

UNIVERSITE DE LIEGE

Faculté des Sciences

Instituut voor Zeewetenschappelijk Onderzoek

Institute for Oceanographic Research

Flanders Institute for Marine Research

8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15

**Simulation du cycle de l'azote
à travers l'écosystème pélagique
de la baie sud de la mer du Nord**

par

Georges PICHOT

Thèse présentée pour l'obtention du grade
de docteur en océanologie

é. t. a. b. é. t. y. p.

1980

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research
Prinses Elisabethlaan 69
8401 Bredene - Belgium - Tel. 059/80 37 15

**Simulation du cycle de l'azote
à travers l'écosystème pélagique
de la baie sud de la mer du Nord**

UNIVERSITE DE LIEGE
Faculté des Sciences

**Simulation du cycle de l'azote
à travers l'écosystème pélagique
de la baie sud de la mer du Nord**

par

Georges PICHOT

Thèse présentée pour l'obtention du grade
de docteur en océanologie

é. t. a. b. é. t. y. p.
Quai de Longdoz, 72
4020 LIEGE
Tél. 041 / 42 59 21

Je sais gré aux professeurs Nihoul et Distèche de m'avoir fait partager le vif intérêt qu'ils portent à l'océanologie et à la modélisation mathématique, technique particulièrement performante pour aborder, de façon moderne, l'étude des phénomènes marins.

Je les remercie, ainsi que le professeur Godeaux, pour les critiques judicieuses et les conseils utiles dont ils m'ont fait part lors de l'élaboration de ce travail.

Je suis certain que les professeurs Jeuniaux et Polk ainsi que le docteur Ruivo examineront cette thèse avec grande attention : je les en remercie par avance.

Les programmes de calculs et d'édition de résultats ont été établis avec l'aide efficace de José Ozer, Yves Runfola et Pol Closset : je tiens à leur exprimer toute ma gratitude pour m'avoir grandement facilité la tâche.

Mes remerciements les plus cordiaux vont aussi à tous les chercheurs du Programme national R-D sur l'Environnement - Projet Mer qui, à l'occasion du dialogue interdisciplinaire qui s'est instauré dans le cadre de ce programme, ont mis à ma disposition les résultats de leurs mesures, de leurs expériences et de leurs calculs.

Enfin, je tiens à remercier le ministère de la Politique scientifique, l'université de Liège et le Comité scientifique de l'OTAN, sans le concours financier desquels cette recherche n'aurait pu être exécutée.

Aqua permanens ... Le flot et sa violence sans colère, l'infinité contenue dans chaque foulée de sable, la courbe pure de chaque coquillage composent pour lui un monde mathématique et parfait qui compense celui, atroce, où il doit vivre.

Marguerite Yourcenar — *Souvenirs pieux*
(Gallimard, 1974)

Résumé

Le but du présent travail est d'établir un modèle mathématique décrivant l'évolution saisonnière des constituants les plus caractéristiques de la phase pélagique de l'écosystème de la baie sud de la mer du Nord.

Après avoir défini les notions de système et de modèle appliquées à l'analyse du milieu marin, on expose les différentes formes analytiques requises pour décrire les diverses interactions écologiques et l'on passe en revue les principaux modèles écologiques publiés dans la littérature, qui ont été répartis en cinq catégories distinctes.

On examine ensuite les données expérimentales qui ont abouti à l'établissement de cycles annuels moyens — considérés comme le préalable indispensable à tout essai de modélisation — de l'azote à travers les différents compartiments de l'écosystème étudié.

Puis on établit les équations d'évolution saisonnière de l'azote dissous, du phytoplancton, du zooplancton et des matières organiques dissoutes dans la zone côtière belge supposée spatialement homogène, c'est-à-dire considérée comme une seule boîte. Les résultats de ce modèle sont en accord satisfaisant avec les données acquises *in situ*.

De plus, pour mettre en évidence les variations spatiales de ces variables dans la partie est de la baie sud de la mer du Nord, ce modèle a été étendu à toute cette zone marine subdivisée, à cette fin, en trente boîtes dont la délimitation géographique est basée sur la distribution des courants résiduels.

Enfin, le grand nombre de paramètres qu'il est nécessaire d'introduire dans les équations d'évolution et dont les valeurs sont connues avec peu de précision est identifié comme un handicap majeur pour la modélisation écologique. C'est pourquoi on établit une analyse de sensibilité des paramètres qui met en évidence ceux qui influencent le plus, en moyenne et au cours de l'année, la dynamique de cet écosystème.

