmes qui surgissent quand les cycles du carbone et de l'azote sont couplés et nous allons maintenant aborder quelques aspects du manque de parallélisme entre ces cycles.

4.4 Quelques aspects sur le manque de parallélisme des cycles du carbone et de l'azote.

L'utilisation des données du FLEX avait pour objet de nous procurer un moyen de comparaison entre les différentes simulations des modèles EcoMod. Les structures de ces modèles sont très différentes et le seul moyen de les confronter est de trouver un objectif commun. Il aurait été possible d'utiliser les résultats d'un des modèles et d'approcher ces résultats avec ceux des autres modèles, mais cette étude aurait été très théorique et il semblait préférable de considérer un cas réel malgré toutes les incertitudes au niveau des données expérimentales et de terrain.

Lancelot & Billen (1985) ont mentionné les différentes origines du manque de parallélisme entre les cycles du carbone et de l'azote. La plupart des modèles récents ou anciens ne tiennent compte que d'un seul cycle et ils sont donc en accord avec le paradigme de Redfield (1958), Redfield & al. (1963) et de Fasham & al. (1990). Il est certain que ce manque de parallélisme existe, mais il est intéressant d'en connaître les conséquences sur l'évolution générale d'un écosystème. En d'autres termes, les divergences, au niveau de ces cycles, sont-elles cruciales et remettent-elles en cause les structures des modèles à un seul cycle?

La réponse à cette question n'est pas simple et il n'existe certainement pas une réponse unique car les écosystèmes sont très variés. Il est probable qu'un modèle à un seul cycle puisse fournir une bonne approximation dans certains cas et il ne sera pas possible de généraliser nos résultats tant que nous n'aurons pas toutes les informations et tant que la validation ne sera pas effectuée. C'est donc avec certaines réserves que nous étudierons quelques points sur le manque de parallélisme car nos conclusions seront, dans tous les cas, spécifiques au FLEX et elles ne seront pas définitives dans la mesure où nous n'avons pas connaissance de tous les résultats des modèles.

4.4.1 Influences du rapport C/N du phytoplancton.

Pour le phytoplancton, tous les résultats des modèles EcoMod sont calculés avec l'objectif d'approcher les valeurs mesurées de la chlorophylle a. Les données du FLEX'76 pour le phytocarbonate sont sous-estimées et elles sont donc inutilisables. De plus, la biomasse phytoplanctonique en terme d'azote n'a jamais été mesurée. La seule référence commune à tous les phytoplanctons dans les modèles EcoMod est donc la chlorophylle a. Tous les modèles donnent des résultats plus ou moins comparables pour la concentration de ce pigment au niveau du bloom principal (figures 4.6, 4.15, 4.31 et 4.10 B, 4.23 D, 4.46 D). Les concentrations du phytoplancton en terme de carbone, fournies par tous les modèles, sont équivalentes à celles de la chlorophylle a car d'une part les rapports C/Chl a utilisés sont tous constants et d'autre part ces rapports sont égaux quel que soit le phytoplancton et le modèle (40. mg C/mg Chl a; tableaux 3.2, 3.5 et 3.35). Les rapports C/N pour le phytoplancton des modèles EcoMod 1 et 2 sont égaux et ils ont une valeur constante de 7.0 $\mu\text{g at C}/\mu\text{g at N}$: cette valeur est représentative d'un phytoplancton en bonne santé. Le rapport C/N du phytoplancton, dans EcoMod 3, est variable mais le rapport qui décrit le meilleur état de santé est de 6.0 $\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$ (7.0 $\mu\text{g at C}/\mu\text{g at N}$). Si, pendant les simulations, le phytoplancton de chaque modèle était toujours en bonne santé, les

biomasses en terme d'azote seraient toujours équivalentes à celles en terme de carbone ou de chlorophylle: les cycles du carbone, de l'azote et de la chlorophylle, au niveau du phytoplancton, sont dans ce cas parallèles. Dans EcoMod 1 et 2, ces cycles sont toujours parallèles et ce quel que soit l'état de santé réelle du phytoplancton. La variation du rapport C/N dans le phytoplancton d'EcoMod 3 représente donc une mesure directe du manque de parallélisme entre les cycles du carbone et de l'azote.

L'analyse de la figure 4.50 D montre que le rapport C/N varie, pendant la simulation standard de EcoMod 3, entre 3. et 9.93 $\mu\text{g C} / \mu\text{g N}$. Respectivement, les déviations maximales du rapport C/N, en prenant une valeur de référence de 6 $\mu\text{g C} / \mu\text{g N}$, sont de -50% et de +65.5%. La variation de ce rapport est donc très importante. Cependant, le plus intéressant est de voir que les plus hauts rapports C/N sont associés à de hautes valeurs de biomasse (figure 4.46 D) alors que les plus faibles rapports sont associés à des biomasses négligeables.

D'après le modèle, on peut conclure que le manque de parallélisme entre les cycles du carbone et de l'azote, au niveau du rapport C/N dans le phytoplancton, est une évidence et que les conséquences sur les biomasses phytoplanctoniques sont importantes. Bien sûr, EcoMod 1 et 2 donnent une bonne estimation de la chlorophylle a mais c'est au niveau de la biomasse réelle et en terme d'azote que la divergence doit être importante. Il est donc paradoxal qu'un modèle, dont l'unité est l'azote, ne soit pas en mesure de décrire le cycle de l'azote. Bien sûr, nous n'avons pas la possibilité de vérifier ces propos dans le cas du FLEX car les données en terme d'azote n'existent pas. De plus nous n'abordons pas les autres sources d'erreurs qui pourraient provenir de la variabilité des rapports C/Chl a et N/SI bien que ces rapports soient très variables et peut être même beaucoup plus variables que le rapport C/N. Nous pensons que l'un des problèmes majeurs pour la validation des modèles d'écosystème réside dans une incompatibilité entre l'unité du modèle et l'unité de la mesure des données qui doivent être validées. L'unité des modèles est bien souvent choisie en fonction de l'élément qui est considéré comme le plus limitant alors que les mesures des biomasses phytoplanctoniques sont, le plus souvent, déterminées en terme de chlorophylle ou en terme de carbone, mais rarement en terme d'azote ou de phosphore. Cependant si les mesures étaient exprimées en azote ou en phosphore, les problèmes de validation seraient différents mais toujours présents car les concentrations de chlorophylle et de carbone (élément peu ou pas limitant) au niveau des cellules sont en mesure d'influencer les cycles de l'azote et du phosphore. Les modèles à plusieurs cycles sont complexes mais ils ont l'ambition de vouloir résoudre de tels problèmes.

4.4.2 Influences de l'exsudation du phytoplancton.

Le parallélisme entre les cycles du carbone et de l'azote, au niveau du phytoplancton, est aussi affecté par la composition chimique et par la quantité des exsudats produits par les cellules végétales planctoniques. Ces exsudats ont un rapport C/N élevé et leurs productions sont en mesure de modifier la composition biochimique interne du phytoplancton. Au niveau du flux qui décrit la production des exsudats, notre modèle considère que les flux en terme de carbone et d'azote sont parallèles car le rapport C/N des produits exsudés est constant. De plus, la production de ces matières augmente quand l'état physiologique du phytoplancton se dégrade. Si

le rapport C/N du phytoplancton est inférieur à celui des exsudats, la production de ces matières aura pour effet de diminuer le rapport C/N du phytoplancton et donc d'améliorer son état de santé. Si par contre, ce dernier est supérieur au rapport C/N des exsudats, l'effet sera inverse et l'état physiologique du phytoplancton s'aggravera très vite car la quantité de matériel exsudé sera maximale. Peu de données existent sur la variabilité des rapports C/N des exsudats mais nous savons que cette production de matières n'a pas seulement des conséquences sur le phytoplancton mais que les bactéries sont très sensibles à cette source de substrats de croissance.

Afin de mieux comprendre les influences de cette production d'exsudats sur la réponse de notre modèle, nous avons réalisé une nouvelle simulation avec EcoMod 3. Nous n'avons pas modifié le rapport C/N des exsudats mais nous avons augmenté le taux d'exsudation maximal (exmaxC_{Px}) (tableau 3.35) pour chaque phytoplancton (tous les autres paramètres ne sont pas modifiés. Au niveau de la simulation standard, ce taux était de $0.1 j^{-1}$ pour tout le phytoplancton. Dans cette nouvelle simulation, le taux sera de $0.5 j^{-1}$ car, dans des conditions naturelles, la production de ce type de matières peut être beaucoup plus importante que celle que nous avons prévu pendant la simulation standard (Lancelot, 1983). Il est donc intéressant de voir l'influence de ce taux car de telles productions peuvent être mesurées en milieu naturel.

La comparaison des nouveaux résultats (figures 4.57 à 4.60) avec ceux de la simulation standard (figures 4.28 à 4.31) montre que les variations sont faibles tant au niveau des nutriments que du phytoplancton. Les concentrations intégrées de N1 et SI (figures 4.57, 4.59 et 4.28, 4.30) ne sont pratiquement pas modifiées mais on peut noter que la concentration maximale de N2 est plus élevée et que ces hautes concentrations interviennent plus tôt. La biomasse maximale et la forme générale du premier bloom ne sont pas affectées (figures 4.60 et 4.31) mais le second bloom est caractérisé par une augmentation du maximum et le pic intervient plus tôt. Nous nous attendions à une modification des résultats pendant la seconde période du FLEX car les productions maximales d'exsudats interviennent quand le rapport C/N du phytoplancton est important et les conséquences sont visibles surtout au niveau du second bloom.

L'élévation de la concentration de l'ammonium (figure 4.58) intervient juste pendant la phase de déclin du bloom principal et cette augmentation peut avoir plusieurs origines. La principale source d'ammonium dans le modèle est l'excrétion du zooplancton et des bactéries. Plus l'organisme a une taille importante, plus son métabolisme est lent et il est peu probable que les copépodes aient contribué de façon significative à l'augmentation des niveaux d'ammonium. Les organismes qui ont excrété cette importante quantité d'ammonium doivent avoir un haut métabolisme pour expliquer cette élévation rapide et importante. L'hypothèse la plus probable est que les bactéries ont joué un rôle prédominant car elles présentent toutes les caractéristiques nécessaires pour expliquer ce phénomène: leur métabolisme est très élevé et, de plus, ce sont les seuls organismes qui sont capables d'assimiler directement les produits de l'exsudation. Il n'est pas à exclure que le zooplancton (protozoaires, copépodes) ait eu une influence mais nous pensons que son rôle était plus important pendant la seconde phase du FLEX car son métabolisme est beaucoup faible que celui des bactéries.

Nous nous sommes donc intéressés de façon plus spécifique à l'évolution des bactéries et de leurs substrats de croissance (figure 4.61). En comparant ces résultats avec ceux de la simulation

standard (figure 4.55 A, B et 4.56 D) plusieurs remarques intéressantes peuvent être faites. La concentration maximale des substrats directs (DOM1) est beaucoup plus élevée, elle passe d'une valeur de 50.1 $\mu\text{g C/l}$ (simulation standard) à une nouvelle valeur de 123.9 $\mu\text{g C/l}$. Le rapport C/N maximal de ce substrat de croissance a lui aussi augmenté, son ancienne valeur était de 10.8 et elle atteint 13 $\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$ pendant la nouvelle simulation. L'augmentation de ce rapport et de cette concentration maximale de DOM1 sont les conséquences directes d'une augmentation de la production des exsudats. Ces conséquences entraînent inévitablement une augmentation de la biomasse maximale des bactéries qui était de 22.8 pour la simulation standard et qui atteint 34.4 $\mu\text{g C/l}$ durant cette nouvelle simulation (figures 4.56 D et 4.61 C). Le second bloom du phytoplancton intervient plus tôt car les concentrations de l'ammonium, issues de l'activité excrétoire plus importante des bactéries, augmentent. Le retard entre le pic principal du phytoplancton et celui des bactéries est moins important (il est de 10 jours au lieu de 12-13 jours) et ceci confirme que ce délai est principalement conditionné par le processus de l'exsudation.

Avec cette nouvelle simulation, nous avons montré qu'une augmentation de l'exsudation avait un effet modéré sur le phytoplancton pendant le premier bloom, que les nutriments qui n'étaient pas régénérés (selon la structure de EcoMod 3) étaient peu affectés mais que l'évolution des bactéries était modifiée de façon notable. Le comportement des bactéries, malgré la faible biomasse de ces organismes, peut expliquer l'évolution différente du phytoplancton pendant le second bloom.

4.4.3 Influences sur les bactéries.

La biomasse et le rôle des bactéries, en région septentrionale de la Mer du Nord, ne sont certainement pas aussi importants qu'au niveau des zones côtières où un pourcentage plus élevé des produits issus de la production primaire est susceptible d'être décomposé par ces organismes. Avec EcoMod 2 il est impossible d'étudier le manque de parallélisme au niveau de ces organismes, de leurs substrats de croissance et de leur production mais grâce à la structure d'EcoMod 3 nous pouvons accéder à ce type d'informations. Il est bien connu que les bactéries peuvent, sous certaines conditions, entrer en compétition avec le phytoplancton pour les nutriments inorganiques. Ces phénomènes de compétition sont liés au manque de parallélisme entre les flux en carbone et en azote des substrats assimilés. Quand la qualité des substrats assimilés varie, les bactéries sont capables de changer leur réponse métabolique et les effets peuvent être analysés au niveau de la respiration, de l'excrétion et de l'assimilation de l'ammonium. Les bactéries n'utilisent peut être pas une fraction importante de la production primaire mais il est essentiel de savoir si la compétition avec le phytoplancton (quand elle existe) a des répercussions importantes sur l'écosystème. Il est encore plus très intéressant de déterminer à quels moments et à quelles profondeurs ces compétitions peuvent survenir.

Avec EcoMod 2, il est tout de même possible d'étudier cette compétition en calculant le bilan net entre l'ammonium excrété et assimilé. Ce sont ces bilans que nous avons représentés au niveau des figures 4.62 A et B. Deux modèles différents de la dynamique bactérienne peuvent être utilisés dans EcoMod 2: celui de Fasham & al. (1990) ($\text{ibac}=1$) et celui de Andersen & Rassoulzadegan (1991) ($\text{ibac}=0$) (tableau 3.4).

Les résultats de ces deux modèles sont assez similaires: le flux net de N₂ (excrétion - assimilation) est négatif si les bactéries prennent plus d'ammonium qu'elles n'en produisent. Les gammes de variation de ces flux sont de -5.23 à +0.406 µg N/l/j (figure 4.62 A) et de -8.162 à +0.476 µg N/l/j (figure 4.62 B). Selon ces résultats, la plupart du temps et dans la plus grande partie de la colonne d'eau, les bactéries sont en compétition avec le phytoplancton pour l'ammonium. Cette compétition intervient surtout durant la phase de déclin du bloom principal. Ces résultats sont surprenants dans la mesure où les bactéries sont surtout connues par le rôle qu'elles peuvent jouer dans la régénération de l'ammonium. Les paramètres que nous avons utilisés sont très proches de ceux de Fasham & al. (1990) et de Andersen & Rassoulzadegan (1991). Les résultats de ces modèles permettent de comprendre la difficulté que nous avons à obtenir les hautes concentrations d'ammonium pendant la simulation standard de EcoMod 2 (figures 4.13 et 4.23 B). Ces hautes concentrations ne pouvaient pas être atteintes car les actions des bactéries et du phytoplancton allaient dans le même sens, vers une diminution des concentrations ambiantes de l'ammonium.

Les résultats de EcoMod 3, pendant la simulation standard, sont très différents de ceux que nous avons obtenus avec EcoMod 2. Le flux de N₂ (figure 4.63 A) est équivalent au flux (excrétion - assimilation) que nous avons calculé pour EcoMod 2 (figures 4.62). La gamme de variation de ce flux est de 0.01 à 4.37 µg N/l/j. Pendant la simulation standard, les bactéries n'entrent jamais en compétition avec le phytoplancton et la régénération maximale de l'ammonium coïncide avec la biomasse maximale des bactéries (figures 4.56 D). Ces résultats sont beaucoup plus près de ce que nous attendions, à savoir que les bactéries jouent un rôle important dans la régénération de l'ammonium. Ces résultats sont en accord avec ceux que nous avons trouvés pour la distribution de l'ammonium pendant le FLEX (figures 4.29 et 4.46 B). L'accumulation de N₂ dans les couches profondes résulte avant tout de l'activité bactérienne par régénération de ce nutriment. La respiration bactérienne (figure 4.63 B) dont la gamme est de 0. à 42.1 µg C/l est montrée mais il est plus intéressant de considérer directement le rapport du flux de N₂ sur la respiration (figure 4.63 C). Si le rapport C/N des substrats assimilés est identique à celui des bactéries, le rapport calculé (figure 4.63 C) serait de 0.25 µg N/µg C (inverse du rapport C/N des bactéries). Or, la gamme du rapport calculé est beaucoup plus faible et elle est de 0.026 à 0.1 µg N/µg C. Cela signifie que le rapport C/N des substrats assimilés n'est jamais égal à celui des bactéries et qu'il est toujours supérieur. Ceci peut être vérifié au niveau du rapport C/N des substrats directs (DOM1, figure 4.55 B) qui varie entre 7.21 et 10.8 µg C/l. Dans cette situation, l'azote est toujours une ressource rare et les bactéries cherchent à conserver cet élément surtout quand le rapport C/N est élevé: les plus basses valeurs du rapport du flux de N₂ sur la respiration (figure 4.63 C) sont toujours associées aux plus hautes valeurs du rapport C/N des substrats directs (figure 4.55 B).

Un autre rapport intéressant, car il a été mesuré expérimentalement par Lancelot & Billen (1985), est le rapport Φ (figure 4.63 D et tableau 3.61). Au cours de la simulation, ce rapport varie entre 0.019 et 0.09 µg N/µg C pour un rapport C/N de DOM1C qui varie entre 7.21 et 10.8 µg C/µg N. La comparaison de nos résultats avec la courbe établie par Lancelot & Billen (1985) (leur figure 14) nous permet de dire que nos résultats concordent très bien avec leurs estimations. Il est normal que ce rapport n'ait pas de valeurs négatives pendant la simulation puisque nous avons constaté qu'il n'y avait pas de compétition entre les bactéries et le phytoplancton pour N₂.

Selon la structure de EcoMod 3, le rendement de croissance en terme de carbone (YC) peut varier entre 0. et 0.4. Pendant la simulation, ce rapport varie entre 0. et 0.298 (figure 4.64 A). D'une part, ce rapport est indépendant de la qualité des substrats de croissance, d'autre part il ne peut varier qu'en fonction de la quantité de substrats présents. Les valeurs que nous obtenons démontrent que les bactéries ont été limitées par les ressources nutritives pendant la simulation du FLEX'76. Le rendement de croissance en terme d'azote (YN) n'est pas calculé de façon explicite dans le modèle mais nous l'avons estimé en calculant le rapport production sur assimilation en terme d'azote. Cependant, ce rendement est particulier dans la mesure où une assimilation de N₂ chez les bactéries est possible et il se peut très bien que ce rendement dépasse une valeur de 1 si une compétition entre le phytoplancton et les bactéries existe. Donc le terme 'rendement' est très mal choisi pour cette variable mais il n'existe apparemment pas d'autre terme plus approprié. Les valeurs de YN sont beaucoup plus variables que celles de YC, elles se situent entre 0.001 et 0.797. YN varie non seulement en fonction de la quantité de substrats présents mais, de plus, cette variable est utilisée pour conserver un rapport C/N constant au niveau des bactéries: elle varie donc en fonction de la qualité des substrats assimilés. En d'autres termes, la bactérie résout le problème de la qualité nutritive de ces substrats en ajustant son flux d'excrétion et son flux d'assimilation de N₂, mais elle ne modifie jamais sa respiration à cette fin tant que N₂ n'est pas limitant. Au niveau des résultats, les plus hautes valeurs de YN interviennent quand la quantité de substrat et leurs rapports C/N sont élevés (figure 4.54 B). IL n'est pas possible, à partir de YN, de savoir si la quantité de nourriture est limitante ou non car cette variable dépend aussi du rapport C/N de DOM1.

Dans la simulation standard, nous avons vu qu'il n'y avait pas de compétition entre le phytoplancton et les bactéries mais nous avons cherché une autre situation pour démontrer cette possibilité. Pour ce faire nous allons à nouveau utiliser la simulation que nous avons réalisée dans l'étude de l'exsudation du phytoplancton (figures 4.67 à 4.61). Les résultats obtenus pour les bactéries dans cette simulation sont présentés par les figures 4.65 et 4.66. En comparant ces résultats avec ceux de la simulation standard, on constate que le flux de N₂ et la respiration ont nettement augmenté car la quantité de nourriture disponible mais aussi la biomasse bactérienne sont plus élevées (figure 4.61 A et C). Dans les deux simulations, les maximums des rapports flux de N₂ sur respiration et Φ interviennent toujours avant les maximums des biomasses bactériennes. Les nouvelles gammes de variations de ces rapports sont respectivement -0.01 à 0.113 $\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$ et -0.006 à 0.099 $\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$. Les valeurs négatives de ces rapports démontrent qu'une compétition existe entre le phytoplancton et les bactéries pour N₂, dans ces conditions. De plus, ces rapports se situent à l'endroit même où les plus hautes valeurs du rapport C/N de DOM1 sont trouvées (figure 4.61 B). Les échelles des figures 4.65 C et D ne sont pas assez précises pour visualiser la compétition et c'est pour cette raison que nous avons réalisé la figure 4.66 A: à partir des valeurs du rapport Φ nous avons décidé de représenter une compétition par du blanc (rapport Φ négatif) et une absence de compétition par du noir (rapport Φ positif ou nul). Il est alors intéressant de comparer cette figure avec la valeur du rapport C/N de DOM1 (figure 4.61 B). Il y a compétition, mais elle est très faible car le flux de N₂ minimal est de -0.1 $\mu\text{g N}/\text{l/j}$ (figure 4.65 A) et, de plus, la biomasse bactérienne est très faible aux moments et aux profondeurs où se situe la compétition (figures 4.61 C). Les valeurs du rendement de croissance YC atteignent un maximum de 0.338 (figure 4.66 B) car la quantité maximale de substrats est plus importante (figures 4.61 A et 4.55 A). La compétition pour N₂ se traduit par une augmentation de YN qui peut alors

dépasser 1 (avec un maximum de 1.091 pendant cette simulation). Une valeur de YN supérieure à 1 signifie que la cellule bactérienne a une autre source d'azote que celle des substrats de croissance (cette autre source est N₂).

En conclusion, il est donc important de souligner les très grandes différences entre les modèles de Fasham & al. (1990) et de Andersen & Rassoulzadegan (1991) d'une part et celui de EcoMod 3 d'autre part. Les premiers montrent que la compétition est un phénomène très courant alors que les résultats de EcoMod 3 suggèrent que cette compétition apparaît très localement et dans des conditions particulières. De nombreuses simulations seront encore nécessaires pour comprendre les conditions et les conséquences de la compétition entre le phytoplancton et les bactéries. D'après EcoMod 3, il paraît évident que les bactéries ont un rôle essentiel au niveau de l'écosystème car leur capacité à régénérer l'ammonium est très importante même quand leur biomasse est faible. De plus cette régénération dépend étroitement de la qualité des substrats et cela nous permet de dire qu'une meilleure description de la dynamique bactérienne doit nécessairement passer par une représentation fine des cycles du carbone et de l'azote au niveau des processus de l'assimilation, de la respiration et de l'excrétion.

4.4.4 Influences sur le zooplancton.

Le zooplancton est lui aussi influencé par la quantité et la qualité de sa ration alimentaire. Dans EcoMod 3, chaque type de zooplancton est en mesure de choisir ces proies en fonction de leurs tailles mais la composition chimique de la nourriture est susceptible de varier selon le temps et la profondeur. Le modèle stoechiométrique que nous utilisons permet aux organismes modélisés de réguler leur métabolisme de telle façon que leurs rapports C/N restent constants face à une ration alimentaire dont la composition est variable. La quantité de nourriture influence directement l'excrétion et la respiration mais ces flux sont également modifiés par la qualité de cette nourriture. Pendant le FLEX'76, Hecq (1982) constatait que le taux respiratoire du zooplancton était élevé en début de période et faible à la fin. La respiration totale était corrélée à la biomasse du zooplancton et elle atteignait une valeur maximale au moment du bloom principale. Malheureusement, peu de travaux ont été effectués sur l'excrétion du zooplancton pendant le FLEX. Nous sommes intéressés à ces deux flux car nous pourrions ainsi connaître la contribution de chaque zooplancton dans la régénération de l'ammonium et voir l'impact de la qualité nutritive de leur nourriture sur ces processus.

Les excréments instantanés du nano- et du microzooplancton sont localement très importantes puisqu'elles atteignent respectivement des valeurs maximales de 5.62 et 8.5 µg N/l (figures 4.67 A et B). L'excrétion de ces deux types de zooplancton dépend étroitement de la distribution de leurs biomasses (figure 4.53 A et B). L'excrétion maximale des bactéries (4.37 µg N/l, figure 4.63), pendant la simulation standard, est légèrement plus faible que celle du nanozoplancton et presque deux fois moins importante que celle du microzooplancton. Le métabolisme des protozoaires est moins élevé que celui des bactéries et ces différences peuvent être expliquées par les valeurs de biomasse de chaque organisme. Pendant la simulation standard, les bactéries, le nano- et le microzooplancton atteignent respectivement des biomasses maximales de 22.8, 25.6 et 49.1 µg C/l. Sachant que les bactéries ont un métabolisme très élevé, il peut paraître surprenant

que l'excrétion maximale des bactéries ne soit pas supérieure à celle du nanozooplancton étant donné que leurs biomasses maximales sont plus ou moins équivalentes. C'est à ce niveau qu'il est possible d'apprécier l'importance de la qualité des substrats assimilés par les bactéries ou ingérés par le nanozooplancton. En effet, nous avons vu que le rapport C/N des substrats directs (figure 4.55 B) était toujours très supérieur à celui des bactéries et que ces organismes avaient tendance, dans ces conditions, à économiser l'azote en diminuant leur excrétion (faible flux de N₂). Dans le cas du nanozooplancton, la situation est tout à fait différente: regardons la figure 4.67 C qui décrit l'évolution du rapport de l'excrétion sur la respiration de ces organismes. L'inverse du rapport C/N du nanozooplancton est égal à 0.22 µg N/µg C (tableau 3.52). Cette valeur est comprise dans la gamme de variation du rapport excrétion/respiration de Z1 qui va de 0.122 à 0.278 µg N/µg C. Ceci signifie que le nanozooplancton ingère une ration alimentaire dont la composition chimique n'est pas très éloignée de sa propre composition. Nous savons par exemple que les bactéries sont des proies de choix pour le nanozooplancton et que le rapport C/N constant de ces proies est très proche de celui du prédateur. C'est pour cette raison qu'au moment du pic de biomasse bactérienne (figure 4.56 D) le rapport excrétion/respiration de Z1 est représentatif du rapport C/N des bactéries (figure 4.67 C). Selon la théorie stoechiométrique que nous utilisons et en fonction des paramètres α_1 et α_2 de Z1 que nous avons choisi (tableau 3.52), l'excrétion augmente quand le rapport C/N diminue (pour un taux d'ingestion constant). La gamme de variation du rapport C/N de la ration alimentaire de Z1 permet à ces organismes d'excréter d'autant plus que ce rapport est faible. Chez les bactéries, les rapports C/N de leurs substrats de croissance sont très élevés et l'excrétion est plus faible. Pendant la simulation standard, une bactérie n'a jamais l'occasion de pouvoir assimiler des substrats directs dont les rapports C/N sont équivalents ou inférieurs à ceux des bactéries.

Les rapports excrétion/respiration sont donc de bons indicateurs de la composition de la ration alimentaire pour le zooplancton (figures 4.67 C et D). Des analyses supplémentaires seront nécessaires pour connaître les compositions exactes de ces rations mais on peut déjà voir que les rapports en question (rapports excrétion/respiration de Z1 et Z2) sont peu influencés par les hauts rapports des diatomées pendant leur phase de déclin, ceci prouve que les diatomées ne sont pas ingérées par le nanozooplancton et qu'elles sont peut être très faiblement ingérées par le microzooplancton. Pour le microzooplancton, l'influence des bactéries est beaucoup moins évidente que celle qui était trouvée pour le nanozooplancton et donc les bactéries doivent être faiblement ingérées par Z2. Au niveau du second bloom qui est majoritairement constitué de nanophytoplancton, les rapports excrétion/respiration de Z1 et Z2 sont influencés par ce type de nourriture.

Les contributions à l'excrétion de l'ammonium par tous les stages de développement de *Oithona similis* et de *Calanus finmarchicus* sont montrées par les figures 4.68 et 4.69. Une augmentation de cette excrétion est généralement observée pour les plus vieux stages de développement qui ont une biomasse plus élevée. L'excrétion est une fonction de l'ingestion et la variation journalière du taux d'ingestion maximal chez les copépodes induit un rythme jour-nuit de l'activité excrétoire de ces organismes. Les stages NI et NII de *Calanus finmarchicus* ne montrent pas une telle variation car ils ne se nourrissent pas. Les productions d'ammonium par les stages de copépode sont beaucoup plus faibles que celles de Z2, Z1 et des bactéries mais ces productions interviennent pendant presque toute la durée de la simulation (surtout chez les vieux stages) alors que celles des

protozoaires et des bactéries surviennent très localement mais de façon importante. L'influence des deux blooms est bien marquée et l'excrétion de chaque stage correspond à la distribution de l'abondance des stages (figure 4.51 et 4.52). Les effets de la migration verticale des stages copépodites au niveau de leurs excréments semblent faibles. L'excrétion est faible quand les individus se trouvent en profondeur car leur taux d'ingestion maximal est plus bas pendant le jour et la quantité de nourriture n'est pas suffisante pour satisfaire leurs besoins. D'autre part, les masses d'eau qui se trouvent sous la thermocline principale sont caractérisées par des températures plus faibles et nous savons qu'elles sont en mesure d'abaisser les taux d'ingestion spécifiques. Ces trois raisons peuvent fournir quelques éléments de réponse pour expliquer le but des migrations verticales car les copépodes ont intérêt de diminuer leur métabolisme de maintenance quand ils ne se nourrissent pas.

Le microzooplancton excrète donc la plus grande quantité d'ammonium, et il est suivi par le nanozooplancton, puis par les bactéries et enfin par les copépodes. Cependant, l'excrétion de ces différents organismes ne survient aux mêmes moments et aux mêmes profondeurs. La plupart des organismes excrètent essentiellement dans la couche 0-30 m mais pour les vieux stages de *Calanus finmarchicus*, cette excrétion peut intervenir plus profondément et jusqu'à 70 m surtout pendant la phase de déclin du bloom principal. L'accumulation de l'ammonium dans les zones profondes résulte avant tout de l'activité des bactéries et peut-être des protozoaires.

Les rapports excrétion/respiration ont aussi été calculés pour tous les stages des copépodes (figures 4.70 et 4.71) sauf pour les stages NI et NII de *Calanus finmarchicus* car ces stages sont toujours caractérisés par un métabolisme de maintenance et leurs rapports excrétion/respiration sont constants et égaux à $0.18 \mu\text{g N}/\mu\text{g C}$ (inverse de leur rapport C/N, tableau 3.52). Les rapports des plus vieux stages sont très influencés par le bloom des diatomées ce qui indique une nette préférence des copépodites pour ce type de proies qui ont des tailles élevées. Plus les stages sont jeunes, moins l'influence du bloom principal est marquée mais plus l'influence du second bloom est importante ce qui indique une modification des habitudes nutritives des copépodes au cours de leur croissance et en fonction des proies disponibles.

Les 3 plus vieux stages de *Oithona similis* (figure 4.70) ont, à peu près, des rapports similaires pendant la simulation car ces stages de développement ont exactement les mêmes courbes d'efficacité de capture et les petites différences proviennent des taux d'ingestion qui ne sont pas égaux. La même remarque peut être faite pour les cinq premiers stages de *Calanus finmarchicus*. D'après les résultats du modèle, la gamme des rapports comprend toujours la valeur de l'inverse du rapport C/N d'un stage mais ces gammes sont très larges surtout chez les plus vieux stages. Par exemple, ce rapport est compris entre 0.069 et 0.356 pour le stage CVI de *Oithona similis*, gamme beaucoup plus large que celles du nano- et du microzooplancton (figures 4.67 C et D). Pour les jeunes stages de copépode, cette gamme est plus réduite et elle se rapproche de celles des protozoaires, en étant même parfois plus étroite (plus jeunes stages de *Oithona similis*).

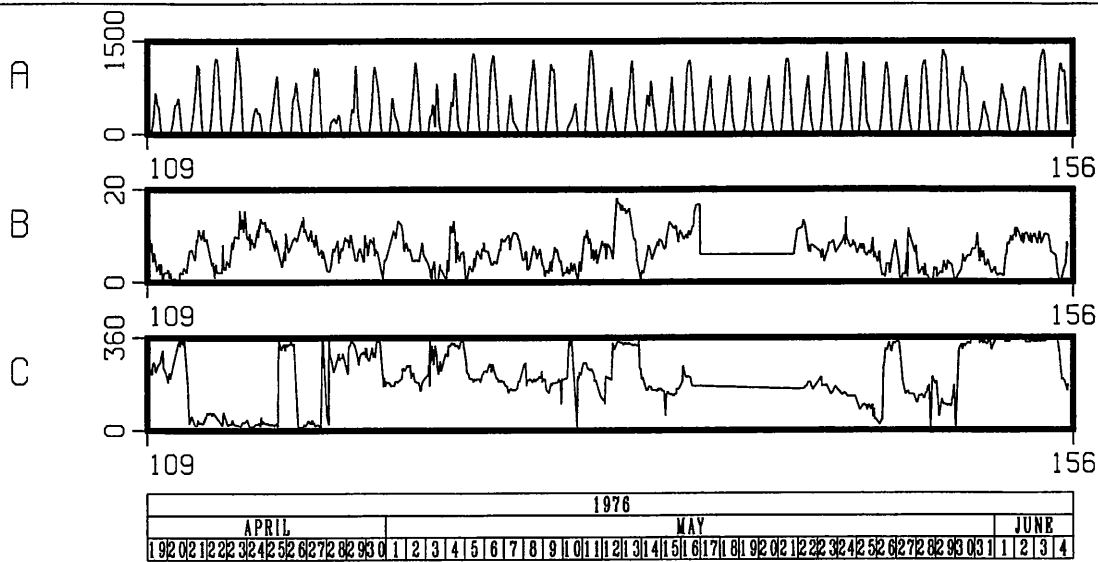
Selon le modèle, plus un organisme est de taille importante plus le nombre de ses proies potentielles est grand et donc plus le rapport C/N de la ration est susceptible de varier. Nos copépodes auraient donc plutôt tendance à adopter une stratégie qui leur permettrait de supporter une grande variabilité de la qualité nutritive de leur ration alimentaire: cela signifie que les valeurs

de α_1 et de α_2 doivent respectivement se rapprocher de 0 et 1 (notre organisme 'suicidaire'). Pour les organismes qui ont une gamme de variation étroite de leur rapport excrétion/respiration, l'avantage serait de pouvoir maximiser leur production en ayant des paramètres α_1 et α_2 respectivement proches de 1 et 0 (notre organisme 'économe'). On peut donc voir, encore une fois, l'énorme importance de la qualité nutritive des substrats de croissance qui modifie la réponse métabolique des organismes, mais aussi de façon substantielle leur rôle au sein de l'écosystème car les flux d'excrétion, très variables, influencent directement la croissance du phytoplancton. Nous avons vu que l'excrétion intervenait surtout quand la concentration de nourriture était importante et donc le zooplancton stimule directement la croissance du phytoplancton, en lui fournissant un nutriment essentiel, à l'endroit même où le grazing est maximal.

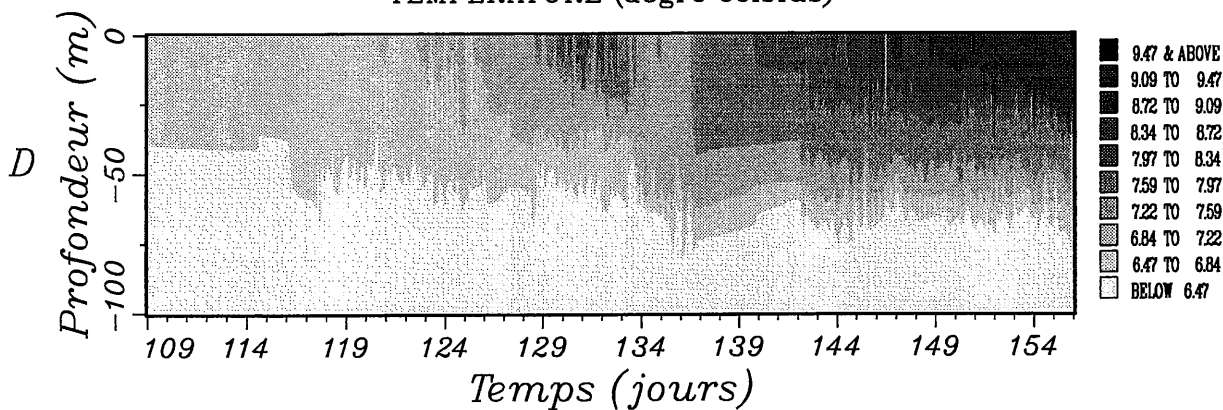
Résultats du modèle physique.

FIGURE 4.1

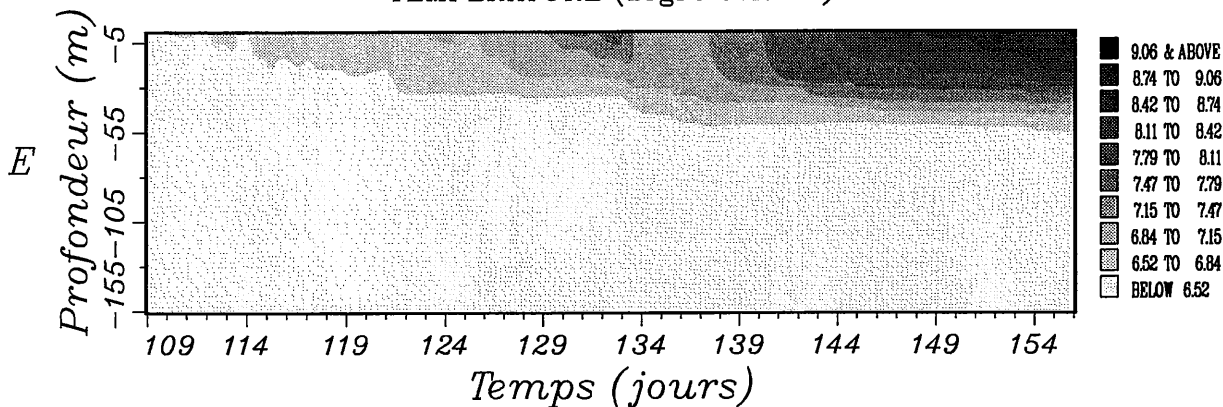
- A: Eclairement de surface I_0 ($\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$). Les données ont été fournies par Mommaerts (1981).
- B: Vitesse du vent à 10 mètres au-dessus de la surface (m/s). FLEX Atlas.
- C: Direction du vent à 10 mètres au-dessus de la surface (degrés). FLEX Atlas.
- D: Température mesurée dans la colonne d'eau ($^{\circ}\text{C}$). Les données ont été fournies par le D.O.D de Hambourg.
- E: Température simulée dans la colonne d'eau ($^{\circ}\text{C}$) par le modèle du Dr. E. Delhez (GHER). Notez le changement de l'échelle verticale entre D et E.
- F: Coefficient de diffusion turbulente verticale simulé (m^2/j) par le modèle du Dr. E. Delhez (GHER).



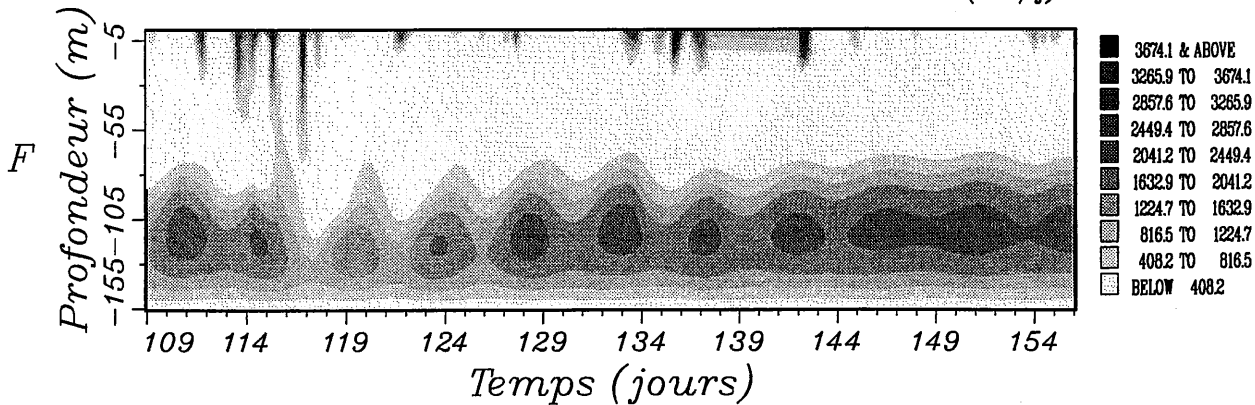
TEMPERATURE (degree Celsius)



TEMPERATURE (degree Celsius)



COEFFICIENT DE DIFFUSION TURBULENTE VERTICALE (m²/j)



***Résultats de EcoMod 1
(simulation standard).***

FIGURE 4.2

A: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m de la somme des concentrations des nitrates, des nitrites et de l'ammonium (mmol N/m^2). Ces valeurs ont été obtenues en utilisant une méthode de reconstruction des champs de données avec le modèle de Brasseur (1991, 1994), à partir des figures 2.7 et 2.9.

B: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations simulées de N (mmol N/m^2).

FIGURE 4.3

A: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations de silicates (mmol SI/m^2). Ces valeurs ont été obtenues en utilisant une méthode de reconstruction des champs de données avec le modèle de Brasseur (1991, 1994), à partir de la figure 2.8.

B: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations simulées de SI (mmol SI/m^2).

FIGURE 4.4

A: Concentrations moyennes estimées du phytocarbone dans la couche de mélange ($\mu\text{g C/l}$). Les données ont été digitalisées à partir de la figure 2.13 (Brockmann & al., 1983).

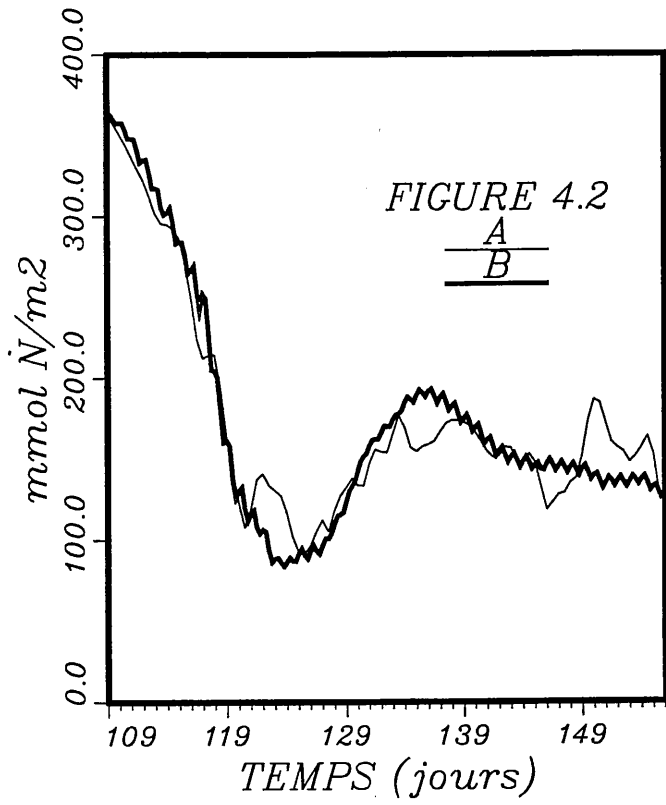
B: Concentrations moyennes simulées du phytocarbone dans la couche 0-50 m ($\mu\text{g C/l}$).

FIGURE 4.5

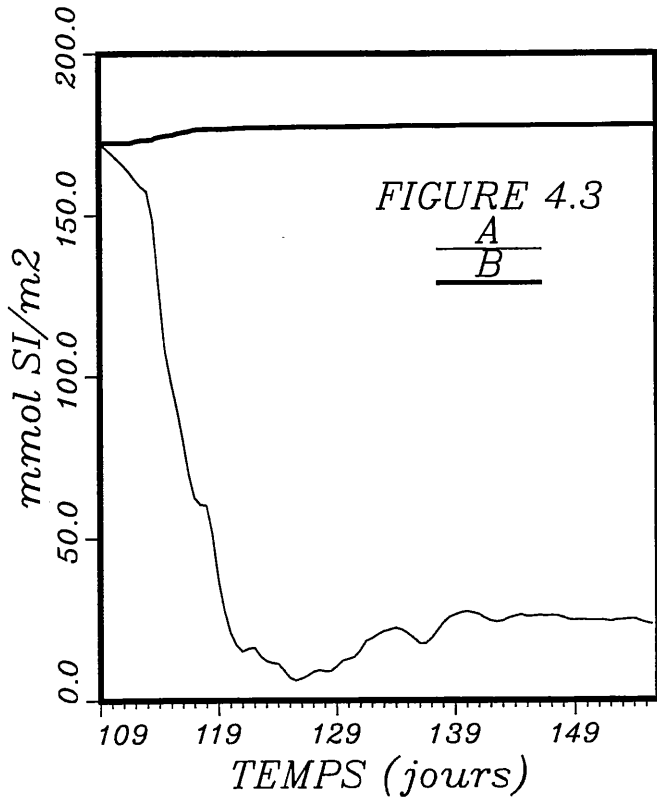
A: Biomasses intégrées de *Calanus finmarchicus* et *Oithona similis* sur la couche 0-150 m (g C/m^2). Les abondances intégrées des différents stages de développement (NI à CVI) ont été converties en biomasses en utilisant les poids moyens de chaque stage (Carte de EcoMod 3). Les abondances intégrées ont été digitalisées à partir de la figure 2.37 (Krause & Trahms, 1983).

B: Biomasses intégrées et simulées de Z sur la couche 0-150 m (g C/m^2).

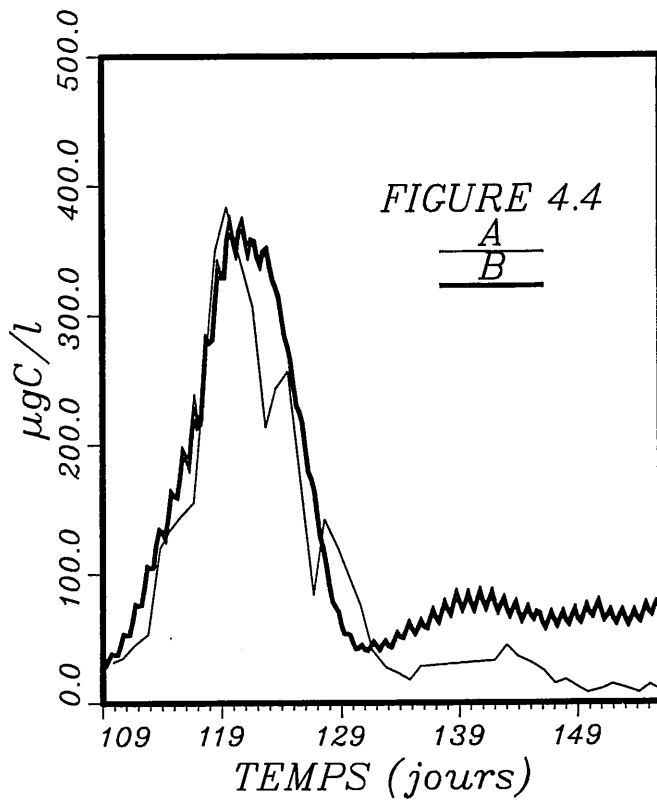
N nitrates+nitrites+ammonium



SI silicates



P phytoplankton



Z zooplankton

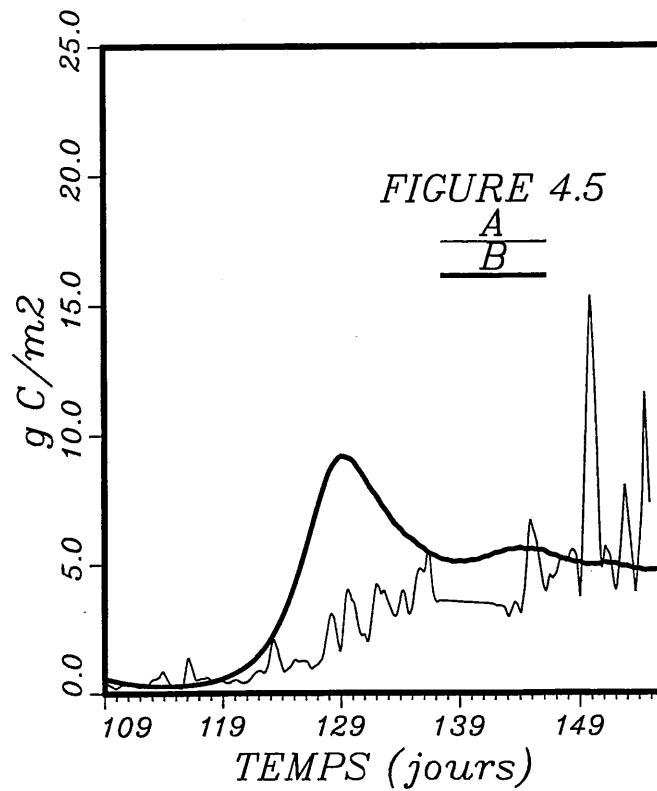


FIGURE 4.6

- A: Concentrations intégrées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-50 m (mg Chl a /m²). Les données ont été digitalisées à partir de la figure 5a de Radach & al. (1980).
- B: Concentrations intégrées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-100 m (mg Chl a /m²). Les données ont été digitalisées à partir de la figure 6a de Radach & al. (1980).
- C: Concentrations intégrées et simulées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-50 m (mg Chl a /m²).
- D: Concentrations intégrées et simulées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-100 m (mg Chl a /m²).

FIGURE 4.7

- A: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m (mg C/m²/j). Les données proviennent du METEOR et elles ont été rassemblées par Mommaerts. FLEX Atlas.
- B: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m (mg C/m²/j). Les données proviennent de l'EXPLORER/J. MURRAY et elles ont été rassemblées par Mommaerts. FLEX Atlas.
- C: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m (mg C/m²/j). Les données proviennent du MECHELEN et elles ont été rassemblées par Mommaerts. FLEX Atlas.
- D: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m (mg C/m²/j). Les données proviennent de l'AURELIA et elles ont été rassemblées par Mommaerts. FLEX Atlas.
- E: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m (mg C/m²/j). Mommaerts. FLEX Atlas
- F: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m (mg C/m²/j). Les données sont de Weigel & Hagmeier (données non publiées).
- G: Production primaire brute simulée et intégrée sur toute la colonne d'eau (mg C/m²/j).