Samenvatting

Dit werk heeft als doel het opstellen van een mathematisch model dat de seizoengebonden evolutie beschrijft van de meest karakteristieke bestanddelen van de pelagische fase van het ecosysteem in de zuidelijke baai van de Noordzee.

De begrippen van systeem en model, toegepast op de analyse van het mariene milieu worden gedefinieerd. Daarna volgt de uiteenzetting van de verschillende analytische vormen die nodig zijn om de verscheidene ecologische interacties te beschrijven. Een overzicht wordt gemaakt van de voornaamste ecologische modellen, in de literatuur beschreven, en die in vijf kategorieën worden ingeveeld.

De experimentele gegevens worden onderzocht, die geleid hebben tot het opstellen van gemiddelde jaarlijkse cyclussen van stikstof doorheen de verschillende compartimenten van het bestudeerde ecosysteem. Deze cyclussen moeten noodzakelijkerwijze elke poging tot modellisatie voorafgaan.

Daarna worden de vergelijkingen opgesteld voor de seizoengebonden evolutie van de opgeloste stikstof, het phytoplankton, het zooplankton en de opgeloste organische stoffen in de Belgische kustzone, waarvan men aanneemt dat ze ruimtelijk homogeen is, d.w.z. zoals één "doos". De resultaten van dit model zijn in goede overeenstemming met de gegevens verzameld *in situ*. Om de ruimtelijke variatie van deze veranderlijken in het oostelijk gedeelte van de zuidelijke baai van de Noordzee duidelijk te maken werd dit model bovendien uitgebreid tot deze ganse mariene zone, die hiertoe verdeeld werd in 30 "dozen" waarvan de geografische afbakening berust op de verspreiding van de residuale stromingen.

Tenslotte wordt het groot aantal parameters, die men moet invoeren in de evolutie vergelijkingen en waarvan de waarden met weinig nauwkeurigheid gekend zijn, naar voor gebracht als een grote handicap voor de ecologische modelisatie. Daarom gaat men over tot een gevoelighedsanalyse van de parameters, waardoor bepaald wordt welke onder hen de dynamiek van het ecosysteem het meest beïnvloeden, gemiddeld over het ganse jaar genomen.

Summary

The present work aims at establishing a mathematical model which describes the seasonal evolution of the most characteristic constituents of the pelagic phase of the ecosystem in the southern bight of the North Sea.

After the notions of system and model, as applied to the analysis of the marine environment, have been defined, the different analytical forms that are required to describe the various ecological interactions are explained and the principal ecological models which were published in the litterature are reviewed. They are divided into five distinct categories.

The experimental data which have enabled the establishment of the mean yearly cycles of nitrogen through the different compartments of this particular ecosystem are then examined. This yearly cycles are considered to be a necessary preliminary for any modeling attempt.

The equations for the seasonal evolution of dissolved nitrogen, phytoplankton, zooplankton and dissolved organic matter in the Belgian coastal zone, supposed to be spatially homogenous, *i.e.* one box, are then established. The results of this model are in good agreement with the data collected *in situ*.

Furthermore, to reveal the spatial variations of these variables in the eastern part of the southern bight of the North Sea, this model has been extended to this entire marine area, which for this purpose has been divided into thirty boxes, the geographical delimitation of which is based on the distribution of the residual currents.

Finally, the great number of parameters which need to be introduced in the evolution equations and whose values are not known very precisely, is identified as a major handicap for ecological modeling. This is why a sensitivity analysis of the parameters is made, to emphasize the ones which influence the dynamics of this ecosystem the most, on a yearly average.