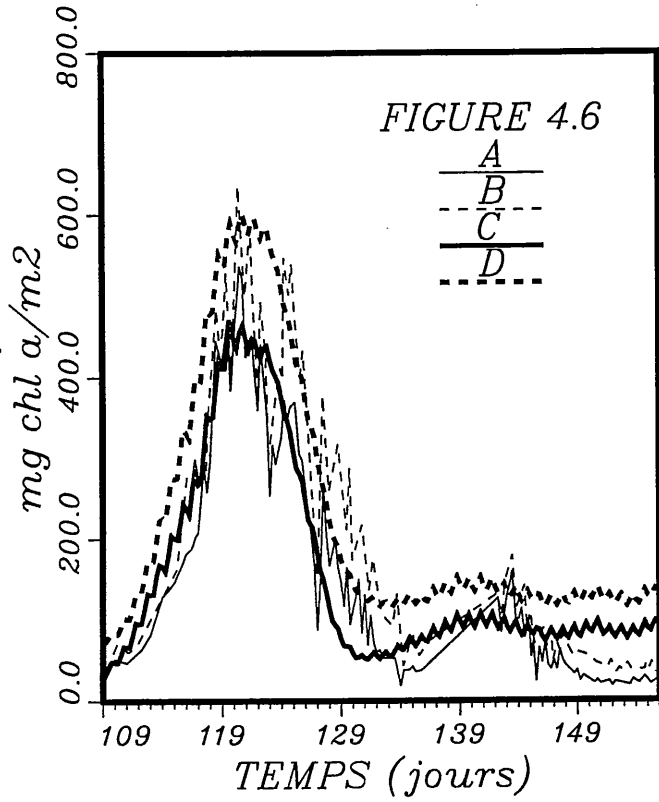
FIGURE 4.8

- A: Production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m²) et calculée par Mommaerts (1981).
- B: Production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m²) et extrapolée à partir des données de Weigel & Hagmeier (données non publiées).
- C: Production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m²). Les données proviennent de Weichart (1980).
- D: Production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m²) et calculée par le modèle de production primaire de Radach & al. (1984).
- E: Production primaire brute simulée et cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m²).

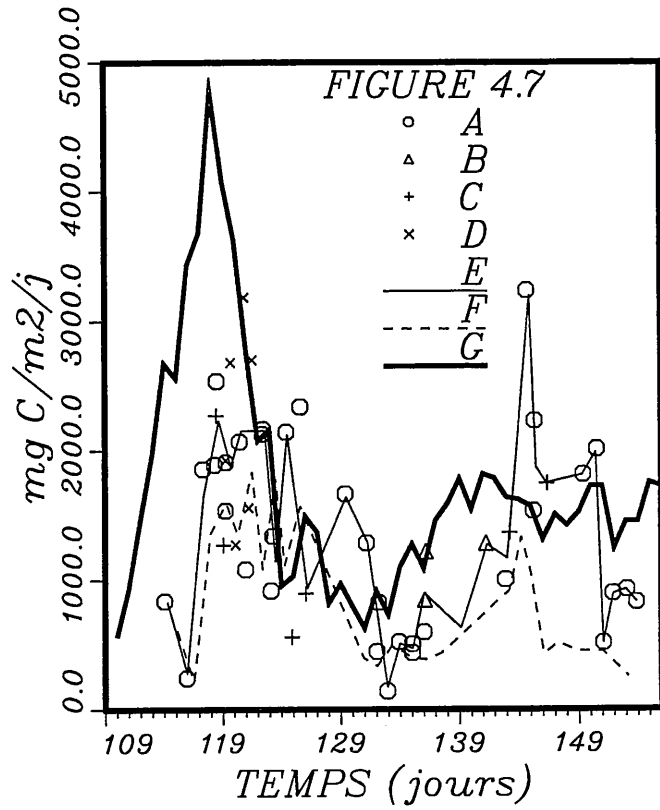
FIGURE 4.9

- A: Capacité de grazing cumulée sur le temps et la profondeur (0-100 m) (g C/m²) et calculée par l'approche de la filtration (formule (10) de Radach & al., 1984).
- B: Capacité de grazing cumulée sur le temps et la profondeur (0-100 m) (g C/m²) et calculée par l'approche de la biomasse en considérant un besoin nutritif minimal de 10% du poids corporel (formule (9) de Radach & al., 1984).
- C: Capacité de grazing cumulée sur le temps et la profondeur (0-100 m) (g C/m²) et calculée par l'approche du rythme jour/nuit (formule (16) de Radach & al., 1984).
- D: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²).

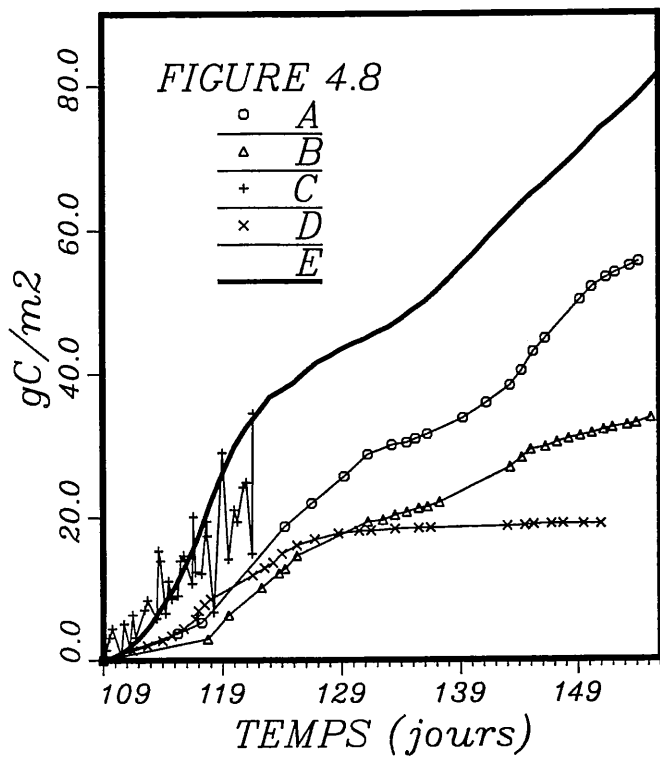
CHLOROPHYLLE α



PRODUCTION PRIMAIRE



PRODUCTION PRIMAIRE CUMULEE



GRAZING CUMULE

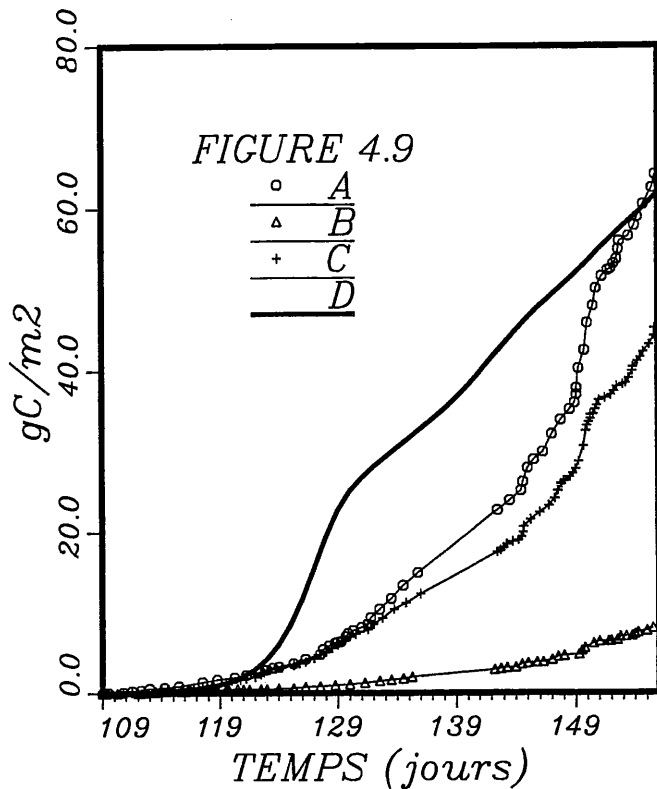
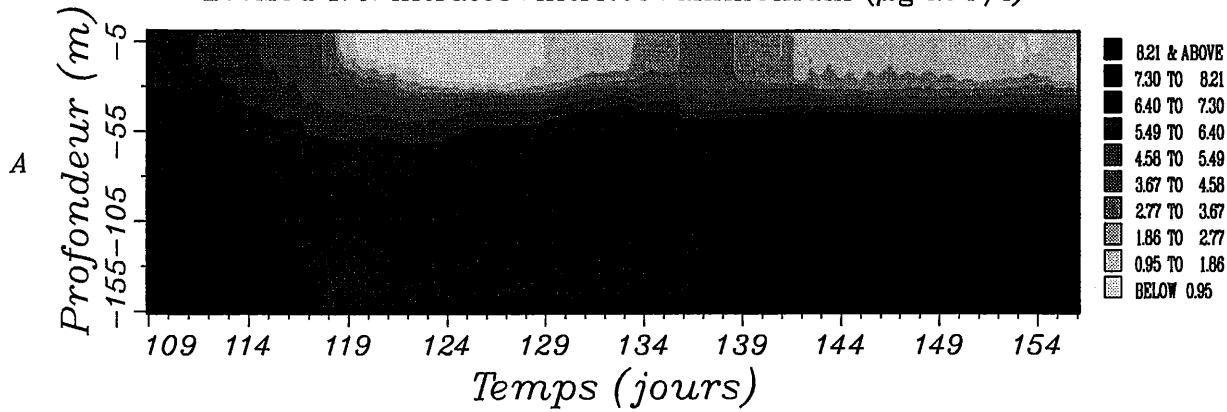


FIGURE 4.10

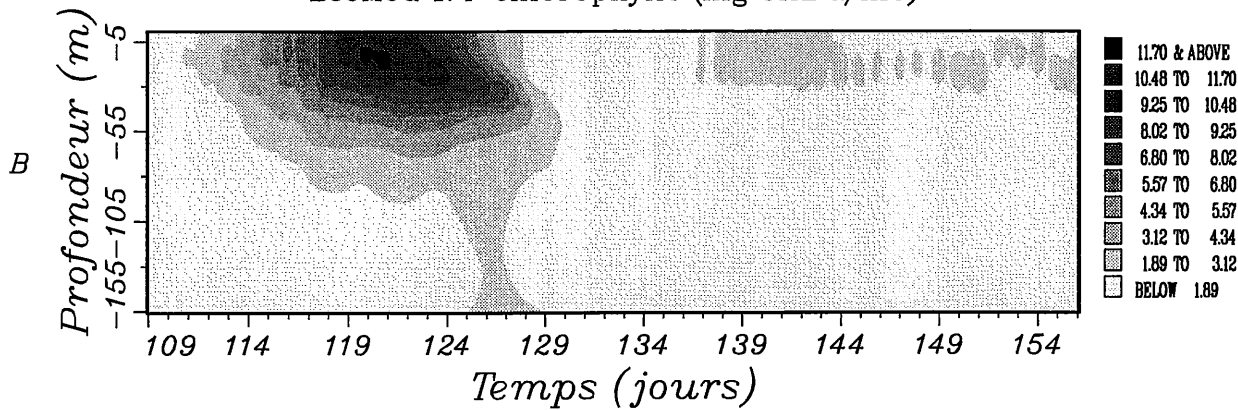
- A:** Concentrations de N (nitrates+nitrites+ammonium) ($\mu\text{g at N/l}$) calculées par EcoMod 1.
- B:** Concentrations de la Chlorophylle a (mg Chl a/m^3) calculées par EcoMod 1.
- C:** Concentrations de Z (zooplancton) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod1.
- D:** Concentrations de M (matières organiques particulaires détritiques) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 1.

1976																																	
APRIL															MAY											JUNE							
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

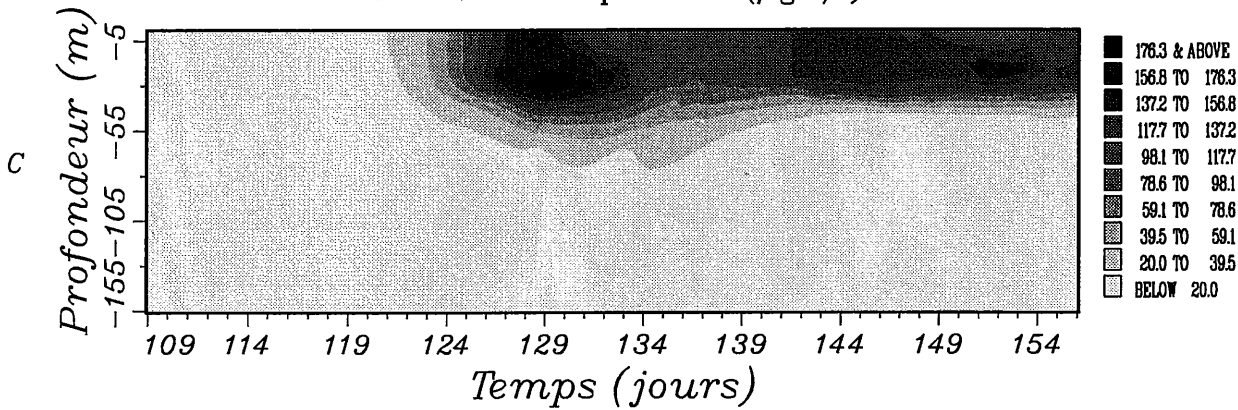
EcoMod 1: N nitrates+nitrites+ammonium (μg at N/l)



EcoMod 1: P chlorophylle (mg CHL a/m³)



EcoMod 1: Z zooplancton (μg C/l)



EcoMod 1: M matiere organique particulaire (μg C/l)

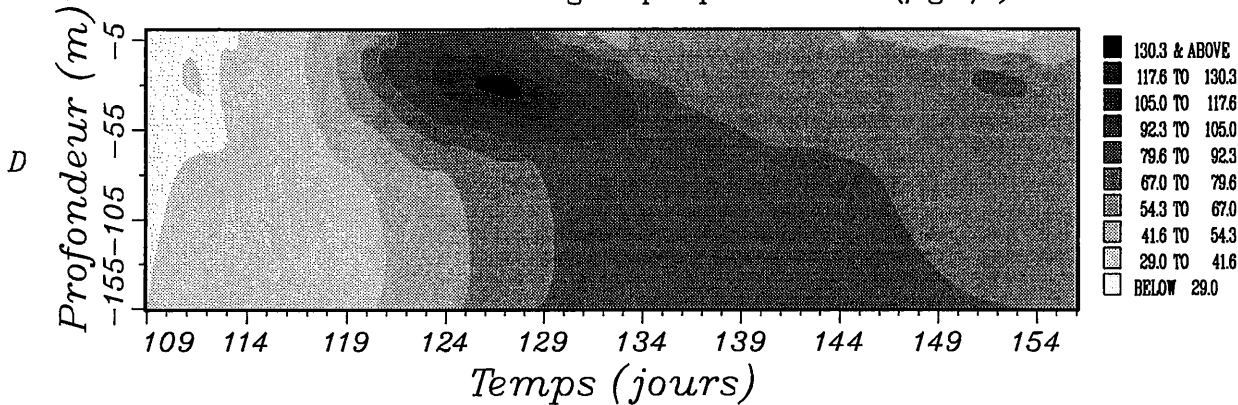
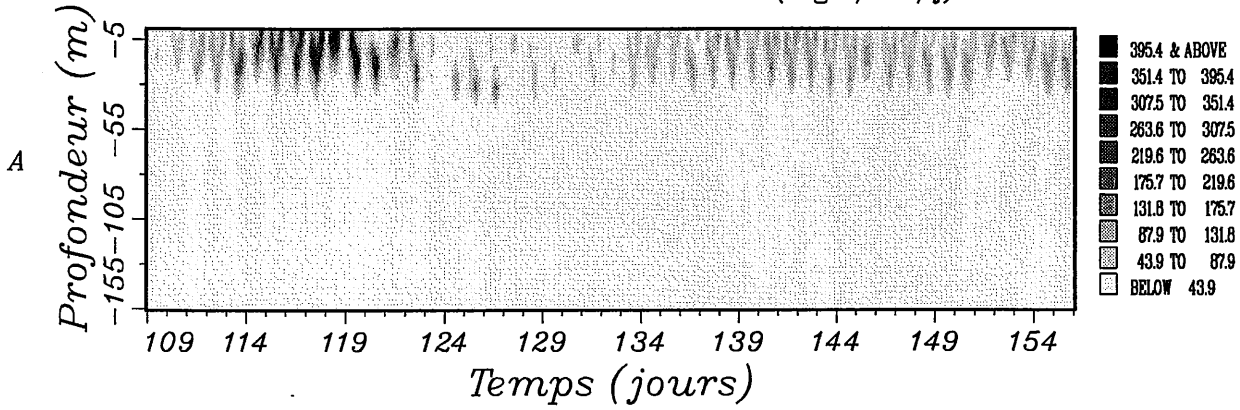


FIGURE 4.11

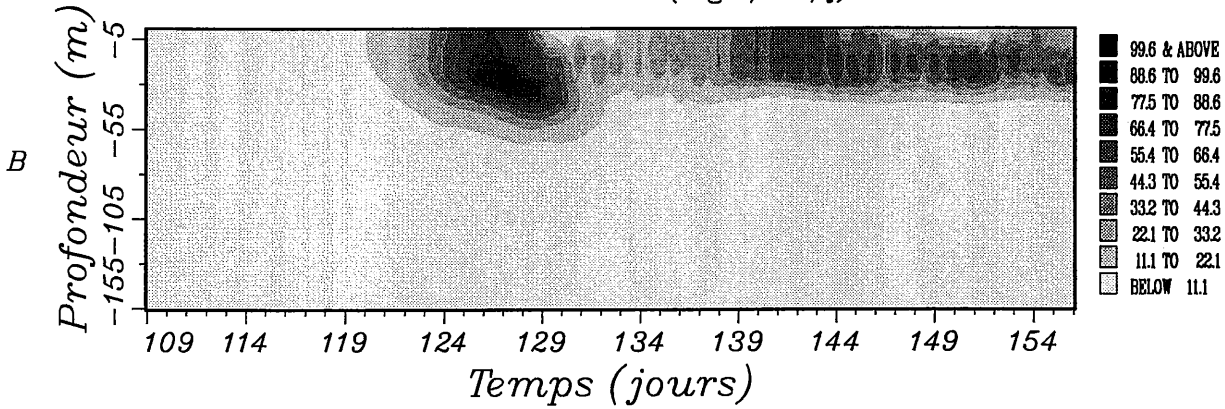
- A:** Production primaire brute instantanée (mg C/m³/j) calculée par EcoMod 1.
- B:** Grazing instantané du zooplancton (mg C/m³/j) calculé par EcoMod 1.
- C:** Concentrations du carbone organique particulaire (µg C/l) calculées par EcoMod1.

1976																																	
APRIL															MAY															JUNE			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

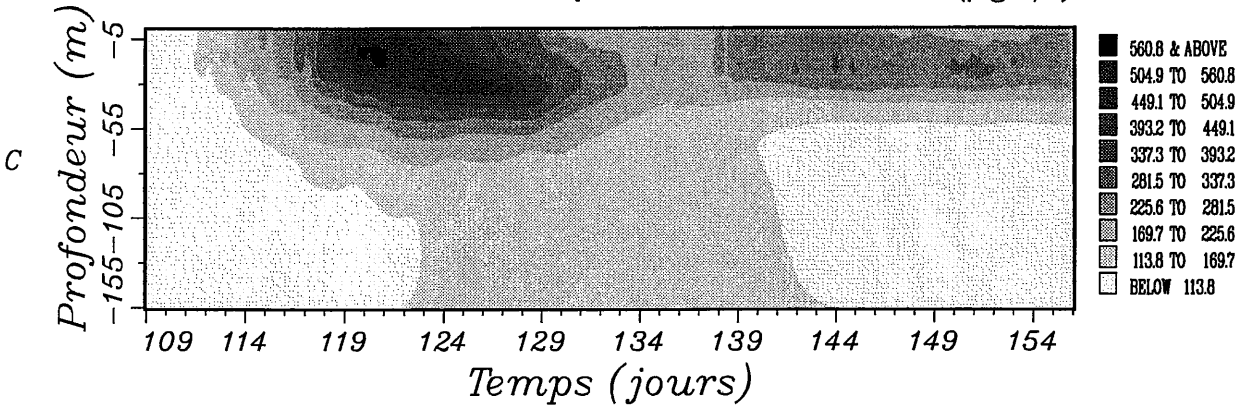
EcoMod 1: PRODUCTION PRIMAIRE (mg C/m³/j)



EcoMod 1: GRAZING (mg C/m³/j)



EcoMod 1: CARBONE ORGANIQUE PARTICULAIRE TOTAL (μg C/l)



***Résultats de EcoMod 2
(simulation standard).***

FIGURE 4.12

A: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m de la somme des concentrations des nitrates et des nitrites (mmol N/m^2). Les données ont été digitalisées par Radach & al. (1994).

B: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations simulées de N1 (mmol N/m^2).

FIGURE 4.13

A: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m de la concentration d'ammonium (mmol N/m^2). Les données ont été digitalisées par Radach & al. (1994).

B: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations simulées de N2 (mmol N/m^2).

FIGURE 4.14

A: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations de silicates (mmol SI/m^2). Ces valeurs ont été obtenues en utilisant une méthode de reconstruction des champs de données avec le modèle de Brasseur (1991, 1994), à partir de la figure 2.8.

B: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations simulées de SI (mmol SI/m^2).

FIGURE 4.15

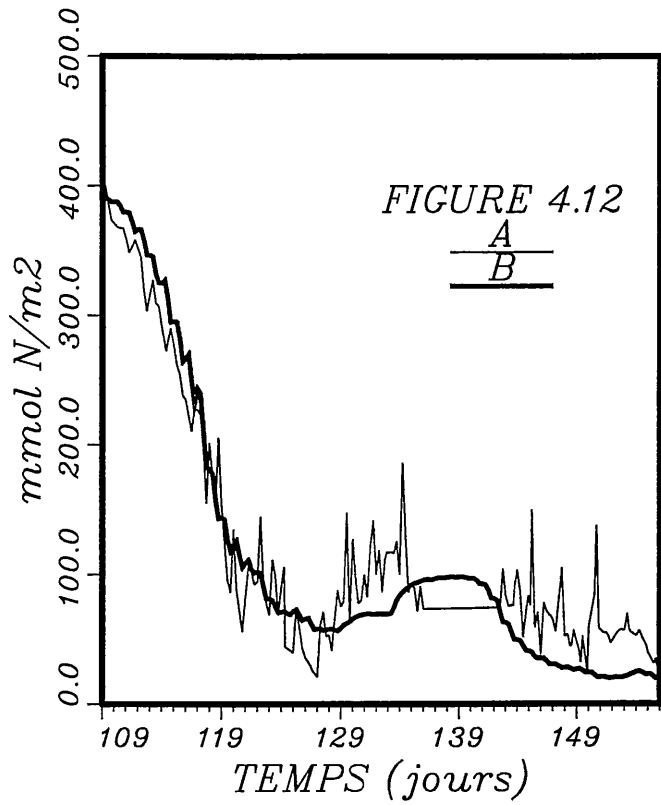
A: Concentrations intégrées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-50 m (mg Chl a /m^2). Les données ont été digitalisées à partir de la figure 5a de Radach & al. (1980).

B: Concentrations intégrées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-100 m (mg Chl a /m^2). Les données ont été digitalisées à partir de la figure 6a de Radach & al. (1980).

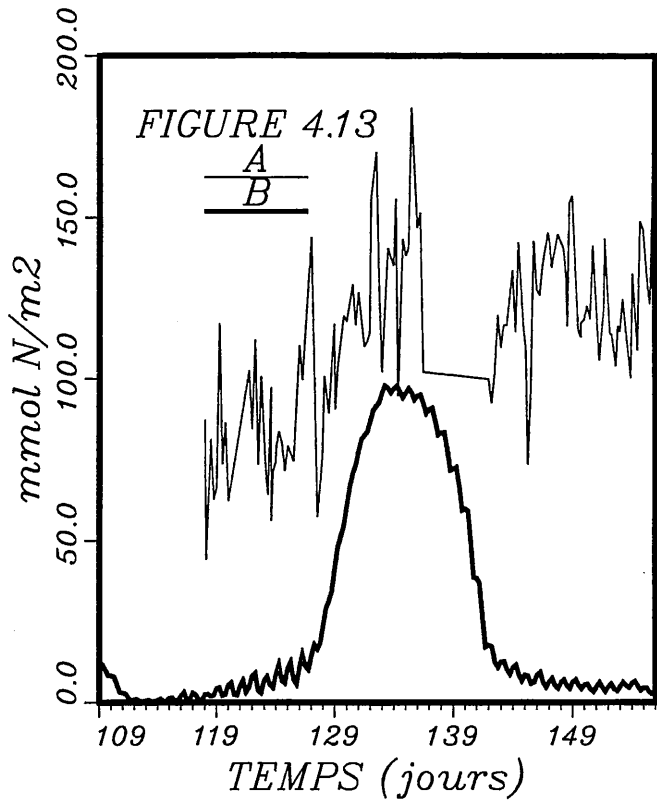
C: Concentrations intégrées et simulées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-50 m (mg Chl a /m^2).

D: Concentrations intégrées et simulées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-100 m (mg Chl a /m^2).

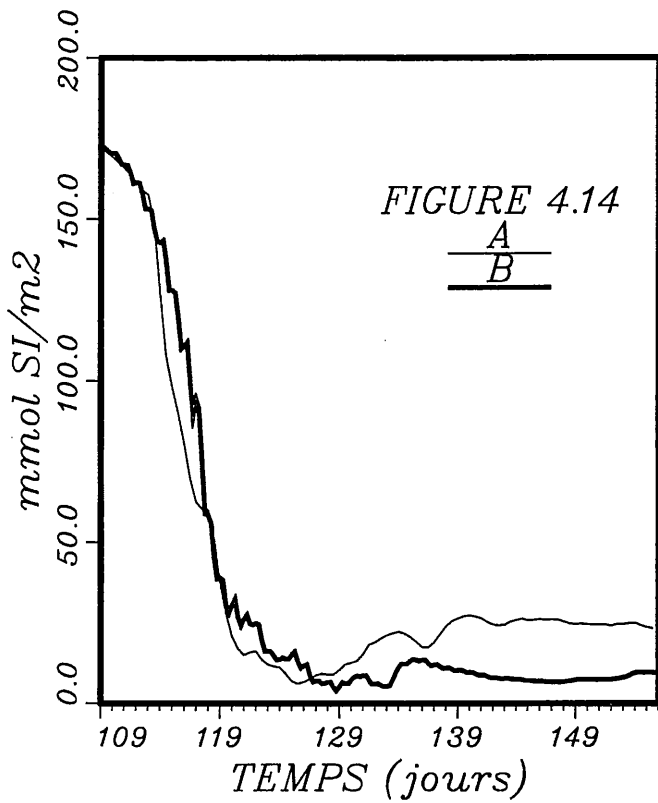
N1 nitrates+nitrites



N2 ammonium



SI silicates



CHLOROPHYLLE a

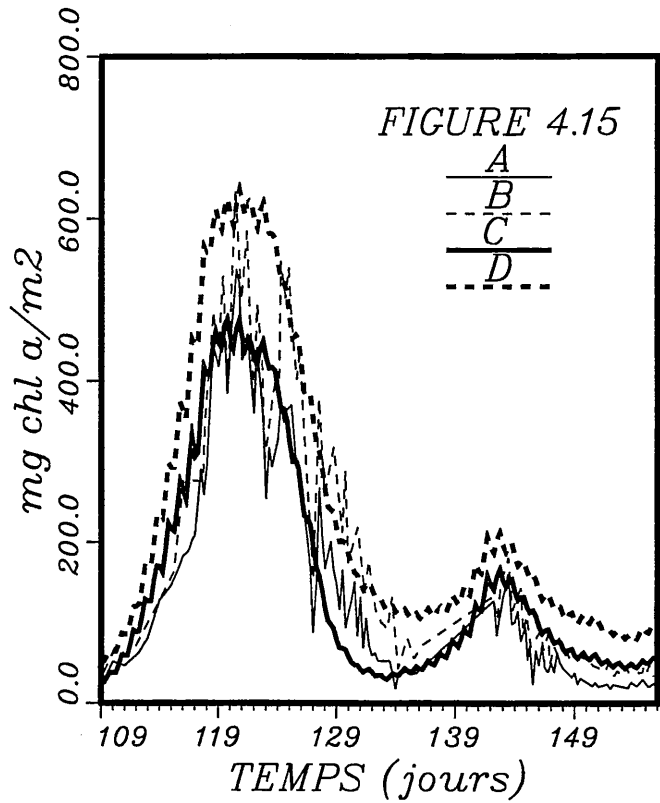


FIGURE 4.16

A: Concentrations moyennes estimées du phytocarbone dans la couche de mélange ($\mu\text{g C/l}$). Les données ont été digitalisées à partir de la figure 2.13 (Brockmann & al., 1983).

B: Concentrations moyennes simulées du phytocarbone dans la couche 0-50 m ($\mu\text{g C/l}$).

FIGURE 4.17

A: Production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m^2) et calculée par Mommaerts (1981).

B: Production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m^2) et extrapolée à partir des données de Weigel & Hagmeier (données non publiées).

C: Production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m^2). Les données proviennent de Weichart (1980).

D: Production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m^2) et calculée par le modèle de production primaire de Radach & al. (1984).

E: Production primaire brute simulée et cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m^2).

FIGURE 4.18

A: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$). Les données proviennent du METEOR et elles ont été rassemblées par Mommaerts. FLEX Atlas.

B: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$). Les données proviennent de l'EXPLORER/J. MURRAY et elles ont été rassemblées par Mommaerts. FLEX Atlas.

C: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$). Les données proviennent du MECHELEN et elles ont été rassemblées par Mommaerts. FLEX Atlas.

D: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$). Les données proviennent de l'AURELIA et elles ont été rassemblées par Mommaerts. FLEX Atlas.

E: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$). Mommaerts. FLEX Atlas

F: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$). Les données sont de Weigel & Hagmeier (données non publiées).

G: Production primaire brute simulée et intégrée sur toute la colonne d'eau ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$).

FIGURE 4.19

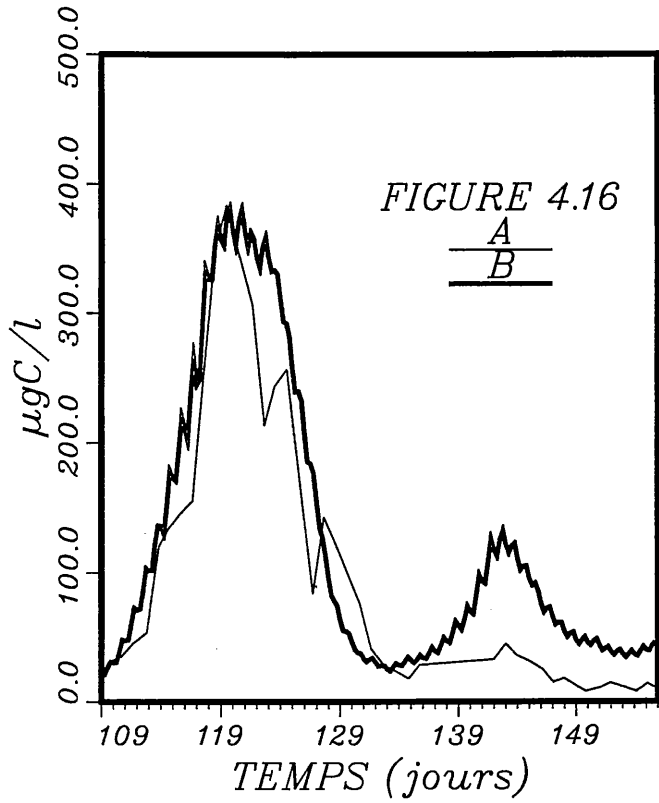
A: Production primaire brute simulée ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$) pour le picophytoplancton (P1).

B: Production primaire brute simulée ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$) pour le nanophytoplancton (P2).

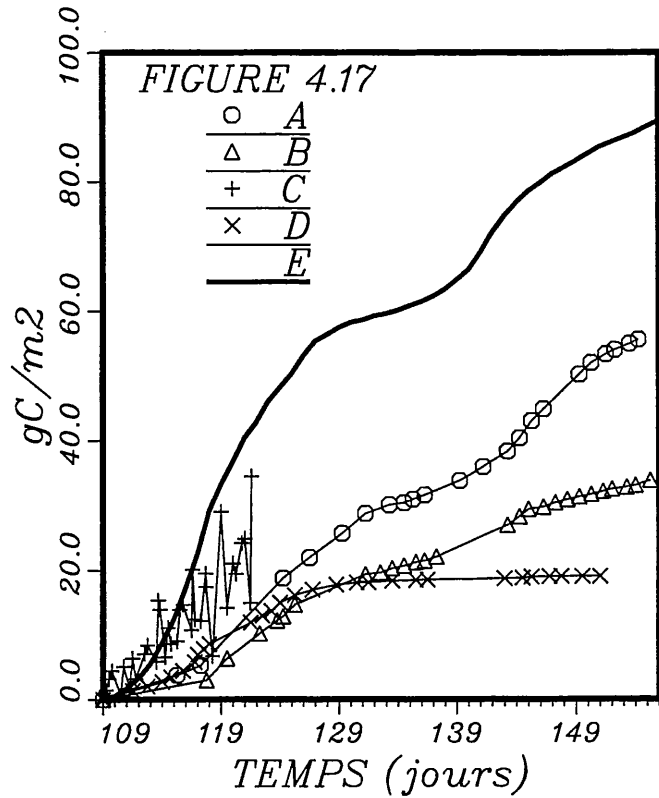
C: Production primaire brute simulée ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$) pour les dinoflagellés (P3).

D: Production primaire brute simulée ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$) pour les diatomées (P4).

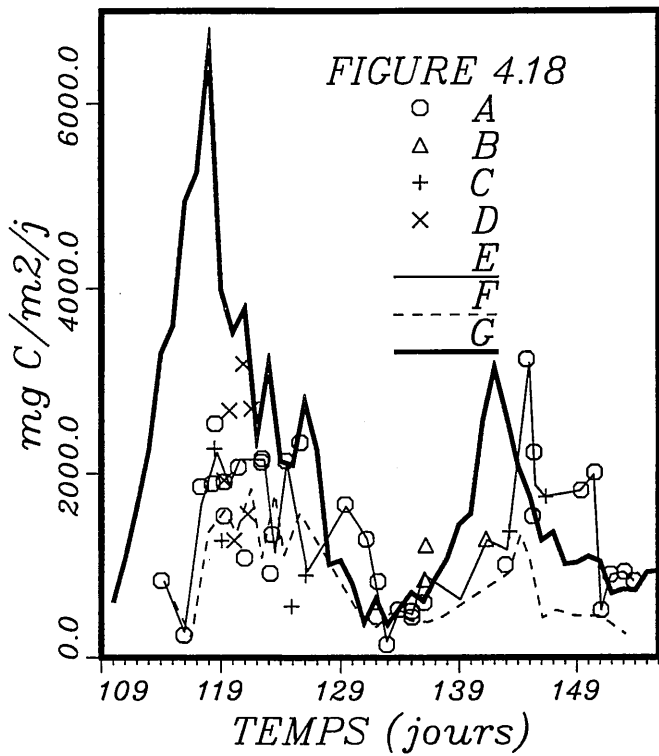
PHYTOPLANKTON



PRODUCTION PRIMAIRE CUMULEE



PRODUCTION PRIMAIRE



PRODUCTION PRIMAIRE

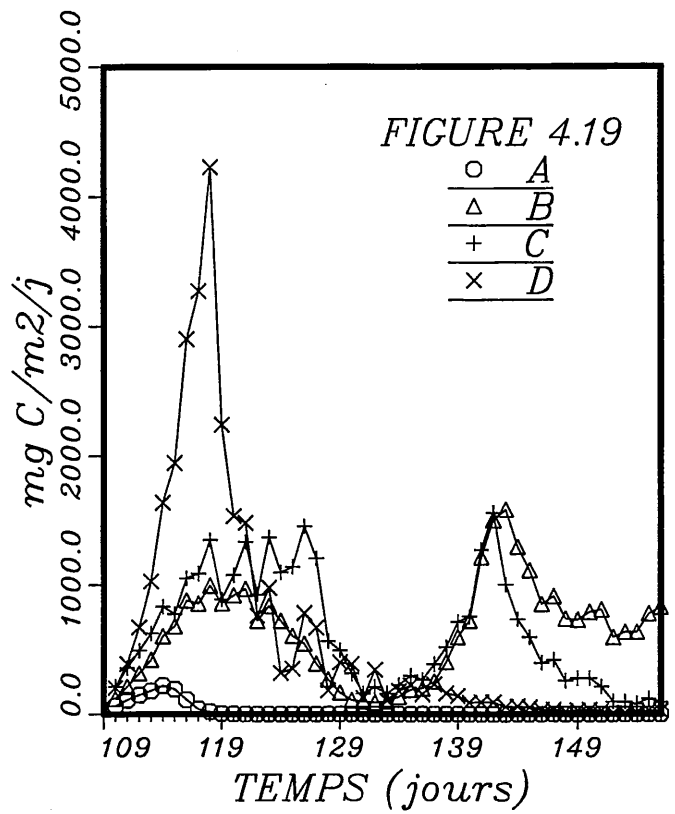


FIGURE 4.20

A: Biomasses intégrées de *Oithona similis* sur la couche 0-150 m (g C/m^2). Les abondances intégrées des différents stages de développement (NI à CVI) ont été converties en biomasses en utilisant les poids moyens de chaque stage (Carte de EcoMod 3). Les abondances intégrées ont été digitalisées à partir de la figure 2.37 (Krause & Trahms, 1983).

B: Biomasses intégrées de *Calanus finmarchicus* sur la couche 0-150 m (g C/m^2). Les abondances intégrées des différents stages de développement (NI à CVI) ont été converties en biomasse en utilisant les poids moyens de chaque stage (Carte de EcoMod 3). Les abondances intégrées ont été digitalisées à partir de la figure 2.37 (Krause & Trahms, 1983).

C: Biomasses intégrées et simulées de OS (*Oithona similis*) sur la couche 0-150 m (g C/m^2).

D: Biomasses intégrées et simulées de CF (*Calanus finmarchicus*) sur la couche 0-150 m (g C/m^2).

FIGURE 4.21

A: Capacité de grazing cumulée sur le temps et la profondeur (0-100 m) (g C/m^2) et calculée par l'approche de la filtration (formule (10) de Radach & al., 1984).

B: Capacité de grazing cumulée sur le temps et la profondeur (0-100 m) (g C/m^2) et calculée par l'approche de la biomasse en considérant un besoin nutritif minimal de 10% du poids corporel (formule (9) de Radach & al., 1984).

C: Capacité de grazing cumulée sur le temps et la profondeur (0-100 m) (g C/m^2) et calculée par l'approche du rythme jour/nuit (formule (16) de Radach & al., 1984).

D: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour tout le zooplancton.

FIGURE 4.22

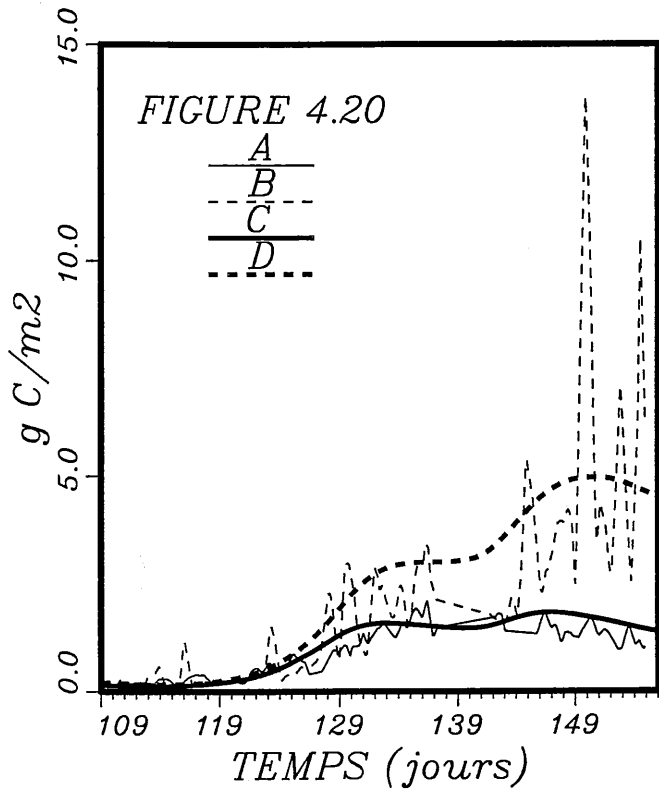
A: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour Z1 (nanozooplancton).

B: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour Z2 (microzooplancton).

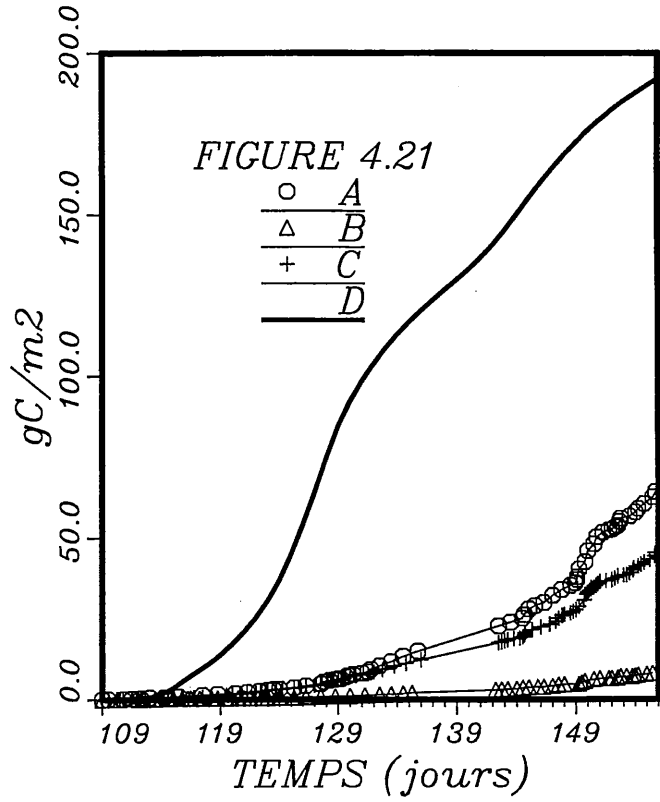
C: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour OS (*Oithona similis*).

D: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour CF (*Calanus finmarchicus*).

COPEPODES



GRAZING CUMULE



GRAZING CUMULE

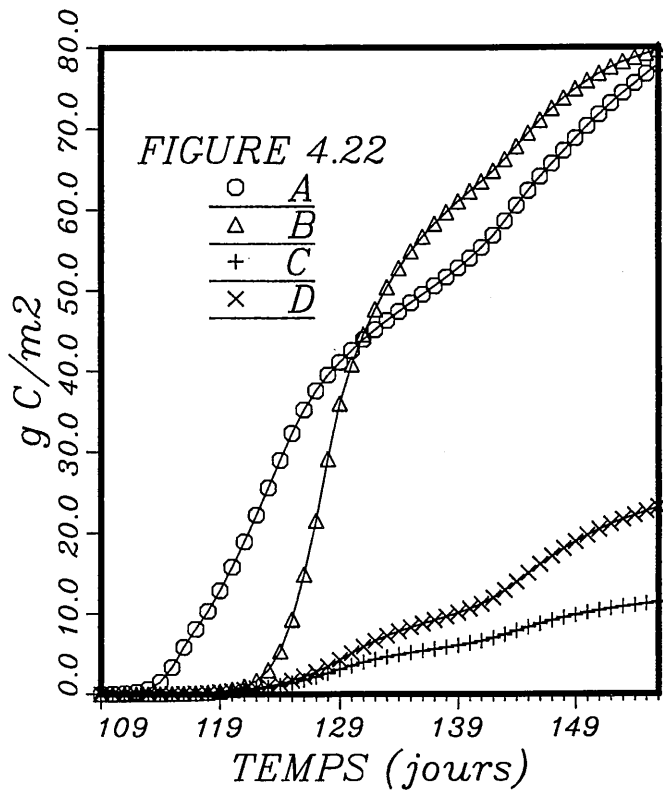
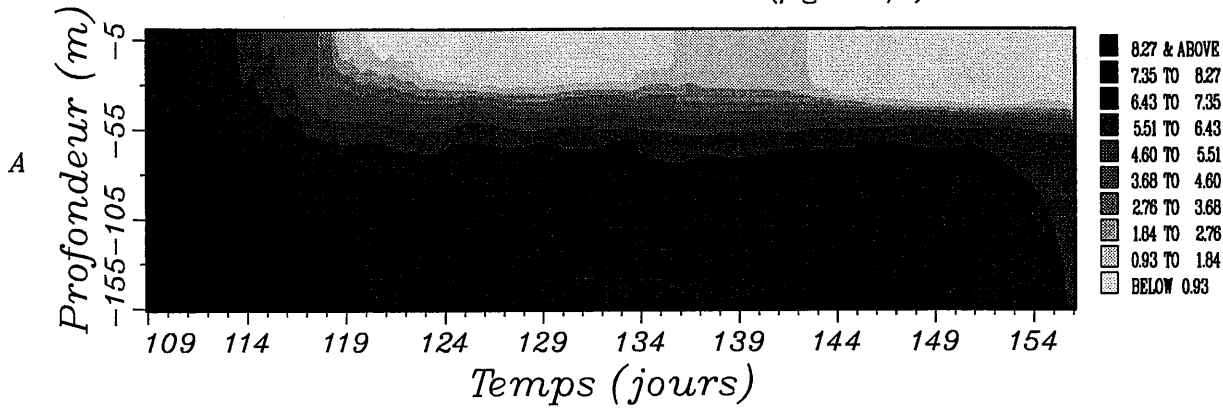


FIGURE 4.23

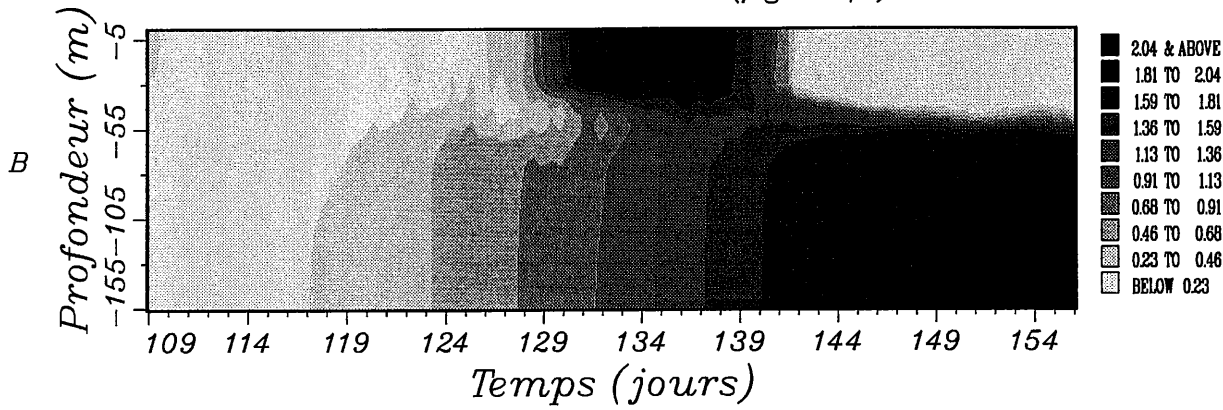
- A:** Concentrations de N1 (nitrates+nitrites) ($\mu\text{g at N/l}$) calculées par EcoMod 2.
- B:** Concentrations de N2 (ammonium) ($\mu\text{g at N/l}$) calculées par EcoMod 2.
- C:** Concentrations de SI (silicates) ($\mu\text{g at SI/l}$) calculées par EcoMod 2.
- D:** Concentrations de Chlorophylle a (mg Chl a/m^3) calculées par EcoMod 2.

1976																																	
APRIL							MAY							JUNE																			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

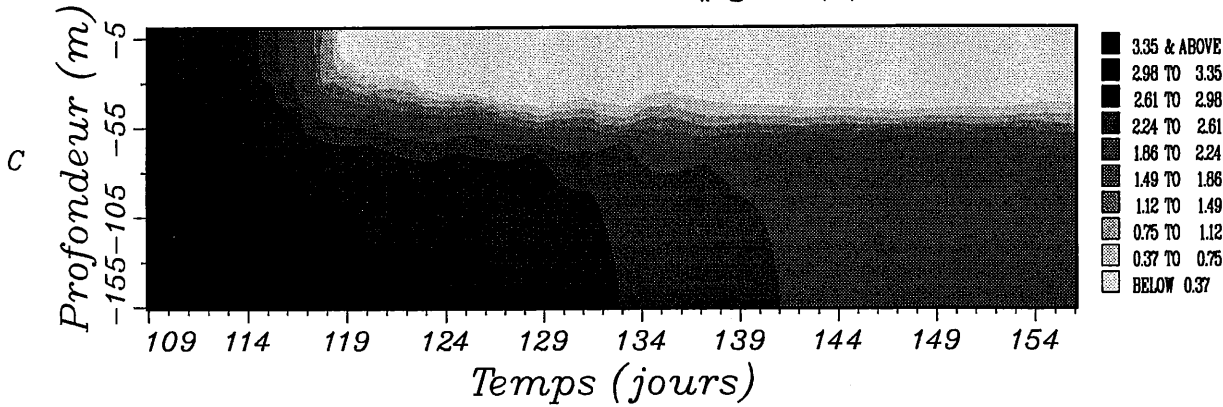
EcoMod 2: N1 nitrates+nitrites ($\mu\text{g at N/l}$)



EcoMod 2: N2 ammonium ($\mu\text{g at N/l}$)



EcoMod 2: SI silicates ($\mu\text{g at SI/l}$)



EcoMod 2: Chlorophylle (mg chl a/m³)

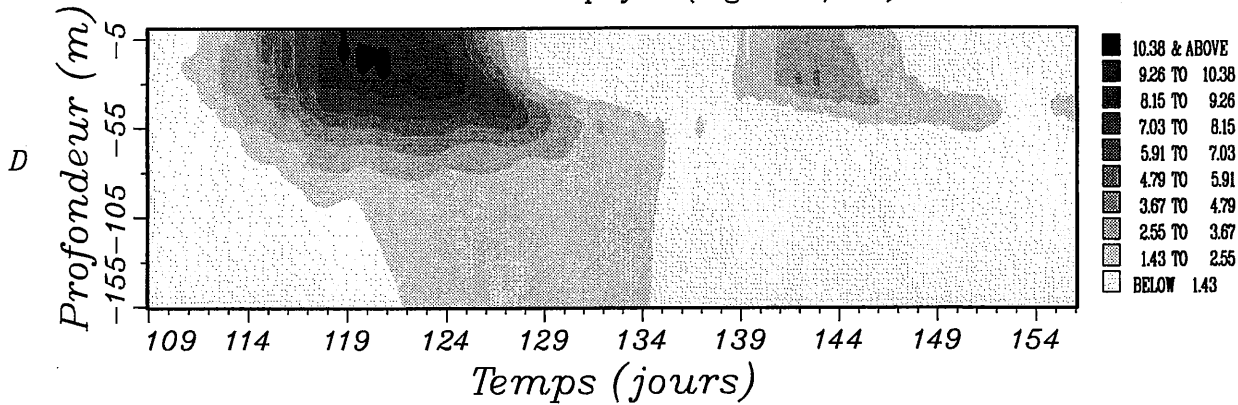
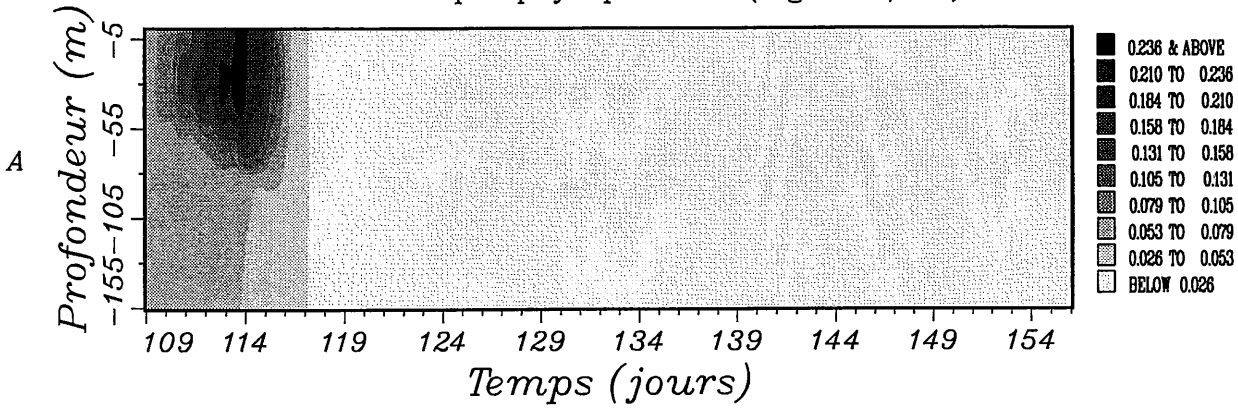


FIGURE 4.24

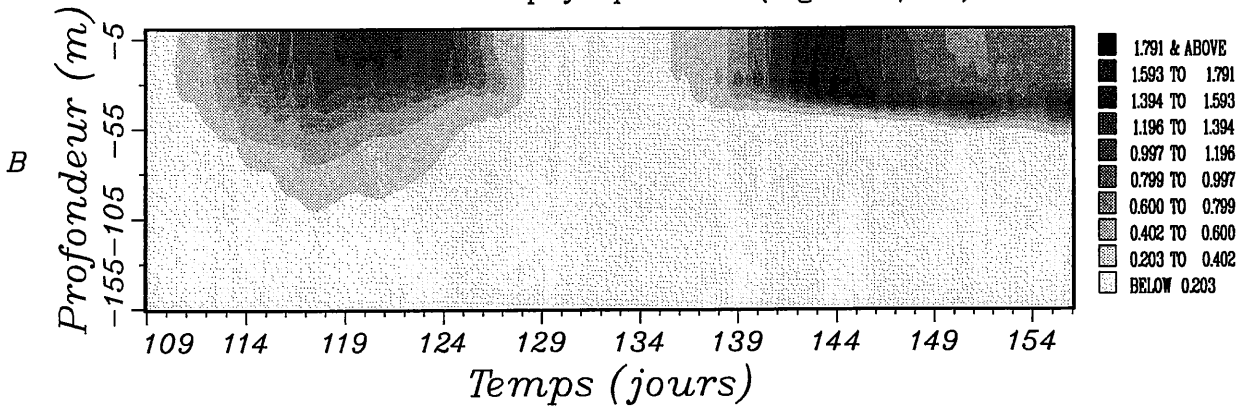
- A:** Concentrations de la chlorophylle a (mg Chl a/m³) pour P1 (picophytoplancton) calculées par EcoMod 2.
- B:** Concentrations de la chlorophylle a (mg Chl a/m³) pour P2 (nanophytoplancton) calculées par EcoMod 2.
- C:** Concentrations de la chlorophylle a (mg Chl a/m³) pour P3 (dinoflagellés) calculées par EcoMod 2.
- D:** Concentrations de la chlorophylle a (mg Chl a/m³) pour P4 (diatomées) calculées par EcoMod 2.

1976																																	
APRIL										MAY										JUNE													
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

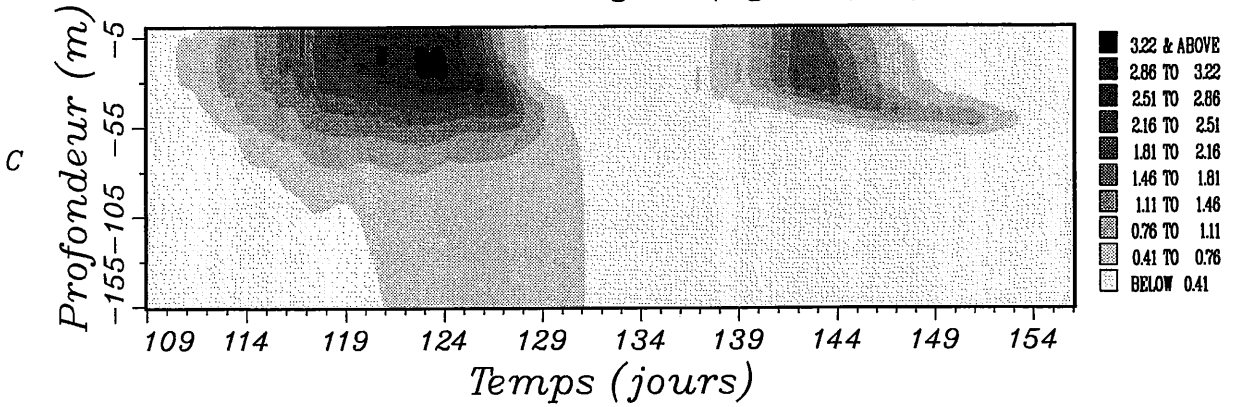
EcoMod 2: P1 picophytoplankton (mg Chl a/m³)



EcoMod 2: P2 nanophytoplankton (mg Chl a/m³)



EcoMod 2: P3 dinoflagelles (mg Chl a/m³)



EcoMod 2: P4 diatomees (mg Chl a/m³)

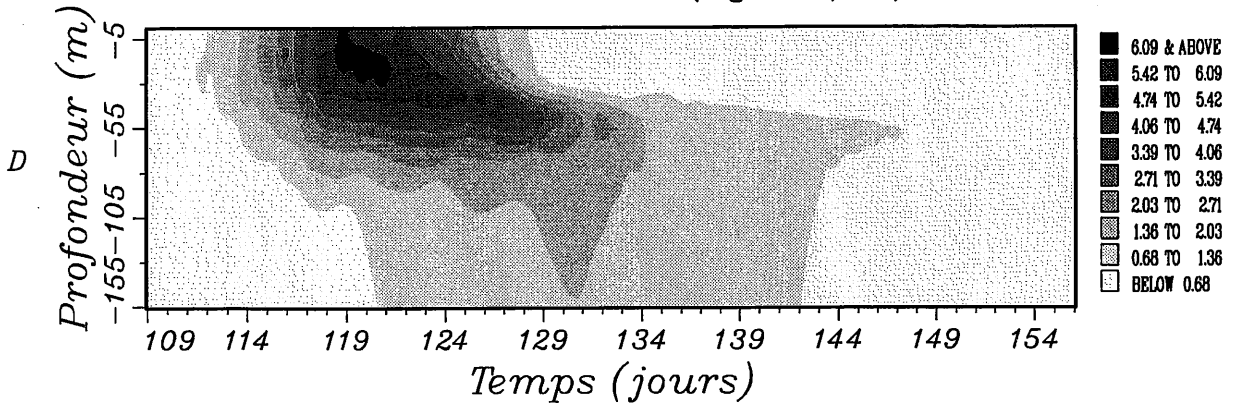
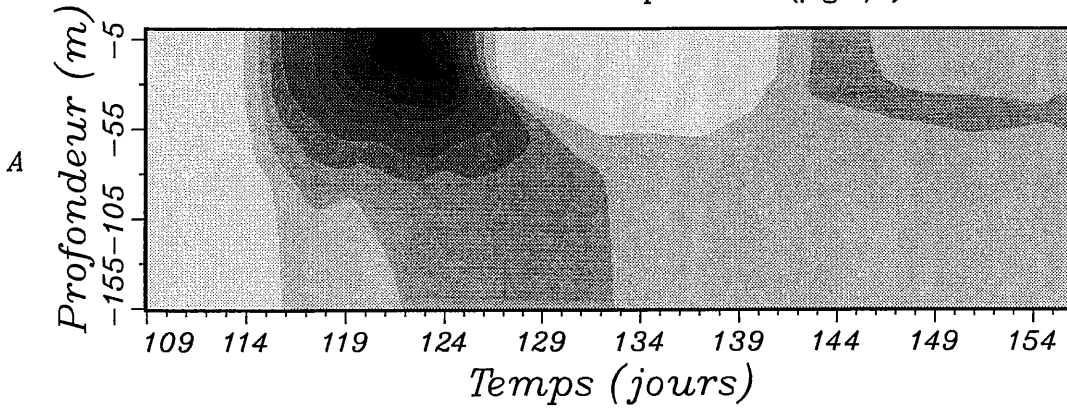


FIGURE 4.25

- A:** Concentrations de Z1 (nanozooplancton) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 2.
- B:** Concentrations de Z2 (micorzooplancton) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 2.
- C:** Concentrations de OS (*Oithona similis*) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 2.
- D:** Concentrations de CF (*Calanus finmarchicus*) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 2.

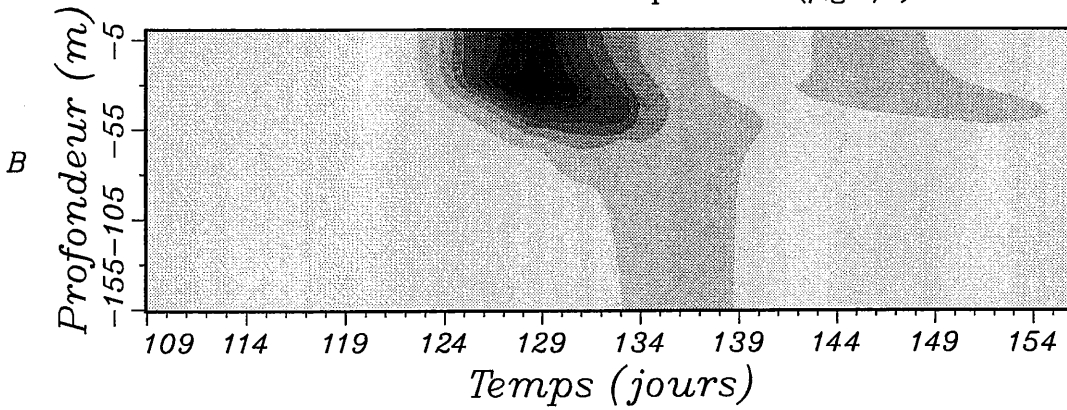
1976																																		
APRIL										MAY											JUNE													
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4

EcoMod 2: Z1 nanozooplankton ($\mu\text{g C/l}$)



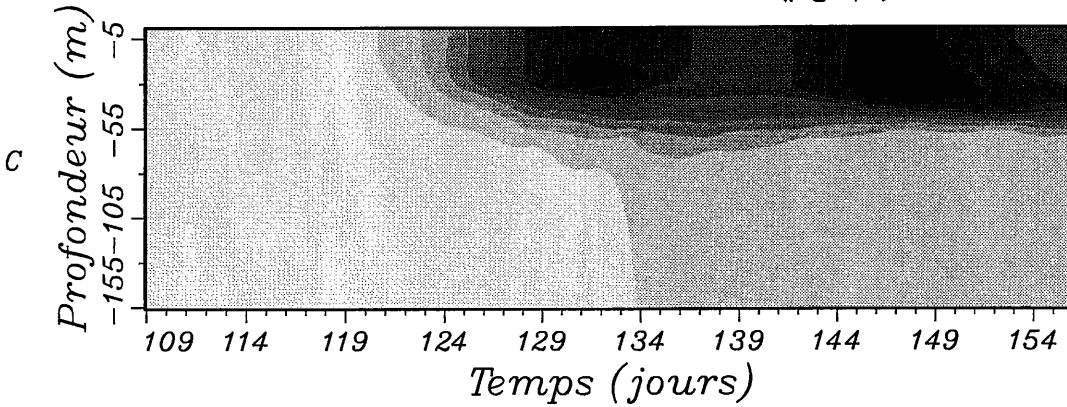
- 53.7 & ABOVE
- 47.7 TO 53.7
- 41.7 TO 47.7
- 35.8 TO 41.7
- 29.8 TO 35.8
- 23.9 TO 29.8
- 17.9 TO 23.9
- 11.9 TO 17.9
- 6.0 TO 11.9
- BELOW 6.0

EcoMod 2: Z2 microzooplankton ($\mu\text{g C/l}$)



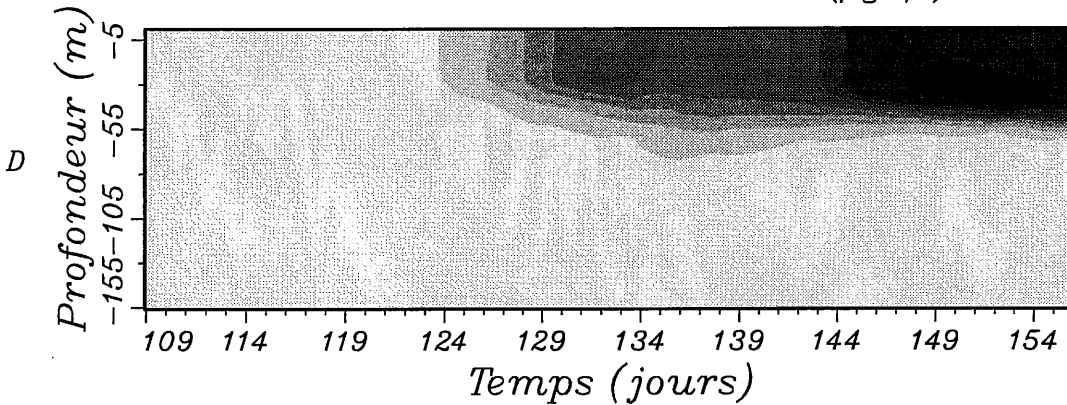
- 159.5 & ABOVE
- 141.7 TO 159.5
- 124.0 TO 141.7
- 106.3 TO 124.0
- 88.6 TO 106.3
- 70.9 TO 88.6
- 53.2 TO 70.9
- 35.5 TO 53.2
- 17.8 TO 35.5
- BELOW 17.8

EcoMod 2: OS Oithona similis ($\mu\text{g C/l}$)



- 26.1 & ABOVE
- 23.3 TO 26.1
- 20.4 TO 23.3
- 17.6 TO 20.4
- 14.8 TO 17.6
- 12.0 TO 14.8
- 9.1 TO 12.0
- 6.3 TO 9.1
- 3.5 TO 6.3
- BELOW 3.5

EcoMod 2: CF Calanus finmarchicus ($\mu\text{g C/l}$)



- 87.0 & ABOVE
- 77.4 TO 87.0
- 67.8 TO 77.4
- 58.2 TO 67.8
- 48.7 TO 58.2
- 39.1 TO 48.7
- 29.5 TO 39.1
- 19.9 TO 29.5
- 10.4 TO 19.9
- BELOW 10.4

FIGURE 4.26

A: Concentrations du zooplancton ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 2.

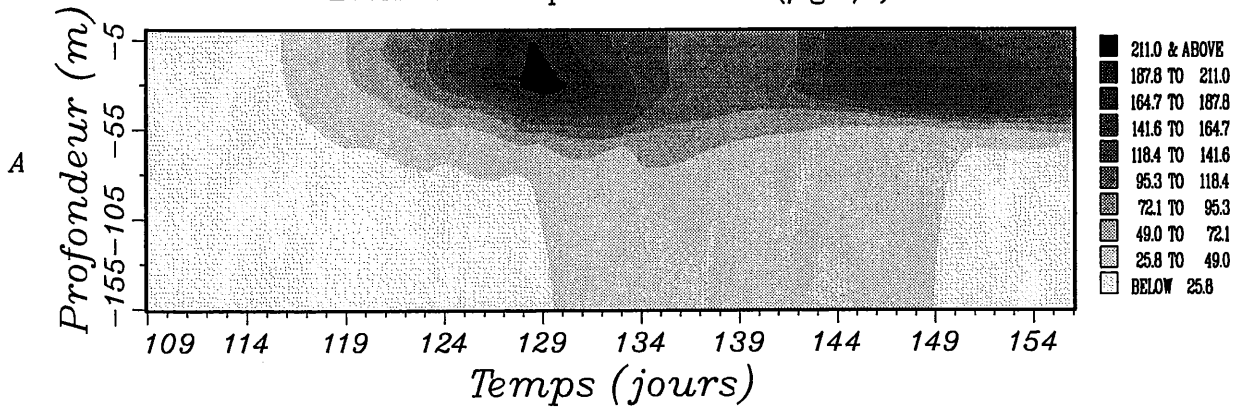
B: Concentrations de BAC (bactéries libres) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 2.

C: Concentrations du carbone organique dissous ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 2.

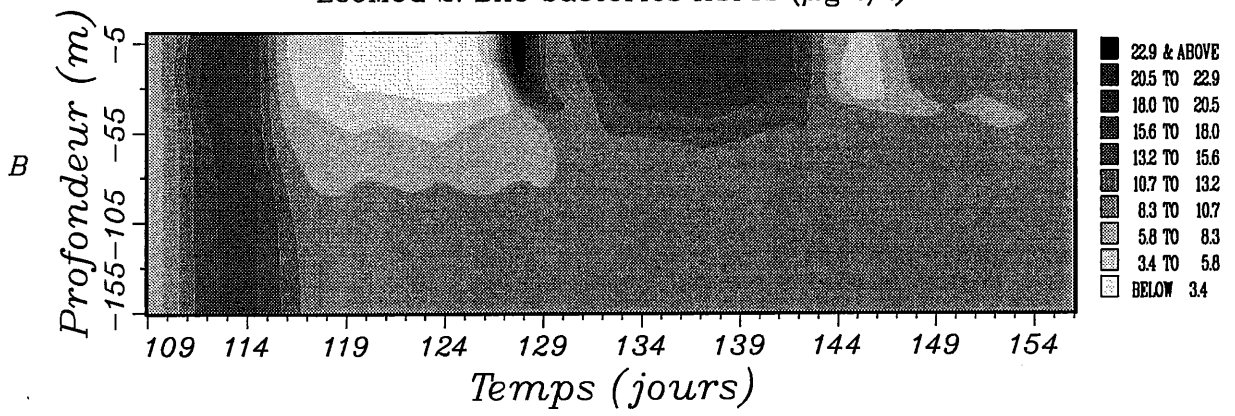
D: Concentrations de la somme M1 + M2 (matières organiques particulaires détritiques) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 2.

1976																																	
APRIL										MAY										JUNE													
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

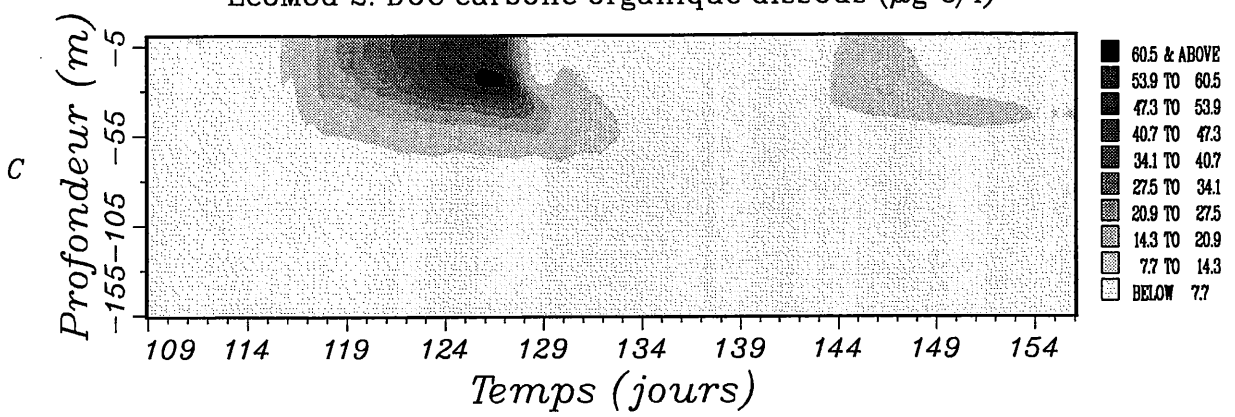
EcoMod 2: zooplancton total ($\mu\text{g C/l}$)



EcoMod 2: BAC bacteries libres ($\mu\text{g C/l}$)



EcoMod 2: DOC carbone organique dissous ($\mu\text{g C/l}$)



EcoMod 2: M1+M2 matiere organique particulaire ($\mu\text{g C/l}$)

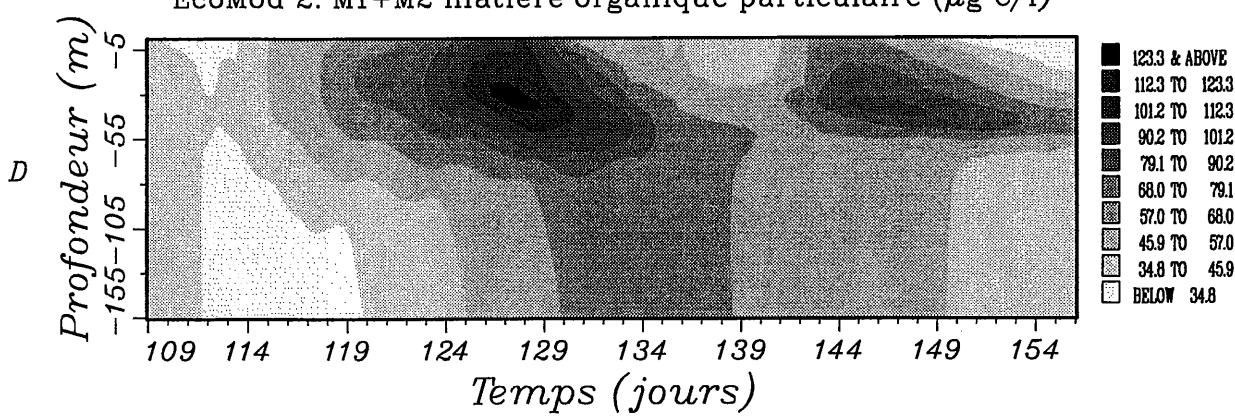
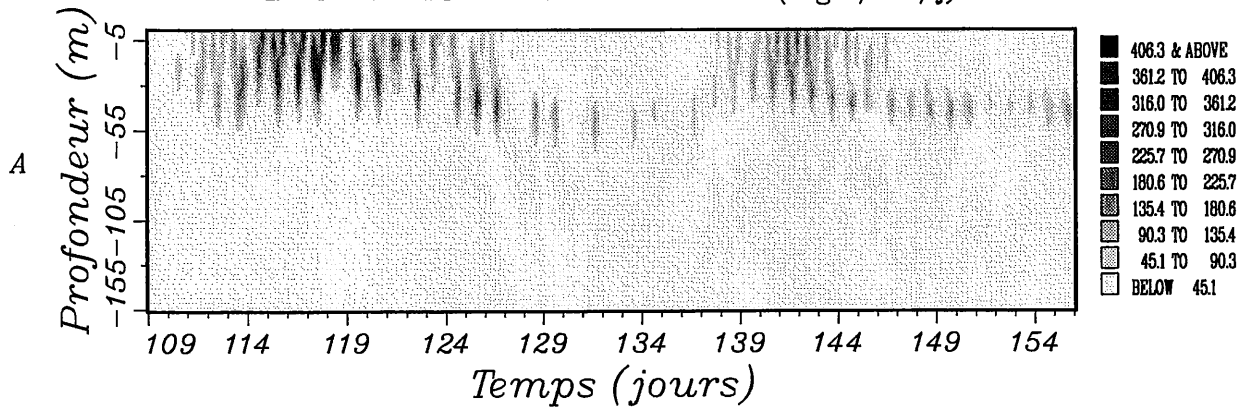


FIGURE 4.27

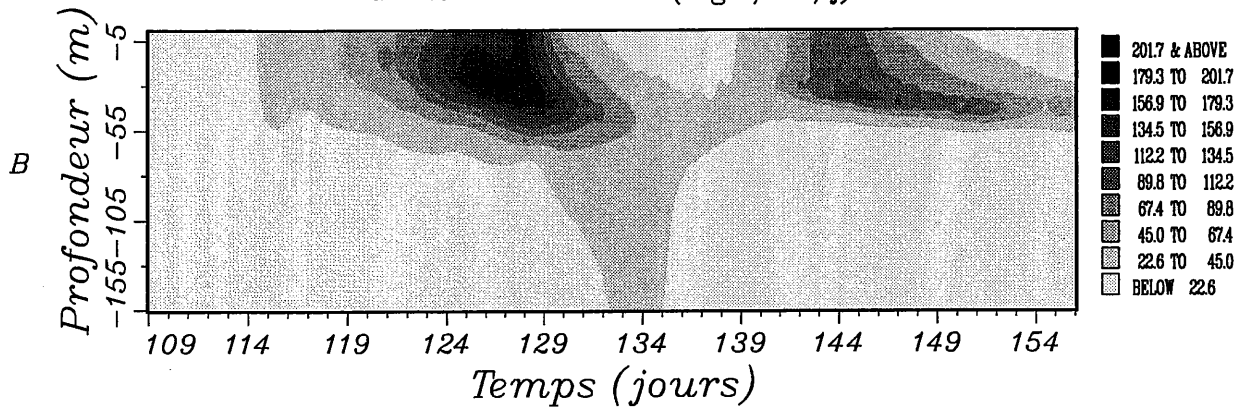
- A:** Production primaire brute instantanée (mg C/m³/j) calculée par EcoMod 2.
- B:** Grazing instantané du zooplancton (mg C/m³/j) calculé par EcoMod 2.
- C:** Concentrations du carbone organique particulaire (µg C/l) calculées par EcoMod2.

1976																																	
APRIL														MAY														JUNE					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

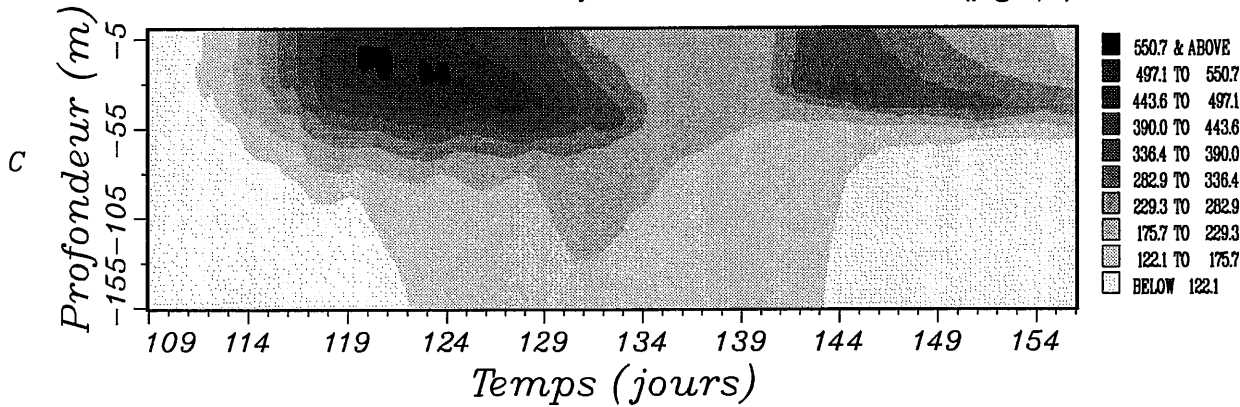
EcoMod 2: PRODUCTION PRIMAIRE (mg C/m³/j)



EcoMod 2: GRAZING (mg C/m³/j)



EcoMod 2: CARBONE ORGANIQUE PARTICULAIRE TOTAL (μg C/l)



***Résultats de EcoMod 3
(simulation standard).***

FIGURE 4.28

A: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m de la somme des concentrations des nitrates et des nitrites (mmol N/m^2). Les données ont été digitalisées par Radach & al. (1994).

B: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations simulées de N1 (mmol N/m^2).

FIGURE 4.29

A: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m de la concentration d'ammonium (mmol N/m^2). Les données ont été digitalisées par Radach & al. (1994).

B: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations simulées de N2 (mmol N/m^2).

FIGURE 4.30

A: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations de silicates (mmol SI/m^2). Ces valeurs ont été obtenues en utilisant une méthode de reconstruction des champs de données avec le modèle de Brasseur (1991, 1994), à partir de la figure 2.8.

B: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations simulées de SI (mmol SI/m^2).

FIGURE 4.31

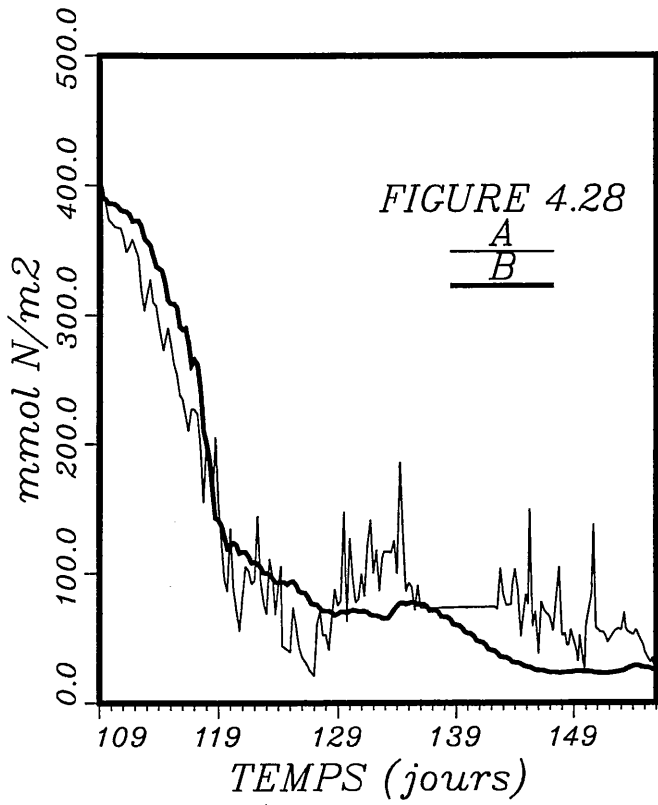
A: Concentrations intégrées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-50 m (mg Chl a /m^2). Les données ont été digitalisées à partir de la figure 5a de Radach & al. (1980).

B: Concentrations intégrées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-100 m (mg Chl a /m^2). Les données ont été digitalisées à partir de la figure 6a de Radach & al. (1980).

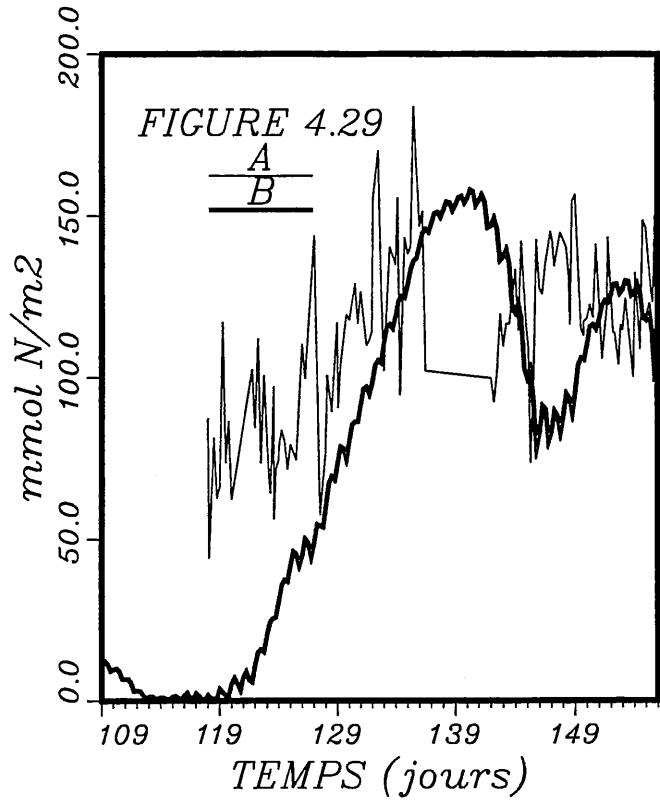
C: Concentrations intégrées et simulées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-50 m (mg Chl a /m^2).

D: Concentrations intégrées et simulées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-100 m (mg Chl a /m^2).

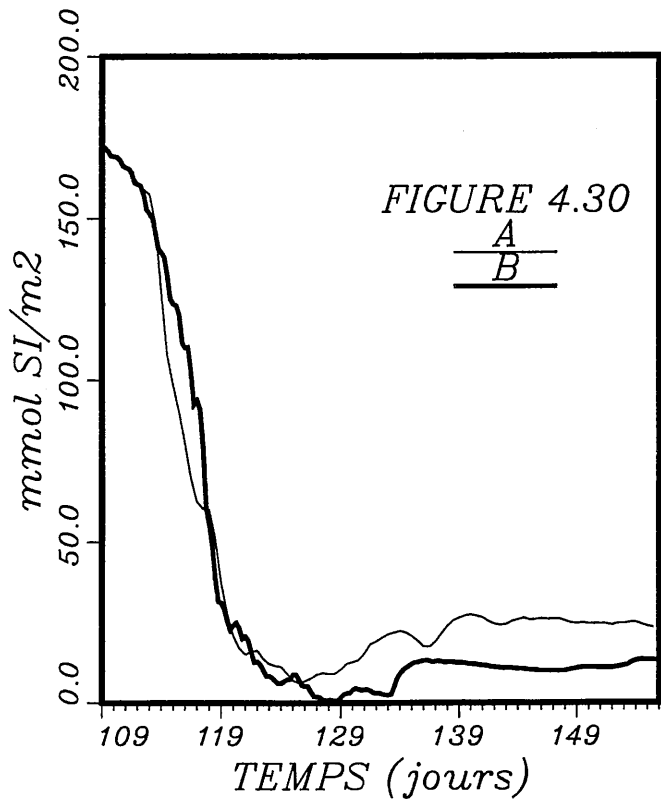
N1 nitrates+nitrites



N2 ammonium



SI silicates



CHLOROPHYLLE a

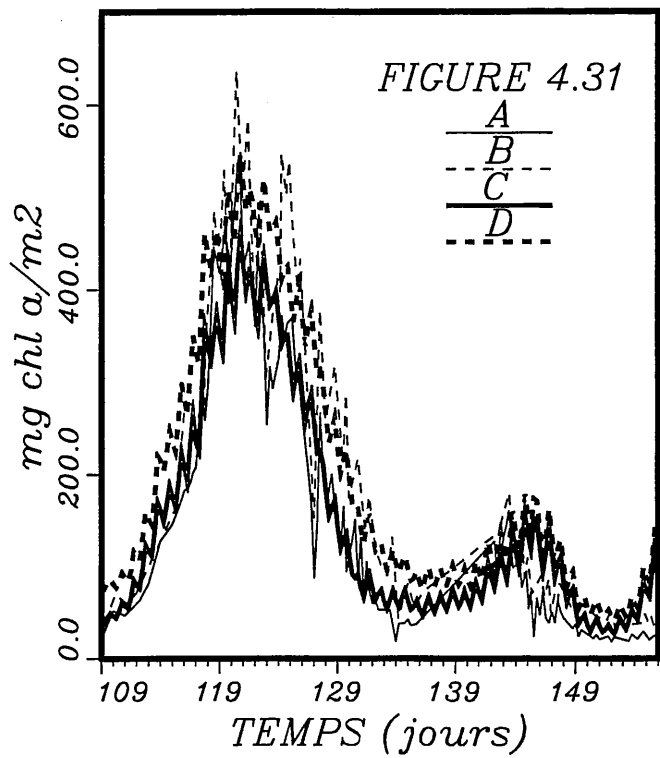


FIGURE 4.32

A: Concentrations moyennes estimées du phytocarbone dans la couche de mélange ($\mu\text{g C/l}$). Les données ont été digitalisées à partir de la figure 2.13 (Brockmann & al., 1983).

B: Concentrations moyennes simulées du phytocarbone dans la couche 0-50 m ($\mu\text{g C/l}$).

FIGURE 4.33

A: Production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m^2) et calculée par Mommaerts (1981).

B: Production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m^2) et extrapolée à partir des données de Weigel & Hagmeier (données non publiées).

C: Production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m^2). Les données proviennent de Weichart (1980).

D: Production primaire cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m^2) et calculée par le modèle de production primaire de Radach & al. (1984).

E: Production primaire nette simulée et cumulée sur le temps et la profondeur (g C/m^2).

FIGURE 4.34

A: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$). Les données proviennent du METEOR et elles ont été rassemblées par Mommaerts. FLEX Atlas.

B: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$). Les données proviennent de l'EXPLORER/J. MURRAY et elles ont été rassemblées par Mommaerts. FLEX Atlas.

C: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$). Les données proviennent du MECHELEN et elles ont été rassemblées par Mommaerts. FLEX Atlas.

D: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$). Les données proviennent de l'AURELIA et elles ont été rassemblées par Mommaerts. FLEX Atlas.

E: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$). Mommaerts. FLEX Atlas

F: Production primaire particulaire intégrée sur la couche 0-50 m ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$). Les données sont de Weigel & Hagmeier (données non publiées).

G: Production primaire brute simulée et intégrée sur toute la colonne d'eau ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$).

FIGURE 4.35

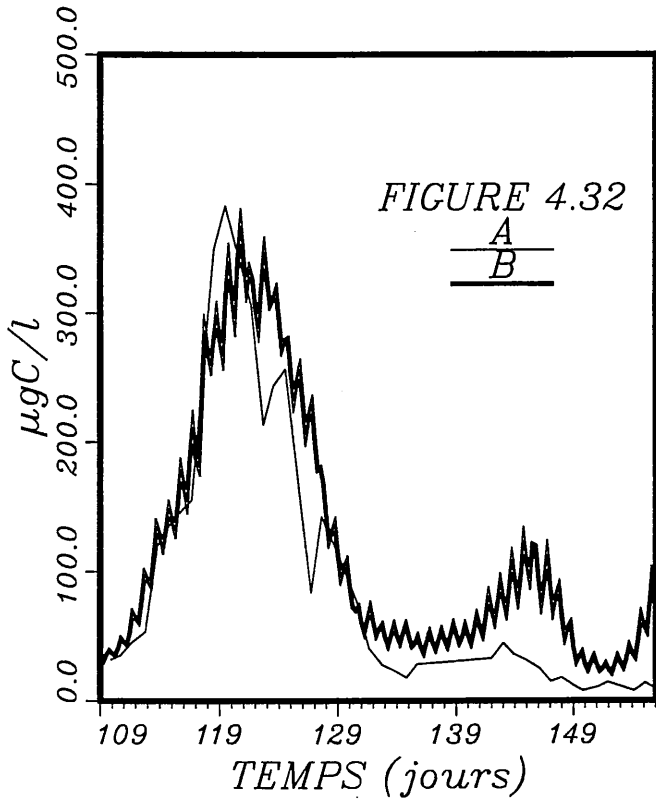
A: Production primaire brute simulée ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$) pour le picophytoplancton (P1).

B: Production primaire brute simulée ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$) pour le nanophytoplancton (P2).

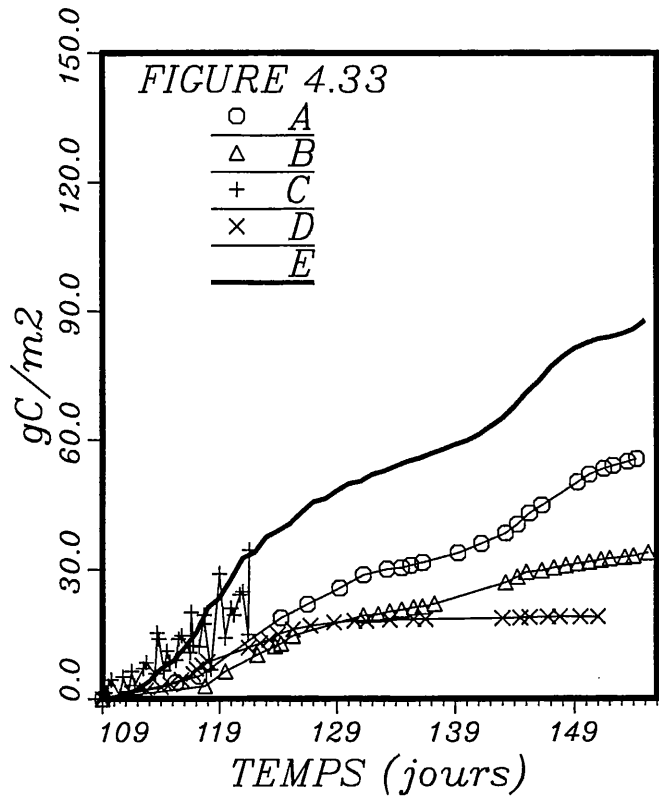
C: Production primaire brute simulée ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$) pour les dinoflagellés (P3).

D: Production primaire brute simulée ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$) pour les diatomées (P4).

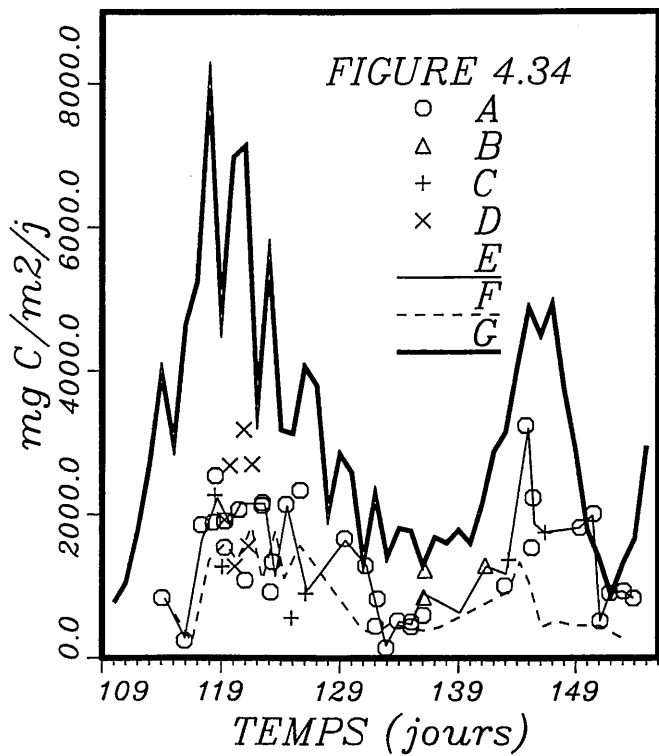
PHYTOPLANKTON



PRODUCTION PRIMAIRE CUMULEE



PRODUCTION PRIMAIRE



PRODUCTION PRIMAIRE

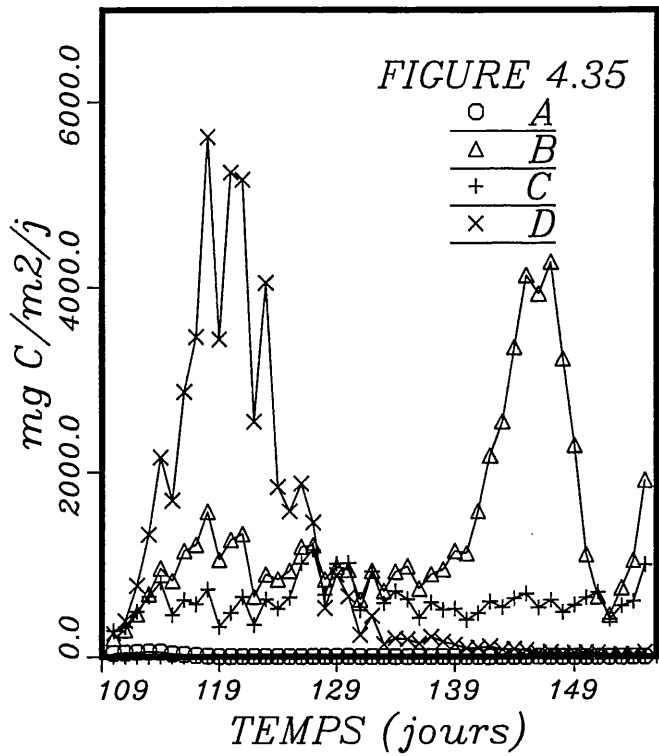


FIGURE 4.36

A: Biomasses de tous les stages de développement de *Oithona similis* intégrées sur la couche 0-150 m (g C/m²). Les abondances intégrées des différents stages de développement (NI à CVI) ont été converties en biomasses, en utilisant les poids moyens de chaque stage (Carte de EcoMod 3). Les abondances intégrées ont été digitalisées à partir de la figure 2.37 (Krause & Trahms, 1983).

B: Biomasses simulées de tous les stages de développement de *Oithona similis* intégrées sur la couche 0-150 m (g C/m²).

OITHONA SIMILIS

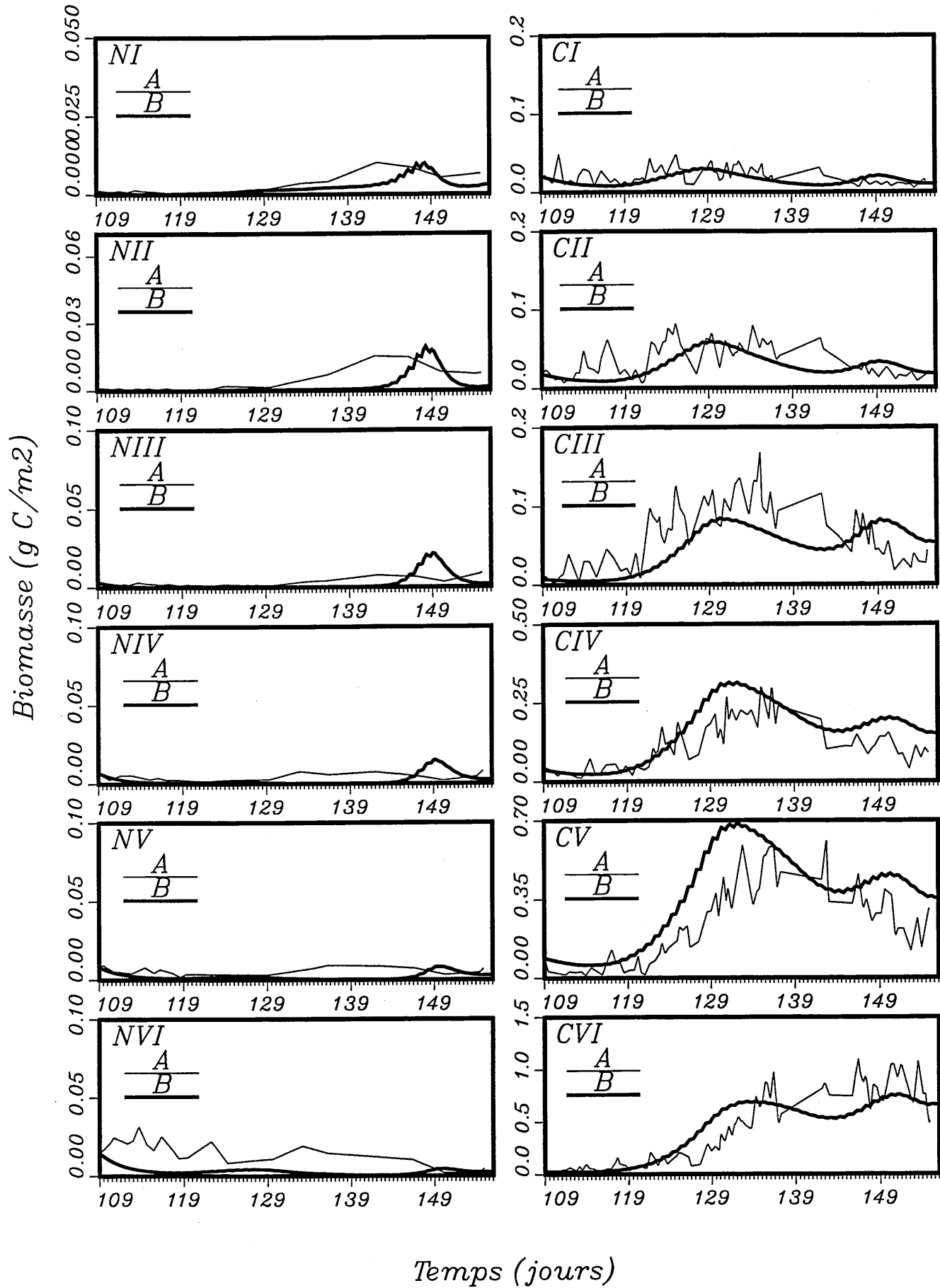


FIGURE 4.37

A: Biomasses de tous les stages de développement de *Calanus finmarchicus* intégrées sur la couche 0-150 m (g C/m²). Les abondances intégrées des différents stages de développement (NI à CVI) ont été converties en biomasses, en utilisant les poids moyens de chaque stage (Carte de EcoMod 3). Les abondances intégrées ont été digitalisées à partir de la figure 2.37 (Krause & Trahms, 1983).

B: Biomasses simulées de tous les stages de développement de *Calanus finmarchicus* intégrées sur la couche 0-150 m (g C/m²).

CALANUS FINMARCHICUS

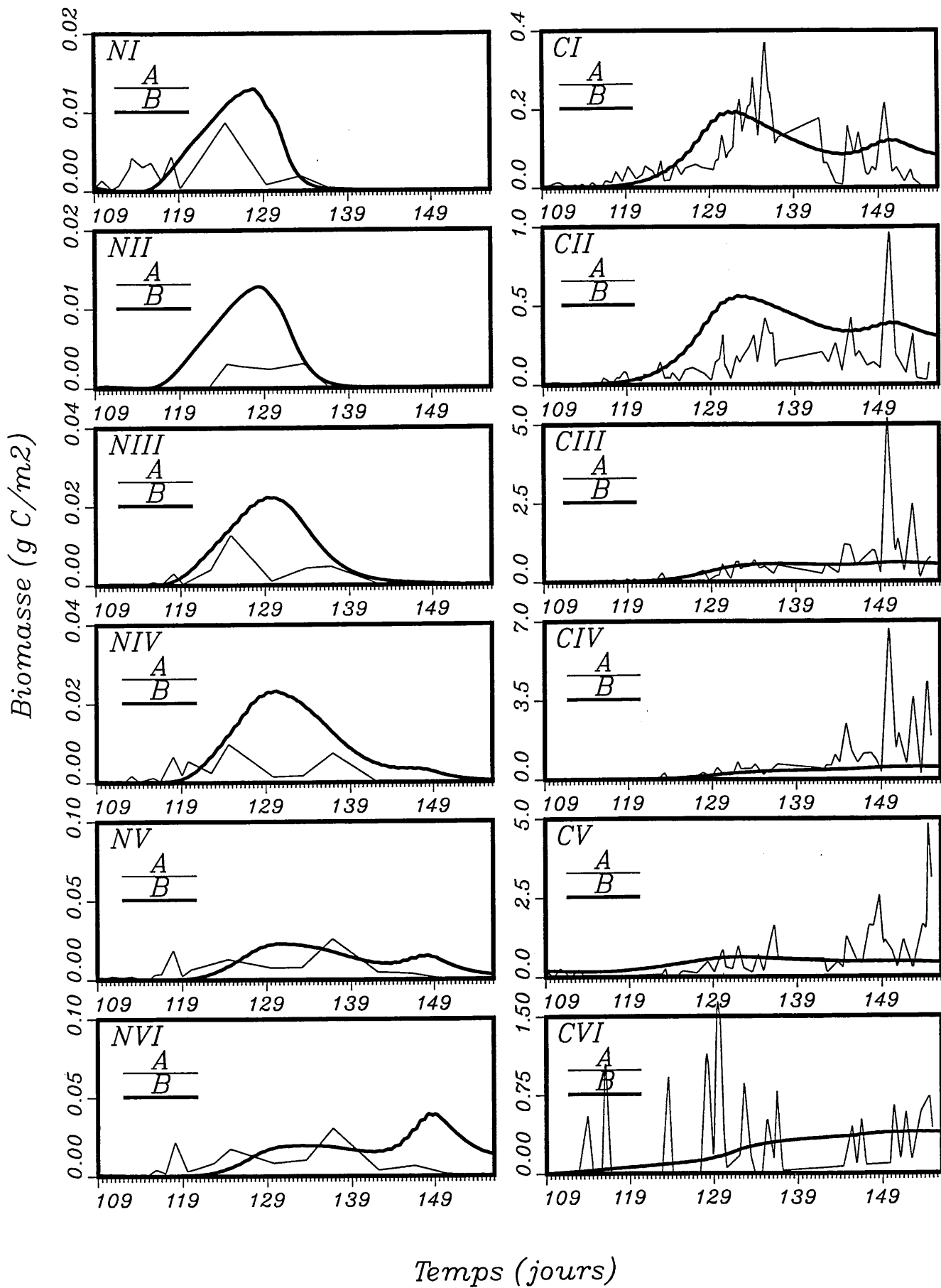


FIGURE 4.38

A: Biomasses intégrées de *Oithona similis* sur la couche 0-150 m (g C/m^2). Les abondances intégrées des différents stages de développement (NI à CVI) ont été converties en biomasse en utilisant les poids moyens de chaque stage (Carte de EcoMod 3). Les abondances intégrées ont été digitalisées à partir de la figure 2.37 (Krause & Trahms, 1983).