Table des matières

Introduction	9
Chapitre 1 - Equations d'évolution	19
1.- Formulation générale des équations d'évolution	19
2.- Forme analytique des interactions écologiques	23
Chapitre 2 - Description de quelques types de modèles écologiques	33
1.- Modèles hydrodynamiques de dispersion simple	33
2.- Modèles de la couche supérieure de l'océan	35
3.- Modèles de structure verticale	39
4.- Modèles d' <i>upwellings</i>	44
5.- Modèles-boîtes	47
Chapitre 3 - Description et discussion des cycles de nutriments dans les zones côtières de la baie sud de la mer du Nord	50
1.- Description physique de la baie sud de la mer du Nord	50
2.- Cycle du carbone et de l'azote	53
3.- Recyclage de la matière organique dissoute	63
4.- Intérêt de l'azote, défini comme nutriment limitant	66
5.- Définition d'un cycle d'azote équilibré et compatible	75
Chapitre 4 - Modélisation du cycle de l'azote dans la baie sud de la mer du Nord	79
1.- Introduction	79
2.- Equations d'évolution du cycle de l'azote	81
3.- Résultats	93
Chapitre 5 - Analyse de sensibilité des paramètres du modèle du cycle de l'azote	108
1.- Position du problème	109
2.- Sensibilité à l'état d'équilibre	111
3.- Sensibilité dynamique	112
4.- Résultats	115
Chapitre 6 - Modèle du cycle de l'azote dans la baie sud de la mer du Nord subdivisée en trente boîtes	124
1.- Echanges d'advection et de diffusion entre boîtes	126
2.- Détermination des coefficients d'interactions écologiques	132
3.- Conditions aux limites	136
4.- Résultats	138

Conclusions	154
Annexes	157
1.- Notes sur les modèles probabilistes	157
2.- Méthode d'intégration (par extrapolation)	159
Bibliographie	162

Introduction

La dégradation progressive de la qualité du milieu marin a fait l'objet, depuis plus d'une dizaine d'années, d'intenses investigations scientifiques [e.g. Ruivo (1972)].

Les phénomènes physiques, chimiques et biologiques qui se produisent en mer sont d'une complexité telle que l'accumulation passive de données collectées *in situ* visant à établir des inventaires qui, dans les meilleurs cas, sont stockés de façon ordonnée dans des banques de données, est aujourd'hui insuffisante.

Insuffisante non seulement pour appréhender clairement le fonctionnement dynamique des écosystèmes marins mais encore pour fournir aux pouvoirs publics une aide valable dans les processus de prises de décisions relatives à la sauvegarde, la protection et la gestion rationnelle du milieu marin.

Aussi, a-t-il été nécessaire de refondre l'écologie marine et de la reconSIDéRer dans l'optique de la théorie des systèmes [e.g. Nihoul (1975)].

Pour définir simplement les notions de système et de modèle, considérons (figure 0.1) un biotope donné (une portion de mer, par exemple) que l'on souhaite étudier. Celui-ci n'est en fait qu'une partie de la biosphère, cette partie et ce tout ayant des interactions réciproques. Il convient donc d'abord de démarquer ce biotope du monde qui l'entoure et de quantifier les interactions qu'ils exercent l'un sur l'autre, qu'elles soient de nature physique, chimique ou biologique. Ainsi, si l'on examine une portion de mer côtière, ce biotope est limité par les côtes, l'atmosphère, les sédiments et les mers adjacentes. Pour pouvoir l'étudier, il faut au préalable déterminer les apports des fleuves et des émissaires côtiers, les interactions air-mer et mer-sédiments et les flux d'advection et de diffusion aux frontières ouvertes avec le large (figure 0.2).

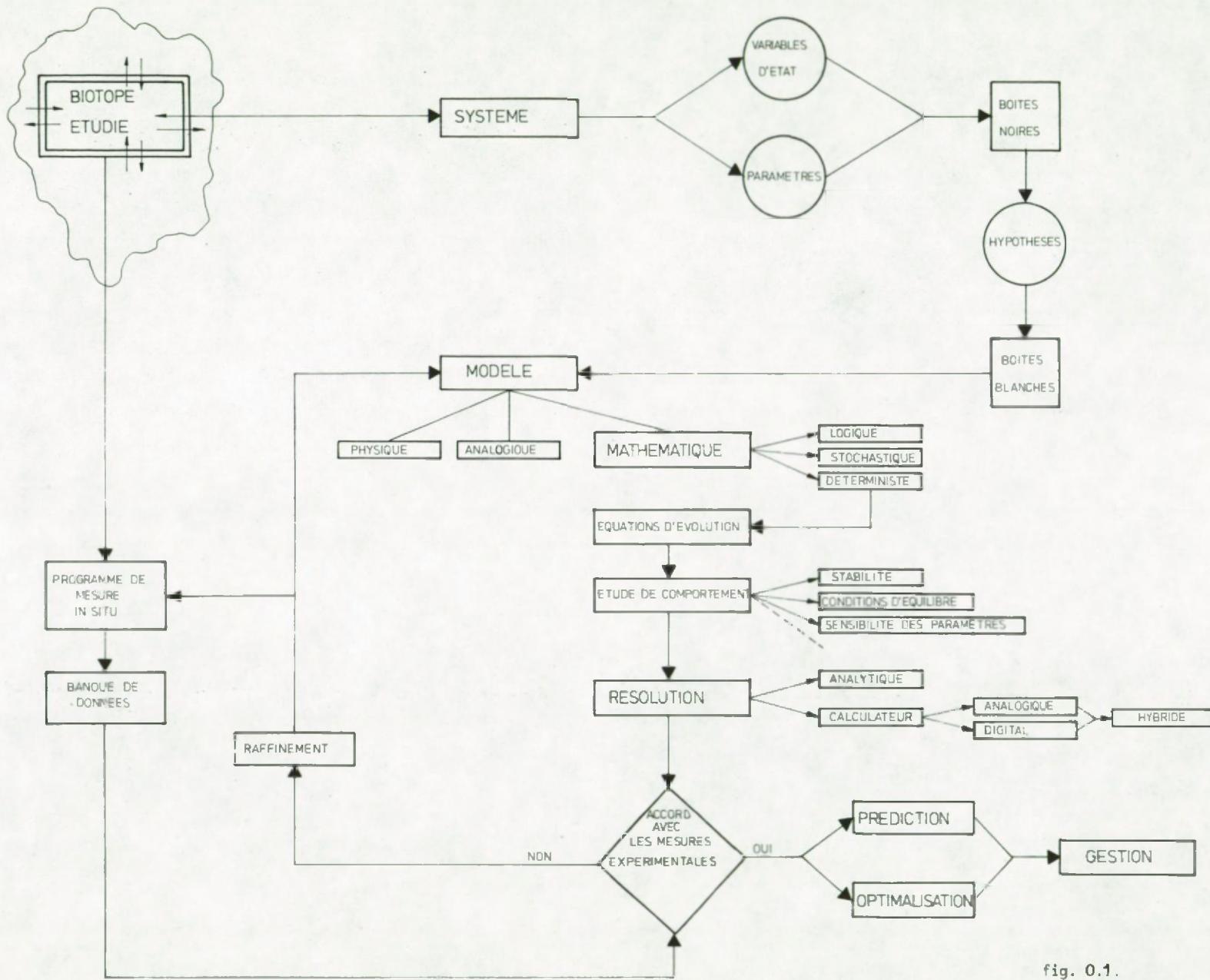


fig. 0.1.

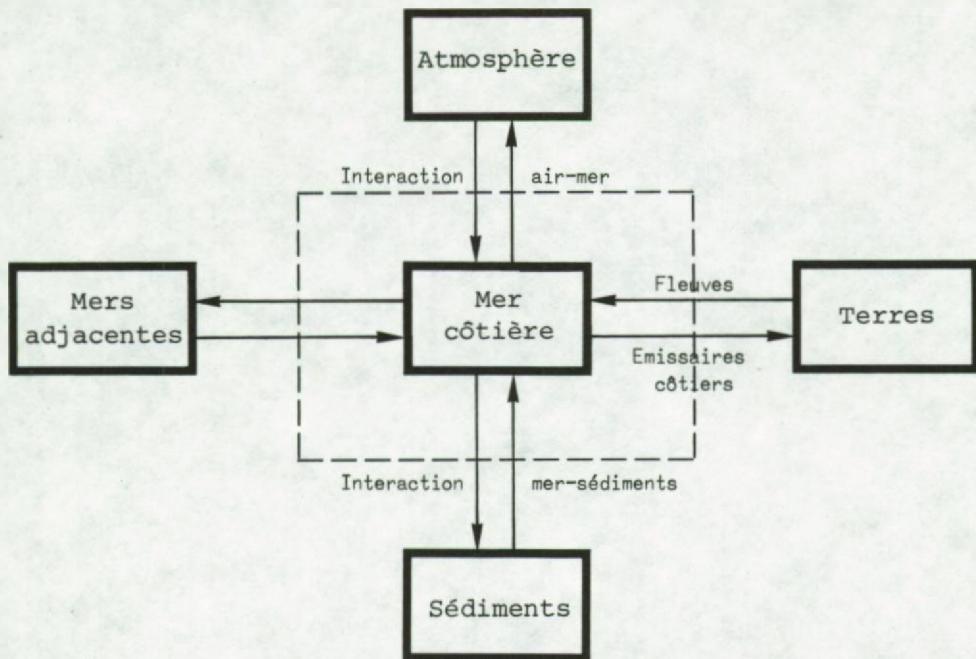


fig. 0.2.