B: Biomasses intégrées de *Calanus finmarchicus* sur la couche 0-150 m (g C/m^2). Les abondances intégrées des différents stages de développement (NI à CVI) ont été converties en biomasse en utilisant les poids moyens de chaque stage (Carte de EcoMod 3). Les abondances intégrées ont été digitalisées à partir de la figure 2.37 (Krause & Trahms, 1983).

C: Biomasses intégrées et simulées de OS (*Oithona similis*) sur la couche 0-150 m (g C/m^2).

D: Biomasses intégrées et simulées de CF (*Calanus finmarchicus*) sur la couche 0-150 m (g C/m^2).

FIGURE 4.39

A: Capacité de grazing cumulée sur le temps et la profondeur (0-100 m) (g C/m^2) et calculée par l'approche de la filtration (formule (10) de Radach & al., 1984).

B: Capacité de grazing cumulée sur le temps et la profondeur (0-100 m) (g C/m^2) et calculée par l'approche de la biomasse en considérant un besoin nutritif minimal de 10% du poids corporel (formule (9) de Radach & al., 1984).

C: Capacité de grazing cumulée sur le temps et la profondeur (0-100 m) (g C/m^2) et calculée par l'approche du rythme jour/nuit (formule (16) de Radach & al., 1984).

D: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour tout le zooplancton.

FIGURE 4.40

A: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour Z1 (nanozooplancton).

B: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour Z2 (microzooplancton).

C: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour le stage NI de OS.

D: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour le stage NII de OS.

FIGURE 4.41

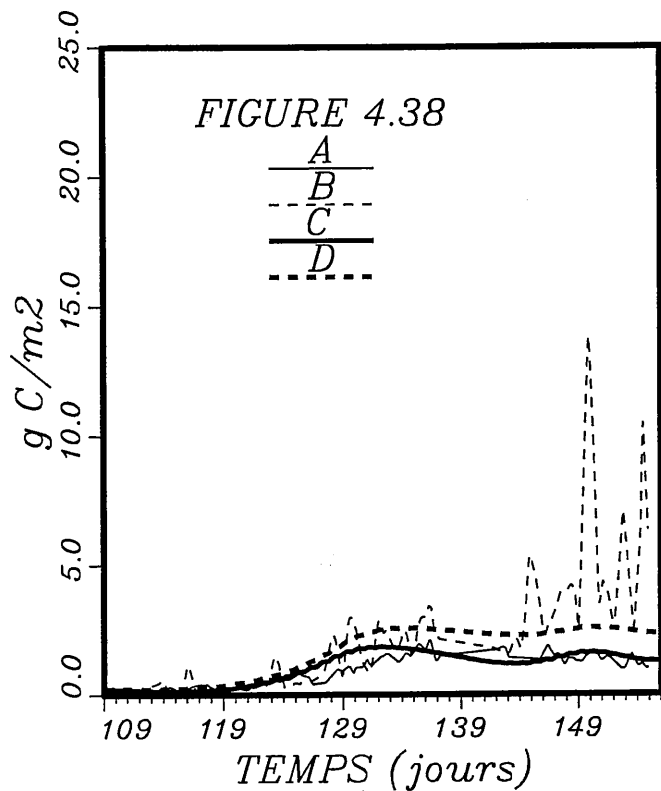
A: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour le stage NIII de OS.

B: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour le stage NIV de OS.

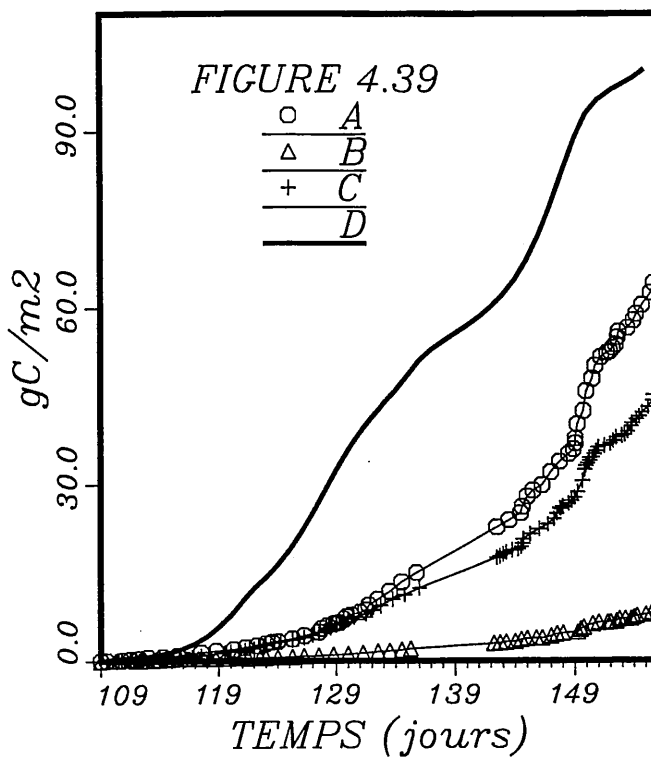
C: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour le stage NV de OS.

D: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m^2) pour le stage NVI de OS.

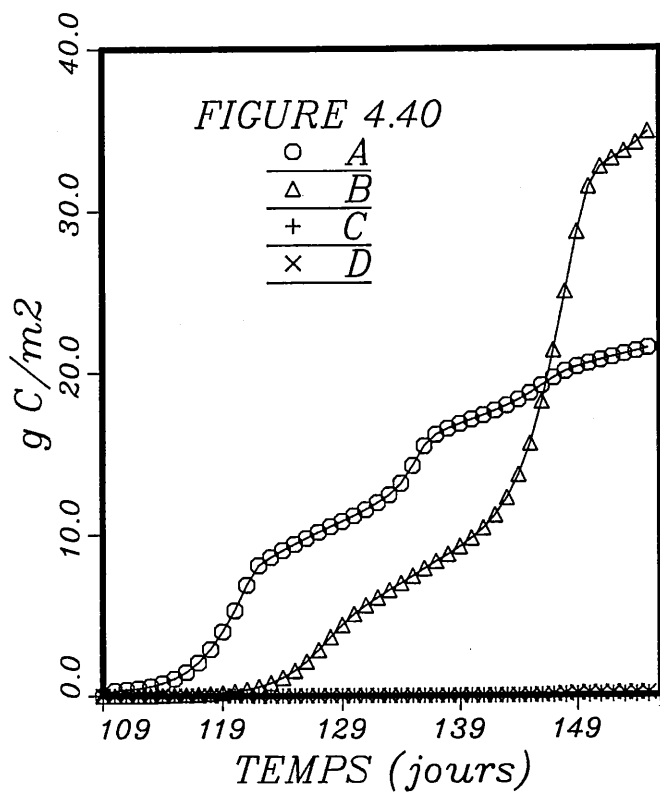
COPEPODES



GRAZING CUMULE



GRAZING CUMULE



GRAZING CUMULE

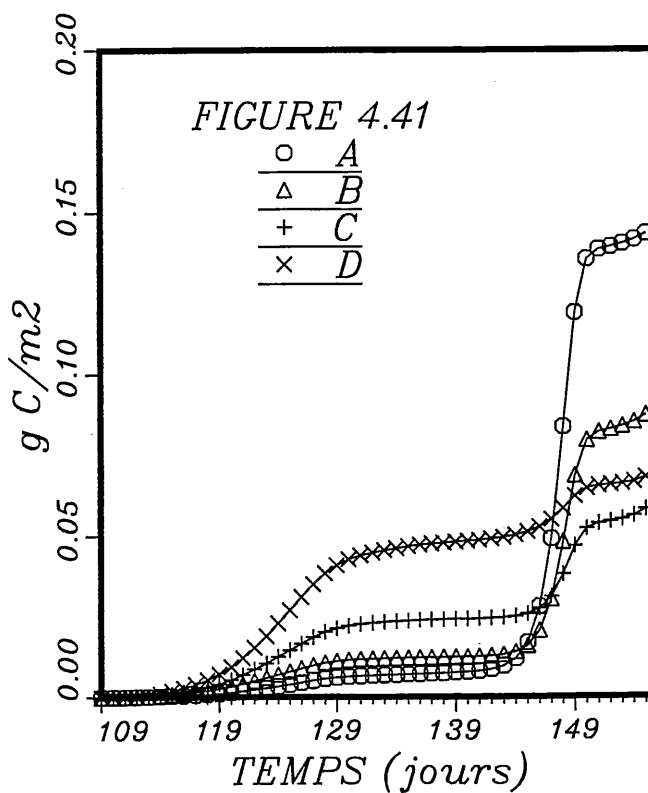


FIGURE 4.42

- A: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage CI de OS.
- B: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage CII de OS.
- C: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage CIII de OS.
- D: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage CIV de OS.

FIGURE 4.43

- A: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage CV de OS.
- B: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage CVI de OS.
- C: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage NIII de CF.
- D: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage NIV de CF.

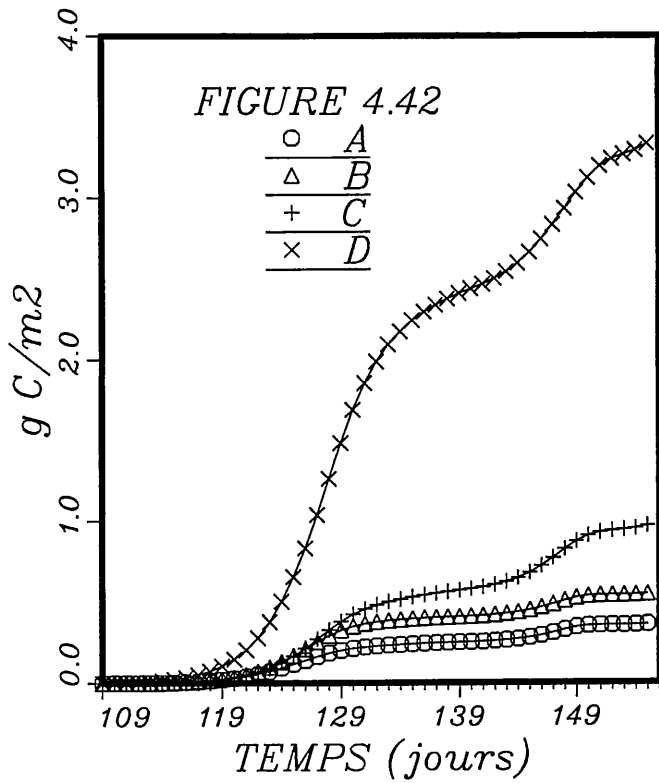
FIGURE 4.44

- A: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage NV de CF.
- B: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage NVI de CF.
- C: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage CI de CF.
- D: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage CII de CF.

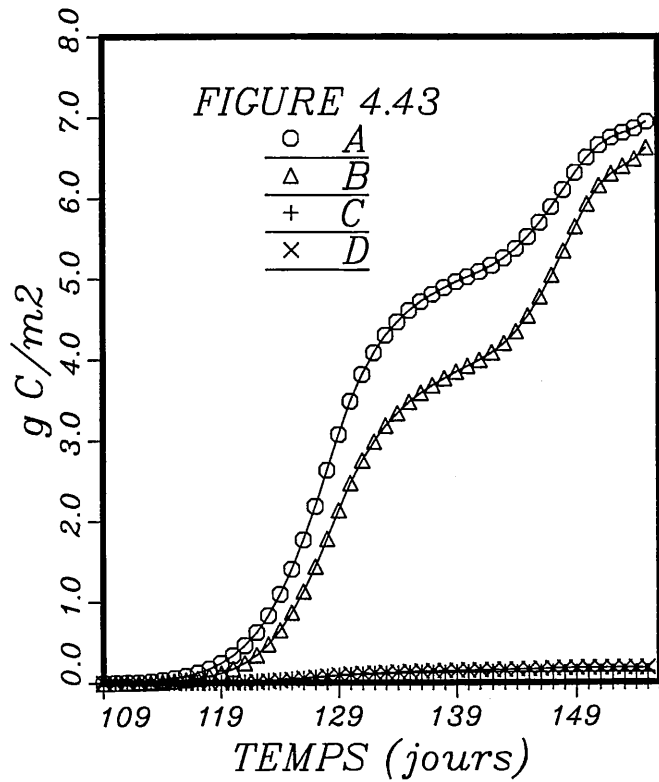
FIGURE 4.45

- A: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage CIII de CF.
- B: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage CIV de CF.
- C: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage CV de CF.
- D: Grazing simulé et cumulé sur le temps et la profondeur (toute la colonne d'eau) (g C/m²) pour le stage CVI de CF.

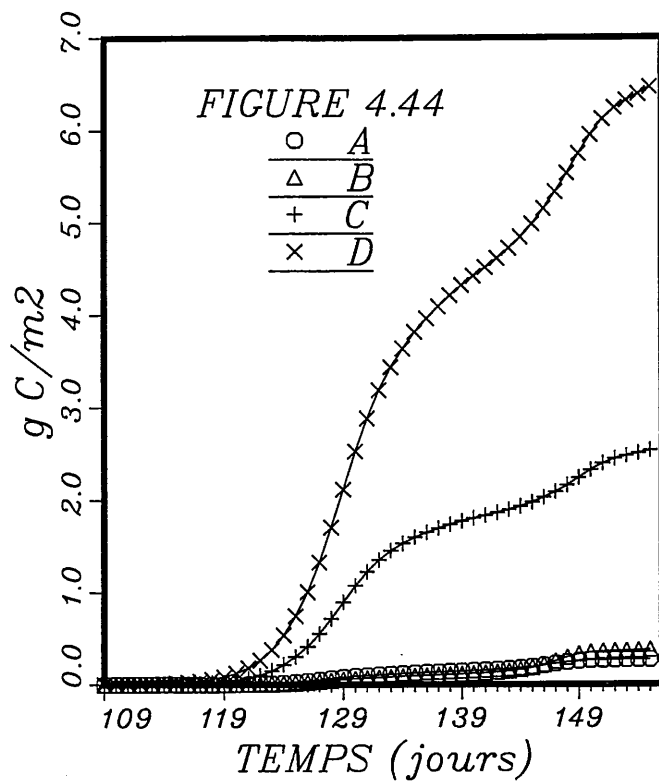
GRAZING CUMULE



GRAZING CUMULE



GRAZING CUMULE



GRAZING CUMULE

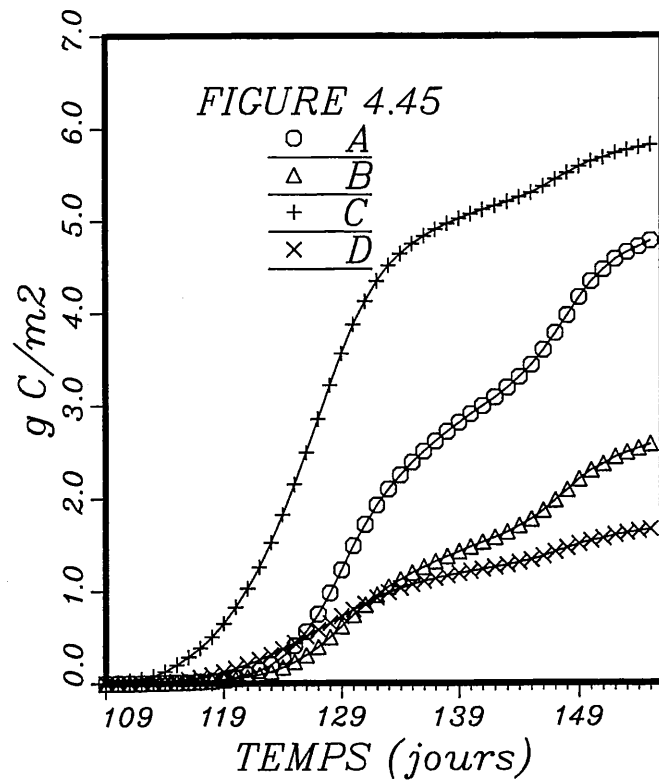
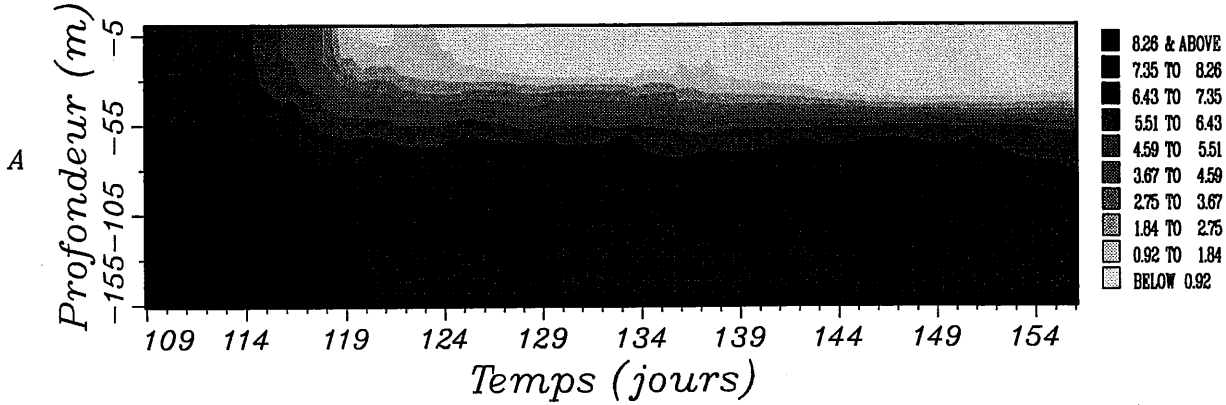


FIGURE 4.46

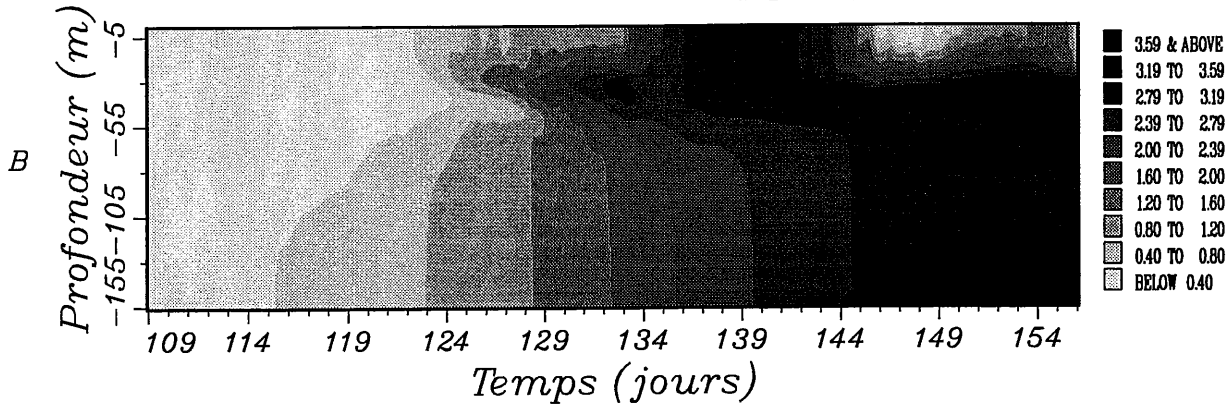
- A:** Concentrations de N1 (nitrates+nitrites) ($\mu\text{g at N/l}$) calculées par EcoMod 3.
- B:** Concentrations de N2 (ammonium) ($\mu\text{g at N/l}$) calculées par EcoMod 3.
- C:** Concentrations de SI (silicates) ($\mu\text{g at SI/l}$) calculées par EcoMod 3.
- D:** Concentrations de la Chlorophylle a (mg Chl a/m^3) calculées par EcoMod 3.

1976																																		
APRIL										MAY											JUNE													
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4

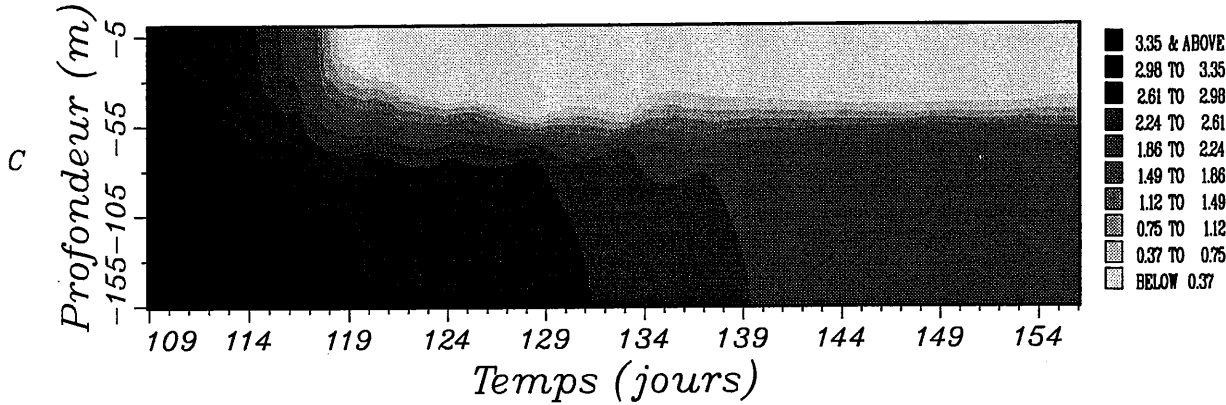
EcoMod 3: N1 nitrates+nitrites ($\mu\text{g at N/l}$)



EcoMod 3: N2 ammonium ($\mu\text{g at N/l}$)



EcoMod 3: SI silicates ($\mu\text{g at SI/l}$)



EcoMod 3: CHLOROPYLLE (mg CHL a/m³)

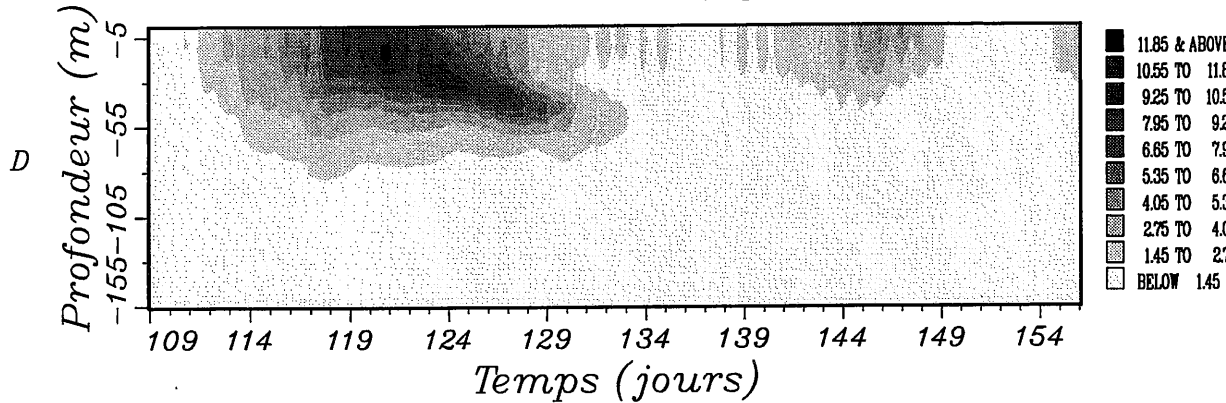
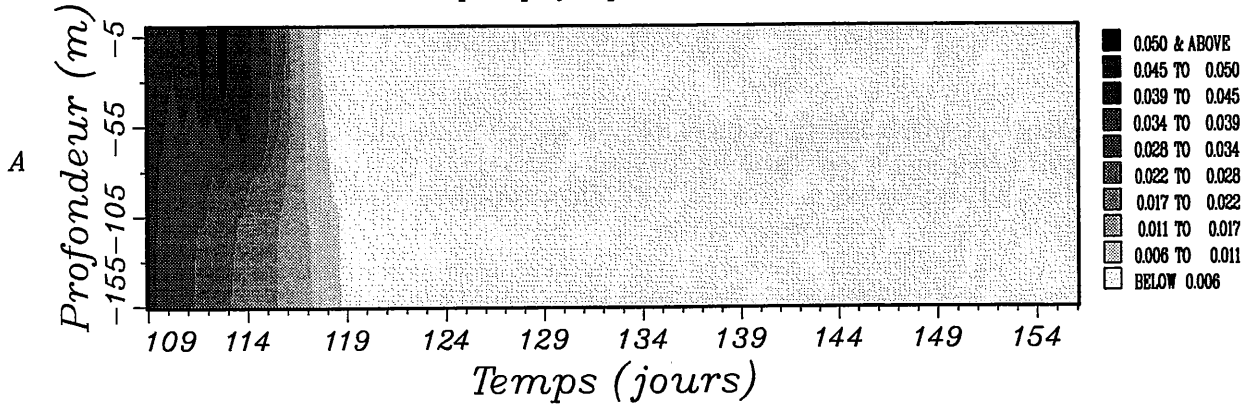


FIGURE 4.47

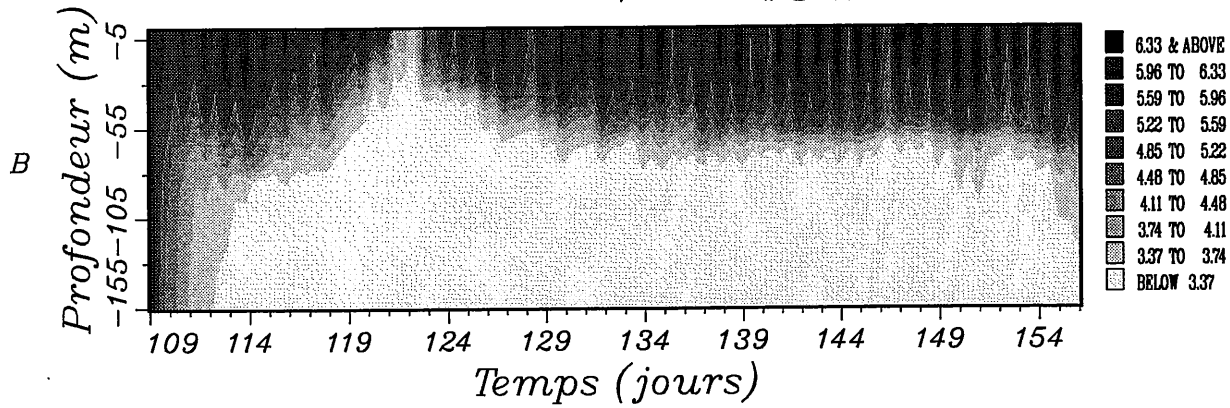
- A:** Concentrations de la chlorophylle a (mg Chl a/m^3) pour P1 (picophytoplancton) calculées par EcoMod 3.
- B:** Rapports C/N ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$) pour P1 (picophytoplancton) calculés par EcoMod 3.
- C:** Concentrations de la chlorophylle a (mg Chl a/m^3) pour P2 (nanophytoplancton) calculées par EcoMod 3.
- D:** Rapports C/N ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$) pour P2 (nanophytoplancton) calculés par EcoMod 3.

1976																																	
APRIL														MAY														JUNE					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

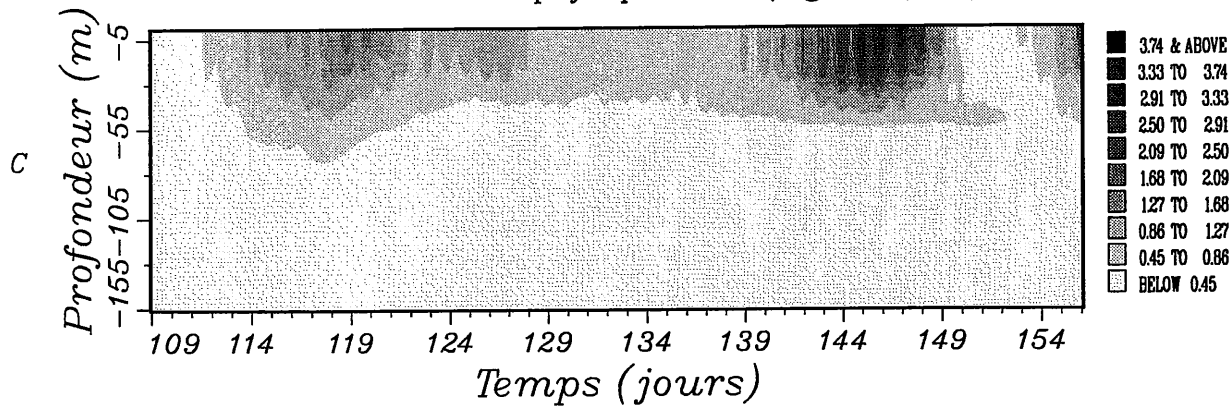
EcoMod 3: P1 picophytoplankton (mg Chl a/m³)



EcoMod 3: RAPPORT C/N de P1 ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$)



EcoMod 3: P2 nanophytoplankton (mg Chl a/m³)



EcoMod 3: RAPPORT C/N de P2 ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$)

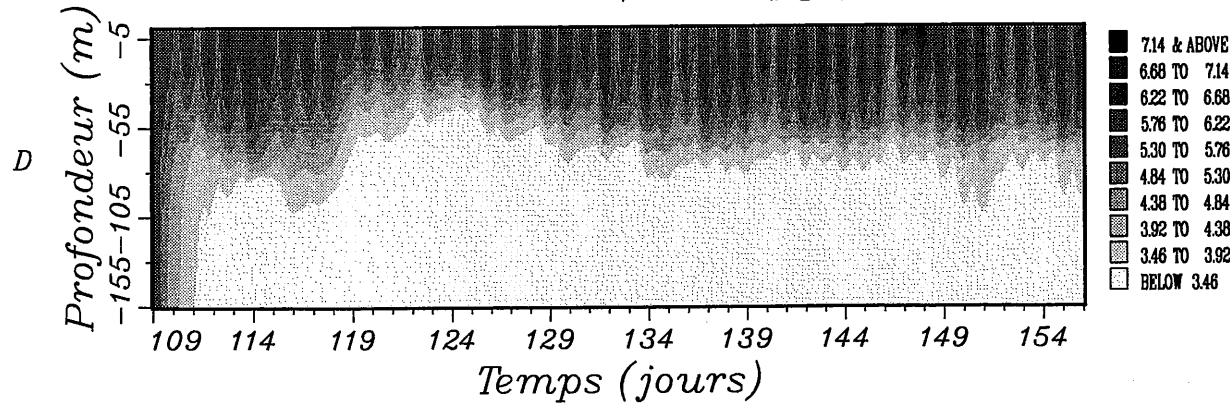
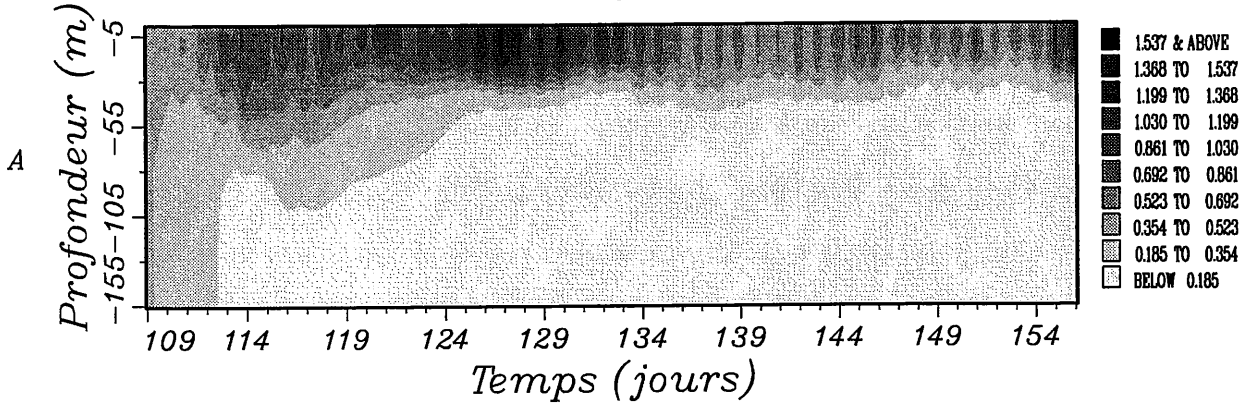


FIGURE 4.48

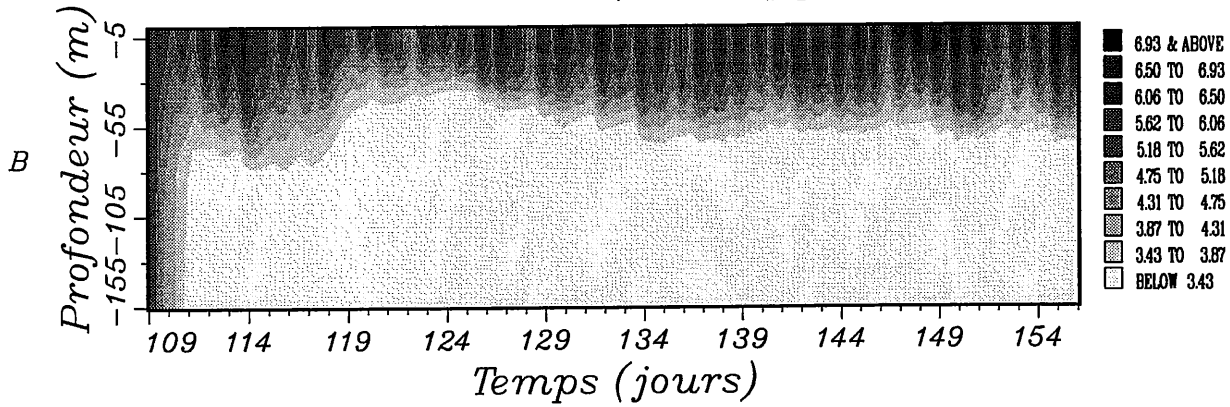
- A:** Concentrations de la chlorophylle a (mg Chl a/m^3) pour P3 (dinoflagellés) calculées par EcoMod 3.
- B:** Rapports C/N ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$) pour P3 (dinoflagellés) calculés par EcoMod 3.
- C:** Concentrations de la chlorophylle a (mg Chl a/m^3) pour P4 (diatomées) calculées par EcoMod 3.
- D:** Rapports C/N ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$) pour P4 (diatomées) calculés par EcoMod 3.

1976																																		
APRIL										MAY										JUNE														
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4

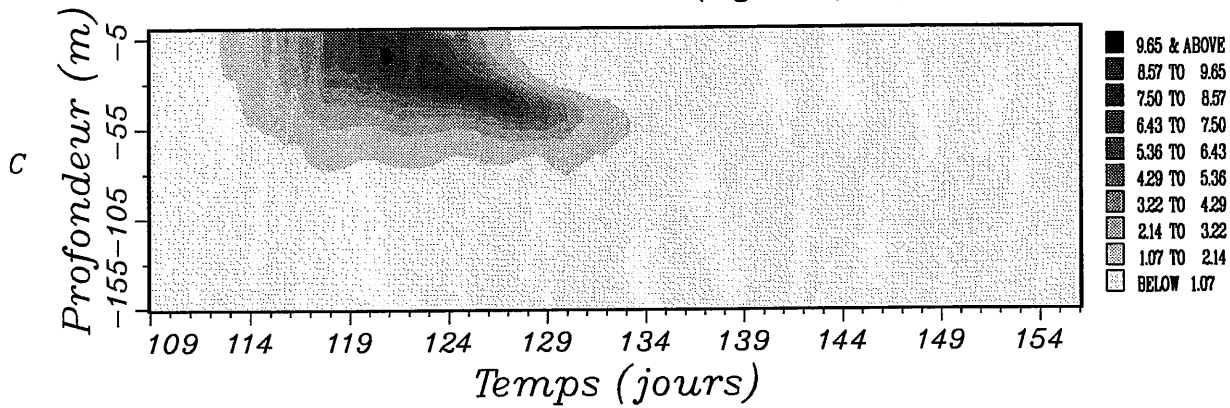
EcoMod 3: P3 dinoflagelles (mg Chl a/m³)



EcoMod 3: RAPPORT C/N de P3 ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$)



EcoMod 3: P4 diatomees (mg Chl a/m³)



EcoMod 3: RAPPORT C/N de P4 ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$)

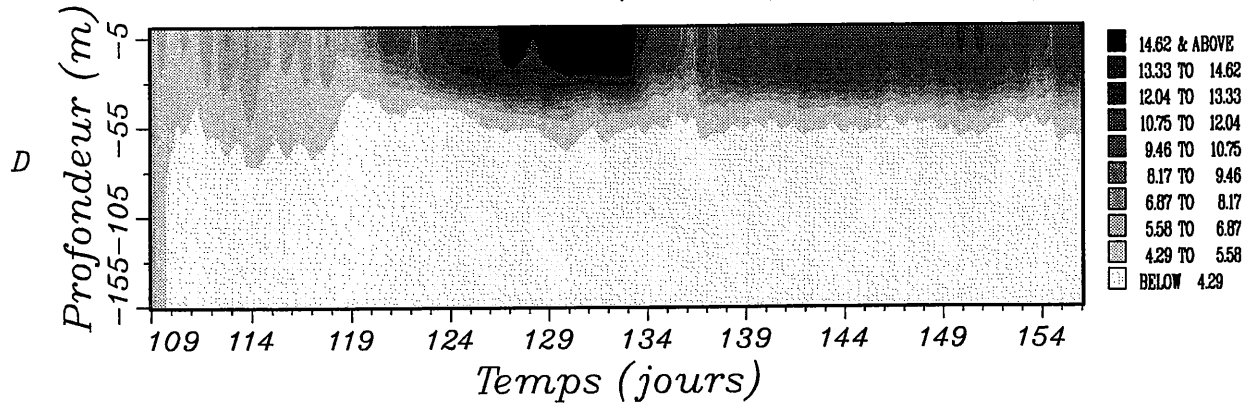


FIGURE 4.49

A: Azote inorganique dissous intracellulaire par unité de biomasse ($\mu\text{g N/ } \mu\text{g Chl a}$) pour P1 (picophytoplancton) et calculé par EcoMod 3.

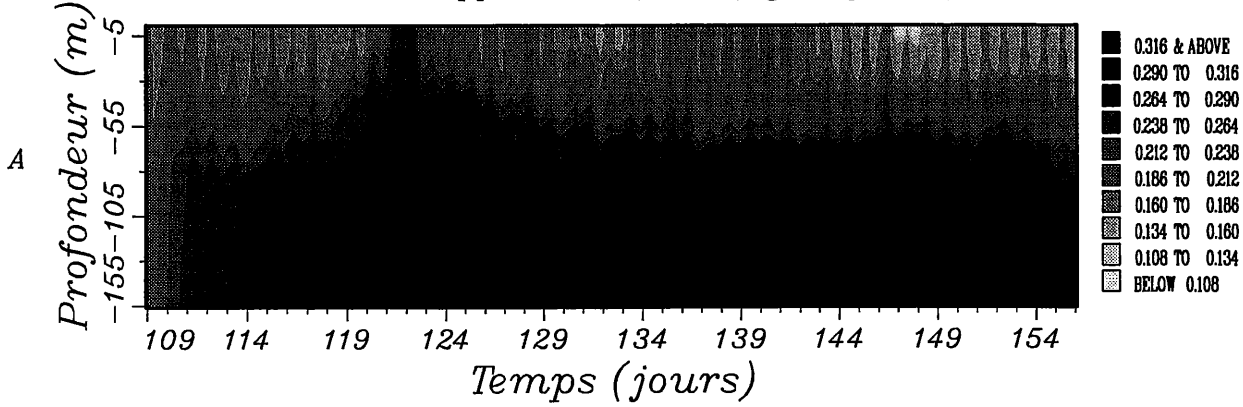
B: Azote inorganique dissous intracellulaire par unité de biomasse ($\mu\text{g N/ } \mu\text{g Chl a}$) pour P2 (nanophytoplancton) et calculé par EcoMod 3.

C: Azote inorganique dissous intracellulaire par unité de biomasse ($\mu\text{g N/ } \mu\text{g Chl a}$) pour P3 (dinoflagellés) et calculé par EcoMod 3.

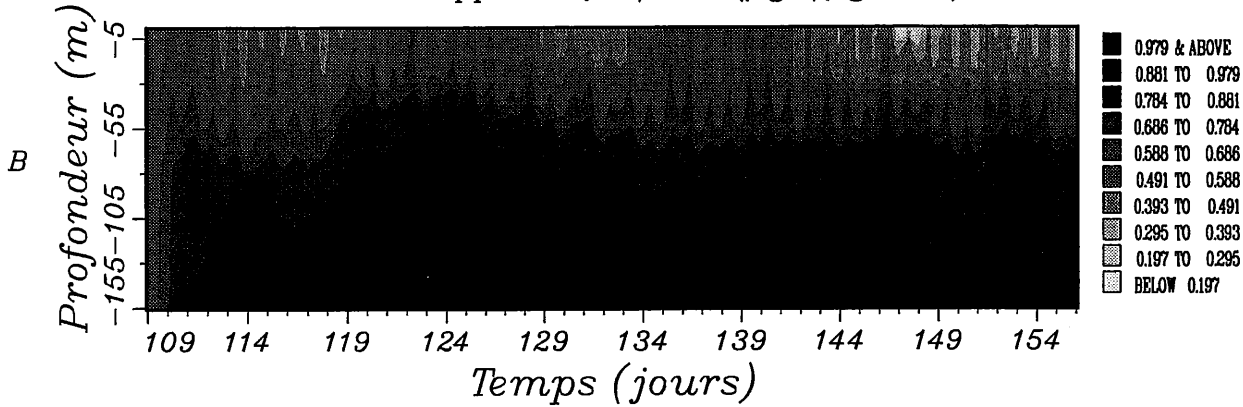
D: Azote inorganique dissous intracellulaire par unité de biomasse ($\mu\text{g N/ } \mu\text{g Chl a}$) pour P4 (diatomées) et calculé par EcoMod 3.

1976																																		
APRIL						MAY						JUNE																						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4

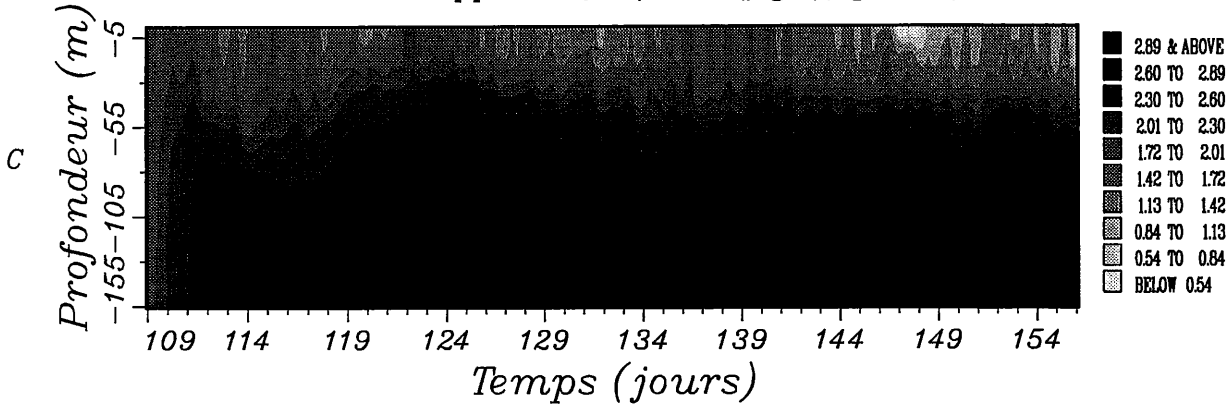
EcoMod 3: rapport NQP1 / P1 ($\mu\text{g N}/\mu\text{g Chl a}$)



EcoMod 3: rapport NQP2 / P2 ($\mu\text{g N}/\mu\text{g Chl a}$)



EcoMod 3: rapport NQP3 / P3 ($\mu\text{g N}/\mu\text{g Chl a}$)



EcoMod 3: rapport NQP4 / P4 ($\mu\text{g N}/\mu\text{g Chl a}$)

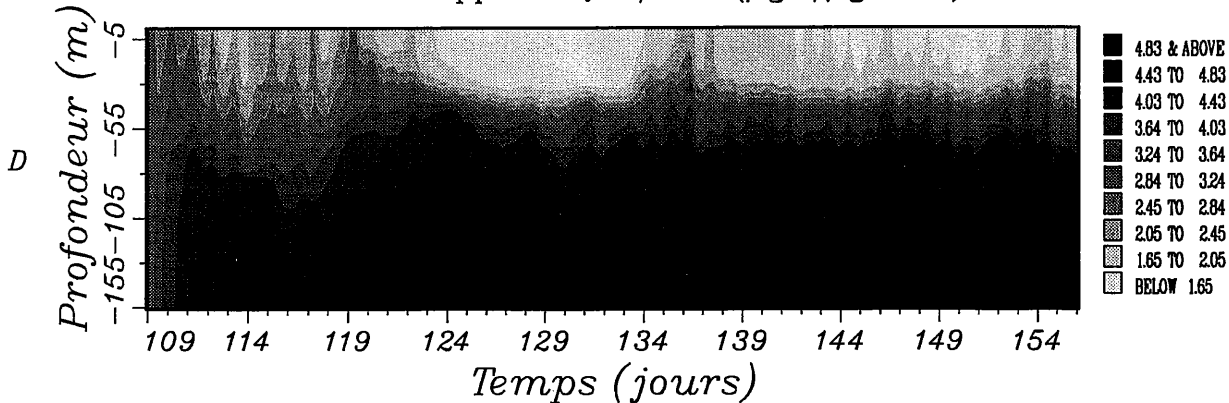


FIGURE 4.50

A: Silice inorganique dissoute intracellulaire par unité de biomasse ($\mu\text{g SI}/\mu\text{g Chl a}$) pour P4 (diatomées) calculée par EcoMod 3.

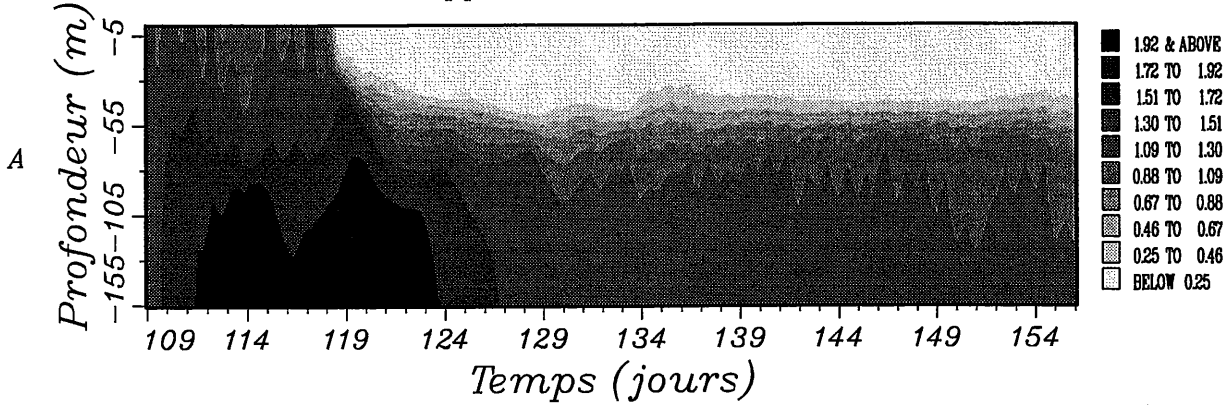
B: Production primaire brute instantanée ($\text{mg C}/\text{m}^3/\text{j}$) calculée par EcoMod 3.

C: Production primaire nette instantanée ($\text{mg C}/\text{m}^3/\text{j}$) calculée par EcoMod 3.

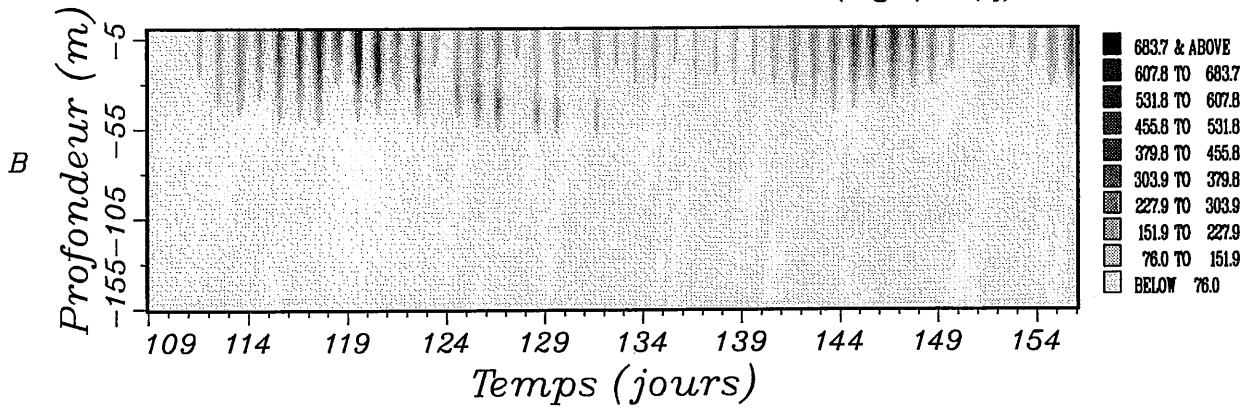
D: Rapports C/N ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$) pour tout le phytoplancton calculés par EcoMod 3.