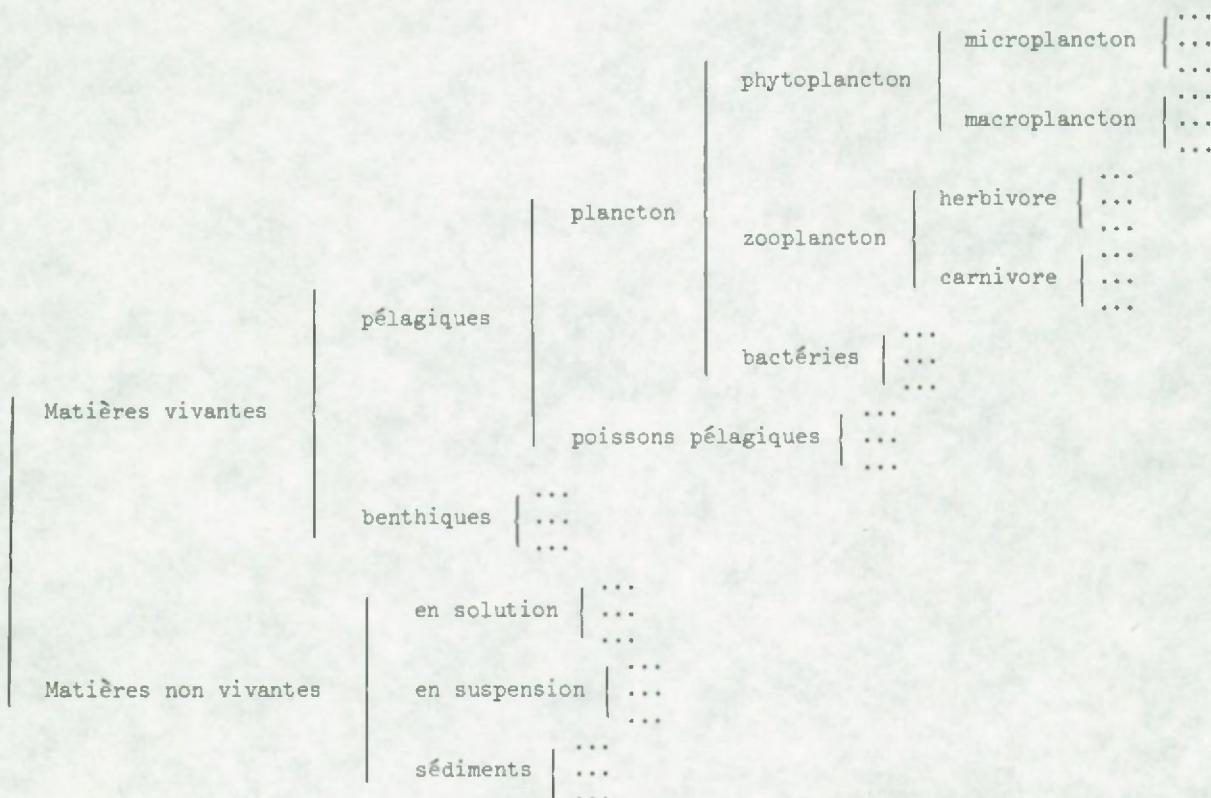
Ceci fait, il faut considérer le biotope en question comme un système, c'est-à-dire un ensemble d'un très grand nombre d'éléments en interactions fortes et complexes.

Comme il n'est pas possible de suivre tous ces éléments, il est indispensable de sélectionner un certain nombre d'entre eux, supposés nécessaires et suffisants pour décrire l'état du système et son évolution dans le temps et l'espace : ce sont les variables d'état de l'écosystème.

Ces variables d'état – obligatoirement caractéristiques mesurables de l'écosystème étudié – sont toujours associées aux masses ou aux énergies relatives à différents compartiments de cet écosystème. Leur sélection adéquate est une initiative qui doit être prise par le modélisateur et qui est fonction des phénomènes spécifiques qu'il voudrait mettre en évidence et des possibilités expérimentales de les mesurer avec une précision acceptable.