1976																																	
APRIL										MAY										JUNE													
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

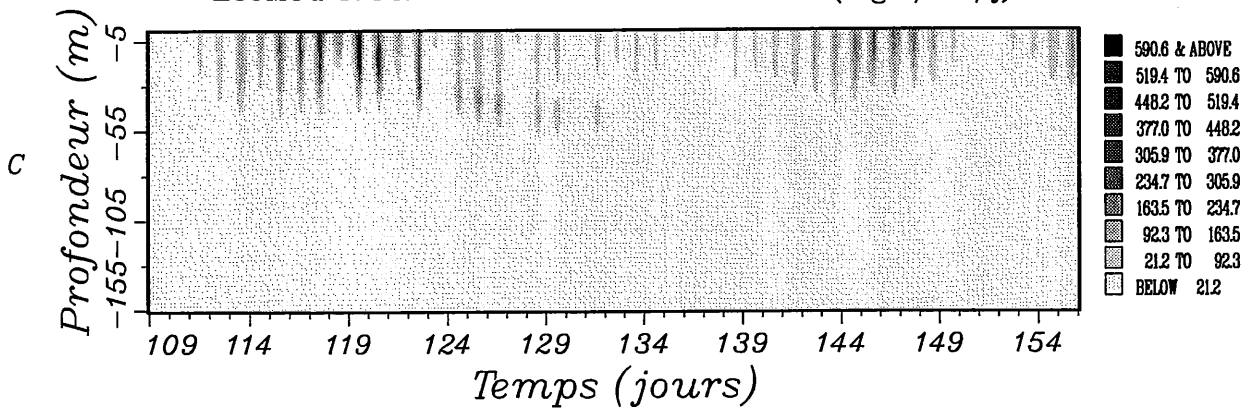
EcoMod 3: rapport SIQP4 / P4 ($\mu\text{g SI}/\mu\text{g Chl a}$)



EcoMod 3: PRODUCTION PRIMAIRE BRUTE (mg C/m³/j)



EcoMod 3: PRODUCTION PRIMAIRE NETTE (mg C/m³/j)



EcoMod 3: RAPPORT C/N du PHYTOPLANCTON ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$)

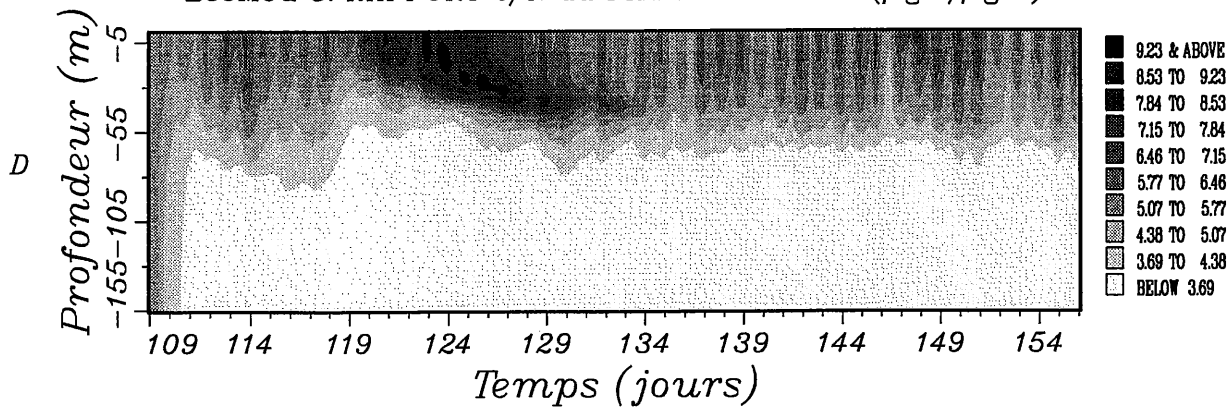


FIGURE 4.51

Evolutions spatio-temporelles de l'abondance pour tous les stages (NI-CVI) de *Oithona similis* (ind./10l) calculées par EcoMod 3.

1976																																		
APRIL										MAY											JUNE													
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4

OITHONA SIMILIS (individus/10l)

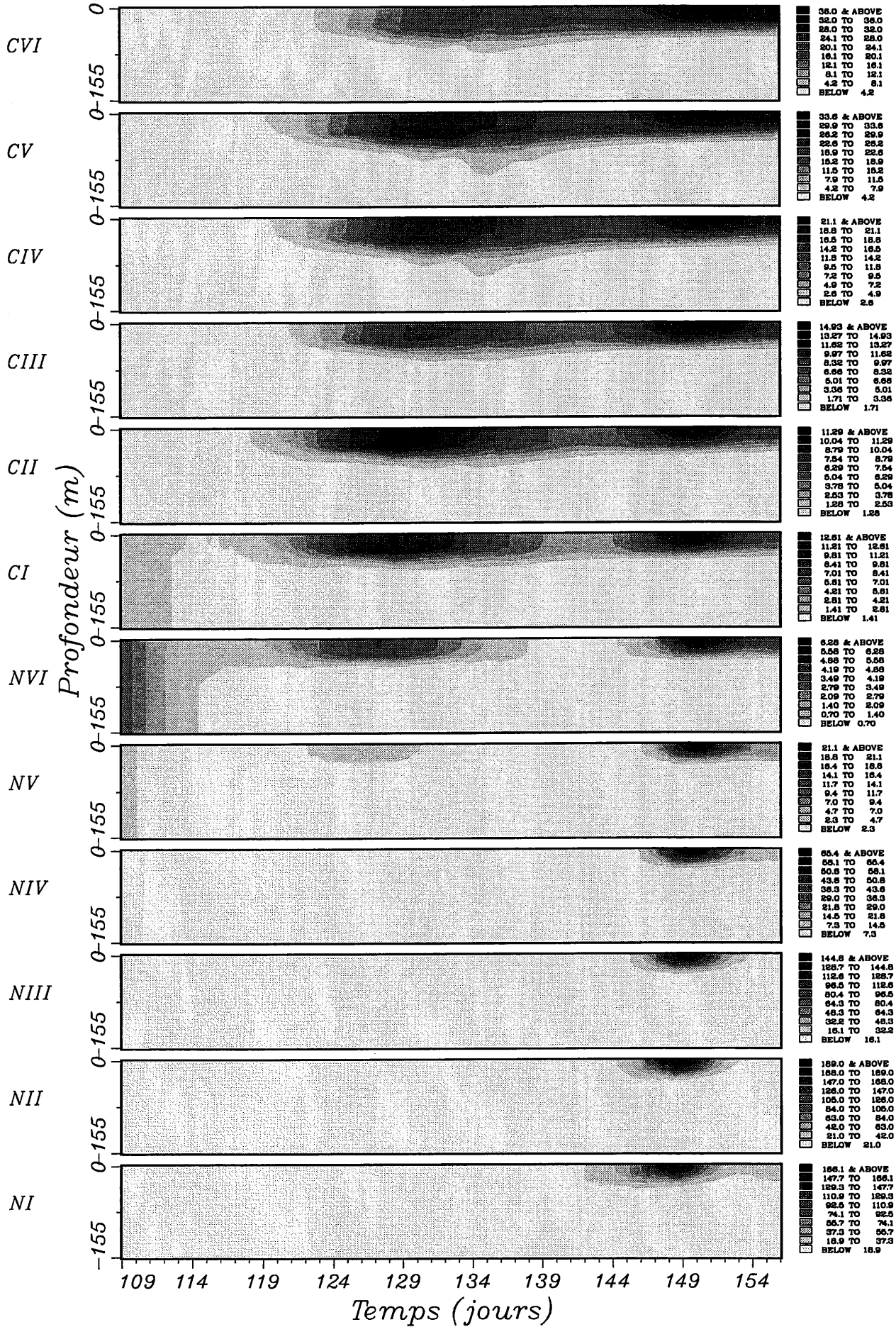


FIGURE 4.52

Evolutions spatio-temporelles de l'abondance pour tous les stages (NI-CVI) de *Calanus finmarchicus* (ind./10l) calculées par EcoMod 3.

1976

APRIL												MAY												JUNE			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4

CALANUS FINMARCHICUS (individus/10l)

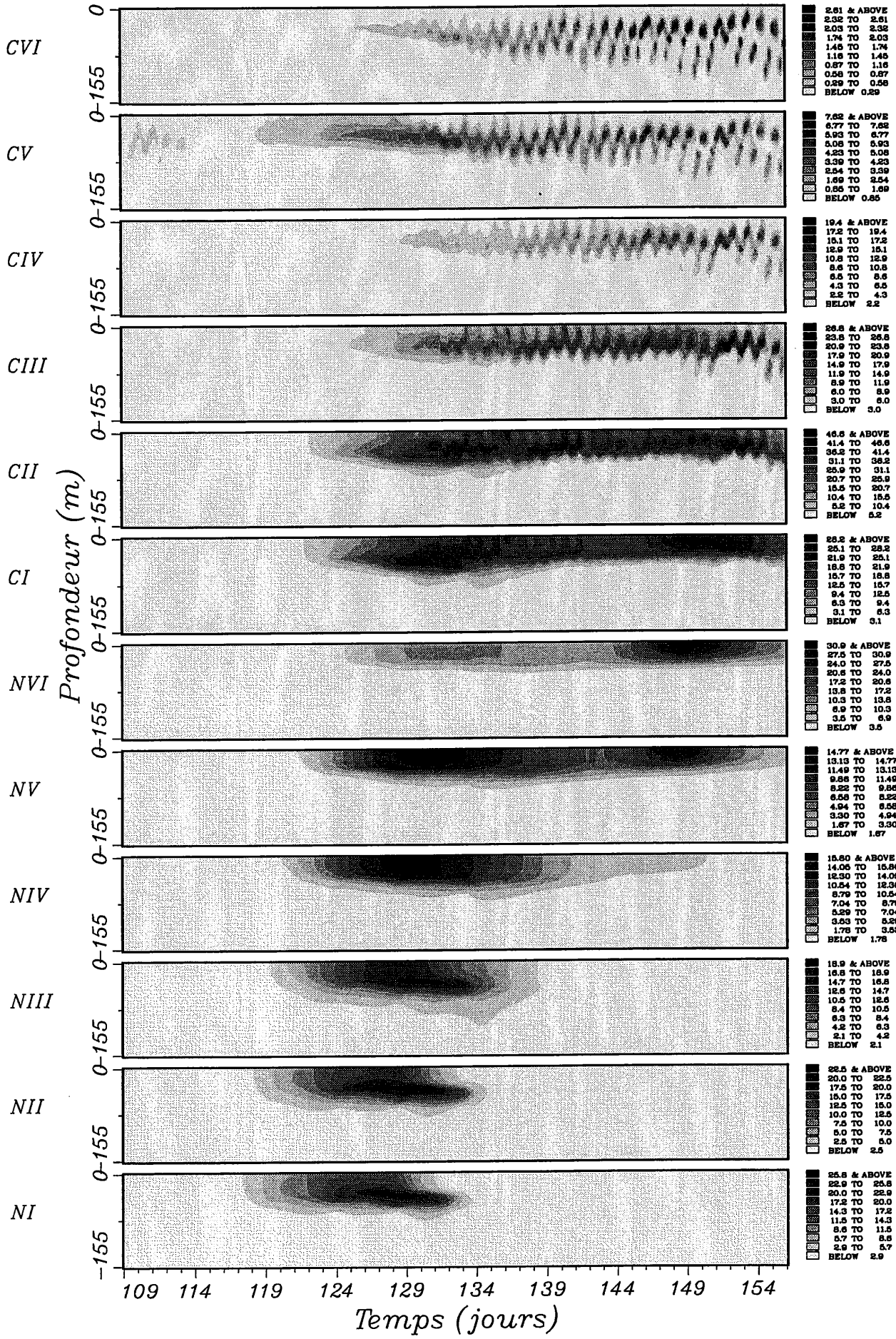
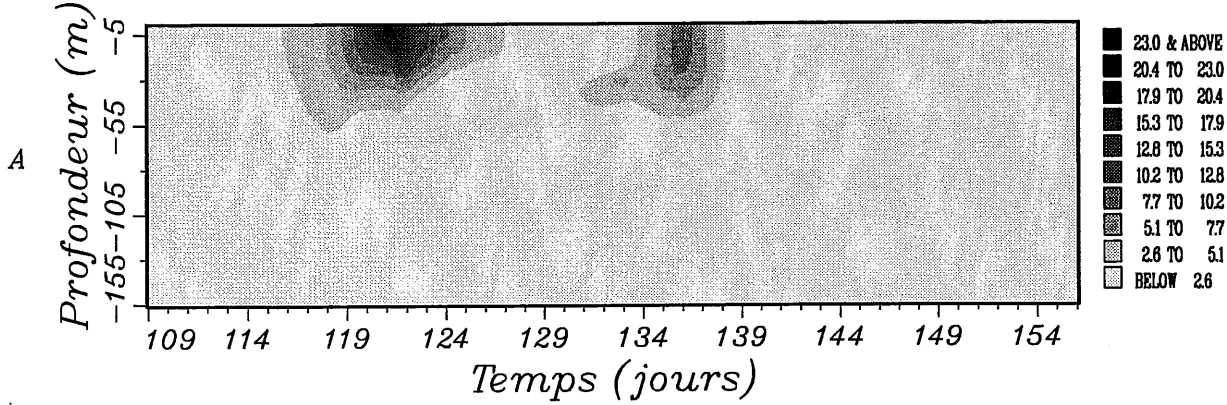


FIGURE 4.53

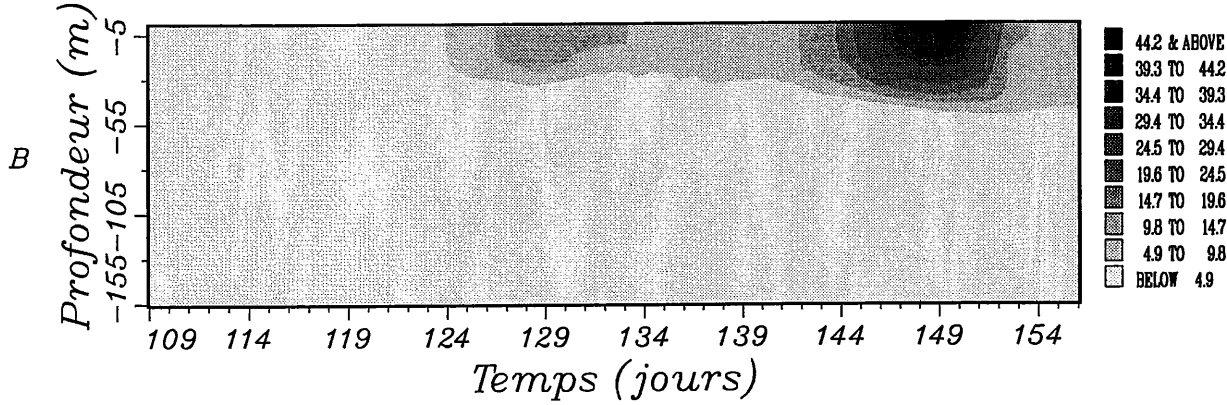
- A:** Concentrations de Z1 (nanozooplancton) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 3.
- B:** Concentrations de Z2 (microzooplancton) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 3.
- C:** Concentrations de OS (*Oithona similis*) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 3.
- D:** Concentrations de CF (*Calanus finmarchicus*) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 3.

1976																																	
APRIL														MAY														JUNE					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

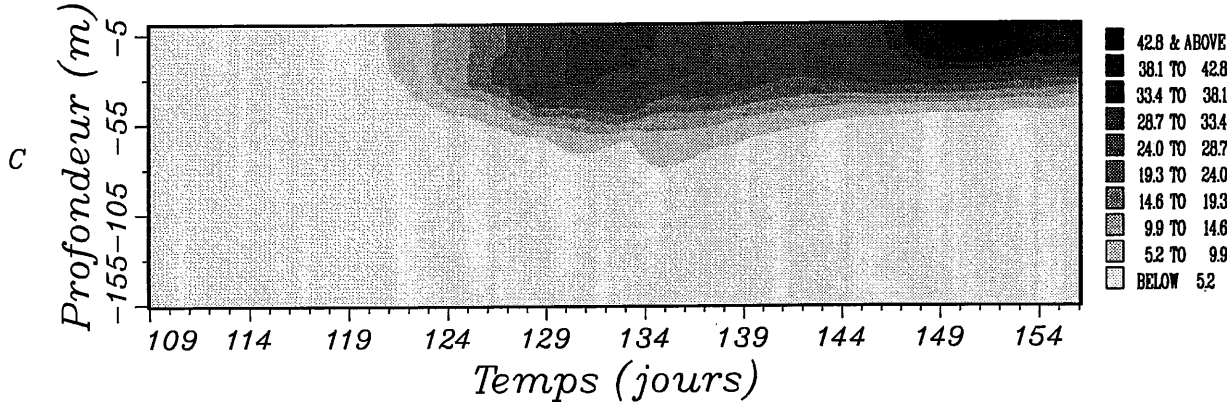
EcoMod 3: Z1C nanozooplancton ($\mu\text{g C/l}$)



EcoMod 3: Z2C microzooplancton ($\mu\text{g C/l}$)



EcoMod 4: OITHONA SIMILIS ($\mu\text{g C/l}$)



EcoMod 4: CALANUS FIMARCHICUS ($\mu\text{g C/l}$)

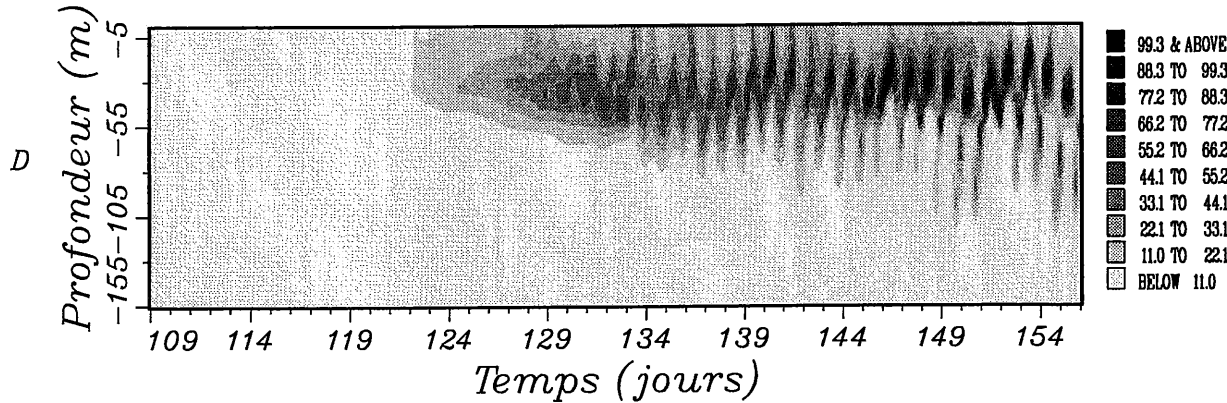
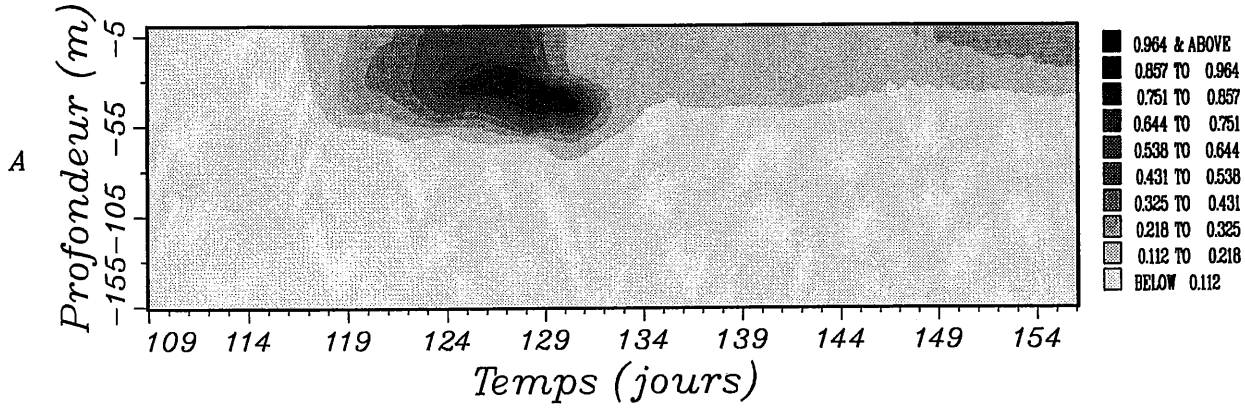


FIGURE 4.54

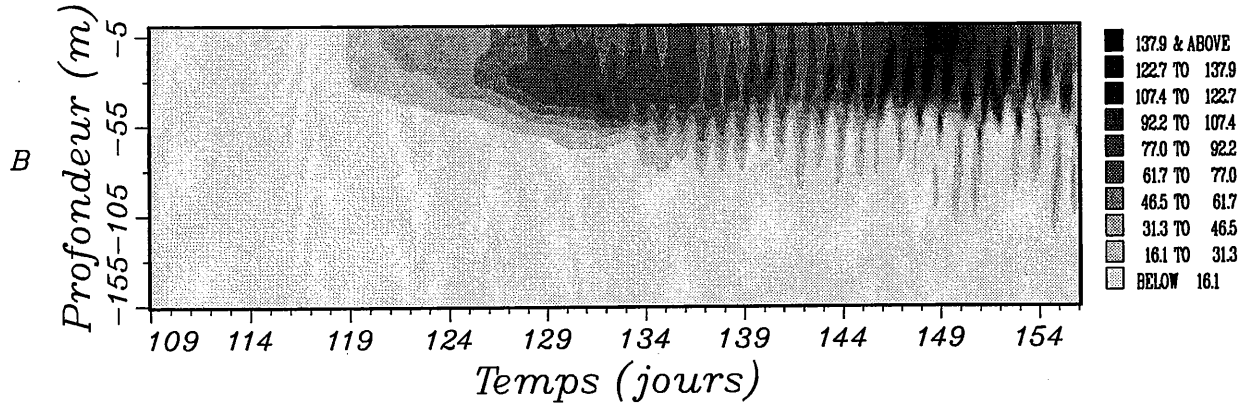
- A:** Concentrations des oeufs de copépodes (*Oithona similis* et *Calanus finmarchicus*) ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 3.
- B:** Concentrations du zooplancton total ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 3.
- C:** Grazing instantané du zooplancton ($\text{mg C/m}^3/\text{j}$) calculé par EcoMod 3.

1976																																	
APRIL														MAY										JUNE									
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

EcoMod 3: OEUFs de COPEPODE ($\mu\text{g C/l}$)



EcoMod 3: ZOOPLANKTON TOTAL ($\mu\text{g C/l}$)



EcoMod 3: GRAZING ($\text{mg C/m}^3/\text{j}$)

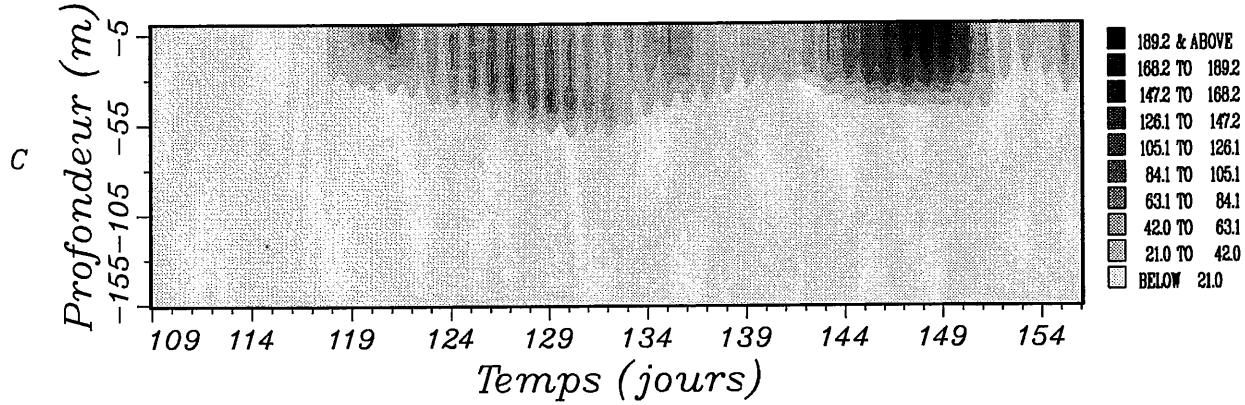
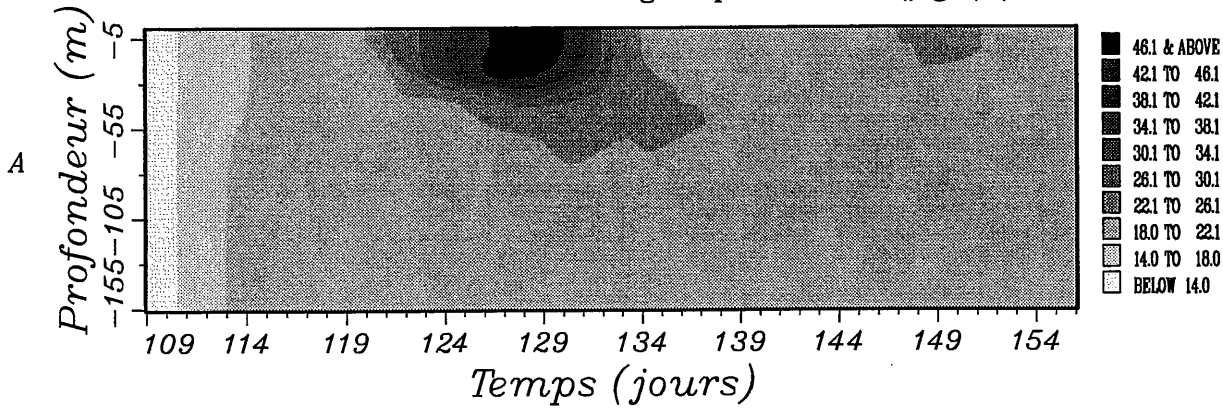


FIGURE 4.55

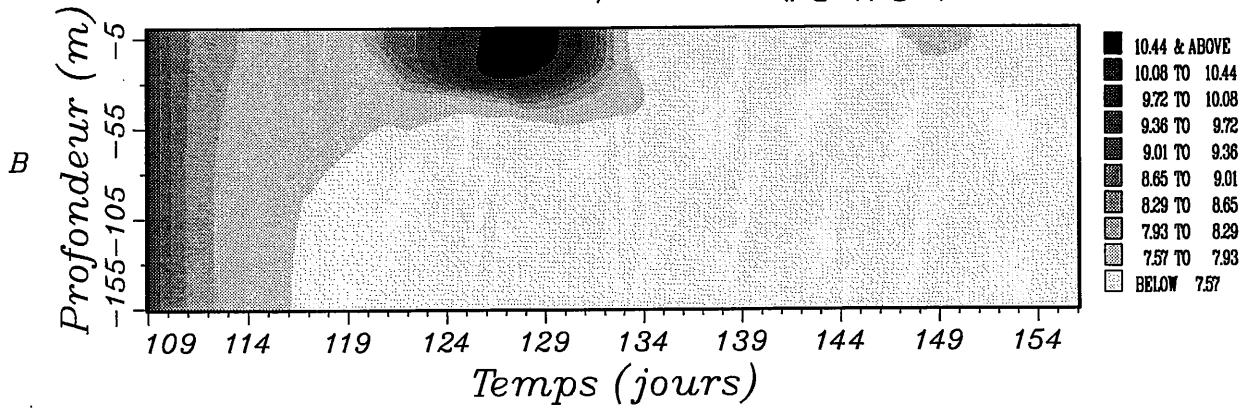
- A:** Concentrations du carbone organique dissous de faible poids moléculaire ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 3.
- B:** Rapports C/N des matières organiques dissoutes de faible poids moléculaire ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$) calculés par EcoMod 3.
- C:** Concentrations du carbone organique dissous de haut poids moléculaire ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 3.
- D:** Rapports C/N des matières organiques dissoutes de haut poids moléculaire ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$) calculés par EcoMod 3.

1976																																		
APRIL									MAY												JUNE													
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4

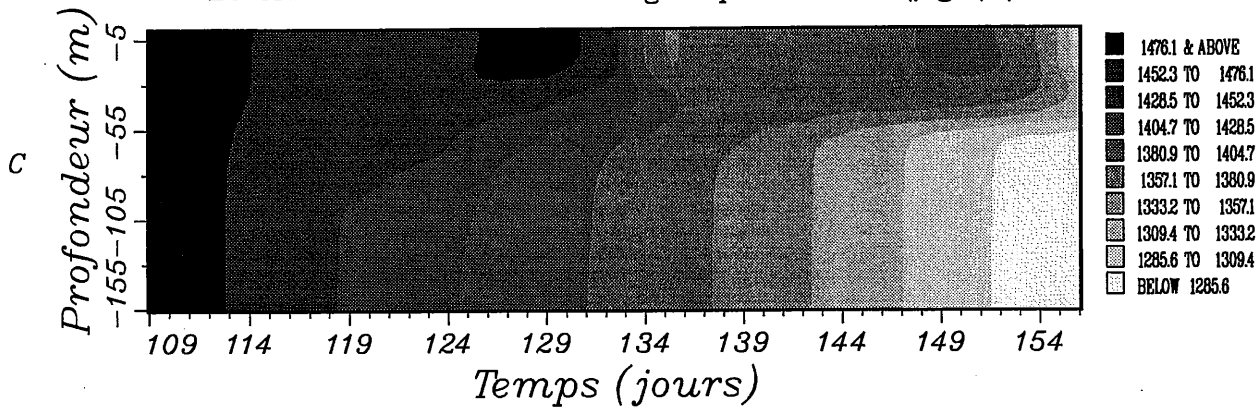
EcoMod 3: MOD1C carbone organique dissous ($\mu\text{g C/l}$)



EcoMod 3: RAPPORT C/N de MOD1 ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$)



EcoMod 3: MOD2C carbone organique dissous ($\mu\text{g C/l}$)



EcoMod 3: RAPPORT C/N de MOD2 ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$)

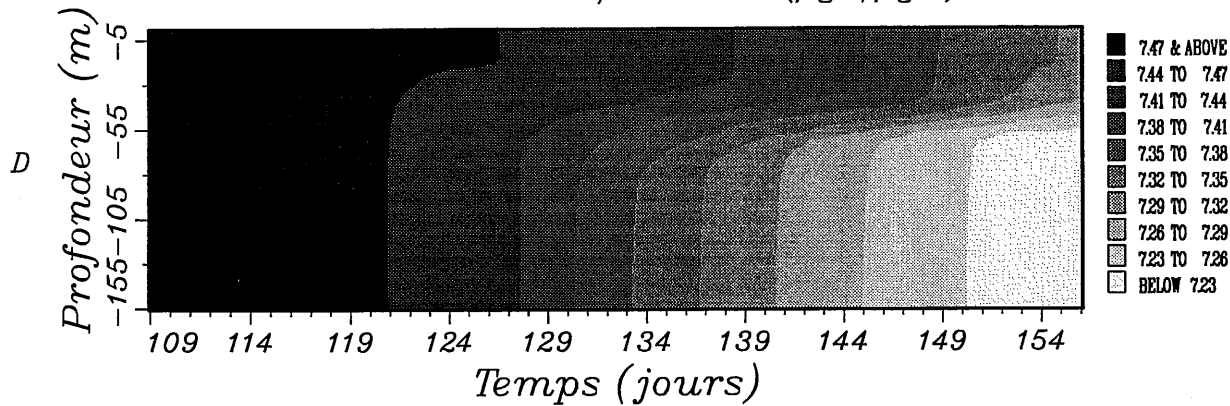
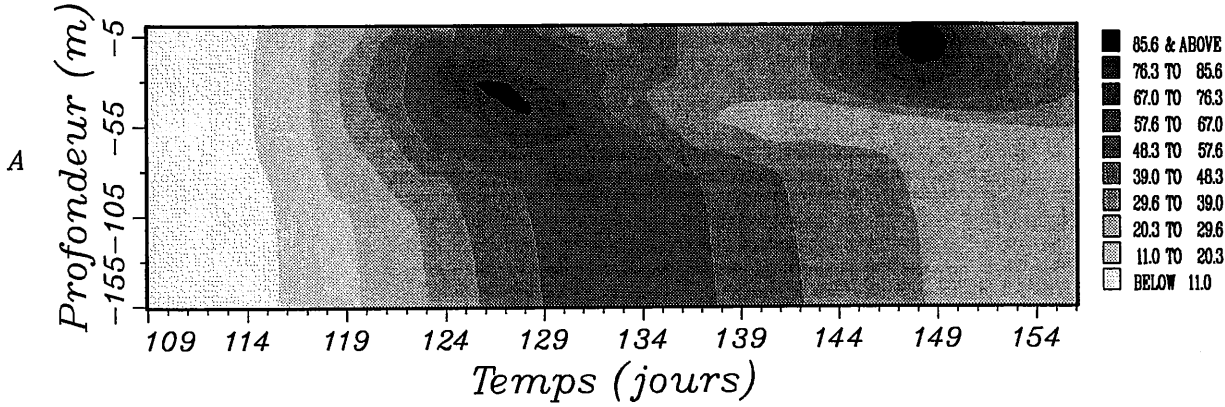


FIGURE 4.56

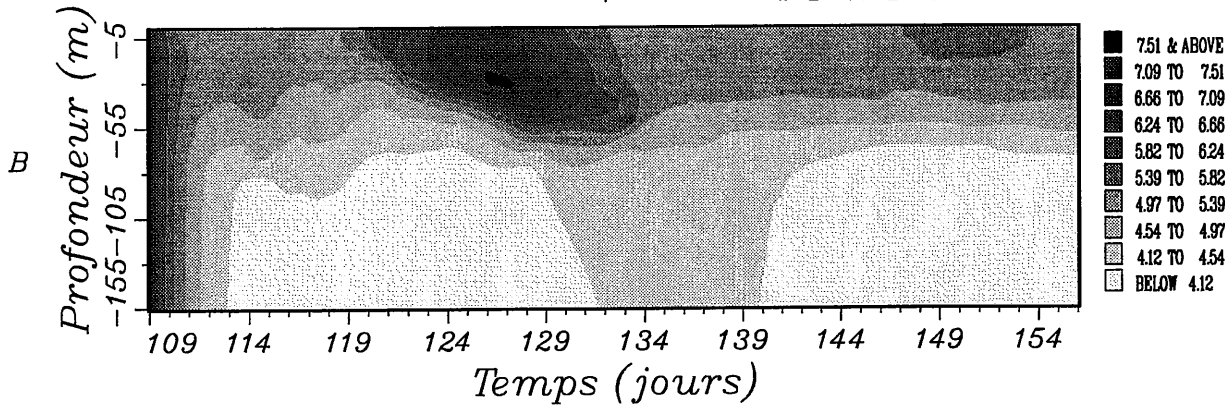
- A:** Concentrations du carbone organique particulaire détritique ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod3.
- B:** Rapports C/N de la matière organique particulaire détritique ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$) calculés par EcoMod 3.
- C:** Concentrations du carbone organique particulaire total ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 3.
- D:** Concentrations des bactéries libres ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 3.

1976																																	
APRIL										MAY											JUNE												
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

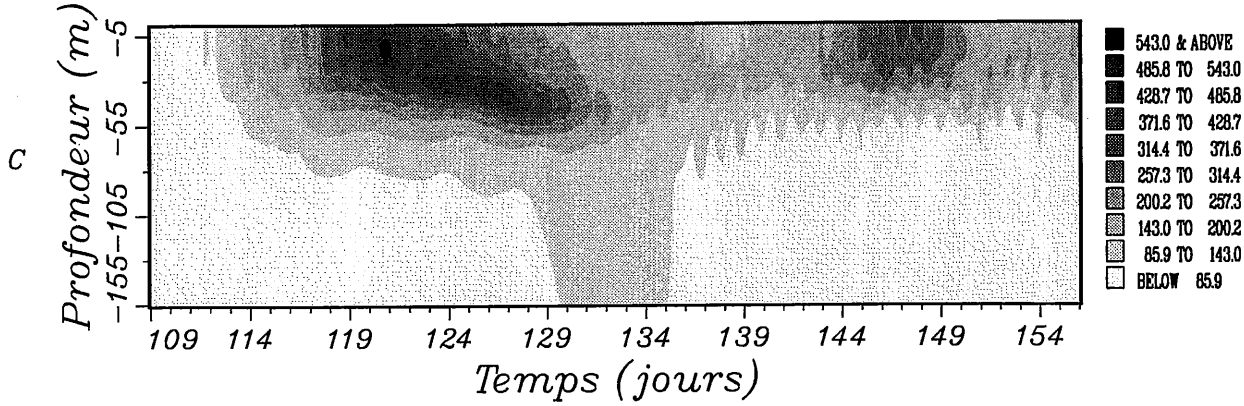
EcoMod 3: CARBONE ORGANIQUE PARTICULAIRE ($\mu\text{g C/l}$)



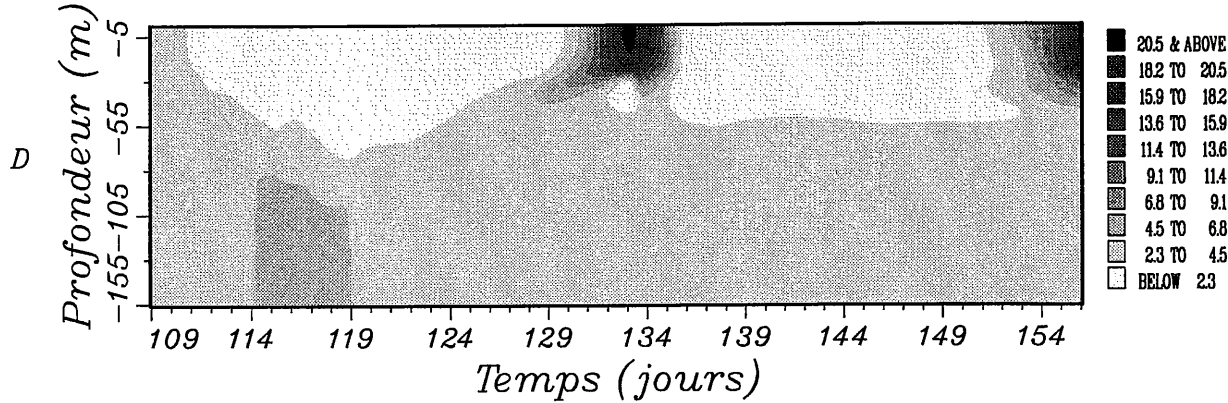
EcoMod 3: RAPPORT C/N de MOP ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$)



EcoMod 3: CARBONE ORGANIQUE PARTICULAIRE ($\mu\text{g C/l}$)



EcoMod 3: BACC bacteries libres ($\mu\text{g C/l}$)



Cycles du carbone et de l'azote (influences de l'exsudation du phytoplancton).

Dans cette simulation de EcoMod 3, le taux maximal d'exsudation, pour chaque phytoplancton, a une valeur de 0.5 j^{-1} (exmaxC_{px}). Tous les autres paramètres pour la simulation sont identiques à ceux de la simulation standard (tableau 3.35).

FIGURE 4.57

A: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m de la somme des concentrations des nitrates et des nitrites (mmol N/m^2). Les données ont été digitalisées par Radach & al. (1994).

B: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations simulées de N1 (mmol N/m^2).

FIGURE 4.58

A: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m de la concentration d'ammonium (mmol N/m^2). Les données ont été digitalisées par Radach & al. (1994).

B: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations simulées de N2 (mmol N/m^2).

FIGURE 4.59

A: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations de silicates (mmol SI/m^2). Ces valeurs ont été obtenues en utilisant une méthode de reconstruction des champs de données avec le modèle de Brasseur (1991, 1994), à partir de la figure 2.8.

B: Valeurs intégrées sur la couche 0-50 m des concentrations simulées de SI (mmol SI/m^2).

FIGURE 4.60

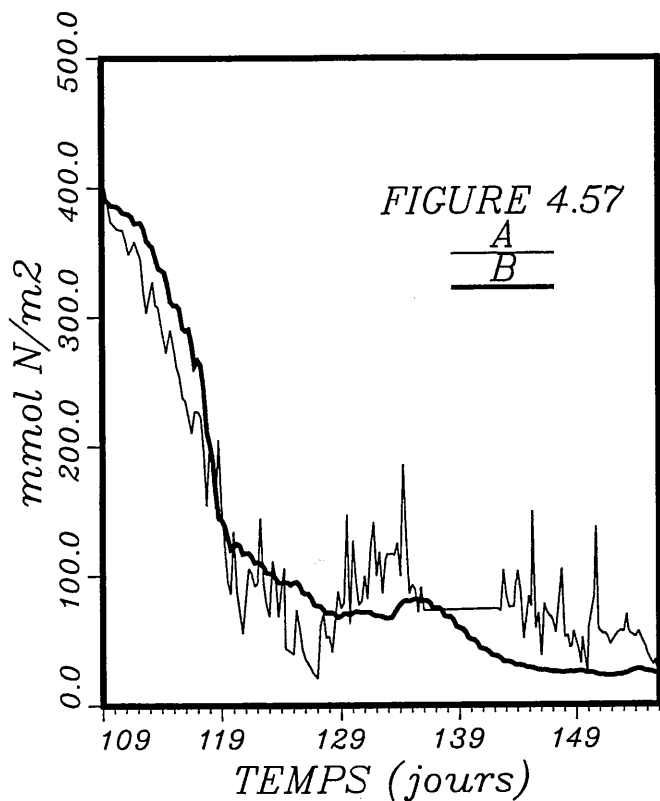
A: Concentrations intégrées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-50 m (mg Chl a /m^2). Les données ont été digitalisées à partir de la figure 5a de Radach & al. (1980).

B: Concentrations intégrées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-100 m (mg Chl a /m^2). Les données ont été digitalisées à partir de la figure 6a de Radach & al. (1980).

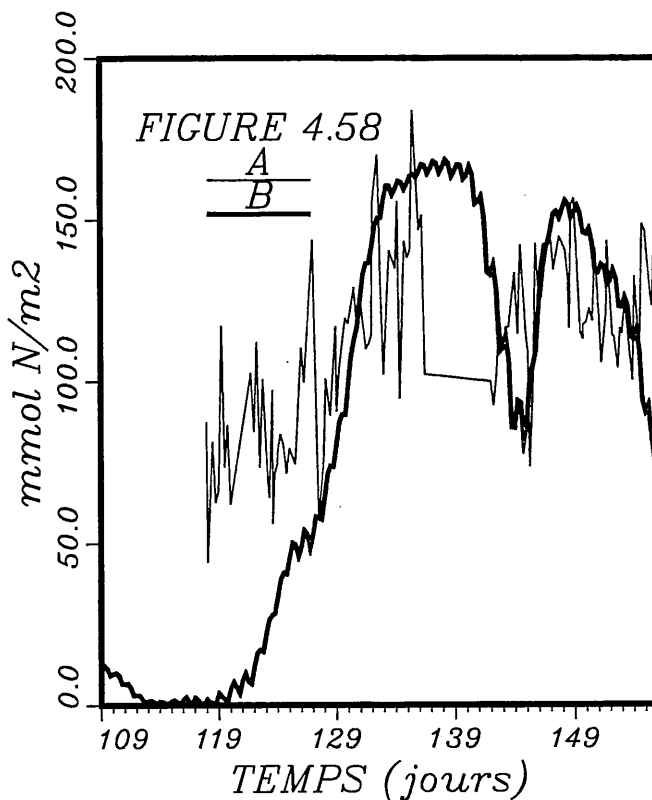
C: Concentrations intégrées et simulées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-50 m (mg Chl a /m^2).

D: Concentrations intégrées et simulées de la chlorophylle a totale sur la couche 0-100 m (mg Chl a /m^2).

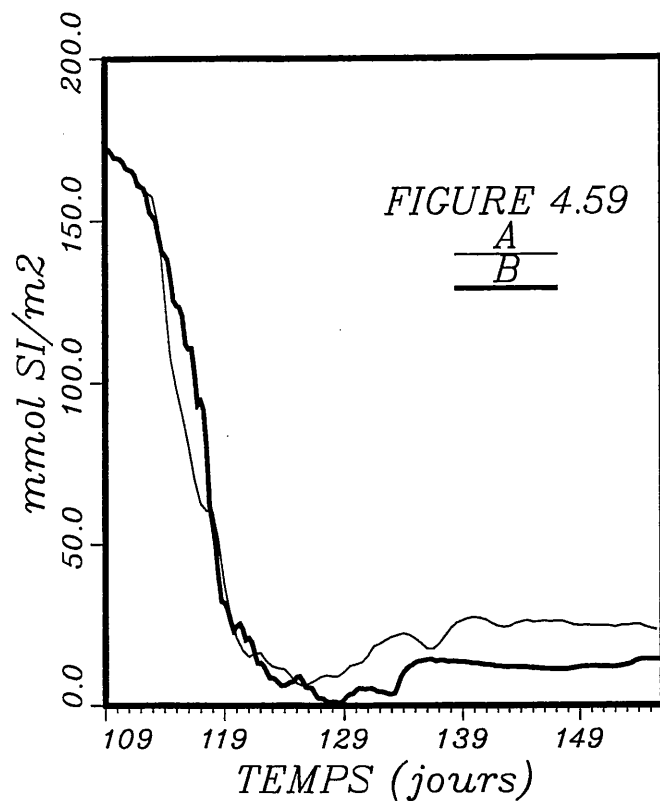
N1 nitrates+nitrites



N2 ammonium



SI silicates



CHLOROPHYLLE α

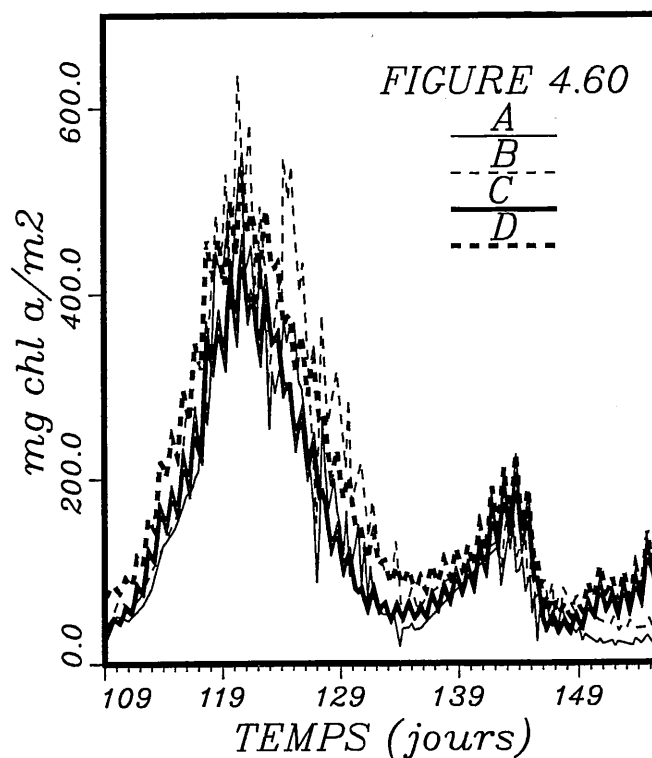
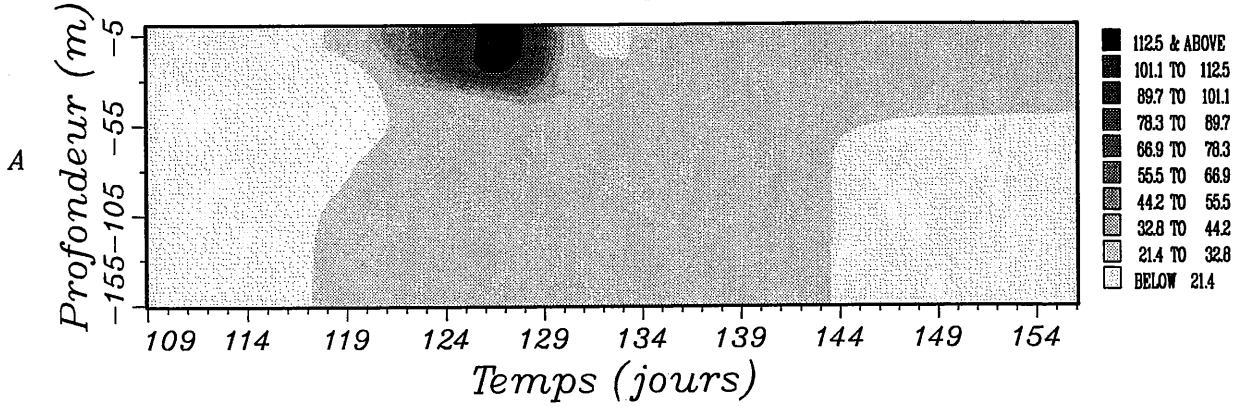


FIGURE 4.61

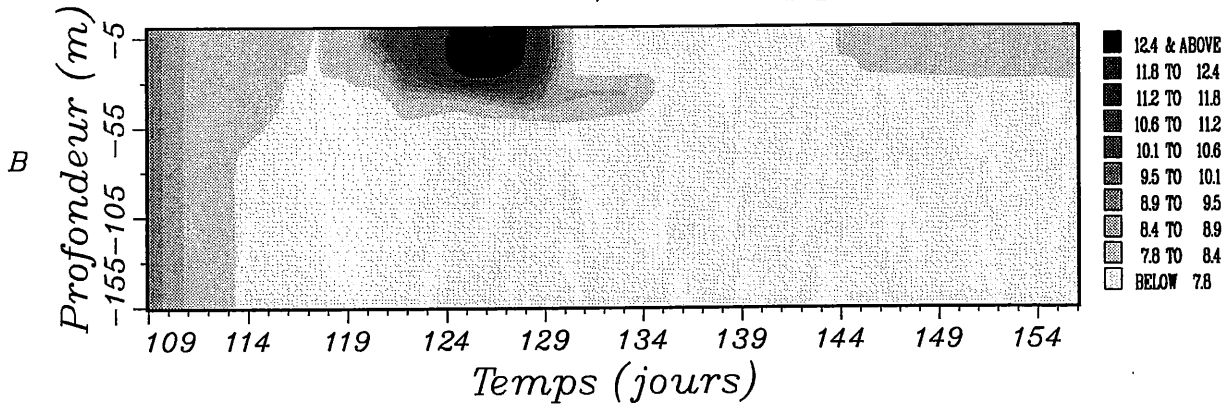
- A:** Concentrations du carbone organique dissous de faible poids moléculaire ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 3.
- B:** Rapports C/N des matières organiques dissoutes de faible poids moléculaire ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$) calculés par EcoMod 3.
- C:** Concentrations des bactéries libres ($\mu\text{g C/l}$) calculées par EcoMod 3.

1976																																		
APRIL						MAY						JUNE																						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4

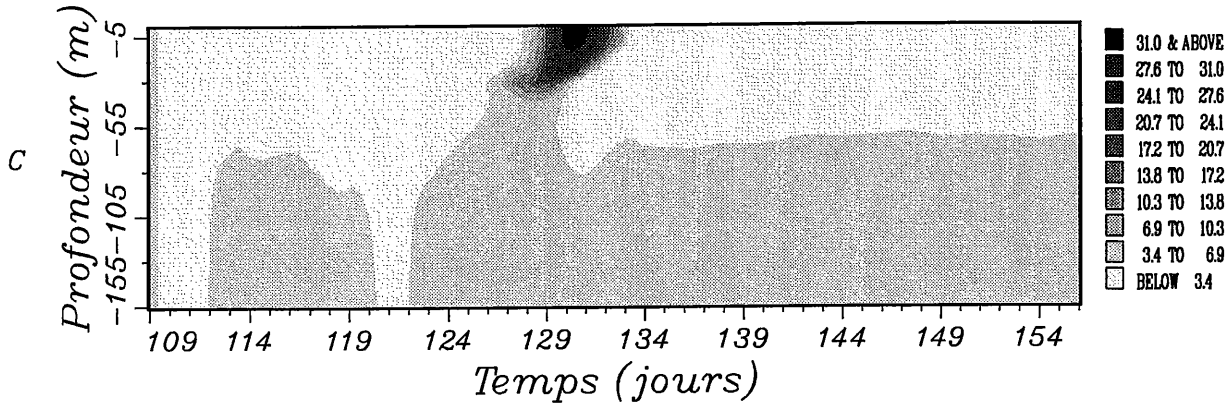
EcoMod 3: MOD1C carbone organique dissous ($\mu\text{g C/l}$)



EcoMod 3: RAPPORT C/N de MOD1 ($\mu\text{g C}/\mu\text{g N}$)



EcoMod 3: BACC bacteries libres ($\mu\text{g C/l}$)



*Cycles du carbone et de l'azote
(influences sur les bactéries libres).*

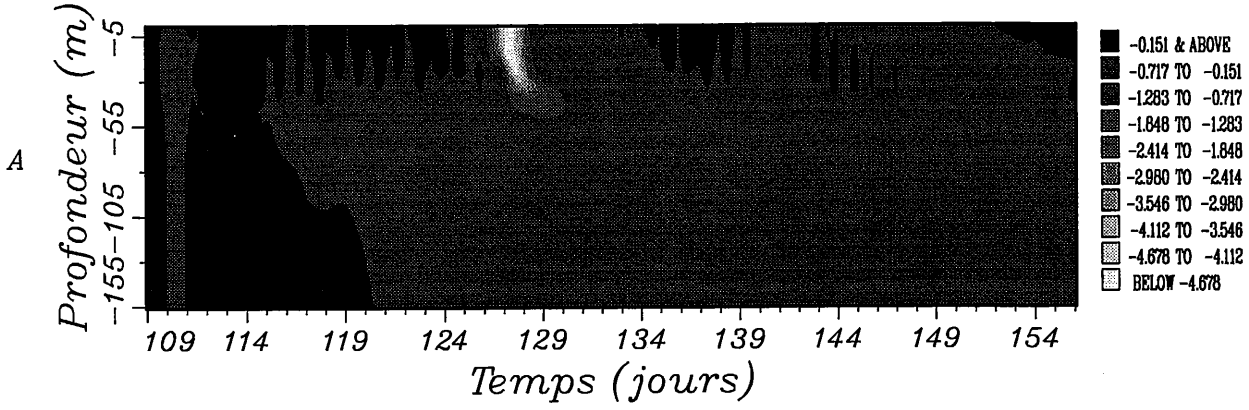
FIGURE 4.62

A: Flux net de l'excrétion moins l'assimilation de N₂ chez les bactéries libres (µg N/l/j). Cette simulation provient de EcoMod 2 (simulation standard) en utilisant le modèle de Fasham & al. (1990): *ibac*=1.

B: Flux net de l'excrétion moins l'assimilation de N₂ chez les bactéries libres (µg N/l/j). Cette simulation provient de EcoMod 2 (simulation standard) en utilisant le modèle de Andersen & Rassoulzadegan (1991): *ibac*=0.

1976																																		
APRIL										MAY														JUNE										
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4

EcoMod 2: Excretion - Assimilation de N2 ($\mu\text{g N/l/j}$)



EcoMod 2: Excretion - Assimilation de N2 ($\mu\text{g N/l/j}$)

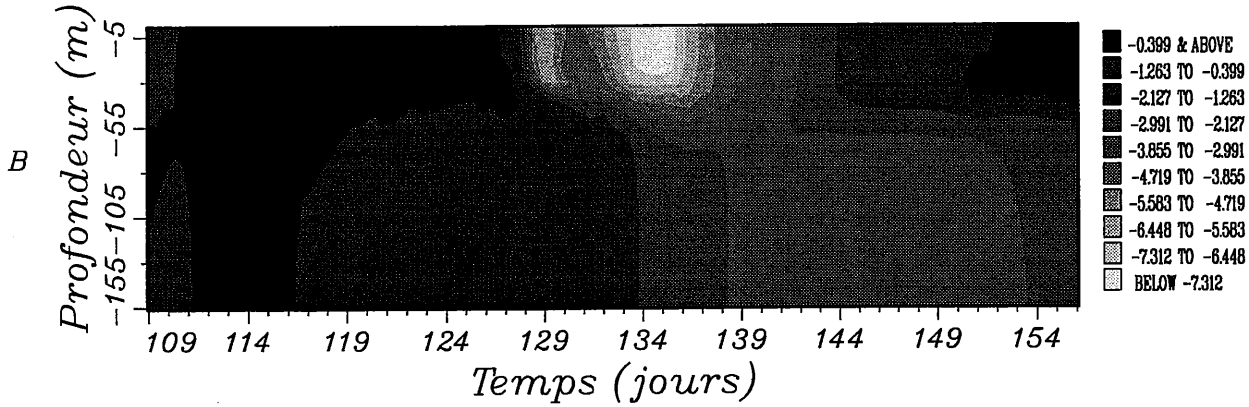
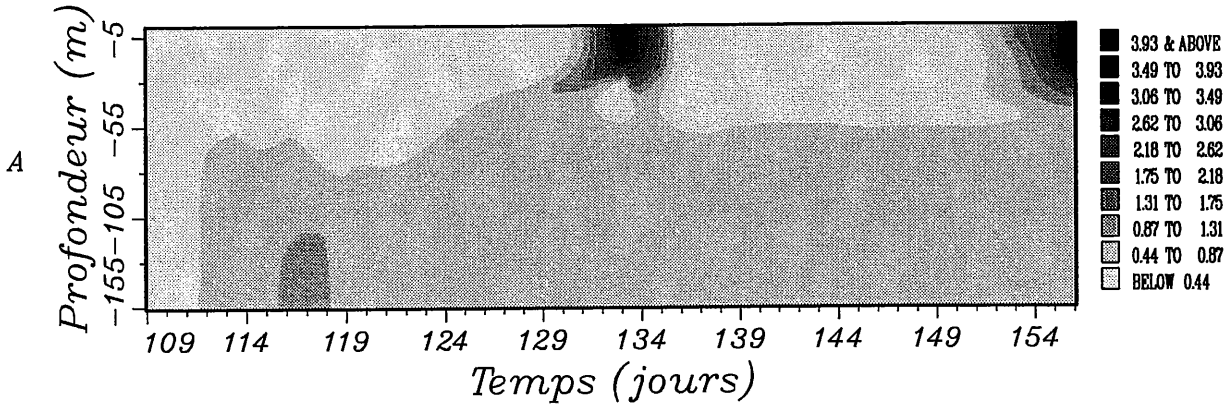


FIGURE 4.63

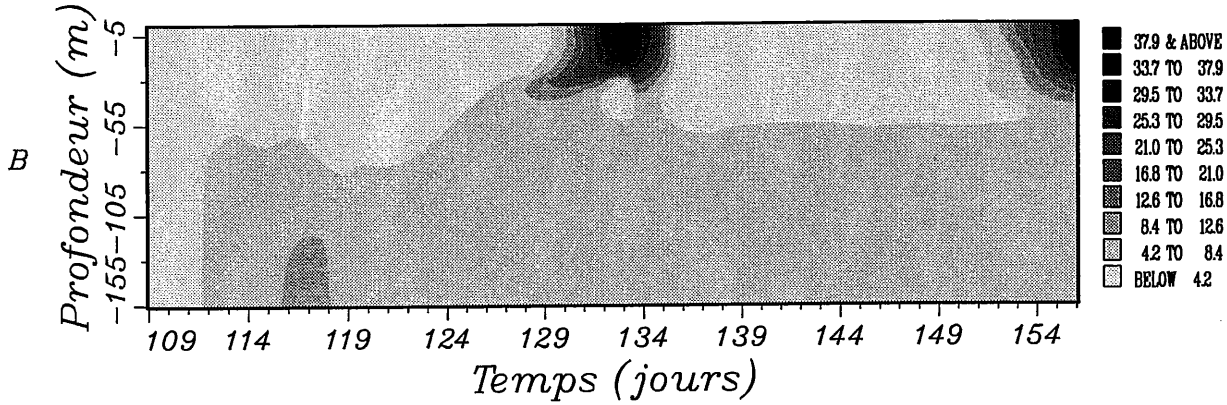
- A:** Flux de N₂ pour les bactéries libres ($\mu\text{g N/l/j}$) calculé par EcoMod 3 (simulation standard).
B: Respiration pour les bactéries libres ($\mu\text{g C/l/j}$) calculée par EcoMod 3 (simulation standard).
C: Rapports du flux de N₂ sur la respiration pour les bactéries libres ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$) calculés par EcoMod 3 (simulation standard).
D: Rapport Φ pour les bactéries ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$) calculé par EcoMod 3 (simulation standard).

1976																																											
APRIL										MAY											JUNE																						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14

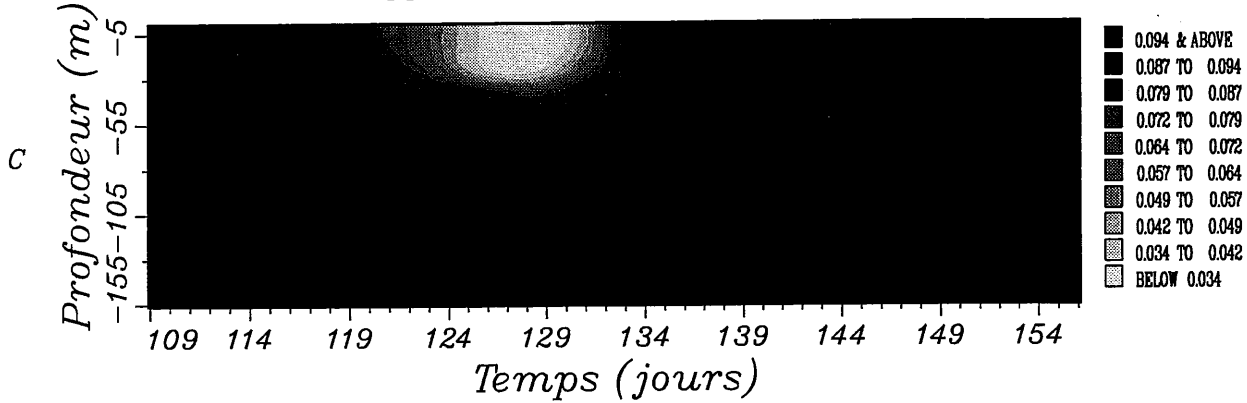
EcoMod 3: flux de N2 ($\mu\text{g N/l/j}$)



EcoMod 3: respiration ($\mu\text{g C/l/j}$)



EcoMod 3: rapport flux de N2 / respiration ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$)



EcoMod 3: rapport PHI ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$)

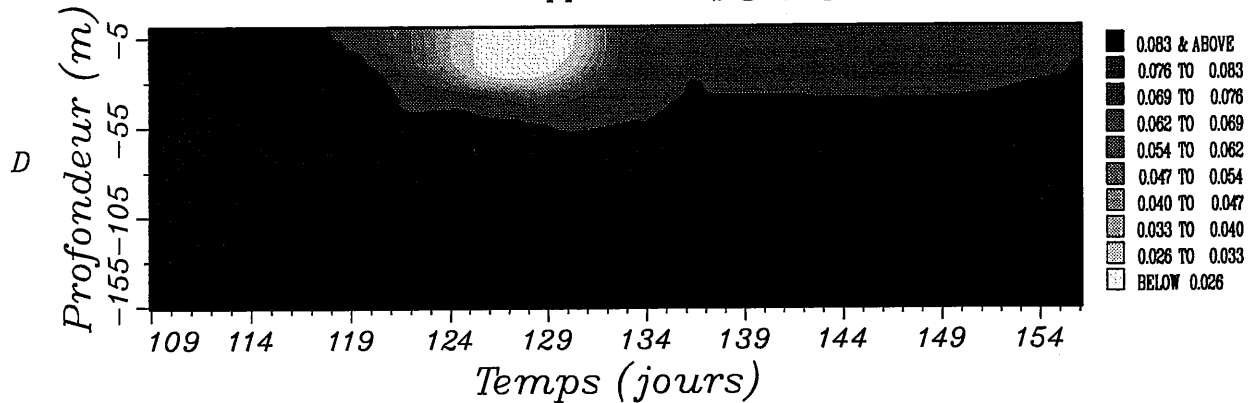
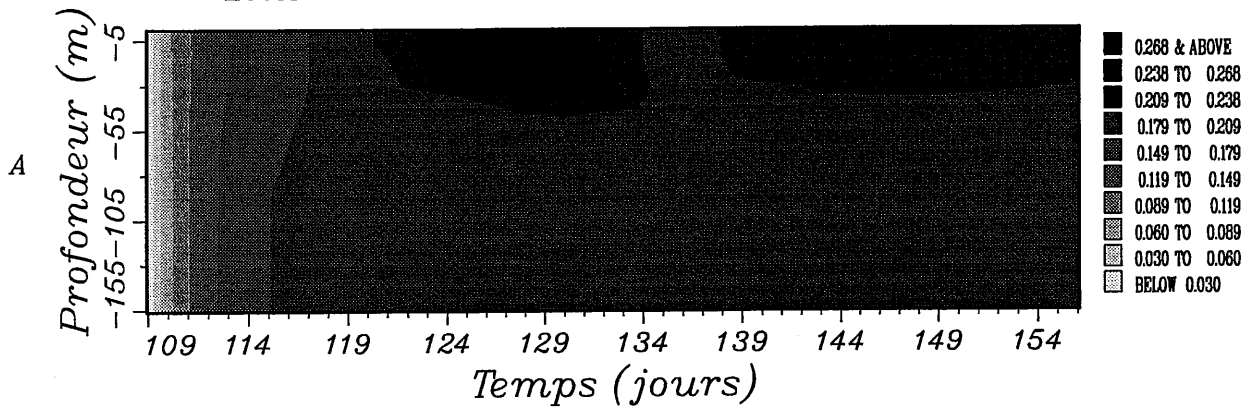


FIGURE 4.64

- A:** Rendement de croissance en terme de carbone (YC) pour les bactéries libres, calculé par EcoMod 3 (simulation standard).
- B:** Rendement de croissance en terme d'azote (YN) pour les bactéries libres, calculé par EcoMod 3 (simulation standard).

1976																																	
APRIL														MAY														JUNE					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

EcoMod 3: Rendement de croissance en carbone YC



EcoMod 3: Rendement de croissance en azote YN

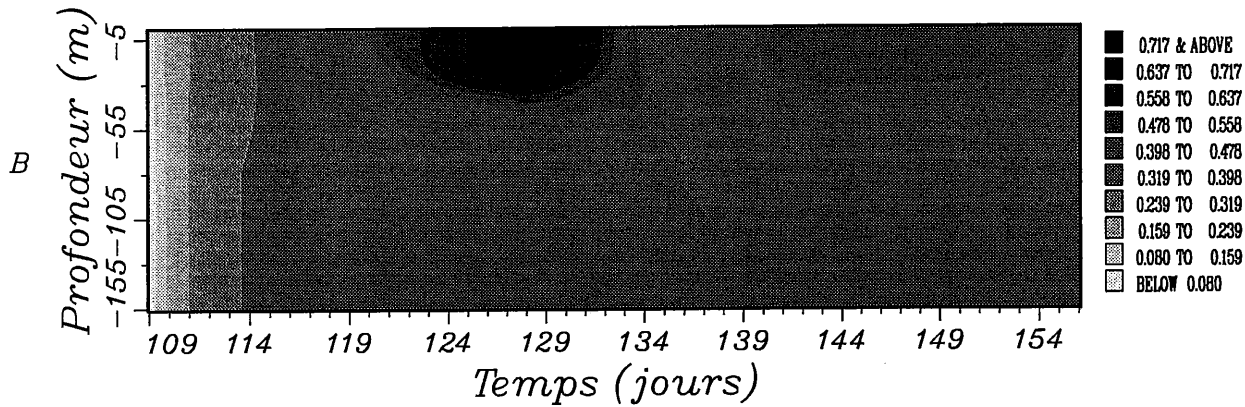


FIGURE 4.65

A: Flux de N₂ pour les bactéries libres ($\mu\text{g N/l/j}$) calculé par EcoMod 3 où le taux maximal d'exsudation de chaque phytoplancton est de $0.5 \text{ j}^{-1}(\text{exmaxC}_{Px})$.

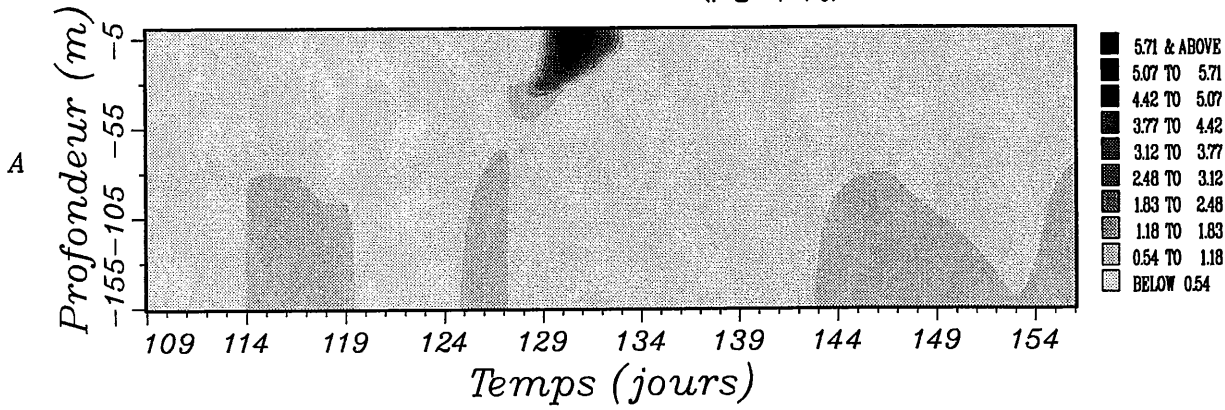
B: Respiration pour les bactéries libres ($\mu\text{g C/l/j}$) calculée par EcoMod 3 où le taux maximal d'exsudation de chaque phytoplancton est de $0.5 \text{ j}^{-1}(\text{exmaxC}_{Px})$.

C: Rapport du flux de N₂ sur la respiration pour les bactéries libres ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$) calculé par EcoMod 3 où le taux maximal d'exsudation de chaque phytoplancton est de $0.5 \text{ j}^{-1}(\text{exmaxC}_{Px})$.

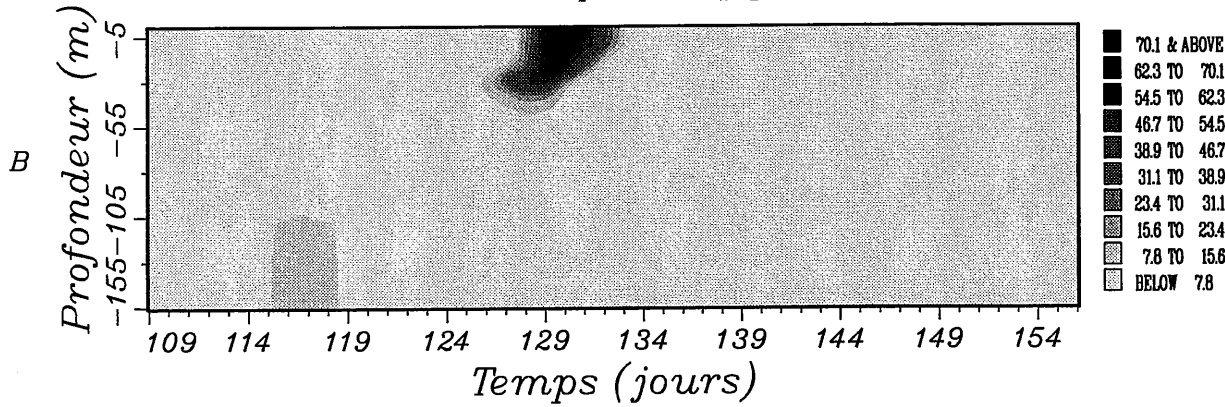
D: Rapport Φ pour les bactéries ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$) calculé par EcoMod 3 où le taux maximal d'exsudation de chaque phytoplancton est de $0.5 \text{ j}^{-1}(\text{exmaxC}_{Px})$.

1976																																	
APRIL															MAY															JUNE			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

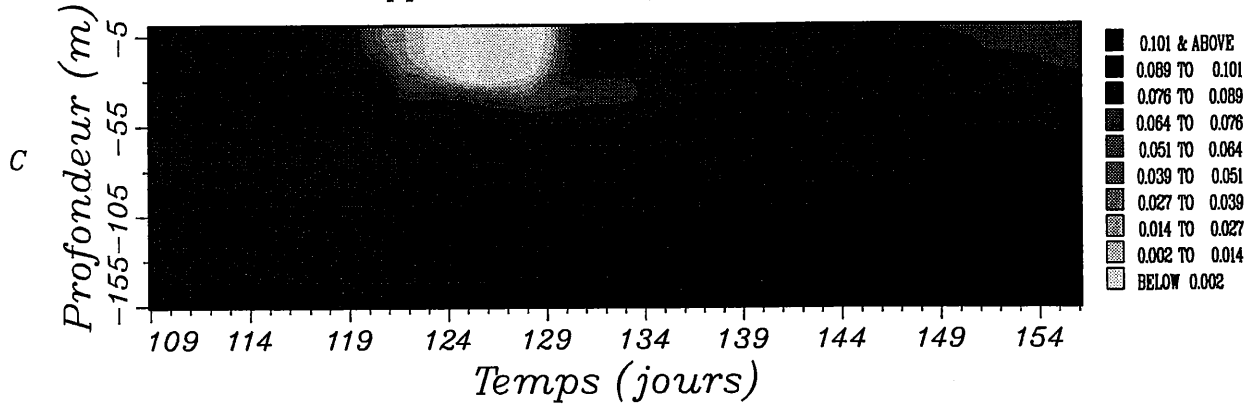
EcoMod 3: flux de N₂ ($\mu\text{g N/l/j}$)



EcoMod 3: respiration ($\mu\text{g C/l/j}$)



EcoMod 3: rapport flux de N₂ / respiration ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$)



EcoMod 3: rapport PHI ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$)

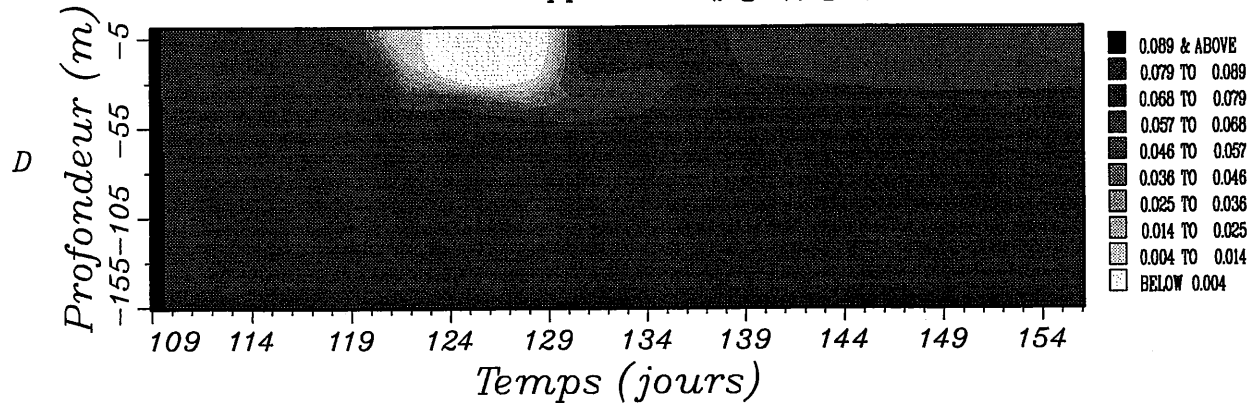
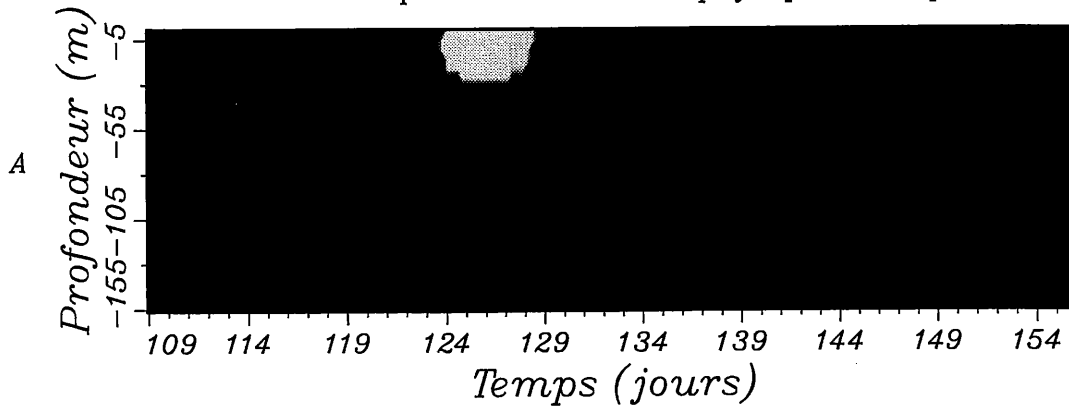


FIGURE 4.66

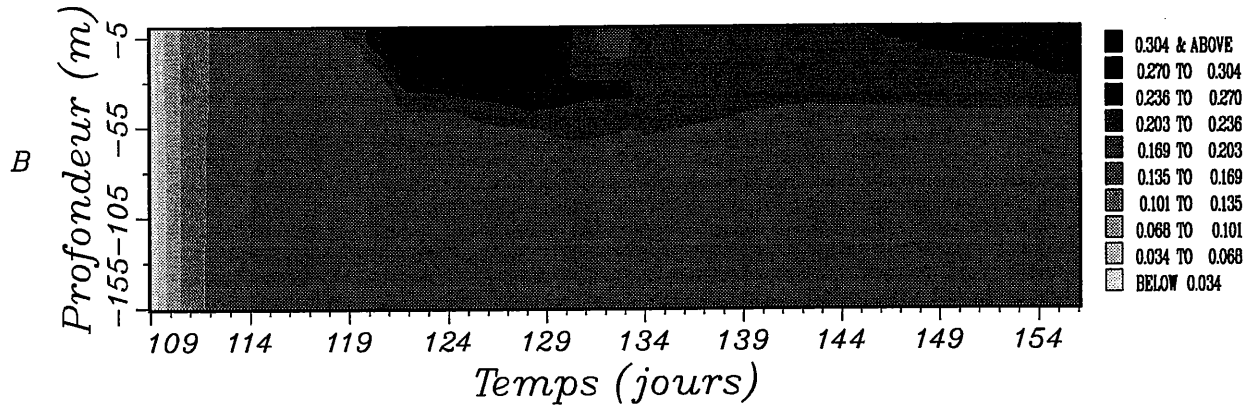
- A:** Compétition entre les bactéries libres et le phytoplancton pour N₂. La couleur noire indique qu'il n'y a pas de compétition et la couleur blanche indique une compétition. Résultats calculés par EcoMod 3 où le taux maximal d'exsudation de chaque phytoplancton est de $0.5 \text{ j}^{-1}(\text{exmaxC}_{Px})$.
- B:** Rendement de croissance en terme de carbone (YC) pour les bactéries libres, calculé par EcoMod 3 où le taux maximal d'exsudation de chaque phytoplancton est de $0.5 \text{ j}^{-1}(\text{exmaxC}_{Px})$.
- C:** Rendement de croissance en terme d'azote (YN) pour les bactéries libres, calculé par EcoMod 3 où le taux maximal d'exsudation de chaque phytoplancton est de $0.5 \text{ j}^{-1}(\text{exmaxC}_{Px})$.

1976																																	
APRIL														MAY														JUNE					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

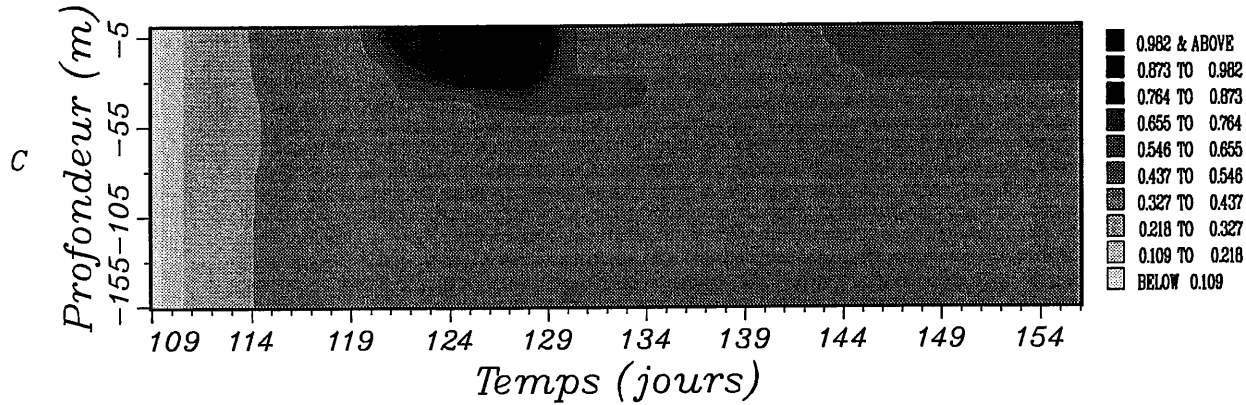
EcoMod 3: Competition bacteries-phytoplancton pour N2



EcoMod 3: Rendement de croissance en carbone YC



EcoMod 3: Rendement de croissance en azote YN



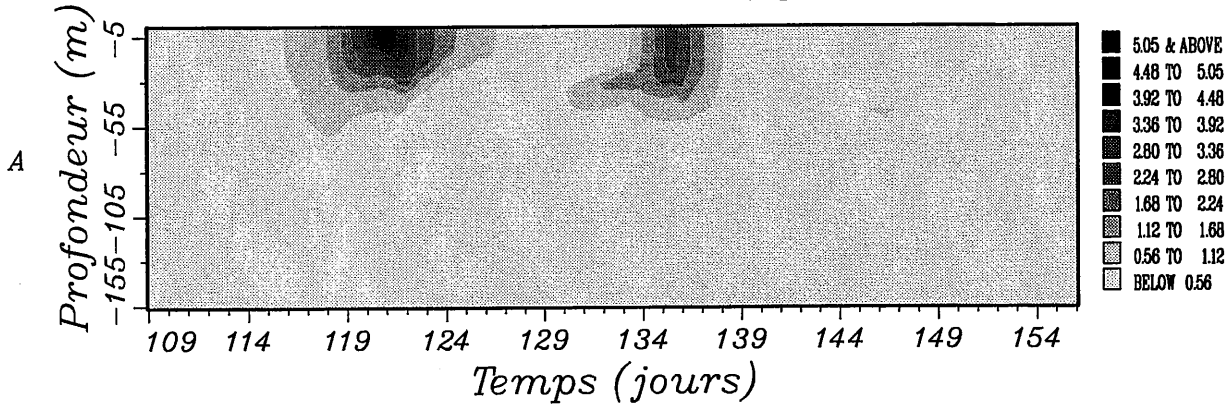
*Cycles du carbone et de l'azote
(influences sur le zooplancton).*

FIGURE 4.67

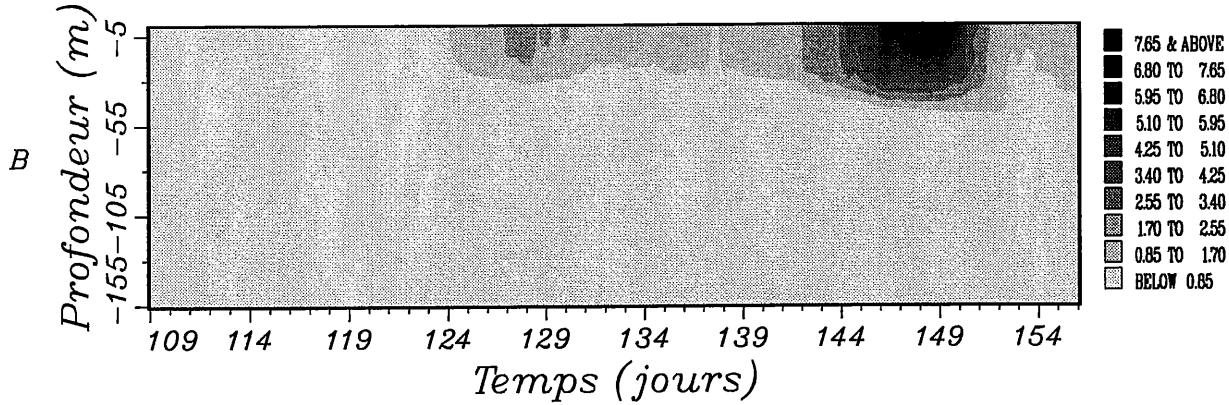
- A:** Excrétion du nanozooplancton (Z1) ($\mu\text{g N/l/j}$) calculée par EcoMod 3 (simulation standard).
- B:** Excrétion du microzooplancton (Z2) ($\mu\text{g N/l/j}$) calculée par EcoMod 3 (simulation standard).
- C:** Rapports de l'excrétion sur la respiration pour le nanozooplancton (Z1) ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$) calculés par EcoMod 3 (simulation standard).
- D:** Rapports de l'excrétion sur la respiration pour le microzooplancton (Z2) ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$) calculés par EcoMod 3 (simulation standard).

1976																																	
APRIL															MAY															JUNE			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

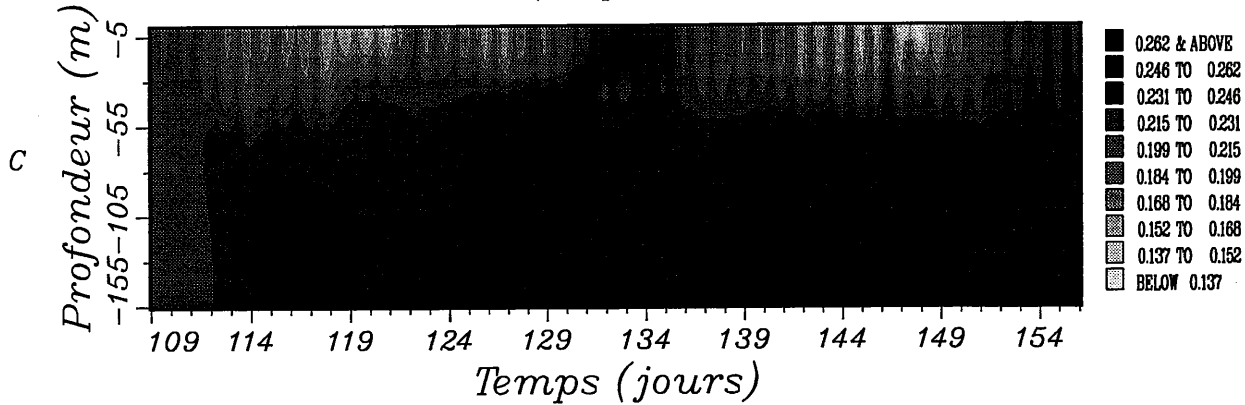
EcoMod 3: Excretion de Z1 ($\mu\text{g N}/1/\text{j}$)



EcoMod 3: Excretion de Z2 ($\mu\text{g N}/1/\text{j}$)



EcoMod 3: excretion/respiration de Z1 ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$)



EcoMod 3: excretion/respiration de Z2 ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$)

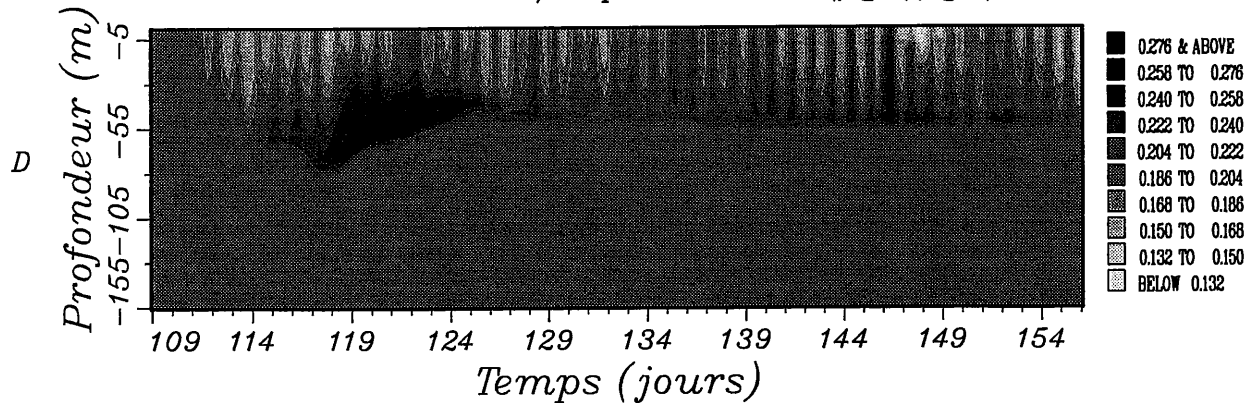


FIGURE 4.68

Excrétion pour tous les stages de *Oithona similis* ($\mu\text{g N/l/j}$) calculée par EcoMod 3 (simulation standard).

1976																																	
APRIL						MAY						JUNE																					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

OITHONA SIMILIS Excretion ($\mu\text{g N/l/j}$)

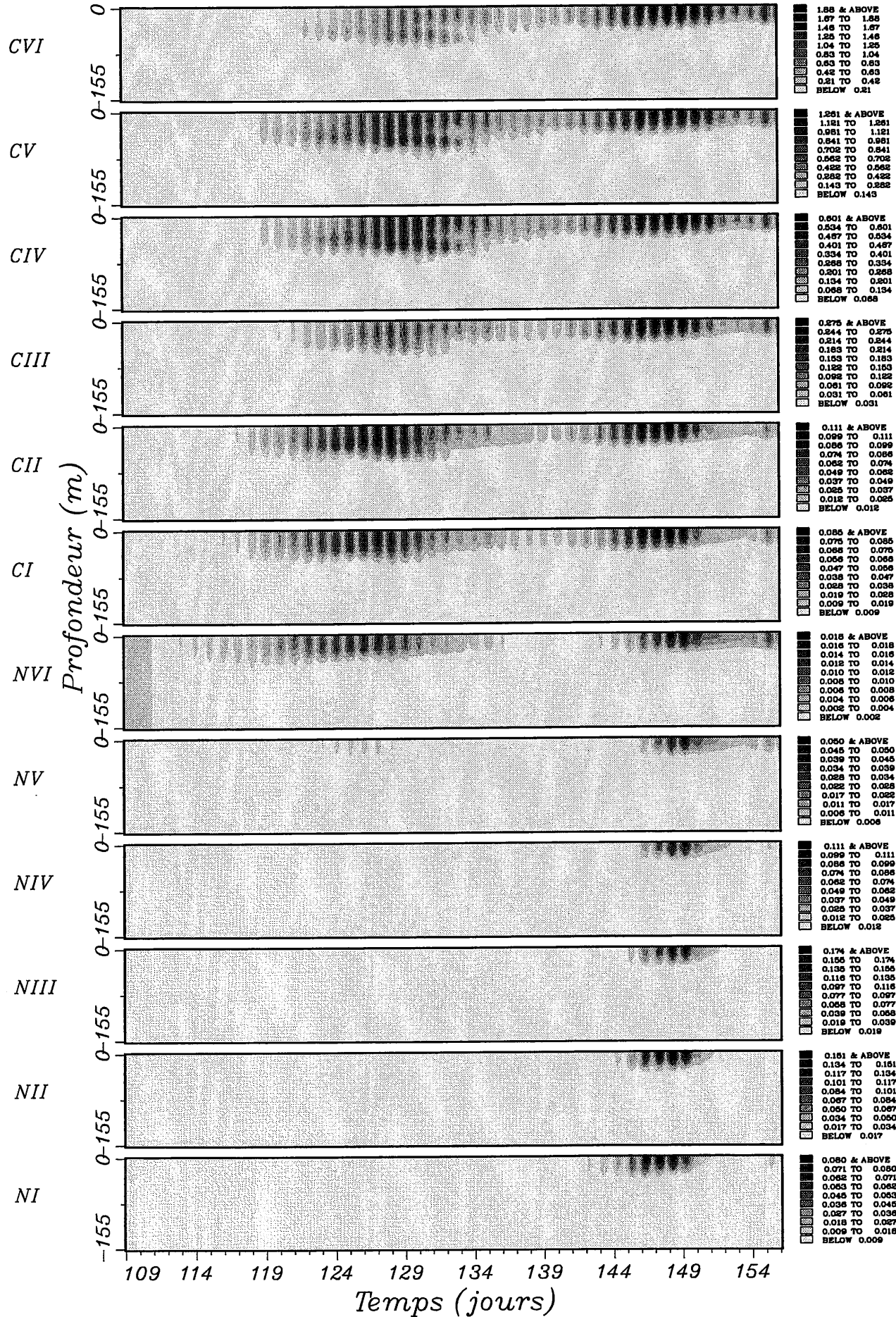


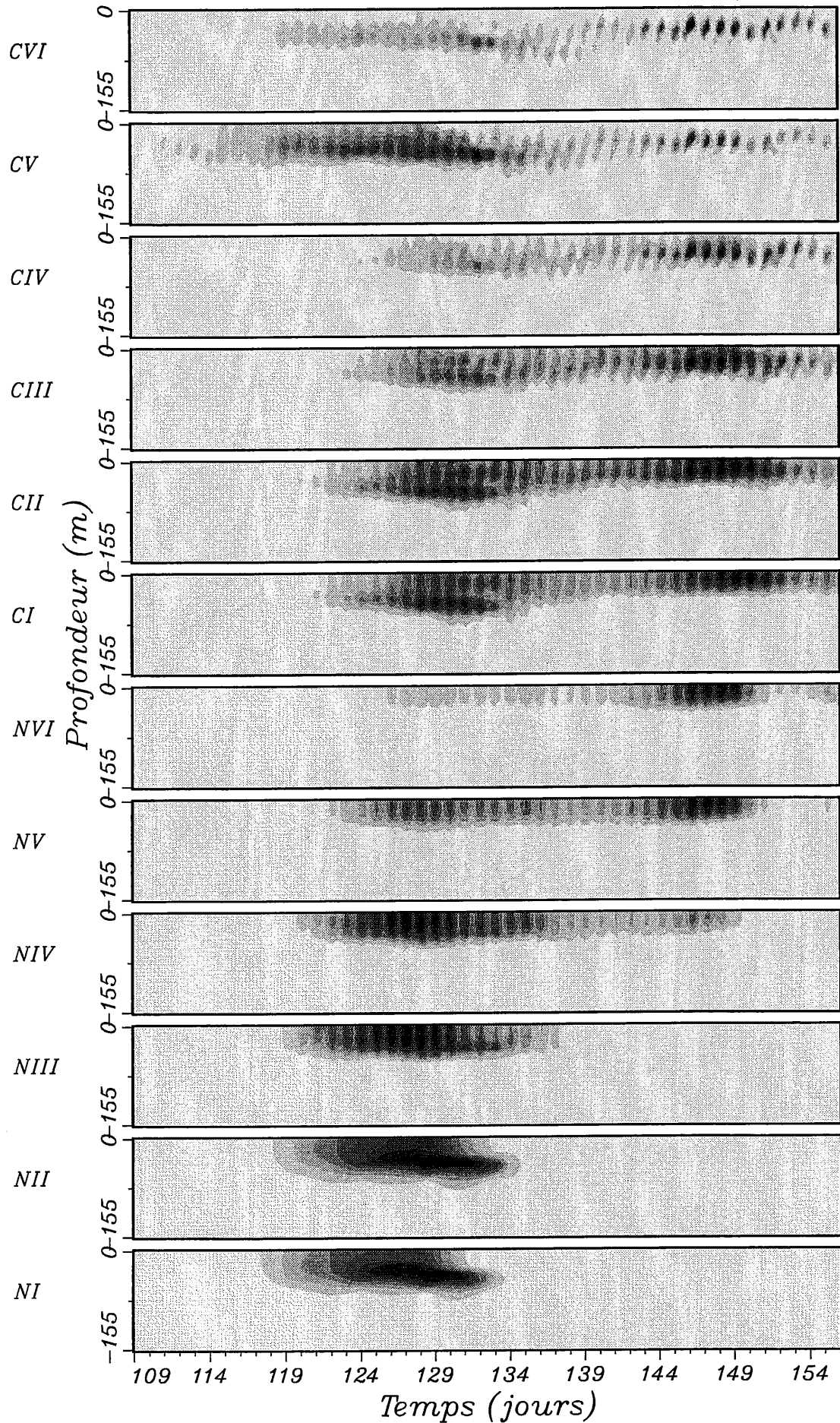
FIGURE 4.69

Excrétion pour tous les stages de *Calanus finmarchicus* ($\mu\text{g N/l/j}$) calculée par EcoMod 3 (simulation standard).

1976

APRIL												MAY												JUNE			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4

CALANUS FINMARCHICUS Excretion ($\mu\text{g N/l/j}$)



- 0.764 & ABOVE
- 0.679 TO 0.764
- 0.594 TO 0.679
- 0.509 TO 0.594
- 0.425 TO 0.509
- 0.340 TO 0.425
- 0.255 TO 0.340
- 0.170 TO 0.255
- 0.085 TO 0.170
- BELOW 0.085

- 1.257 & ABOVE
- 1.117 TO 1.257
- 0.976 TO 1.117
- 0.836 TO 0.976
- 0.695 TO 0.836
- 0.555 TO 0.695
- 0.419 TO 0.555
- 0.279 TO 0.419
- 0.140 TO 0.279
- BELOW 0.140

- 1.032 & ABOVE
- 0.918 TO 1.032
- 0.803 TO 0.918
- 0.688 TO 0.803
- 0.573 TO 0.688
- 0.459 TO 0.573
- 0.344 TO 0.459
- 0.229 TO 0.344
- 0.115 TO 0.229
- BELOW 0.115

- 1.160 & ABOVE
- 1.031 TO 1.160
- 0.902 TO 1.031
- 0.773 TO 0.902
- 0.644 TO 0.773
- 0.516 TO 0.644
- 0.387 TO 0.516
- 0.258 TO 0.387
- 0.129 TO 0.258
- BELOW 0.129

- 1.064 & ABOVE
- 0.946 TO 1.064
- 0.828 TO 0.946
- 0.709 TO 0.828
- 0.591 TO 0.709
- 0.473 TO 0.591
- 0.355 TO 0.473
- 0.236 TO 0.355
- 0.118 TO 0.236
- BELOW 0.118

- 0.431 & ABOVE
- 0.385 TO 0.431
- 0.335 TO 0.385
- 0.287 TO 0.335
- 0.239 TO 0.287
- 0.192 TO 0.239
- 0.144 TO 0.192
- 0.096 TO 0.144
- 0.048 TO 0.096
- BELOW 0.048

- 0.183 & ABOVE
- 0.136 TO 0.183
- 0.119 TO 0.136
- 0.102 TO 0.119
- 0.085 TO 0.102
- 0.068 TO 0.085
- 0.051 TO 0.068
- 0.034 TO 0.051
- 0.017 TO 0.034
- BELOW 0.017

- 0.072 & ABOVE
- 0.064 TO 0.072
- 0.056 TO 0.064
- 0.048 TO 0.056
- 0.040 TO 0.048
- 0.032 TO 0.040
- 0.024 TO 0.032
- 0.016 TO 0.024
- 0.008 TO 0.016
- BELOW 0.008

- 0.040 & ABOVE
- 0.036 TO 0.040
- 0.031 TO 0.036
- 0.027 TO 0.031
- 0.022 TO 0.027
- 0.018 TO 0.022
- 0.013 TO 0.018
- 0.009 TO 0.013
- 0.004 TO 0.009
- BELOW 0.004

- 0.033 & ABOVE
- 0.030 TO 0.033
- 0.026 TO 0.030
- 0.022 TO 0.026
- 0.019 TO 0.022
- 0.015 TO 0.019
- 0.011 TO 0.015
- 0.007 TO 0.011
- 0.004 TO 0.007
- BELOW 0.004

- 0.005 & ABOVE
- 0.005 TO 0.005
- 0.004 TO 0.005
- 0.003 TO 0.004
- 0.003 TO 0.003
- 0.002 TO 0.003
- 0.002 TO 0.002
- 0.001 TO 0.002
- 0.001 TO 0.001
- BELOW 0.001

- 0.006 & ABOVE
- 0.006 TO 0.006
- 0.004 TO 0.006
- 0.004 TO 0.004
- 0.003 TO 0.004
- 0.003 TO 0.003
- 0.002 TO 0.003
- 0.001 TO 0.002
- 0.001 TO 0.001
- BELOW 0.001

FIGURE 4.70

Rapports de l'excrétion sur la respiration pour tous les stages de oithona similis ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$) calculés par EcoMod 3 (simulation standard).

1976																																	
APRIL										MAY										JUNE													
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

OITHONA SIMILIS Excretion/Respiration ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$)

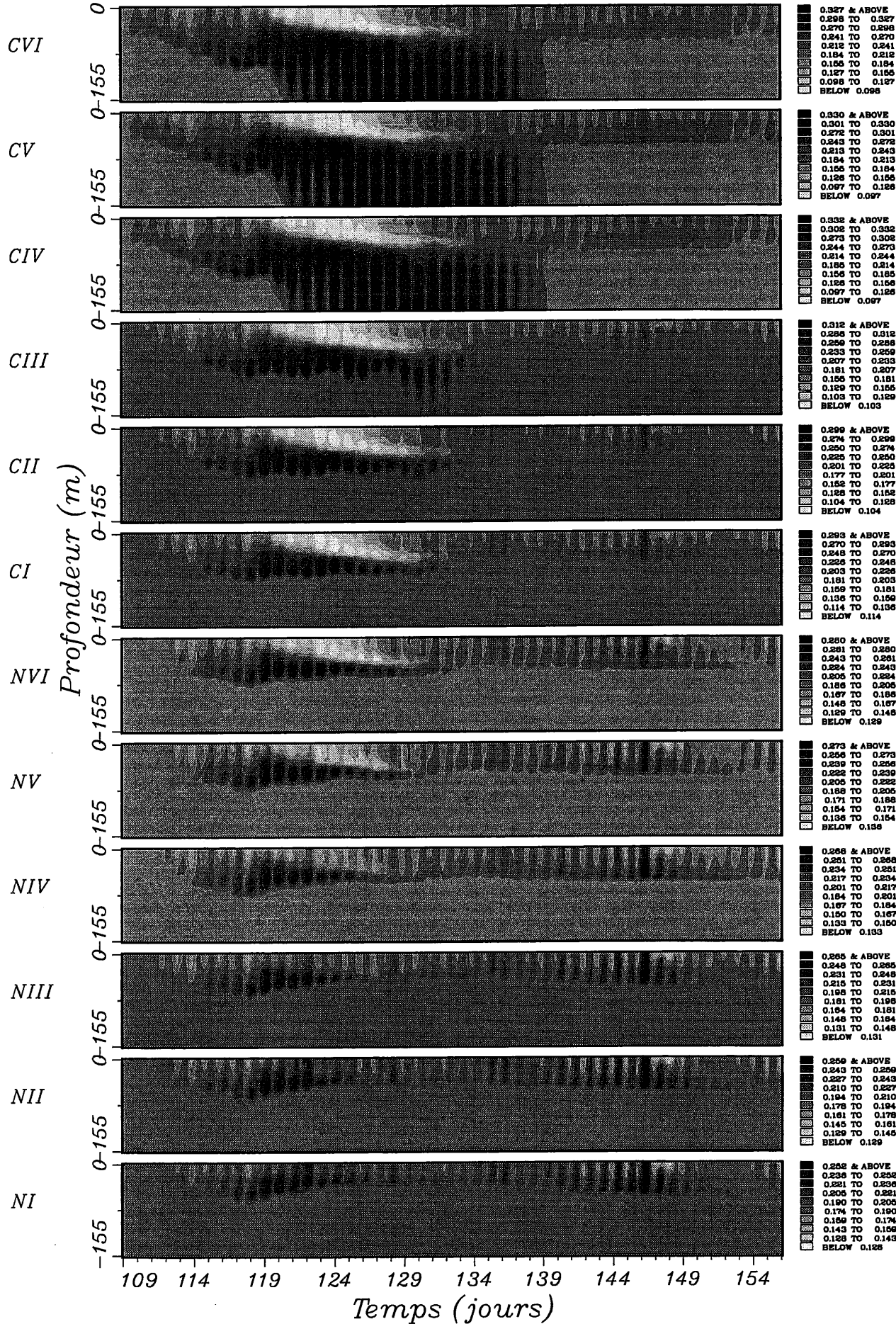
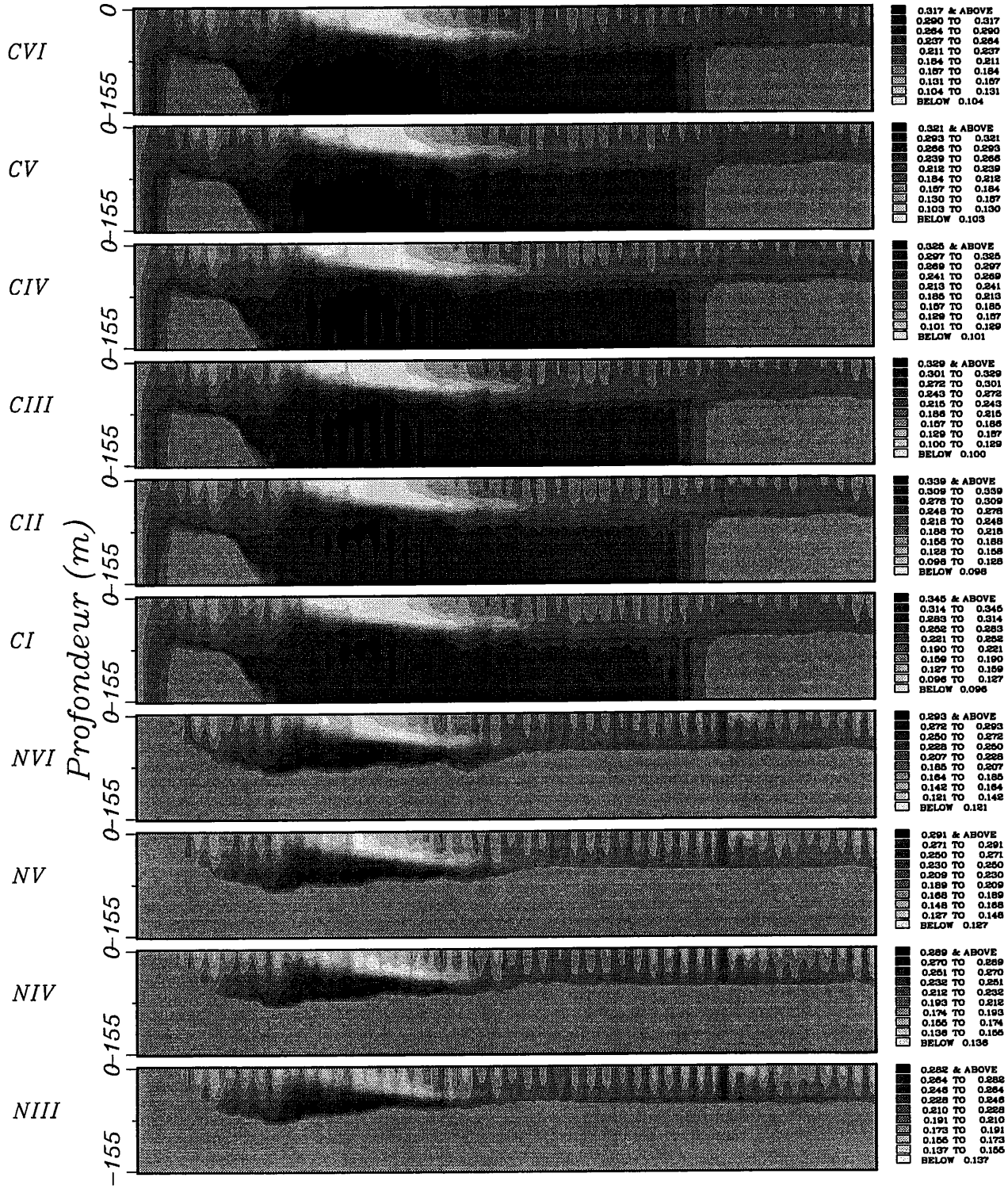


FIGURE 4.71

Rapports de l'excrétion sur la respiration pour tous les stages de *Calanus finmarchicus* ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$) calculés par EcoMod 3 (simulation standard).

1976																																	
APRIL															MAY															JUNE			
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4

CALANUS FINMARCHICUS Excretion/Respiration ($\mu\text{g N}/\mu\text{g C}$)



Conclusions.

Le paradigme de Redfield (1958), de Redfield & al. (1963) et celui de Fasham & al. (1990) est très certainement une illusion que beaucoup de modélisateurs utilisent, encore aujourd'hui, comme hypothèse pour la construction de leurs modèles.

Mieux comprendre un écosystème marin nécessite une connaissance approfondie et interdisciplinaire des cycles biogéochimiques. En modélisation, les relations plus ou moins étroites entre ces cycles ont, le plus souvent, été négligées alors qu'au niveau des études expérimentales et de terrain elles ont été démontrées et analysées.

Un modèle qui a pour objectif de décrire un écosystème marin doit, avant tout, être capable de reproduire les grandes tendances de l'évolution de ce système. Nous avons vu, avec EcoMod 3, que le manque de parallélisme entre les cycles du carbone et de l'azote pouvait être élevé, surtout pendant les périodes des blooms printaniers, événements majeurs dans l'évolution annuelle des écosystèmes de la Mer du Nord.

Les modèles d'écosystème à cycle unique utilisent l'unité biogéochimique du nutriment le plus limitant. Bien souvent, au niveau expérimental, les concentrations et les flux ne sont pas exprimés dans la même unité. Le manque de parallélisme entre les cycles concernés, c'est-à-dire la variabilité des rapports caractéristiques des éléments simples, peut être une source d'erreurs.

Même si l'unité de la mesure et celle du modèle étaient identiques, le problème ne serait pas résolu pour autant car ceci présupposerait une indépendance totale d'un cycle par rapport à un autre. La seule solution viable semble donc être l'association de ces cycles.

Dans la plupart des modèles et des écosystèmes, le carbone ne limite pas la croissance phytoplanctonique et il est donc presque impossible d'utiliser cette seule unité. Mais nous savons que cet élément est en mesure de limiter la production des bactéries et du zooplancton d'autant plus que le rapport C/N de la ration est élevé. Le choix des unités biogéochimiques doit être réalisé en fonction du phytoplancton mais aussi en fonction des autres composants du système.

La modélisation de plusieurs cycles biogéochimiques entraîne inévitablement une augmentation de la complexité des modèles. EcoMod 3 est très complexe et notre intention était de montrer que ce type de modèle est non seulement réalisable mais que les résultats sont intéressants et sont plus cohérents que ceux des modèles plus simples à cycle unique (EcoMod 1 et 2). Bien sûr, un tel modèle implique un nombre de paramètres plus élevé et une plus grande incertitude sur chacun d'eux. Cependant, on peut identifier plus clairement leur signification au sein du système écologique. Par exemple, il est pratiquement impossible d'assigner une valeur constante au taux de croissance maximal pour une population de phytoplancton dont la composition en espèces varie dans le temps. Une des solutions est de scinder la variable d'état du phytoplancton en plusieurs autres qui décrivent chacune un groupe restreint. Donc, bien que les paramètres deviennent plus nombreux, leur spécificité augmente, ils sont de ce fait plus facilement accessibles aux mesures expérimentales.

Le temps d'exécution des modèles complexes est un défaut qui leur est fréquemment reproché. Néanmoins, nous avons montré que l'utilisation de nouveaux outils informatiques de haute technologie est actuellement en mesure de résoudre ce problème. C'est ainsi que nous avons pu réduire le temps de calcul d'un facteur d'environ 6.4 par rapport à la version séquentielle du programme. Il faut bien préciser que le temps nécessaire à l'implémentation d'une version parallèle est négligeable par rapport au gain de temps au moment de l'utilisation des modèles.

Tous les résultats du FLEX n'ont pas été commentés, notre attention s'est focalisée sur les points importants de cette campagne en émettant parfois un avis critique sur la qualité des mesures et sur la façon dont elles ont été interprétées. Nous avons essayé de déterminer l'élément nutritif le plus limitant du FLEX (mis à part les silicates) et nos conclusions sont en contradiction avec celles de Radach (1980, 1982, 1983) et Radach & al. (1984) qui estiment que ce sont les phosphates qui ont limité la croissance du phytoplancton. Les concentrations de phytoplancton en terme de carbone, celles du DOC déterminées par Gassmann & Gillbricht (1982) et l'abondance bactérienne ont très certainement été sous-estimées. Ces jeux de données n'ont pas pu être utilisés pendant notre effort de modélisation. La production primaire mesurée par Weichart (1980) semble la plus cohérente et nous avons fourni de nouveaux arguments qui renforcent cette conclusion. Les courbes d'ingestion déterminées par Gamble (1978) ont été commentées et nous avons montré, avec un modèle très simple, que ces différentes courbes pouvaient résulter d'une variation dans la composition de la ration alimentaire. Il se peut donc qu'il n'y ait pas plusieurs courbes d'ingestion possibles pour un même prédateur mais une seule.

Dans EcoMod 2, nous avons utilisé le modèle de Wroblewski (1977) pour prendre en compte les effets d'une inhibition par l'ammonium sur l'absorption des nitrates et nous avons montré les limites de cette paramétrisation. De la même façon, le modèle de croissance bactérienne proposé par Fasham & al. (1990) ne se comporte pas exactement comme il était prévu. Toutes ces critiques se veulent constructives car quelques modèles utilisent les paramétrisations de ces auteurs sans que ces problèmes soient mentionnés.

Les processus, dans EcoMod 3, sont essentiellement nouveaux. Pour le phytoplancton, la modélisation explicite des réservoirs intracellulaires, le découplage absorption-assimilation et le contrôle des processus impliqués par l'état physiologique du phytoplancton ont été décrits. L'exsudation, la mortalité et la sédimentation des cellules phytoplanctoniques dépendent du rapport C/N du phytoplancton.

La prise en compte d'une variation journalière au niveau du taux d'ingestion spécifique maximal du zooplancton est une des possibilités de notre modèle. La complexité et le nombre des relations de type proie-prédateur nous ont obligé de recourir à un modèle dont le but était de calculer les efficacités de capture, modèle qui est basé sur la taille des organismes et sur la nature des proies.

Notre modèle stoechiométrique qui décrit l'ingestion, l'égestion, la respiration et l'excrétion du zooplancton est une solution possible au problème de la variabilité de la qualité nutritive de la ration alimentaire. La plupart des modèles tiennent compte de la quantité de nourriture disponible mais la notion de qualité des aliments ingérés y est peu ou pas du tout représentée. Etant donnée

l'importante variabilité des rendements de croissance en terme de carbone (YC) et d'azote (YN), nous pensons que la composition biochimique de la ration est un des facteurs déterminants dans l'estimation de la respiration et de l'excrétion.

Parce que nous avons l'intention d'étudier l'impact des migrations verticales du zooplancton sur l'évolution d'un écosystème et parce que les résultats du FLEX'76 nous l'ont permis, nous avons tenté de créer un modèle de migration nycthémerale qui dépend de la lumière et de la nourriture présente.

La croissance des bactéries et l'utilisation de leurs substrats nutritifs ont été décrites d'une façon détaillée et nous avons pu constater les différences que nous obtenions avec les modèles de Andersen & Rassoulzadegan (1991) et de Fasham & al. (1990).

Toutes ces nouvelles paramétrisations que nous avons développées restent, avant tout, des idées théoriques qui devront nécessairement être testées. Selon le modèle EcoMod, les résultats obtenus sont plus ou moins cohérents avec certains jeux de données qui ont été mesurés ou estimés pendant le FLEX'76. Cela signifie juste que nos approximations n'ont pas été nécessairement mauvaises.

La prochaine étape de notre étude sera d'analyser, d'une façon beaucoup plus précise, les résultats de nos modèles pour mieux connaître leurs comportements. Les résultats préliminaires que nous avons obtenus sont intéressants mais nos intentions seront, par exemple, de connaître le pourcentage de la production primaire qui a effectivement sédimenté. Les problèmes du 'sink' et du 'link' au niveau de la boucle microbienne pourront être étudiés et nous fourniront des estimations sur les quantités de carbone qui ont été transmis vers les niveaux trophiques supérieurs. Nous spécifierons le rôle des copépodes pendant le bloom principal afin de savoir si le déclin de ce bloom peut partiellement ou totalement être expliqué par la pression de prédation exercée par ce mésozooplancton.

Par des approches expérimentales, il sera certainement possible d'analyser certaines parties du modèle EcoMod 3. Le découplage entre l'absorption et l'assimilation des nutriments pourra être testé. Le modèle des efficacités de capture peut présenter certains avantages dans l'étude des relations proies-prédateurs car il fournit un moyen de validation des courbes d'efficacité de capture qui seraient déterminées expérimentalement. Cependant, le principal problème serait de pouvoir séparer les différents types de particules selon des critères simples de taille, de nature biochimique, etc...

Les modèles stoechiométriques que nous avons utilisés pour les bactéries et le zooplancton peuvent être testés pour différents types d'organismes et sous des conditions différentes de température, de quantité de nourriture et de qualité de la ration alimentaire fournie.

EcoMod 3 nous a permis de cerner les questions essentielles qui se sont posées lorsque nous avons tenté de construire ce modèle à double cycle biogéochimique. La démarche a été, jusque là, d'émettre nos hypothèses et il est maintenant nécessaire de les tester.

Annexe

1. Cas où $CsNra_j = CsN_j$

croissance en carbone: $croiC_j = ingC_j \cdot ass_j \cdot YC_j$

croissance en azote: $croiN_j = ingN_j \cdot ass_j \cdot YN_j$

2. Cas où $CsNra_j < CsN_j$

Il existe deux cas extrêmes pour que CsN_j reste constant:

2a. Seule la respiration diminue si le rapport Carbone/azote de la ration diminue:

$$\Rightarrow YN_j = Y0_j \text{ et } YC_j > Y0_j$$

$$croiN_j = ingN_j \cdot ass_j \cdot YN_j$$

$$\Rightarrow croiC_j = croiN_j \cdot CsN_j$$

$$\Rightarrow YC_j = \frac{croiC_j}{ingC_j \cdot ass_j} = \frac{YN_j \cdot CsN_j}{CsNra_j}$$

2b. Seule l'excrétion augmente si le rapport Carbone/Azote de la ration diminue:

$$\Rightarrow YC_j = Y0_j \text{ et } YN_j < Y0_j$$

$$croiC_j = ingC_j \cdot ass_j \cdot YC_j$$

$$\Rightarrow croiN_j = \frac{croiC_j}{CsN_j}$$

$$\Rightarrow YN_j = \frac{croiN_j}{ingN_j \cdot ass_j} = \frac{CsNra_j \cdot YC_j}{CsN_j}$$

3. Cas où $CsNra_j > CsN_j$

Il existe deux cas extrêmes pour que CsN_j reste constant:

3a. Seule la respiration augmente si le rapport Carbone/azote de la ration augmente:

$$\Rightarrow YN_j = Y0_j \text{ et } YC_j < Y0_j$$

$$croiN_j = ingN_j \cdot ass_j \cdot YN_j$$

$$\Rightarrow croiC_j = croiN_j \cdot CsN_j$$

$$\Rightarrow YC_j = \frac{croiC_j}{ingC_j \cdot ass_j} = \frac{YN_j \cdot CsN_j}{CsNra_j}$$

3b. Seule l'excrétion diminue si le rapport Carbone/Azote de la ration augmente:

$$\Rightarrow YC_j = Y0_j \text{ et } YN_j > Y0_j$$

$$croiC_j = ingC_j \cdot ass_j \cdot YC_j$$

$$\Rightarrow croiN_j = \frac{croiC_j}{CsN_j}$$

$$\Rightarrow YN_j = \frac{croiN_j}{ingN_j \cdot ass_j} = \frac{CsNra_j \cdot YC_j}{CsN_j}$$

Bibliographie.

- Abou Debs C. (1979).** Aspect de la physiologie de *Temora stylifera* Dana (copépode calanoida): éléments du bilan en carbone et azote et optimisation de la fertilité. Thèse de troisième cycle, Université de Paris VI. 151p.
- Aiken J. (1980).** The estimation of the photosynthetic of chlorophyll in phytoplankton. Proceedings of the final ICES/JONSIS Workshop on JONSDAP'76. C.M. 1980/C:3. 125-130.
- Aksnes D. L. & Lie U. (1990).** A coupled physical-biological pelagic model of a shallow sill fjord. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 31: 459-486.
- Allredge A., Cole J. & Caron D. (1986).** Production of heterotrophic bacteria inhabiting macroscopic organic aggregates (marine snow) from surface water. *Limnol. Oceanogr.* 32: 68-78.
- Andersen V. & Nival P. (1988).** Modèle d'écosystème pélagique des eaux côtières de la Mer Ligure. *Oceanologica Acta*. n° SP: 211-217.
- Andersen V. & Nival P. (1989).** Modelling of phytoplankton population dynamics in an enclosed water column. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 69: 625-646.
- Andersen V., Nival P. & Harris R. (1987).** Modelling of a planktonic ecosystem in an enclosed water column. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 67: 407-430.
- Andersen V. & Rassoulzadegan F. (1991).** Modèle vertical de l'écosystème pélagique marin. Réseau microbien et sédimentation des particules biogéniques. *J. Rech. Océanogr.*, Vol. 16, n° 1,2: 16-22.
- Anderson L. & Sweeney (1977).** Diel changes in the sedimentation characteristics of *Ditylum brightwellii*, a marine centric diatom: Changes in cellular lipids and effects of respiratory inhibitors and ion-transport modifiers. *Limnol. Oceanogr.* 22: 539-552.
- Anderson T.R. (1992).** Modelling the influence of food C:N ratio, and respiration on growth and nitrogen excretion in marine zooplankton and bacteria. *J. Plankton Res.* 14: 1645-1671.
- Anderson T.R. & Hessen D.O. (1995).** Carbon or nitrogen limitation in marine copepods? *Journal of Plankton Research* Vol. 17 n° 2 : 317-331.
- Arntz W. E. (1971).** Biomasse und produktion des makrobenthos in den tieferen Teilen der Kieler Bucht im Jahr 1968. *Kieler Meeresforsch.*, 27: 36-72.
- Atkinson A., Ward P., Williams R. and Poulet S. A. (1992).** Feeding rates and diel vertical migration of copepods near South Georgia: comparison of shelf and oceanic sites. *Mar. Biol.* 114: 49-56.
- Azam F. (1984).** The radioecological role of marine bacterioplankton. In: Role of microorganisms on the behaviour of radionuclides in aquatic and terrestrial systems and their transfer to man. *Bonnijns-VanGelder E. & Kirchmann R. (eds). Int. Union Radioecologists, Bruxelles.* 2-7.
- Azam F. & Cho B. C. (1987).** Bacterial utilization of organic matter in the sea. In: *Ecological of microbial communities*. Cambridge Univ. Press ed. 261-281.
- Azam F., Fenchel T., Field J. G., Gray J. S. Meyer-Reil L. A. & Thingstad F. (1983).** The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 257-263.
- Azam F. & Hodson R. (1977).** Size distribution and activity of marine microheterotrophs. *Limnol. Oceanogr.* 22: 492-501.
- Bakken L. R. & Olsen R. A. (1987).** The relationship between cell size and viability of soil bacteria. *Microb. Ecol.*, 13: 103-114.
- Bamstedt U. (1986).** Chemical composition and energy content. In : *The Biological Chemistry of Marine Copepods*. Corner E.D.S. & O'Hara S.C.M. (eds). Clarendon Press, Oxford. 1-58.
- Bannister T. T. (1974).** Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production. *Limnology and Oceanography* Vol. 19 n°1 : 1-12.
- Banse K. (1974).** On the interpretation of data for the nitrogen to carbon ratio phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 19: 695-699.
- Baumann M. E. M., Lancelot C., Brandini F. P., Sakshaug E. & John D. M. (1994).** The taxonomic identity of the cosmopolitan prymnesiophyte *Phaeocystis* : a morphological and ecophysiological approach. *Journal of Marine Systems* 5: 5-22.
- Beardall J. & Morris I. (1976).** The concept of light intensity adaptation in marine phytoplankton: Some experiments with *Phaeodactylum tricoratum*. *Mar. Biol.* 37: 377-388.
- Beckers J.-M., Schmitz F., Touratier F. & Stanev E. (1995).** Recent HPC developments at the University of Liège. MMARIE: Application of High Performance Computing Techniques for the Modeling of Marine Ecosystems. MAS2-CT94-0106. Proceedings of the First Annual Meeting, Cagliari. 5p.
- Bhovichitra M. & Swift E. (1977).** Light and dark uptake of nitrate and ammonium by large oceanic dinoflagellates: *Pyrocystis noctiluca*, *Pyrocystis fusiformis* and *Dissodinium lunula*. *Limnol. Oceanogr.* Vol. 22 (1): 73-83.

- Bianchi M. & Van Wambeke F (1989).** Les réseaux planctoniques ou la base de la production océanique. In: Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques. Bianchi M., Marty D., Caumette P., Bertrand J. C. & Gauthier M. Masson. 73p.
- Bidigare R. R. (1983).** Nitrogen excretion by marine zooplankton. 385-409. In : Nitrogen in the marine environment, Carpenter E. J. & Capone D. (eds). Academic Press, NY.
- Bienfang P. K., Harrison P. J. & Quarnby L. M. (1982).** Sinking rate response to depletion of nitrate, phosphate and silicate in four marine diatoms. *Mar. Biol.* 67: 295-302.
- Billen G. (1978).** A budget of nitrogen recycling in North Sea sediments off the Belgian coast. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 7: 127-146.
- Billen G. (1982).** Modelling the processes of organic matter degradation and nutrient recycling in sedimentary system. In: Nedwell D.B. et Brown C.M. *Sediment Microbiology*. Academic Press, London: 15-52.
- Billen G. (1984).** Heterotrophic utilization and regeneration of nitrogen. In: J. E. Hobbie and P. J. leB. Williams (eds), *Heterotrophic activity in the sea*. Plenum. 313-355.
- Billen G. (1990).** Delayed development of bacterioplankton with respect to phytoplankton: a clue for understanding their trophic relationships. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 34: 191-201.
- Billen G. & Fontigny A. (1987).** Dynamics of Phaeocystis-dominated spring bloom in Belgian coastal waters. II. Bacterioplankton dynamics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 37: 249-257.
- Billen G., Joiris C., Meyer-Reil L. & Lindeboom H. (1990).** Role of bacteria in the North Sea ecosystem. *Netherlands Journal of Sea Research.* 26 (2-4): 265-293.
- Billen G. & Lancelot C. (1988).** Modelling benthic nitrogen cycling in temperate coastal ecosystems. In: Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments. Edited by T. H. Blackburn and J. Sorensen. 1988 SCOPE. Published by J. Wiley & Sons Ltd. 341-378.
- Billen G., Lancelot C. & Maybeck M. (1991).** N, P, and Si retention along the aquatic continuum from land to ocean. In: Ocean Margin Processes in Global Change. Mantoura R. F. C., Martin J. M. & Wollast R. (eds). Wiley & Sons, Physical, Chemical, and Earth Sciences Research Report. 9: 19-44.
- Billen G. & Servais P. (1989).** Modélisation des processus de dégradation bactérienne de la matière organique en milieu aquatique. Dans: Micro-organismes dans les écosystèmes océaniques; Bianchi M., Marty D., Caumette P., Bertrand J. C., Gauthier M. Masson.
- Bjornsen P. K. (1988).** Phytoplankton exudation of organic matter: why do healthy cells do it? *Limnol. Oceanogr.* 33 (1): 151-154.
- Blackbourn D. J. (1974).** The feeding biology of tintinnid Protozoa and some other inshore microzooplankton. Ph. D. thesis, University of British Columbia, Vancouver. 120p.
- Bossicart M. (1980 a).** Population dynamics of copepods in the Southern Bight of the North Sea (1977-1979). Use of a multicohort model to derive biological parameters. *ICES C.M.* 1980/L 24: 171-182.
- Bossicart M. (1980 b).** Population growth parameters and production of *Calanus finmarchicus* in the Fladen Ground as calculated with a simulation model. Proc. final ICES/JONSSIS Workshop on JONSDAP'76. *ICES C.M.* 1980/C 3: 49-58.
- Boucher J. (1988).** Space-time aspects in the dynamics of plankton stages. In: Towards a theory on biological-physical interactions in the world ocean, Rothschild B.J. (ed.), Kluwer Academic Publishers, the Netherlands, 203-214.
- Boucher J., Razouls C. & Razouls S. (1976).** Composition chimique élémentaire en carbone et azote de *Centropages typicus* et *Temora stylifera*. Analyse des variations en fonction de la physiologie et des conditions écologiques. *Cahiers de biologie marine.* 17: 37-43.
- Brasseur P. (1991).** A variational inverse method for the reconstruction of general circulation fields in the Northern Bering Sea. *J. Geophys. Res.* 93 (c3): 4891-4907.
- Brasseur P. (1994).** Reconstitution de champs d'observations océanographiques par le modèle variationnel inverse: Méthodologie et Applications. Thèse de Doctorat, Université de Liège. 262 p.
- Brockmann U. H., Ittekkot V., Kattner G., Eberlein K. & Hammer K. D. (1983).** Dynamics of carbohydrate development in tank experiments with cultures of *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira rotula*. In: Sündermann J., Lenz W. (ed.). *North Sea Dynamics*. Springer, Berlin. 549-529.
- Brockmann U.H., Laane R.W.P.M. & Postma H. (1990).** Cycling of nutrient elements in the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research.* 26 (2-4): 239-264.
- Brown C. M., MacDonald-Brown D. S. & Stanley S. O. (1972).** Inorganic nitrogen metabolism in marine bacteria: Nitrogen assimilation in some marine pseudomonads. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 52: 793-804.
- Bruland K. W. & Silver M. W. (1981).** Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (Slaps, Pteropods, Doliolids). *Mar. Biol.* 63: 215-300.

- Butcher R. W. (1967).** An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Pt. IV. Chlorophyceae.
- Butler E. I., Corner E. D. S. & Marshall S. M. (1969).** On the nutrition and metabolism of zooplankton. 6. Feeding efficiency in terms of nitrogen and phosphorus. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 49: 977-1001.
- Butler E. I., Corner E. D. S. & Marshall S. M. (1970).** On the nutrition and metabolism of zooplankton. 7. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde Sea area. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 50: 525-560.
- Cadée G.C. (1985).** Macroaggregates of *Emiliana huxleyi* in sediment trap. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 24: 193-196.
- Cadée G.C. (1986).** Organic carbon in the water column and its sedimentation, Fladen Ground (North Sea), May 1983. *Netherlands Journal of Sea Research*, 20: 347-358.
- Cadée G.C. (1992).** Trends in Marsdiep phytoplankton. In: Present and future conservation of the Wadden Sea, 143-149. Danker N., Smit C.J. et Scholl M. (eds). Proceedings of the 7th International Wadden Sea Symposium. Ameland 1990. *Neth. Inst. Sea Res. Publ. ser.* 20.
- Calow P. (1977).** Conversion efficiencies in heterotrophic organisms. *Biol. Rev.* 52: 385-409.
- Caperon J. (1967).** Population growth in microorganisms limited by food supply. *Ecology*. 48: 715-722.
- Caperon J. & Meyer J. (1972).** Nitrogen-limited growth of marine phytoplankton. I. Changes in population characteristics with steady-state growth rate. *Deep Sea Res.*, 19: 601-618.
- Caperon J. & Meyer J. (1972).** Nitrogen-limited growth of marine phytoplankton. II. Uptake kinetics and their role in nutrient limited growth of phytoplankton. *Deep-Sea Res.* 19: 619-632.
- Capriulo G. M. (1982).** Feeding of field collected tintinnid micro-zooplankton on natural food. *Mar. Biol.* 71: 73-86.
- Carlotti F. & Nival P. (1992).** Model of copepod growth and development: moulting and mortality in relation to physiological processes during an individual moult cycle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 84: 219-233.
- Carlotti F. & Nival S. (1992).** Moulting and mortality rates of copepods related to age within stage: experimental results. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 84: 235-243.
- Carlotti F. & Sciandra A. (1989).** Population dynamics model of *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida) coupling individual growth and larval development. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56: 225-242.
- Carlucci A. F., Craven D. B. & Heinrichs S. M. (1985).** Diel production and microheterotrophic utilization of dissolved free amino acids in waters off Southern California. *Appl. Environ. Microbiol.* 48: 165-170.
- Carpenter E. M., Remsen C. C. & Watson S. W. (1972).** Utilization of urea by some marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 17: 265-269.
- Checkley D. M. Jr. (1980).** The egg production of a marine copepod in relation to its food supply: laboratory studies. *Limnol. Oceanogr.* 25: 430-446.
- Chrost R. J. (1978).** The estimation of extracellular release by phytoplankton and heterotrophic activity of aquatic bacteria. *Acta microbiol. pol.* 27(2): 139-146.
- Coffin R. B. & Sharp J. H. (1987).** Microbial trophodynamics in the Delaware estuary. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 41: 253-266.
- Collos Y. (1982).** Transient situations in nitrate assimilation by marine diatoms. III. Short-term uncoupling of nitrate uptake and reduction. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 62: 285-296.
- Conley D. J. & Kilham S. S. (1989).** Differences in silica content between marine and freshwater diatoms. *Limnol. Oceanogr.* 34(1): 205-213.
- Conover R. J. (1966).** Assimilation of organic matter by zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* 11: 338-345.
- Conover R. J. (1978).** Transformation of organic matter. In: *Marine ecology*. Vol. IV, O. Kinne, J. Wiley and Sons. 221-499.
- Conover R. J. (1979).** Secondary production as an ecological phenomenon. In: *Zoogeography and diversity of plankton*. S. Van der Spoel and A. C. Pierrot-Buis (eds), Bunge Scientific Publishers, 50-86.
- Conover S. A. M. (1975).** Partitioning of nitrogen and carbon in cultures of the marine diatom *Thalassiosira fluviatilis* supplied with nitrate, ammonium, or urea. *Mar. Biol.* 32: 231-246.
- Conway H. L. (1974).** The uptake and assimilation of inorganic nitrogen by *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. Ph. D. thesis, University of Washington. 126 p.
- Conway H. L. (1977).** Interactions of inorganic nitrogen in the uptake and assimilation by marine phytoplankton. *Mar. Biol.* 39: 221-232.

- Conway H. L. & Harrison P. J. (1977).** Marine diatoms in chemostats under silicate or ammonium limitation. IV. Transient response of *Chaetoceros debilis*, *Skeletonema costatum* and *Thalassiosira gravida* to a single addition of the limiting nutrient. *Mar. Biol.* 43: 33-43.
- Conway H. L., Harrison P. J. & Davis C. O. (1976).** Marine diatoms in chemostats under silicate or ammonium limitation. II. Transient response of *Skeletonema costatum* to a single addition of the limiting nutrient. *Mar. Biol.* 35: 187-199.
- Copin-Montegut C. & Copin-Montegut G. (1983).** Stoichiometry of carbon, nitrogen and phosphorus in marine particulate matter. *Deep-Sea Res.* 30: 31-46.
- Corner E. D. S., Cowey B. & Marshall S. M. (1965).** On the nutrition and metabolism of zooplankton. 3. Nitrogen excretion by *Calanus*. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 45: 429-442.
- Corner E. D. S., Cowey B. & Marshall S. M. (1967).** On the nutrition and metabolism of zooplankton. 5. Feeding efficiency of *Calanus finmarchicus*. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 47: 259-270.
- Côté B. & Platt T. (1983).** Day-to-day variations in the spring summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 28 (2): 320-344.
- Crawford C. C., Hobbie J. E. & Webb K. L. (1974).** The utilization of dissolved free amino acids by estuarine microorganisms. *Ecology.* 55: 551-553.
- Crayton M. A. (1980).** Presence of a sulfated polysaccharide in the extracellular matrix of *Platidonna caudata* (Volvocates, Chlorophyta). *J. Phycol.* 16: 80-87.
- Creutzberg F. & Postma H. (1979).** An experimental approach to the distribution of mud in the southern North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research.* 13: 99-116.
- Cushing D.H. (1955).** Production and a pelagic fishery. *Fish. Invest., Lond., Ser. 2, 18, N° 7.*
- Daan N., Bromley P.J., Hislop J.R.G. & Nielsen N.A. (1990).** Ecology of North Sea fish. *Netherlands Journal of Sea Research,* 26 (2-4): 343-368.
- Dagg M. (1993).** Grazing by the copepod community does not control phytoplankton production in the subarctic Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.* 32: 163-183.
- Dagg M., Cowles T., Whitledge T., Smith S., Howe S. & Judkins D. (1980).** Grazing and excretion by zooplankton in the Peru upwelling system during April 1977. *Deep-Sea Res.* 27: 43-59.
- Dagg M. J. (1976).** Complete carbon and nitrogen budgets for the carnivorous amphipod, *Calliopius laeviusculus* (Kroyer). *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* 61: 297-357.
- Daro M. H. (1980).** Field study of the diel feeding of a population of *Calanus finmarchicus* at the end of a phytoplankton bloom. FLEX'76 22 May - 5 June. 'METEOR' Forsch. Ergebn. A, n°22: 123-132.
- Dauby P., Mosora F., Frankignoulle M. & Bouquegneau J.-M. (1994).** Métaux lourds et isotopes stables du carbone dans la matière particulaire: distribution sur le Plateau Continental Nord-Ouest Européen. In: *Etudes du Plateau Continental Nord-Ouest Européen: Structure et Mouvements Verticaux. II. Publication Irma.* 195-202.
- Davies A.G., de Madaviaga I., Bautista B., Fernandez E., Harbour D.S., Serret P. & Tranter P.R.G. (1992).** The ecology of a coastal *Phaeocystis* bloom in the north-western English Channel in 1990. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.,* 72: 691-708.
- Davies J.M. & Payne R. (1984).** Supply of organic matter to the sediment in the northern North Sea during a spring phytoplankton bloom. *Marine Biology,* 78: 315-324.
- Davis C. O. (1973).** Effects of changes in light intensity and photoperiod on the silicate-limited continuous culture of the marine diatom *Skeletonema costatum* (Grev.). Ph. D. thesis, University of Washington. 123 p.
- Delattre J. M., Delesmont R., Clabaux M., Oger C. & Leclerc H. (1979).** Bacterial biomass, production and heterotrophic activity of the coastal seawater at Gravelines (France). *Oceano. Acta,* 2: 317-324.
- Delhez E. J. M. (1995).** La modélisation de la circulation résiduelle sur le Plateau Continental Nord-Ouest Européen dans la perspective d'applications pluridisciplinaires. Thèse de Doctorat. Université de Liège, Belgium.
- Delhez E. J. Martin G. (1992).** Preliminary results of 3D baroclinic numerical models of the mesoscale and macroscale circulations on the northwestern European continental shelf. *Journal of Marine Systems,* 3: 423-440.
- Delhez E. J. & Martin G. (1994).** 3D modeling of hydrodynamic and ecohydrodynamic processes on the North-Western European Continental Shelf. In: *Etudes du Plateau Continental Nord-Ouest Européen: Structure et Mouvements Verticaux. II. Publication Irma.* 5-64.
- Delhez E. J. M., Lacroix G., Martin G., Nihoul J.C.J. & Varela R.A. (1993).** Development of interdisciplinary models of ecosystems under severe hydrodynamic constraints. In: *Progress in Belgian Oceanographic Research, Brussels January 21-22, 1993. Publication IRMA:* 37-54.

- De Manche J. M., Curl H. C., Lundy D. W. & Donaghay P. L. (1979).** The rapid response of the marine Diatom *Skeletonema costatum* to changes in external and internal nutrient concentration. *Mar. Biol.* 53: 323-333.
- De Wilde P. A. W. J., Berghuis E. M. & Kok A. (1986).** Biomass and activity of benthic fauna on the Fladen Ground (northern North Sea). *Neth. J. Sea Res.*, 20 (2/3): 313-323.
- Di Tullio G. R. & Laws E. A. (1983).** Estimates of phytoplankton N uptake based on ¹⁴CO₂ incorporation into protein. *Limnol. Oceanogr.* 28: 177-185.
- Dodge J. D. (1982).** Marine dinoflagellates of the British Isles. HMSO, London. 1-303.
- Dooley H. D. (1974).** Hypotheses concerning the circulation of the northern North Sea. *Journal du Conseil. Conseil Permanent pour l'Exploration de la Mer*, 36:54-61.
- Dooley H. D. (1979).** Factors influencing water movements in the Firth of Clyde. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 9, 631-641.
- Dortch Q. (1982).** Effects of growth conditions on accumulation of internal nitrate, ammonium amino acids, and protein in three marine diatoms. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 61: 242-264.
- Dortch Q., Ahmed S. I. & Packard T. T. (1979).** Nitrate reductase and glutamate dehydrogenase activities in *Skeletonema costatum* as measures of nitrogen assimilation rates. *J. Plank. Res.* 1: 169-185.
- Dortch Q., Clayton J. R., Thoresen S. S. & Ahmed S. I. (1984).** Species differences in accumulation of nitrogen pools in phytoplankton. *Mar. Biol.* 81: 237-250.
- Droop M. R. (1968).** Vitamin B12 and marine ecology. IV. The kinetics of uptake, growth and inhibition in *Monochrysis lutheri*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 48: 689-733.
- Droop M.R. (1970).** Vitamin B12 and marine ecology. V. Continuous culture as an approach to nutritional kinetics. *Helgoländer Wiss. Meeresunters*, 20: 629-636.
- Droop M.R. (1973).** Some thoughts on nutrient limitation in algae. *J. Phycol.* 9: 264-272.
- Droop M. R. (1974).** The nutrient status of algal cells in continuous culture. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom.* 54: 825-855.
- Droop M. R. (1975).** The nutrient status of algal cells in batch culture. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 55: 541-555.
- Dubois D.M. & Adam Y. (1976).** Spatial structuration of diffusive prey-predator biological populations: simulation of the horizontal distribution of plankton in the North Sea. In: Vansteenkiste G.C. System simulation in water resources. North-Holland Publ. Co.: 343-356.
- Ducklow H. W. (1991).** The passage of carbon through microbial foodwebs: results from flow network models. *Mar. Micr. Food Webs.* Vol. 5 (1): 129-144.
- Ducklow H. W., Duncan A. P., Williams P. J. LeB & Davies J. M. (1986).** Bacterioplankton: A sink for carbon in a coastal marine plankton community. *Science*, Vol. 232: 865-867.
- Ducklow H. W. & Hill S. M. (1985).** Tritiated thymidine incorporation and the growth of heterotrophic bacteria in warm core rings. *Limnol. Oceanogr.* 30: 260-272.
- Ducklow H. W., Kirchman D. & Rowe G. (1982).** Production and vertical flux of attached bacteria in the Hudson River plume of the New York Bight as studied with floating sediment traps. *Appl. environ. microbiol.* 43:769-776.
- Dugdale R. C. (1967).** Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance. *Limnol. Oceanogr.* 12: 685-695.
- Eaton J. M. (1971).** Studies on the feeding and reproductive biology of the marine cyclopoid copepod, *Oithona similis*, Claus. Ph. D. thesis. University of Dalhousie. 101 p.
- Eberlein K., Johnston R. & Hammer K. D. (1980 b).** FLEX 1976 nutrient intercalibration. Proceedings of the final ICES/JONSSIS Workshop on JONSDAP'76. C.M. 1980/C:3. 109-124.
- Eberlein K., Kattner G., Brockmann U. & Hammer K. D. (1980 a).** Nitrogen and phosphorus in different water layers at the central station during FLEX'76. 'METEOR' *Forsch. Ergebn. A*, n°22: 87-98.
- Eberlein K., Leal M.T., Hammer D.K. & Hickel W. (1985).** Dissolved organic substance during a *Phaeocystis pouchetii* bloom in the German Bight (N.S.). *Mar. Biol.*, 89: 311-316.
- Eppley R. W. (1972).** Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.* 70: 1063-1084.
- Eppley R. W. & Coatsworth J. L. (1968).** Uptake of nitrate and nitrite by *Ditylum brightwellii*: kinetics and mechanisms. *J. Phycol.* 4: 151-156.

- Eppley R. W., Harrison W. G., Chisholm S. W. & Stewart E. (1977).** Particulate organic matter in surface waters off Southern California and its relationship to phytoplankton. *J. Mar. Res.* 35: 671-696.
- Eppley R. W. & Renger E. M. (1974).** Nitrogen assimilation of an oceanic diatom in nitrogen-limited continuous culture. *J. Phycol.* 10: 15-23.
- Eppley R.W. & Rogers J. W. (1970).** Inorganic nitrogen assimilation of *Ditylum brightwellii*, a marine planktonic diatom. *J. Phycol.* 6: 344-351.
- Eppley R. W., Rogers J. W. & McCarthy J. J. (1969).** Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 14: 912-920.
- Evans G.T., Steele J.H. & Kullenberg G.E.B. (1977).** A preliminary model of shear diffusion and plankton populations. *Scottish Fish. Res. Rep.*, 9: 1-20.
- Falkowski P. G. (1975).** Nitrate uptake in marine phytoplankton: (nitrate-chloride)-activated ATP from *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 11: 323-326.
- Falkowski P. G. & Stone D. P. (1975).** Nitrate uptake in marine phytoplankton: energy sources and interaction with carbon fixation. *Mar. Biol.* 32: 77-84.
- Fasham M. J. R., Ducklow H. W. & McKelvie S. M. (1990).** A nitrogen-based model of plankton dynamics in the oceanic mixed layer. *Journal of Marine Research*, 48: 591-639.
- Fasham M.J.R., Holligan P.M. & Pugh P.R. (1983).** The spatial and temporal development of the spring phytoplankton bloom in the Celtic Sea, April 1979. *Prog. Oceanogr.*, 12: 87-145.
- Faubel A., Hartwig E. & Thiel H. (1983).** On the ecology of the benthos of sublittoral sediments, Fladen Ground, North Sea. I. Meiofauna standing stock and estimation of production. 'METEOR' Forsch. Ergebn. D, n°36: 35-48.
- Fenchel T. (1982).** Ecology of heterotrophic microflagellates. Some important forms and their functional morphology. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 8: 211-223.
- Fenchel T. & Blackburn T. H. (1979).** Bacteria and mineral cycling. Academic Press, London.
- Fisher N. S. & Cowdell R. A. (1982).** Growth of marine planktonic diatoms on inorganic and organic nitrogen. *Mar. Biol.* 72: 147-155.
- FLEX Atlas (Draft). (1977).** Hamburg.
- Fogg G. E., Nalewajko C., Watt W. D. (1965).** Extracellular products on phytoplankton photosynthesis. *Proc. R. Soc. (Series B)* 162: 517-534.
- Forbes J. R., Denman K. L. & Mackas D. L. (1986).** Determinations of photosynthetic capacity in coastal marine phytoplankton: effects of assay irradiance and variability of photosynthetic parameters. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* Vol. 32: 181-191.
- Franz H. G. (1981).** Carbon dynamics in the food web of the south-eastern North Sea, a simulation study. In: Dubois D.M. Progress in ecological engineering and management by mathematical modelling. Edition Cebedoc, Liège: 701-713.
- Franz H. G. & Diel S. (1985).** Secondary production of *Calanus finmarchicus* (copepoda: calanoidea) in a transitional system of the Fladen Ground area (northern North Sea) during the spring of 1983. *Proc. 17th EMBS, Plymouth, J. Mar. Biol. Ass. U. K.*: 123-133.
- Franz H. G. & Gieskes W.W.C. (1984).** The imbalance of phytoplankton and copepods in the North Sea. *éun. Cons. Rapp. P.-V RPerm. Int. Explor. Mer*, 183: 218-225.
- Franz H.G., Monmaerts J.P. & Radach G. (1991).** Ecological modelling of the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, 28 (1/2): 67-140.
- Franz H. G. & Van Arkel W.G. (1980).** Zooplankton activity during and after the phytoplankton spring bloom at the Central Station in the FLEX box, northern North Sea, with special reference to the calanoid copepod *Calanus finmarchicus* (Gunn.). 'METEOR' Forsch, Ergebn. A, n°22: 113-121.
- Franz H. G. & Verhagen J.H.G. (1985).** Modelling research on the production cycle of phytoplankton in the Southern Bight of the North Sea in relation to riverborne nutrient loads. *Netherlands Journal of Sea Research*. 19: 241-250.
- Friedrich H. (1983).** Simulation of the thermal stratification at the FLEX Central Station with an integral model and with a differential model of the upper mixed layer. In: J. Sündermann & W. Lenz (eds). *North Sea Dynamics*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Frost B. W. (1972).** Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.* 17: 805-819.
- Frost B. W. (1975).** A threshold feeding behaviour in *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.* 20: 263-266.
- Fuhrman J. A. (1987).** Close coupling between release and uptake of dissolved free amino acid in sea water studied by an isotope dilution approach. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 37: 45-52.
- Fuhrman J. A. & Azam F. (1982).** Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: evaluation and field results. *Mar. Biol.* 66: 109-120.

- Fush G. W., Demmerle S. D., Canelli E. & Chen M. (1972). Characterization of phosphorus-limited plankton algae (with reflections on the limiting-nutrient concept). *Limnol. Oceanogr. Spec. Symp.* 1: 113-133.
- Gamble J. C. (1978). Copepod grazing during a declining spring phytoplankton bloom in the northern North Sea. *Marine Biology*. 49, 303-315.
- Gassmann G. & Gillbricht M. (1982). Correlations between phytoplankton, organic detritus and carbon in North Sea waters during the Fladenground Experiment (FLEX'76). *Helgoländer Meeresunters.* 35: 253-262.
- Gaudy R. (1974). Feeding four species of pelagic copepods under experimental conditions. *Mar. Biol.* 25: 125-141.
- Gauld D. T. (1951). The grazing rate of planktonic copepods. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 29: 695-706.
- Geist A., Beguelin A., Dongarra J., Jiang W., Manchek R. & Sunderam V. (1994). PVM 3 user's guide and reference manual. Oak Ridge National Laboratory. 423p.
- Gieskes W. W. C. & Kraay G. W. (1980). Primary productivity and phytoplankton pigment measurements in the northern North Sea during FLEX'76. 'METEOR' *Forsch. Ergebn. A*, n°22: 105-112.
- Gieskes W. W. C. & Kraay G. W. (1983). Dominance of Cryptophyceae during the phytoplankton spring bloom in the central North Sea detected by HPLC analysis of pigments. *Marine Biology*, 75: 179-185.
- Gieskes W. W. C. & Kraay G. W. (1984). Analysis of phytoplankton pigments by HPLC before, during and after mass occurrence of the microflagellate *Cryptobellus aureus* Green during the spring bloom in the Fladen Ground area of the North Sea in 1983. *International Council for the Exploration of the Sea*. (C. M. Papers and Reports), B: 15, 11 pp.
- Gieskes W.W.C. & Kraay G.W. (1986). Analysis of phytoplankton pigments by HPLC before, during, and after mass occurrence of the microflagellate *Corymbellus aureus* during the spring bloom in the open northern North Sea in 1983. *Mar. Biol.* 92: 45-52.
- Gifford D. J., Bohrer R. N. & Boyd C. M. (1981). Spines on diatoms: do copepods care? *Limnol. Oceanogr.* 26: 1057-1061.
- Gifford D. J. & Dagg M. J. (1991). The microzooplankton-mesozooplankton link : consumption of planktonic protozoa by the calanoid copepods *Acartia tonsa* Dana and *Neocalanus plumchrus* Murukawa. *Marine Microbial Food Webs* 5 (1): 161-177.
- Glover H. E. (1980). Assimilation numbers in cultures of marine phytoplankton. *J. Plankton Res.* 2: 69-79.
- Goering J. J., Walken D. D. & Nauman R. A. (1970). Nitrogen uptake by phytoplankton in the discontinuity layer of the eastern subtropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 15: 789-796.
- Goldman J. C., Caron D.A. & Dennett M. R. (1987). Regulation of growth efficiency and ammonium regeneration in bacteria by substrate C:N ratio. *Limnol. Oceanogr.* 32(6): 1239-1252.
- Goldman J. C., McCarthy J. J. & Peavey D. G. (1979). Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. *Nature* (London). 279: 210-215.
- Goldman J. C., Taylor C. D. & Glibert P. M. (1981). Non linear time-course uptake of carbon and ammonium by marine phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6: 137-148.
- Goulder R. (1977). Attached and free bacteria in an estuary with abundant suspended solids. *J. appl. bacteriol.* 43: 399-405.
- Goulder, Blanchard A.S., Sanderson P. L. & Wright B. (1980). Relationships between heterotrophic bacteria and pollution in an industrialized estuary. *Water Res.*, 14: 595-601.
- Gronvik S. & Hopkins C.C.E. (1984). Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway : generation cycle, seasonal vertical distribution, and seasonal variations in body weight and carbon and nitrogen content in the copepod *Metridia longa* (Lubbock). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 80: 93-107.
- Haas L. W. (1982). Improved epifluorescence microscopy for observing planktonic micro-organisms. *Ann. Inst. Océanogr.* 58 (S): 261-266.
- Halldal P. (1970). The photosynthetic apparatus of microalgae and its adaptation to environmental factors. In: *Photobiology of micro-organisms*, Halldal P. (ed.). Wiley-Interscience. 17-55.
- Hammer K. D., Brockmann U., Kattner G. & Eberlein K. (1979). Small scale nutrient variations around the central station from 24/4 to 3/5 1976 during FLEX'76. G. Weichart Deutsches Hydrographisches Institut. Hamburg. Technical Report. 151-160.
- Hammer K. D., Eberlein K., Kattner G & Brockmann U. H. (1983). Fluctuations of dissolved amino acids: a comparison of natural and enclosed phytoplankton populations in the North Sea. In: Sündermann J., Lenz W. (ed.). *North Sea Dynamics*. Springer, Berlin. 559-572.
- Hammer K. D., Kattner G. & Eberlein K. (1980). Development of organic substances at the Central Station during FLEX'76. II.-Dissolver free amino acids. *Proceedings of the final ICES/JONSSIS Workshop on JONSDAP'76*. C.M. 1980/C:3. 71-84.

- Hansen B., Bjornsen P. K. & Hansen P. J. (1994). The size ratio between planktonic predators and their prey. *Limnol. Oceanogr.* 39 (2): 395-403.
- Harding L. W. Jr., Meeson B. W. & Tyler M. A. (1983). Photoadaptation and diel periodicity of photosynthesis in the dinoflagellate *Prorocentrum mariaelebouriae*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13: 73-85.
- Harding L. W. Jr., Prézelin B. B., Sweeney B. M. & Cox J. L. (1982). Diel oscillations of the photosynthesis-irradiance (P-I) relationship in natural assemblages of phytoplankton. *Mar. Biol.*, 67: 167-178.
- Harris R. P. (1982). Comparison of the feeding behaviour of *Calanus* and *Pseudocalanus* in two experimentally manipulated enclosed ecosystems. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 62: 71-91.
- Harris G. P. & Piccinin B. B. (1977). Photosynthesis by natural phytoplankton populations. *Arch. Hydrobiol.* 80: 405-457.
- Harrison P. J. (1974). Continuous culture of the marine diatom *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve under silicate limitation. Ph. D. thesis, University of Washington. 141 p.
- Hartwig E., Faubel A. & Thiel H. (1983). On the ecology of the benthos of sublittoral sediments, Fladen Ground, North Sea. II. Quantitative studies on macrobenthic assemblages. 'METEOR' Forsch. Ergebn. D, n°36: 49-64.
- Hasset R.P. & Landry M.R. (1988). Short-term changes in feeding and digestion by the copepod *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.* 99: 63-74.
- Hay S.J., Kiørboe T. & Matthews A. (1991). Zooplankton biomass and production in the North Sea during the Autumn Circulation Experiment, October 1987-March 1988. *Continental Shelf Research*, Vol. 11, n° 12: 1453-1476.
- 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.
- Heinbokel J. F. (1982). Growth, reproduction and life cycles in marine planktonic protozoa. *Ann. Inst. océanogr.* 58 (s): 213-222.
- Hellebust J. A. (1965). Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 10: 192-206.
- Hentzschel G. (1980). Wechselwirkungen bakteriolytischer und saprophytischer bakterien aus der Nordsee. *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg.* 17: 113-124.
- Hirche H.J. (1983). Overwintering of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*. *Marine Ecology Progress Series*, 11: 281-290.
- Hirche H.J. and Kattner G. (1993). Egg production and lipid content of *Calanus glacialis* in spring : indication of a food-dependent and food independent reproductive mode. *Mar. Biol.* 117: 615-622.
- Hobbie J. E. & Crawford C. C. (1969). Respiration correction for bacterial uptake of dissolved organic compounds in natural waters. *Limnol. Oceanogr.* 14: 528-533.
- Højerslev N.K. (1982). Bio-optical properties of the Fladen Ground: 'METEOR' - FLEX'75 and FLEX'76. *J. Cont. int. Explor. Mer.* 40: 272-290.
- Hollibaugh J. T. & Azam F. (1983). Microbial degradation of dissolved proteins in sea water. *Limnol. Oceanogr.* 28: 1104-1116.
- Holligan P.M. (1989). Primary productivity in the Shelf Seas of North-West Europe. *Advances in Botanical Research*, Vol. 16: 193-249.
- Holligan P.M., Aarup T. & Groom S.B. (1989). The North Sea: Satellite Colour Atlas. *Continental Shelf Research*, Vol. 9, n° 8: 667-765.
- Honjo S. & Roman M. R. (1978). Marine copepod fecal pellets: production, preservation and sedimentation. *J. Mar. Res.*, 36: 45-57.
- Hopkins C.C.E., Tande K.S., Gronvik S. & Sargent J.R. (1984). Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: an analysis of growth and overwintering tactics in relation to niche and environment in *Metridia longa* (Lubbock), *Calanus finmarchicus* (Gunnerus), *Thysanoessa inermis* (Krøyer) and *T. raschi* (M. Sars). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 82: 77-99.
- Horwood J.W. (1974). A model of primary and secondary production. *ICES C.M.* 1974/L 19: 1-10.
- Horwood J.W. (1982). Algal production in the west-central North Sea. *J. Plankton Res.*, 4: 103-124.
- Howard K. M. & Joint I. R. (1989). Physiological ecology of picoplankton in the north sea. *Mar. Biol.* 102: 275-281.
- Huffaker R. C. & Peterson L. W. (1974). Protein turnover in plants and possible means of its regulation. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 25: 363-392.
- Humphreys W. F. (1979). Production and respiration in animal populations. *J. Anim. Ecol.* 48: 427-453.
- Humphrey G. F. & Subba Rao D. V. (1967). Photosynthetic rate of the marine diatom *Cylindrotheca closterium*. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 18: 123-127.
- ICES (1983). Flushing times of the North Sea, International Council for the Exploration of the Sea, Copenhagen, Rapp. n°123, 159 p.

- Ichimura S. (1967).** Environmental gradient and its relation to primary productivity in Tokyo Bay. *Records Oceanogr. Works, Japan.* 9 (1): 115-128.
- Ikeda T. (1974).** Nutritional ecology of marine zooplankton. *Memoirs of the faculty of Fisheries, Hokkaido University.* 22: 1-97.
- Ikeda T. (1985).** Metabolic rates of epipelagic marine zooplankton as a function of body mass and temperature. *Mar. Biol.* 85: 1-12.
- Iturriaga R. & Hoppe H. G. (1977).** Observations of heterotrophic activities on photoassimilated organic matter. *Mar. Biol.* 40: 101-108.
- Ivlev V. S. (1955).** *Experimental ecology of the feedings of fishes.* Yale Univ. Press (1961), New Haven. 302 pp.
- Jamart B. M., Winter D. F., Banse K., Anderson G. C. & Lam R. K. (1977).** A theoretical study of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the northwestern US Coast. *Deep-Sea Res.* 24: 752-773.
- Jassby A. D. & Goldman C. R. (1974).** Loss rates from a lake phytoplankton community. *Limnol. Oceanogr.* 19: 618-627.
- Jerlov N. G. (1976).** *Marine Optics.* Elsevier, Amsterdam, 2nd Ed. 203 pp.
- Jewson D. H., Rippey B. H. & Gilmore W. K. (1981).** Loss rates from sedimentation, parasitism and grazing during the growth, nutrient limitation and dormancy of a diatom crop. *Limnol. Oceanogr.*, 26: 1045-1056.
- Johannes R. G. (1968).** Nutrient regeneration in lakes and oceans. *Advances in Microbiology of the Sea.* 1: 203-212.
- Joint I. R. (1986).** Physiological ecology of picoplankton in various oceanographic provinces. *Can. Bull. Fish. aquat. Sciences.* 214: 287-309.
- Joint I.R. & Pomroy A.J. (1987).** Activity of heterotrophic bacteria in the euphotic zone of the Celtic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 41: 155-165.
- Joiris C., Billen G., Lancelot C., Daro M.H., Mommaerts J.P., Bertels A., Bossicart M. & Nijs J. (1982).** A budget of carbon cycling in the Belgian coastal zone: relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production. *Netherlands Journal of Sea Research,* 16: 260-275.
- Jones R. & Henderson E.W. (1986).** The dynamics of nutrient regeneration and simulation studies of the nutrient cycle. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 43: 216-276.
- Kana T. M. & Glibert P. M. (1987).** Effect of irradiances up to 2000 $\mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$ on marine *Synechococcus* WH7803. - I. Growth, pigmentation, and cellulose composition. *Deep-Sea Res.* 34: 479-495.
- Kana T. M., Watts J. L. & Glibert P. M. (1985).** Diel periodicity in the photosynthetic capacity of coastal and offshore phytoplankton assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 25:* 131-139.
- Kattner G., Hammer K. D., & Brockmann U. (1980 b).** Development of organic substances at the Central Station during FLEX'76. I.-Particulate and dissolved fatty acids. *Proceedings of the final ICES/JONSSIS Workshop on JONSDAP'76.* C.M. 1980/C:3. 59-70.
- Kattner G., Hammer K. D., Eberlein K. & Brockmann U. (1980 a).** An attempt to determine fluxes of nitrogen and phosphorus in special time periods during FLEX'76. 'METEOR' *Forsch. Ergebn. A, n°22:* 99-104.
- Kerr S. R. (1971).** Analysis of laboratory experiments on growth efficiency of fishes. *J. Fish. Res. Board Can.* 28: 801-808.
- Kiefer D. A & Kremer J. N. (1981).** Origins of vertical patterns of phytoplankton and nutrients in the temperate, open ocean: A stigmatic hypothesis. *Deep-Sea Res.* 28: 1087-1105.
- King G. M. & Berman T. (1984).** Potential effects of isotopic dilution on apparent respiration in ^{14}C heterotrophic experiments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19: 175-180.
- Kjorboe T., Molhenberg F. & Nicolajsen H. (1982).** Ingestion rate and gut clearance in the planktonic copepod *Centropages hamatus* (Lilljeborg) in relation to food concentration and temperature. *Ophelia* 21: 181-194.
- Kjorboe T. (1989).** Phytoplankton growth rate and nitrogen content : implications for feeding and fecundity in a herbivorous copepod. *Mar. Ecol. Prog. Res.* 55 : 229-234.
- Kirchman D. L. & Mitchell R. (1982).** Contribution of particule- bound bacteria to total microheterotrophic activity in five ponds and two marshes. *Appl. environ. microbiol.* 43: 200-209.
- Klein Breteler W. C. M., Franz H. G. & Gonzalez S. R. (1982).** Growth and development of four calanoid copepod species under experimental and natural conditions. *Neth. J. of Sea Res.* 16: 195-207.
- Klein P. & Coste B. (1984).** Effects of wind-stress variability on nutrient transport into the mixed layer. *Deep Sea Res.*, 31: 21-37.
- Kleppel G.S., Holliday D.V. & Pieper R.E. (1991).** Trophic interactions between copepods and microplankton : a question about the role of diatoms. *Limnol Oceanogr.* 36: 172-178.

- Kok B. (1956).** On the inhibition of photosynthesis by intense light. *Biochim. Biophys. Acta*, 21: 234-244.
- Koslow J.A. (1983).** Zooplankton community structure in the North Sea and northeast Atlantic: development and test of a biological model. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 1912-1924.
- Kranck K. (1980).** Variability of particulate matter in a small coastal inlet. *Can. J. Fish. aqua. Sci.*, 37: 1209-1215.
- Krause M. & Radach G. (1980).** On the succession of developmental stages of herbivorous zooplankton in the northern North Sea during FLEX'76. 1. First statements about the main groups of the zooplankton community. 'METEOR' *Forsch. Ergebn. A*, n°22: 133-150.
- Krause M. & Tralums J. (1982).** Vertical distribution of copepods (all developmental stages) and other zooplankton during spring bloom in the Fladen Ground area of the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*. 16: 217-230.
- Krause M. & Tralums J. (1983).** Zooplankton dynamics during FLEX'76. In: Sündermann J., Lenz W. (eds). *North Sea Dynamics*. Springer, Berlin. 632-661.
- Kremer P. (1977).** Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi*. *Mar. Biol.* 44: 43-50.
- Kremer J. N. & Nixon S. W. (1978).** A coastal marine ecosystem. Simulation and analysis. *Ecol. Stud.* 24, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg and New York.
- Kullenberg G. (1978).** Vertical processes and the vertical-horizontal coupling. In : Steele J. H. (ed.). *Spatial patterns in plankton communities*. NATO Conf. Ser, Plenum, New York, London. 43-71.
- Kumar S. K., Vincent W. F., Austin P. C. & Wake G. C. (1991).** Picoplankton and marine food chain dynamics in a variable mixed-layer : a reaction-diffusion model. *Ecol. Modelling*, 57: 193-219.
- Laing I. (1985).** Growth response of *Chaetoceros calcitrans* (Bacillariophyceae) in batch culture to a range of initial silica concentrations. *Mar. Biol.* 85: 37-41.
- Lancelot C. (1979).** Gross excretion rates of natural marine phytoplankton and heterotrophic uptake of excreted products in the Southern North Sea, as determined by short-term kinetics. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1: 179-186.
- Lancelot C. (1983).** Factors affecting phytoplankton extracellular release in the southern Bight of the North Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 12: 115-121.
- Lancelot (1984).** Extracellular release of small and large molecules by phytoplankton in the Southern Bight of the North Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 18: 65-77.
- Lancelot C & Billen G. (1984).** Activity of heterotrophic bacteria and its coupling to primary production during the spring phytoplankton bloom in the southern bight of the North Sea. *Limnol. Oceanogr.* 29 (4): 721-730.
- Lancelot C. & Billen (1985).** Carbon-nitrogen relationships in nutrient metabolism of coastal marine ecosystems. *Advances in Aquatic Microbiology*. Vol. 3: 263-321.
- Lancelot C., Billen G., Sournia A., Weisse T., Colijn F. Veldhuis M. J. W., Davies A. & Wassman P. (1987).** Phaeocystis bloom and nutrient enrichment in the continental coastal zones of the North Sea. *Ambio*. 16: 38-46.
- Lancelot C. & Mathot S. (1989).** An ecophysiological model of phytoplankton growth in mixed or partly mixed water column. In: *Progress in Belgian Oceanographic Research. Proceedings of the North Sea symposium, Ghent, 14 February 1989*. Pichot G. (ed.). 247-262.
- Lancelot C., Mathot S. & Owens N. J. P. (1986).** Modelling protein synthesis, a step to an accurate estimate of net primary production: *Phaeocystis pouchetii* colonies in Belgian coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol. 32: 193-202.
- Lancelot C. & Rousseau V. (1987).** ICES intercalibration exercise on the ¹⁴C method for estimating phytoplankton primary production. Phase 2: experiments conducted on board of RV DANA. Preliminary report, 35 p.
- Larsson U. & Hagström A. (1979).** Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. *Mar. Biol.* 52: 199-206.
- Larsson U. & Hagström A. (1982).** Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient. *Mar. Biol.* 67: 57-70.
- Lassen H. & Nielsen P.B. (1972).** Simple mathematical model for the primary production model as a function of the phosphate concentration and incoming solar energy applied to North Sea. ICES C.M. 1972/L 6 (mimeo).
- Leakey R. J. G., Burkill P. H. & Sleight M. A. (1992).** Planktonic ciliates in Southampton Water : abundance, biomass, production, and role in pelagic carbon flow. *Marine Biology* 114: 67-83.
- Leavastu T. (1963).** Surface water types of the North Sea and their characteristics. *Serial Atlas of the Marine Environment, Folio 4*, American Geogr. Soc., New York.

- Lee A.J. (1970). The currents and water masses of the North Sea. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 8: 33-71.
- Lee A. J. (1980). North Sea: Physical Oceanography. In: Banner F.T., Collins M.B. and Massie K.S. (eds), *The North-Western European Shelf Seas: the sea bed and the sea in motion, II. Physical and chemical oceanography, and physical resources*. Elsevier, Amsterdam, 467-493.
- Legendre L. (1981). Hydrodynamic control of marine phytoplankton production: the paradox of stability. In: *Ecohydrodynamics*, J. C. J. Nihoul (ed.). Elsevier, Amsterdam. 191-207.
- Legendre L., Demers S. (1985). Auxiliary energy, ergoclines and aquatic biological production. *Naturaliste can.* 112: 5-14.
- Legendre L., Demers S. & Lefaivre D. (1986). Biological production at marine ergoclines. In: *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*, J. C. J. Nihoul (ed.). Elsevier, Amsterdam. 1-29.
- Le Masson L., Cremoux J. L. & Montel Y. (1977). Analyse du rapport C/N/P du seston dans la partie orientale de l'Atlantique équatoriale. *Mar. Chem.* 5: 171-181.
- Lenz L., Ramster J. & Hartwig W. (1980). First steps in the realization of the Joint North Sea Data Acquisition Project for 1976 (JONSDAD'76). 'METEOR' *Forsch. Ergebn. A*, n°22: 3-10.
- Lewin J. C. (1955). Silicon metabolism in diatoms. II. Sources of silicon for growth of *Navicula pelliculosa*. *Pl. Physiol.*, Baltimore, Md. 30: 129-134.
- Lindley J.A. & Williams R. (1980). Plankton of the Fladen Ground during FLEX'76. II. Population dynamics and production of *Thysanoessa inermis* (Crustacea: Euphausiacea). *Mar. Biol.*, 57: 79-86.
- Linley E. A. S., Newell R. C. & Lucas M. I. (1983). Quantitative relationships between phytoplankton, bacteria and heterotrophic microflagellates in shelf waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12: 77-89.
- Liu M. S. & Hellebust M. A. (1974). Uptake of amino-acids by the marine centric diatom *Cyclotella cryptica*. *Can. J. Microbiol.* 20: 1109-1118.
- Lucas M. I., Newell R. C. & Velimirov B. (1981). Heterotrophic utilization of mucilage released during fragmentation of kelp (*Ecklonia maxima* and *Laminaria pallida*). II. Differential utilization of dissolved organic components from kelp mucilage. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 4: 43-55.
- Lui N. S. T. & Roels O. A. (1972). Nitrogen metabolism of aquatic organisms II. The assimilation of nitrate, nitrite and ammonia by *Biddulphia aurita*. *J. Phycol.* 8: 259-264.
- MacCaull W. A. & Platt T. (1977). Diel variations in the photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 23: 723-731.
- MacIsaac J. J. & Dugdale R. C. (1972). Interactions of light and inorganic nitrogen in controlling nitrogen uptake in the sea. *Deep Sea Res.* 19: 209-232.
- Mague T. H., Friberg E., Hughes D. J. & Morris I. (1980). Extracellular release of carbon by marine phytoplankton: a physiological approach. *Limnol. Oceanogr.* 25(2): 262-279.
- Malone T. C. (1980). Algal size. In: *Physiological ecology of phytoplankton*, Morris I. (ed.). Blackwell, 433-464.
- Mandelli E. F., Burkholder P. R., Doheny T. E. & Brody R. (1970). Studies of primary productivity in coastal waters of Southern Long Island, New York. *Mar. Biol.* 7: 153-160.
- Mann K. H. (1972). Macrophyte production and detritus food chain in coastal waters. In: *detritus and its role in aquatic ecosystems*. U. Melchiori-Santolini and J. W. Hopson (eds), *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* Vol. 29: 353-384.
- Marcen R., Fraunie P., Dekeyser I. & Andersen V. (1991). Modélisation numérique d'un couplage physico-biologique en milieu côtier. *Oceanologica Acta - Vol. SP n°11* : 71-78.
- Marshall S. M. (1949). On the biology of the small copepods in Loch Striven. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 28: 45-122.
- Marshall S. M. (1973). Respiration and feeding in copepods, *Adv. Mar. Biol.* 11: 57-120.
- Marshall S. M. & Orr A.P. (1955). The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus*, Oliver and Boyd, London, 1-188.
- Marshall S. M. & Orr A. P. (1966). Respiration and feeding in some small copepods. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 46: 513-530.
- Martin G. & Delhez E. (1992). Résultats récents sur la circulation tridimensionnelle sur le Plateau Continental Nord-Ouest Européen. In: *Etudes du Plateau Continental Nord-Ouest Européen: Structure et Mouvements Verticaux*. Publication Irma. 19-52.
- Martin G. P. & Delhez E. J. (1994). 3D turbulence field on the North-Western European Continental Shelf. *Tellus* 46 A: 98-112.
- McAllister C. D. (1970). Zooplankton rations, phytoplankton mortality and the estimation of marine production. In: *Marine Food Chains*, J. H. Steele (Ed.), Oliver and Boyd, Edinburgh. 419-457.

- McCarthy J. J. & Eppley R. W. (1972). A comparison of chemical isotopic and enzymatic methods for measuring nitrogen assimilation of marine phytoplankton. *Deep-Sea Res.* 16: 45-57.
- McCarthy J. J., Taylor W. R. & Taft J. L. (1977). Nitrogenous nutrition of the plankton in the Chesapeake Bay. 1. Nutrient availability and phytoplankton preferences. *Limnol. Oceanogr.* 22: 996-1011.
- McManus G. B. (1991). Flow analysis of a planktonic microbial food web model. *Mar. Microbial Food Webs.* 5 (1): 145-160.
- McManus G. B. & Fuhrman J. A. (1988). Clearance of bacteria-sized particles by natural populations of nanoplankton in the Chesapeake Bay outflow plume. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 42: 199-206.
- Menzel D. W. & Vaccaro R. F. (1964). The measurement of dissolved organic and particulate carbon in seawater. *Limnol. Oceanogr.* 9: 138-142.
- Miller C. A. & Landry M. R. (1984). Ingestion-independent rates of ammonium excretion by the copepod *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.* 78: 265-270.
- Moal J., Martin-Jezequel V., Harris R. P., Samain J-F. & Poulet S. (1987). Interspecific and intraspecific variability of the chemical composition of marine phytoplankton. *Oceanologica Acta.* Vol. 10, n°3: 339-346.
- Moloney C. L. & Field J. G. (1985). Use of the particle-size data to predict potential pelagic-fish yields of some southern African areas. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 3 : 119-128.
- Moloney C. L. & Field J. G. (1989). General allometric equations for rates of nutrients uptake, ingestion, and respiration in plankton organisms. *Limnol. Oceanogr.* 34(7): 1290-1299.
- Moloney C. L. & Field J. G. (1991 a). Modelling carbon and nitrogen flows in a microbial plankton community. In : *Protozoa and their role in Marine Processes*, Reid P.C. & al (eds). Nato ASI Series, Vol. G25. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. p.443-474.
- Moloney C. L. & Field J. G. (1991 b). The size-based dynamics of plankton food webs. I. A simulation model of carbon and nitrogen flows. In : *Journal of Plankton Research* Vol.13 n° 5 : 1003-1038.
- Monmaerts J.P. (1978). Systeembenadering van een gesloten mariene milieu , met de nadruk op de rol van het fytoplankton. Doctorat thesis. Vrije Universiteit Brussel: 335 p.
- Monmaerts J. P. (1980). Seasonal variations of the parameters of the photosynthesis-light relation ship during the Fladen Ground Experiment 1976. ICES C. M. 1980/C:3. Proceedings of the final ICES/JONSIS Workshop on Jonsdap'76. 31-48.
- Monmaerts J. P. (1981). Atlas of particulate primary production results from the Central Station during the FLEX'76 campaign as calculated with a model of photosynthesis-light relationship, Management Unit of the North Sea Model, Ministry of Public Health, I. H. E., Brussels, Belgium.
- Monmaerts J. P. (1982). The calculation of particulate primary production in a stratified body of water, using a modification of the Vollenweider model formula. 'METEOR' Forsch. Ergebn. Series D, 34:1-8.
- Monmaerts J.P., Pichot G., Ozer J., Adam Y. & Baeyens W. (1984). Nitrogen cycling and budget in Belgian coastal waters: North Sea areas with and without river inputs. *Rapp. P.-V. Réun. Cons Perm. Int. Explor. Mer.*, 183: 57-69.
- Monod J. (1942). *Recherches sur la croissance des cultures bactériennes.* Hermann et Cie, Paris.
- Morris I. (1974). Nitrogen assimilation and protein synthesis. In: W. D. Stewart (ed.), *Algal physiology and biochemistry.* Blackwell.
- Morris I. & Glover H. (1981). Physiology of photosynthesis by marine coccoid cyanobacteria - some ecological implications. *Limnol. Oceanogr.* 26: 957-961.
- Mullin M.M. (1988). Production and distribution of nauplii and recruitment variability-putting the species together. In: *Towards a theory on biological-physical interactions in the world ocean*, Rothschild B.J. (ed.), Kluwer Academic Publishers, the Netherlands, 297-320.
- Mullin M. M. & Brooks E. R. (1970). Growth and metabolism of two planktonic, marine copepods as influenced by temperature and type of food. In: J. H. Steele (ed.), *Marine Food Chains*, Oliver and Boyd. 75- 95.
- Mullin M. M., Sloan P. R. & Eppley R. W. (1966). Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 11: 307-311.
- Murphy L. S. & Haugen E. M. (1985). The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.* 30: 47-58.
- Myklestad S. (1977). Production of carbohydrates by marine planktonic diatoms. II. Influence of the N/P ration in the growth medium on the assimilation ratio, growth rate and production of cellular and extracellular carbohydrates by *Chaetoceros affinis* var. *willei* (Gran) Hustedt and *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* Vol. 29: 161-179.
- Newell R. C. & Linley E. A. S. (1984). Significance of microheterotrophs in the decomposition of phytoplankton : estimates of carbon and nitrogen flow based on the biomass of plankton communities. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 16: 105-119.

- Newell R. C., Linley E. A. S. & Lucas M. I. (1983). Bacterial production and carbon conversion based on saltmarsh plant debris. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 17: 405-419.
- Nielsen T.G. & Richardson K. (1989). Food chain structure of the North Sea plankton communities: seasonal variations of the role of the microbial loop. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 56: 75-87.
- Nihoul J. C. J. (1989). Les modèles mathématiques: base indispensable à l'étude interdisciplinaire des systèmes marin. Publication reproduite de: *Océanologie. Actualités et Perspectives*, Station Marine d'Endoume. 17p.
- Nihoul J. C. J. (1992). Nitrogen ecohydrodynamics in a modelling perspective. *Bull. Soc. Roy. Sci. de Liège*. Vol. 61, 1-2: 7-18.
- Nihoul J. C. J. (1993). Application of mathematical modelling to the marine environment. Publication IRMA. 69p.
- Nihoul J. C. J. & Djenidi S. (1991). Hierarchy and scales in marine ecohydrodynamics. *Earth-Science Reviews*. 31: 255-277.
- Nihoul J. C. J. & Ronday F.C. (1975). The influence of the tidal stress on the residual circulation. *Tellus*, 27: 484-490.
- Nihoul J. C. J. & Runfola Y. (1975). Coefficients of shear effect dispersion in the Southern Bight. *Progr. nat. R-D sur l'Environm. Proj. Mer, Rapp.* 33.
- Nival P. (1976). Relations phytoplancton-zooplancton; essai de modélisation. Thèse de Doct. Etat Sci. Nat., Univ., Paris VI, 219 p.
- Nival P., Malara G., Charra R., Palazzoli I. & Nival S. (1974). Etude de la respiration et de l'excrétion de quelques copépodes planctoniques (crustacea) dans la zone de remontée d'eau profonde des côtes marocaines. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 15: 231-260.
- Nival P. & Nival S. (1973). Efficacité de filtration des copepodes planctoniques. *Ann. Inst. océanogr.* t. 49 fase 2: 135-144.
- North B. B. (1975). Primary amines in California coastal waters: Utilization by phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 20: 20-27.
- North B. B. & Stephens G. C. (1972). Amino acid transport in *Nitzschia ovalis*. *J. Phycol.* 8: 64-68.
- NSTF(1): North Sea Task Force (1987). North Sea Quality Status Report. Oslo and Paris Commissions. International Council for the Exploration of the Sea. London. 1987.
- NSTF(2): North Sea Task Force (1993). Guide to the North Sea Quality Status Report. Oslo and Paris Commissions. International Council for the Exploration of the Sea. London. 1994.
- NSTF(3): North Sea Task Force (1993). North Sea Quality Status Report. Oslo and Paris Commissions. International Council for the Exploration of the Sea. London. 1993.
- NSTF(4): North Sea Task Force (1993). North Sea Subregion I. Assessment report. Norway, United Kingdom.
- Owens N.J.P., Woodward E.M.S., Aiken J., Bellan I.E. & Rees A.P. (1990). Primary production and nitrogen assimilation in the North Sea during July 1987. *Netherlands Journal of Sea Research*. 25: 143-154.
- Paasche E. (1973 a). Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. I. *Thalassiosira pseudonana* (*Cyclotella nana*) grown in a chemostat with silicate as limiting nutrient. *Mar. Biol.* 19: 117-126.
- Paasche E. (1973 b). Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. II. Silicate uptake kinetics in five diatom species. *Mar. Biol.* 19: 262-269.
- Paasche E. (1980). Silicon content of five marine plankton diatom species measured with a rapid filter method. *Limnol. Oceanogr.* 25: 447-480.
- Paasche E. & Kristiansen S. (1982). Nitrogen nutrition of the phytoplankton in the Oslofjord. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 14: 237-249.
- Pace M. L., Glasser J. E. & Pomeroy L. R. (1984). A simulation analysis of continental shelf food webs. *Mar. Biol.* 82 : 47-63.
- Paffenhöfer G. A. (1976). Feeding, growth, and food conversion of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnol. Oceanogr.* Vol 21 (1): 39- 50.
- Paffenhöfer G. A. & Harris R. P. (1976). Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Pseudocalanus elongatus* Boeck. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 56: 327-344.
- Paffenhöfer G. A. & Knowles S. C. (1979). Ecological implications of fecal pellet size, production and consumption by copepods. *J. Mar. Res.* 37: 35-49.
- Palumbo A., Fergusson R. & Rublee P. (1984). Size of suspended bacterial cells and association of heterotrophic activity with size fractions of particles in estuarine and coastal waters. *Appl. environ. microbiol.* 48: 157-164.
- Parker A. (1974). Empirical functions relating metabolic processes in aquatic systems to environmental variables. *J. Fish. Res. Board of Canada*. 31: 1550-1552.

- Parnas H. (1975).** Model for decomposition of organic material by microorganisms. *Soil. Biol. Biochem.* 7: 161-169.
- Parsons T. R., Lebrasseur R. J. & Fulton J. D. (1967).** Some observations on the dependence of zooplankton grazing on cell size and concentration of phytoplankton blooms. *J. Oceanogr. Soc. Jpn.* 23: 10-17.
- Parsons T. R., Takahashi M. & Hargrave B. (1977).** Biological oceanographic processes. Pergamon Press, Toronto, 2nd ed.
- Peinert R., Saure A., Stegemann P., Stienen G., Haardt H. & Smetacek V. (1982).** Dynamics of primary production and sedimentation in a coastal ecosystem. *Neth. J. Sea Res.*, 16: 276-289.
- Perry M. J., Talbot M. C. & Alberte R. S. (1981).** Photoadaptation in marine phytoplankton: response of the photosynthetic unit. *Mar. Biol.* 62: 91-101.
- Peters R.H. (1983).** The ecological implications of body size. Cambridge University Press.
- Pichot G. (1980).** Simulation du cycle de l'azote à travers l'écosystème pélagique de la Baie Sud de la Mer du Nord. Thèse de Doctorat, Université de Liège: 168 p.
- Pichot G. & Runfola Y. (1975).** Mathematical model of the nitrogen cycle in the Southern Bight of the North Sea. 10th European Symposium on Marine Biology, Ostende, Belgium, Vol.2: 467-476.
- Platt T., Gallegos C. L. & Harrison W. G. (1980).** Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* 38 (4): 687-701.
- Platt T. & Jassby A. D. (1976).** The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *J. Phycol.* 12: 421-430.
- Platt T. & Silvert W. (1981).** Ecology physiology allometry and dimensionality. *J. Theor. Biol.* 18: 564-573.
- Platt T., Subba Rao D. V. Irwin B. (1983).** Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature, Lond.* 301: 702-704.
- Pomeroy L. R. & Wiebe W. J. (1988).** Energetics of microbial food webs. *Hydrobiologia.* 159: 7-18.
- Postma H. & Rommets J.W. (1984).** Variations of particulate organic carbon in the central North Netherlands *Journal of Sea Research*, 18: 31-50.
- Postma H. & Zijlstra J.J. (1988).** Introduction. In: Postma H. et Zijlstra J.J. (Eds), *Continental Shelves (Ecosystems of the world, 27)*. Elsevier, Amsterdam, 1-4.
- Poulet S. A. & Marsot P. (1980).** Chemosensory feeding and food-gathering by omnivorous marine copepods. In: *Evolution and ecology of zooplankton communities*. W. C. Kerfoot (ed.), The University Press, New England. 198-218.
- Poulet S. A. (1978).** Comparaison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* 23: 1126-1143.
- Poulet S. A. & Marsot P. (1978).** Chemosensory grazing by marine calanoid copepods (Arthropoda: Crustacea). *Science.* 200: 1403-1405.
- Poulet S. A. (1983).** Factors controlling utilization of non algal diets by particles-grazing copepods. A review. *Oceanologica Acta.* Vol. 3: 221-234.
- Poulicek M. (1992).** Biodégradation et recyclage de la matière organique en milieu marin: développement d'un modèle conceptuel. Etude du Plateau Continental Nord-Ouest Européen. Structure et Mouvements Verticaux. Publication IRMA: 113-128.
- Prézelin B. B. & Matlick H. A. (1980).** Time-course of photoadaptation in the photosynthesis-irradiance relationship of a dinoflagellate exhibiting photosynthetic periodicity. *Mar. Biol.* 58: 85-96.
- Radach G. (1980).** Preliminary simulations of the phytoplankton and the phosphate dynamics during FLEX'76 with a simple two-component model. 'Meteor' *Forsch. Ergebnisse A/22*: 151-163.
- Radach G. (1982).** Dynamic interactions between the lower trophic levels of the marine food web in relation to the physical environment during the Fladen Ground experiment. *Netherlands Journal of Sea Research.* 16: 231-246.
- Radach G. (1983).** Simulations of phytoplankton dynamics and their interactions with other system components during FLEX'76. In: Sündermann J. et Lenz W. *North Sea Dynamics*. Springer Verlag, Berlin-Heidelberg: 584-610.
- Radach G., Berg J., Heinemann B. & Krause M. (1984).** On the relation of primary production to grazing during the Fladen Ground Experiment 1976 (FLEX'76). In: Fasham M.J.R. *Flows of energy and materials in marine ecosystems. Theory and practice*. NATO Conference Series, IV: Marine Sciences Vol. B Plenum Press, New York: 597-625.
- Radach G., Lewerenz B. & Johansen P. (1994).** Digitized products from FLEX data. Institut für Meereskunde. Hamburg.

Radach G. & Maier-Reimer E. (1975). The vertical structure of phytoplankton growth dynamics. A mathematical model. Mem. Soc. R. Sci. Liège 6: 113-146.

Radach G. & Moll A. (1993). Estimation of the variability of production by simulating annual cycles of phytoplankton in the central North Sea. Prog. Oceanog. Vol. 31: 339-419.

Radach G., Trahms J. & Weber A. (1980). The chlorophyll development at the Central Station during FLEX'76. Two data sets. Proceedings of the final ICES/JONSDAP'76. C.M. 1980/C:3. 3-22.

Rassoulzadegan F. (1982). Feeding in marine planktonic protozoa. Ann. Inst. océanogr. 58 (1): 191-206.

Rassoulzadegan F., Laval-Peuto M. & Sheldon R. W. (1988). Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico- and nanoplankton. Hydrobiol. 159: 75-88.

Redfield A. C. (1958). The biological control of chemical factors in the environment. American Scientist. 46: 205-222.

Redfield A. C., Ketchum B. H. & Richards F. A. (1963). The influence of organisms on the composition of the sea. In: The sea, M. N. Hill (ed.). Vol. 2.: 26-77. Wiley (Interscience), New York.

Reeve M. R. (1963). Growth efficiency of *Artemia* under laboratory conditions. Biol. Bull. Mar. Biol. Lab. Woods Hole. 125: 133-145.

Reid P. C. (1975). Large-scale changes in North Sea phytoplankton. Nature, Lond. 257: 217-219.

Reid P. C. (1977). Continuous plankton records: changes in the composition and abundance of the phytoplankton of the north-eastern Atlantic Ocean and North Sea. 1958-1975. Marine Biology, 40: 337-339.

Reid P. C., Lancelot C., Gieskes W.W.C., Hagmeier E. & Weichart G. (1990). Phytoplankton of the North Sea and its dynamics: a review. Netherlands Journal of Sea Research. 26 (2-4): 295-331.

Reinhardt S.B. & Van Vleet E.S. (1986). Lipid composition of twenty-two species of Antarctic midwater zooplankton and fish. Mar. Biol. 91: 149-159.

Reynolds N. (1973). The estimation of the abundance of ultraplankton. Br. Phycol. J. 8: 135-146.

Rhee G. Y. (1978). Effects of the N:P ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. Limnol. Oceanogr. 23: 10-25.

Richman S., Bohon S. A. & Robbins S. E. (1980). Grazing interactions among freshwater calanoid copepods. In: Evolution and ecology of zooplankton communities, W. C. Kerfoot (ed.), The University Press, New England. 219-233.

Riley G.A., Stommel H. & Bumpus D.F. (1949). Quantitative ecology of the plankton of the Western North Atlantic. Bull. Bingham Oceanogr. Coll. 12: 1-169.

Rittenberg S. C. (1963). Marine bacteriology and the problem of mineralization. In: Symposium on Marine Microbiology, Oppenheimer C. H. (ed.). 48-60. Thomas, Springfield, Ill.

Rivier A., Brownlee D. C., Sheldon R. W. & Rassoulzadegan F. (1985). Growth of microzooplankton: a comparative study of bacterivorous zooflagellates and ciliates. Mar. Microb. Food Webs. 1: 51-60.

Roache P. J. (1972). Computational Fluid Dynamics. Hermosa Publishers. 446 p.

Rogers H. J. (1961). The dissimilation of high molecular weight organic substances. In: the Bacteria, Gunsalus I. C. & Stanier R. Y. (eds.). Vol. II: 261-318. Academic Press, New York.

Roman M.R. (1984). Utilisation of detritus by the copepod *Acartia tonsa*. Limnol. Oceanogr. 29: 949-959.

Ross R. M. (1982). Complete carbon and nitrogen budgets at 8°C and 12°C throughout the life span. Mar. Biol. 68: 15-23.

Rousseau, Mathot S. & Lancelot C. (1990). Calculating carbon biomass of *Phaeocystis* sp. from microscopic observations. Mar. Biol. 107: 305-314.

Russel-Hunter W. D. (1970). Aquatic productivity: an introduction to some basic aspects of biological oceanography and limnology. Collier-McMillan, London, 306 p.

Sakshaug E., Graneli E., Elbrachter M. & Kayser H. (1984). Chemical composition and alkaline phosphatase activity of nutrient-saturated and P. deficient cells of four marine dinoflagellates. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 77: 241-254.

Schmitz F., Nihoul J. C. J., Beckers J. M., Brasseur P., Stanev E., Smitz J., Everbecq E., Dellège J. F., Monjoie A., Dassargues A., Brouyères S., Hallet V., Derouane J. (1995). SALMON: Sea Air Land Modelling Operational Network. Technical Report. 54 p.

Sciandra A. (1986). Study and modelling of development of *Euterpina acutifrons* (Copepoda, Harpacticoida). J. Plankton Res. 8: 1149-1162.

- Seikiguchi H., McLaren I. A & Corkett C. J. (1980).** Relationship between growth rate and egg production in the copepod *Acartia clausi* hudsonica. *Mar. Biol.* 58: 133-1138.
- Sellner K. G. (1981).** Primary productivity and the flux of dissolved organic matter in several marine environments. *Mar. Biol.* 65: 101-112.
- Servais P., Billen G. & Hascoët M.-C. (1987).** Determination of the biodegradable fraction of dissolved organic matter in waters. *Wat. Res.* Vol. 21, n°4: 445-450.
- Sheldon R. W., Sutcliffe W. H. Jr. & Paranjape M. A. (1977).** Structure of pelagic food chain and relationship between plankton and fish production. *J. Fish. Res. Bd Can.* 34: 2344-2353.
- Sherr B. F. & Sherr E. B. (1984).** Role of heterotrophic protozoa in carbon and energy flows in marine ecosystems. 412-423. In : *Current perspectives in microbial ecology*, Klug M. J. & Reddy C. A. (eds). ASM, Washington D.C.
- Sherr B. F., Sherr E. B., Andrew T. L., Fallon R. D. & Newell S. Y. (1986 a).** Trophic interactions between heterotrophic protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic inhibitors. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 32 : 169-179.
- Sherr E. B., Sherr B. F., Fallon R. D. & Newell S. Y. (1986 c).** Small aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 31: 177-183.
- Sherr E. B., Sherr B. F. & Paffenhofer G. A. (1986 b).** Phagotrophic protozoa as food for metazoans : a 'missing' trophic link in marine pelagic food webs ? *Mar. Microbial Food Webs* 1 : 61-80.
- Shifrin N. S. & Chisholm S. W. (1981).** Phytoplankton lipids: interspecific difference and effects of nitrate, silicate and light-dark cycle. *J. Phycol.* 17: 374-384.
- Shuter B. J. (1978).** Size dependence of phosphorus and nitrogen subsistence quotas in unicellular microorganisms. *Limnol. Oceanogr.* 23 (6): 1248-1255.
- Sjöberg S. & Wilmot W. (1977).** Systems analysis of a spring phytoplankton bloom in the Baltic. *Contr. Askö Lab.* 20: 1-100.
- Small L. F., Fowler S. W. & Ünlü M. Y. ((1979),** Sinking rates of natural copepods fecal pellets. *Mar. Biol.* 51: 233-241.
- Smayda T. J. (1970).** The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. mar. Biol. A. Rev.* 8: 353-414.
- Smith S. L. (1978).** The role of zooplankton in the nitrogen dynamics of a shallow estuary. *Estuar. cstl. mar. Sci.* 7: 555-566.
- Soetje K. & Hubert K. (1980).** A compilation of data on the thermal stratification at the central station in the northern North Sea durin FLEX'76. 'METEOR' *Forsch. Ergebn. A*, n°22: 69-77.
- Sonville M., Billen G. (1983).** A method for determining exoproteolytic activity in natural waters. *Limnol. Oceanogr.* 28: 190-193.
- Sorokin (1981).** Heterotrophic organisms in marine ecosystems. In: A. R. Longhurst. *Analysis of marine ecosystems*. Academic Press, London: 293-342.
- Stadelma P., Moore J. E. & Pickett E. (1974).** Primary production in relation to temperature structure, biomass concentration, and light conditions at an inshore and offshore station in Lake Ontario. *J. Fish. Res. Board Can.* 31: 1215-1232.
- Steele J.H. (1958).** Plant production in the northern North Sea. *Mar. Res.*, 7: 1-36.
- Steele J.H. (1974).** The structure of marine ecosystems. Harvard University Press, Cambridge, Mass. (USA). 128 p.
- Steele J. H. & Baird I. E. (1965).** The chlorophyll a content of particulate organic matter in the northern North Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 10: 261-267.
- Steele J.H. & Henderson E.W. (1976).** Simulation of vertical structure in a planktonic ecosystem. *Scottish Fish. Res. Rep.*, 5: 1-27.
- Stemann Nielsen E. (1952).** The use of radio-active carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons., Cons. int. Explor. Mer*, 18: 117-140.
- Stoecker D. K. & Capuzzo J. D. (1990).** Predation on protozoa : its implications to zooplankton. *J. Plankton Res.* 12: 891-908.
- Stoecker D.K., Michaels A.E. & Davis L.H. (1987).** Large proportion of marine planktonic ciliates found to contain functional chloroplasts. *Nature, Lond.* 326: 790-792.
- Stottrup J.G. & Jensen G. (1990).** Influence of algal diet on feeding and egg production of the calanoid *Acartia tonsa* Dana. *J. Exp. Mar. Biol.* 141 : 87-105.
- Strathmann R. R. (1967).** Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 411-419.
- Strickland J. D. H. & Parsons T. R. (1968).** A practical handbook of seawater analysis. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, 167: 1-311.

- Subba rao D. V. (1969). *Asterionella japonica* bloom and discoloration off Waltair. Bay of Bengal. *Limnol. Oceanogr.* 14: 632-634.
- Sundaram T. R. & Rehm R. G. (1973). The seasonal thermal structure of deep temperature lakes. *Tellus* 25: 157-167.
- Suzuki Y., Sugimura T. & Itoh T. (1985). A catalytic oxidation method for the determination of total nitrogen dissolved in sea water. *Mar. Chem.* 16 : 83-97.
- Svendsen E., Aglen A., Iversen S.A., Skagen D.W. & Smestad O. (1991). Influence of climate on recruitment and migration of fish stocks in the North Sea. ICES C.M. 1991/H:12, Ref.C
- Syrret P. M. & Morris I. (1963). The inhibition of nitrate assimilation by ammonium in *Chlorella*. *Biochimica et Biophysica Acta.* 67: 566-575.
- Taguchi S. (1976). Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms. *J. Phycol.* 12: 185-189.
- Taguchi S. (1981). Seasonal studies of the dinoflagellate, *Ceratium longipes* (Bailey) Gran in the Bedford Basin, Canada. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 55: 115-131.
- Takahashi M. & Bienfang P. K. (1983). Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in sub-tropical Hawaiian waters. *Mar. Biol.* 76: 203-211.
- Takahashi M., Fujii K. & Parsons T. R. (1973). Simulation study of phytoplankton photosynthesis and growth in the Fraser River Estuary. *Mar. Biol.* 19: 102-116.
- Tande K.S. (1982). Ecological investigations on the zooplankton community in Balsfjorden, northern Norway : generation cycles , and variations in body weight and body content of carbon and nitrogen related to overwintering and reproduction in the copepod *Calanus finmarchicus* (Gunnerus). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 62: 129-142.
- Tande K. S. (1985). Assimilation efficiency in herbivorous aquatic organisms - the potential of the ratio method using 14 C and biogenic silica as markers. *Limnol Oceanogr.* 30: 1093-1099.
- Tande K.S. & Hopkins C.C.E. (1981). Ecological investigations on the zooplankton community in Balsfjorden, northern Norway : the genital system in *Calanus finmarchicus* and the role of gonad development in overwintering strategy. *Mar. Biol.* 63: 159-164.
- Taylor G. T. (1982). The role of pelagic heterotrophic protozoa in nutrient cycling: a review. *Ann. Inst. océanogr., Paris*, 58 (s): 227-241.
- Tempest D. W., Meers J. L. & Brown C. M. (1970). Synthesis of glutamate in *Aerobacter aerogenes* by a hitherto unknown route. *Biochemical Journal.* 117: 405-407.
- Tett P. (1981). Modelling phytoplankton production at shelf-sea fronts. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London.* A302: 605-615.
- Tett P. (1987). Modelling the growth and distribution of marine microplankton. *Ecology of Microbial Communities*, Cambridge University Press: 387-424.
- Tett P., Edwards A. & Jones K. (1986). A model for the growth of Shelf-Sea phytoplankton in summer. *Estuar., Coast. and Shelf Sci.* 23: 641-672.
- Thébault J. M. (1985). Etude expérimentale de la nutrition d'un copépode commun (*Temora stylifera* Dana). Effets de la température et de la concentration de nourriture. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 93: 223-234.
- Thingstad T. F. (1987). Utilization of N, P, and organic C by heterotrophic bacteria. I. Outline of a chemostat theory with a consistent concept of 'maintenance' metabolism. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 35: 99-109.
- Thomas W. H. & Krauss R. W. (1955). Nitrogen metabolism in *Scenedesmus* as affected by environmental changes. *Pl. Physiol., Baltimore, Md* 30: 113-122.
- Thronssen J. (1969). Flagellates of Norwegian coastal waters. *Nytt Mag. Bot.* 16: 161-216.
- Touratier F. (1992). Ecohydrodynamique marine et cycle biogéochimique de l'azote. Etude du réseau microbien. DEA Européen. Universités de Liège et de Paris 6. 77p.
- Touratier F. (1995). Ecological modelling of the northern North Sea ecosystem: application to the Fladen Ground experiment 1976 (FLEX'76). *Proceedings of the GLOBEC numerical modelling workshop.* 21p.
- Tupas L. & Koike I. (1990). Aminoacid and ammonium utilization by heterotrophic marine bacteria grown in enriched seawater. *Limnol. Oceanogr.* 35: 1146-1155.
- Turner J. T. (1979). Microbial attachment to copepod fecal pellets and its possible ecological significance. *Trans. Am. Micros. Soc.* 98: 131-135.
- Turrell W.R., Henderson E.W., Slessor G., Payne R. & Adams R.D. (1992). Seasonal changes in the circulation of the northern North Sea. *Continental Shelf Research*, Vol. 12, n° 2/3: 257-286.

- Veeschens C., Belkhiria S., Goffart A. & Hecq J.-H. (1994).** Distribution of plankton parameters in the North Eastern North Sea in relation to vertical physical structures. In: *Etudes du Plateau Continental Nord-Ouest Européen: Structure et Mouvements Verticaux. II.* Publication Irma. 65-88.
- Veldhuis M. J. W., Colijn F. & Venekamp L. A. H. (1986).** The spring bloom of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Dutch coastal waters. *Nether. J. Sea Res.* 20 (1): 37-48.
- Verity P. G. (1985).** Grazing, respiration, excretion, and growth rates of tintinnids. *Limnol. Oceanogr.* 30: 1268-1282.
- Verity P. G. (1986).** Grazing of phototrophic nanoplankton by microzooplankton in Narragansett Bay. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 29: 105-115.
- Verity P. G. & Smayda T. J. (1989).** Nutritional value of *Phaeocystis pouchetii* (Prymnesiophyceae) and other phytoplankton for *Acartia* spp. (Copepoda): ingestion, egg production and growth of nauplii. *Marine Biology* 100: 161-171.
- Vidal J. (1980 a).** Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Marine Biology* 56: 111-134.
- Vidal J. (1980 b).** Physioecology of zooplankton. II. Effects of phytoplankton, concentration, temperature, and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Marine Biology* 56: 135-146.
- Vidal J. (1980 c).** Physioecology of zooplankton. III. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the metabolic rate of *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.* 56: 195-202.
- Vincent P. & Le Provost C. (1988).** Semi-diurnal tides in the Northeast Atlantic from a finite element model. *J. Geophys. Res.*, 93: 543-555.
- Vives Rego J., Billen G., Fontigny A. & Somville M. (1985).** Free and attached proteolytic activity in water environments. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 21: 245-249.
- Waite A. M., Thompson P. A. & Harrison P. J. (1992).** Does energy control the sinking rates of marine diatoms? *Limnol. Oceanogr.* 37(3): 468-477.
- Wallen D. G. & Geen G. H. (1971).** Light quality in relation to growth, photosynthetic rates and carbon metabolism in two species of marine plankton algae. *Mar. Biol.* 10: 34-43.
- Wandschneider K. (1979).** Vertical distribution of phytoplankton during investigations of a natural surface. *Mar. Biol.* 52: 105-111.
- Wandschneider K. (1980).** Variation in the composition of phytoplankton populations during FLEX'76. Proceedings of the final ICES/JONDIS Workshop on JONSDAP'76. C.M. 1980/C:3. 131-139.
- Wandschneider K. (1983).** Some biotic factors influencing the succession of diatom species during FLEX'76. In: Sündermann J., Lenz W. (eds). *North Sea Dynamics*. Springer, Berlin. 573-583.
- Weichert G. (1980).** Chemical changes and primary production in the Fladen Ground area (North Sea) during the first phase of a spring phytoplankton bloom. 'METEOR' Forsch. Ergebn. A, n°22: 79-86.
- Weisse T. & Scheffel-Möser U. (1990).** Growth and grazing loss rates in single-celled *Phaeocystis* sp. (Prymnesiophyceae). *Marine Biology* 106: 153-158.
- Wheeler P. A., North B. B. & Stephens G. C. (1974).** Amino acid uptake by marine phytoplankters. *Limnol. Oceanogr.* 19: 249-259.
- Wheeler P. A., Glibert P. M. & McCarthy J. J. (1982).** Ammonium uptake and incorporation by Chesapeake Bay phytoplankton: Short term uptake kinetics. *Limnol. Oceanogr.* 27: 1113-1128.
- Wheeler P.A & Kirchman D. L. (1986).** Utilization of inorganic and organic nitrogen by bacteria in marine systems. *Limnol. Oceanogr.* 31: 998-1009.
- Wiebe W. J. & Pomeroy L. R. (1972).** Microorganisms end their associations with aggregates and detritus in the sea: a microscopic study. *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* 29: 325-352.
- Williams P. J. leB. (1970).** Heterotrophic utilization of dissolved organic compounds in the sea. I. Size distribution of population and relationship between respiration and incorporation of growth substrates. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 50: 859-870.
- Williams P. J. leB. (1975).** Biological and chemical aspects of dissolved organic material in seawater. In: Ryley J.P et Skirrow G. *Chemical Oceanography*. Academic Press, New York: 301-363.
- Williams P. J. leB., Berman T. & Holm-Hansen O. (1976).** Amino acid uptake and respiration by marine heterotrophs. *Mar. Biol.* 35: 41-47.
- Williams P. J. leB. & Yentsch C. S. (1976).** An examination of photosynthetic production excretion of photosynthetic products and heterotrophic utilization of dissolved organic compounds with reference to results from a coastal subtropical sea. *Mar. Biol.* 35: 31-40.
- Williams R. & Lindley J. A. (1980 a).** Plankton of the Fladen Ground during FLEX'76. I. Spring development of the plankton community. *Mar. Biol.*, 57: 73-78.

Williams R. & Lindley J. A. (1980 b). Plankton on the Fladen Ground during FLEX'76. III. Vertical distribution, population dynamics and production of *Calanus finmarchicus* (Crustacea: Copepoda). *Mar. Biol.*, 60: 47-56.

Williams R. B. & Murdoch M. B. (1966). Phytoplankton production and chlorophyll concentration in the Beaufort Channel. *N. C. Limnol. Oceanogr.* 11: 73-82.

Wolter K. (1982). Bacterial incorporation of organic substances released by natural phytoplankton populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7(3): 287-295.

Wroblewski J. (1977). A model of phytoplankton plume formation during variable Oregon upwelling. *J. Mar. Res.*, 35: 357-394.

Wroblewski J. S. (1980). A simulation of the distribution of *Acartia clausi* during the Oregon upwelling. August 1973. *J. Plankton Res.* 2: 46-68.

Wroblewski J. S. (1982). Interaction of currents and vertical migration in maintaining *Calanus marshallae* in the Oregon upwelling zone - a simulation. *Deep-Sea Res.* 29: 665-686.

Yentsch C. S. & Lee R. W. (1966). A study of photosynthetic light reactions and a new interpretation of sun and shade phytoplankton. *J. Mar. Res.* 24: 319-337.

Zobell C. E. (1946). *Marine Microbiology*, Chronica Botanica, Waltham, Mass.