Ainsi, lorsqu'on étudie un écosystème marin, suivant la qualité des informations dont on dispose et le degré de raffinement que l'on voudrait atteindre, on peut envisager une sélection de plus en plus détaillée des

variables d'état, comme par exemple :



Un exemple classique de différents choix de variables d'état est l'étude de Paulik (1972) relative à une population de rotifères. Suivant que son objectif était de mettre en évidence les aspects productifs, la répartition par classe d'âge ou les problèmes génétiques du système, cet auteur a considéré trois ensembles distincts de variables d'état.

Notons ici que cette sélection *ad hoc* des variables d'état constitue une différence importante entre modèles écologiques et modèles hydrodynamiques. Ainsi, par exemple, les modèles bidimensionnels de marée [*e.g.* Nihoul et Ronday (1976)] doivent nécessairement prendre en considération les variables d'état "vecteur courant" et "élévation" : sur cette base, il est possible de faire une étude comparative des performances de différents types de modèles de marées (*cf.*, à cet égard, les travaux du *Joint North Sea Modelling Group*). Il n'en va pas de même pour les modèles

écologiques où les modélisateurs, suivant que leur but ultime est, par exemple, de simuler un cycle d'azote, le *patchiness* du zooplancton, le rôle de la lumière dans la photosynthèse, ... prennent d'emblée un certain nombre d'options portant notamment sur le choix de variables d'état spécifiques. Ceci fait que la comparaison des différents modèles écologiques est beaucoup moins évidente. Le chapitre 2 du présent travail a néanmoins pour objet une telle étude comparative où la distinction entre les différents modèles écologiques décrits actuellement dans la littérature se base sur les hypothèses émises à propos des variables indépendantes (espace et temps), c'est-à-dire selon qu'ils sont ou non stationnaires et qu'ils sont ou non homogènes dans une ou plusieurs directions spatiales.

A chaque variable d'état, on peut faire correspondre — en reprenant la terminologie de Wiener — une boîte noire. Celle-ci est une entité réagissant à un certain nombre d'entrées, capable d'engendrer un certain nombre de sorties et assurant un transfert entre une entrée et une sortie données.

A chaque boîte noire, il faut associer une boîte blanche, entité qui, au prix d'un certain nombre d'hypothèses simplificatrices, explicite la relation liant une entrée à une sortie dans la boîte noire correspondante. L'ensemble des boîtes blanches constitue le modèle du système étudié. Le modèle constitue donc une réduction simplificatrice mais manipulable du système considéré.

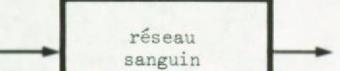
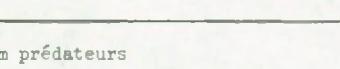
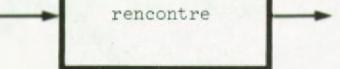
Il existe plusieurs types de modèles qui se distinguent les uns des autres par la façon de procéder au passage des boîtes noires aux boîtes blanches (tableau 0.1). Les modèles peuvent être physiques (à l'échelle), analogiques (l'analogie pouvant être hydraulique, électrique, pneumatique, thermique), logiques, mathématiques probabilistes* et déterministes.

Le modèle mathématique est le type particulier de modèles pour lequel le passage des boîtes noires aux boîtes blanches correspond à l'établissement d'un système d'équations d'évolution qui sont, en fait, les équations de conservation des variables d'état.

* Des commentaires sur les modèles probabilistes sont donnés en annexe 1.

Tableau 0.1

Différents types de modèles correspondant à des passages différents
des boîtes noires aux boîtes blanches

Boîte noire	Boîte blanche	Type de modèles						
	système mécanique à l'échelle	modèle physique						
	circuit électrique	modèle analogique						
	<table border="1" data-bbox="830 950 956 1025"> <tr> <td>in</td> <td>out</td> </tr> <tr> <td>A</td> <td>oui</td> </tr> <tr> <td>non A</td> <td>non</td> </tr> </table>	in	out	A	oui	non A	non	modèle logique
in	out							
A	oui							
non A	non							
m prédateurs 	P_{ij} , probabilité que le prédateur i rencontre la proie j	modèle probabiliste						
n proies 	loi de conservation du type $\dot{x} = f(x, \Pi, t) + Dg(x, \Pi, t)$ où x est le vecteur d'état et Π le vecteur paramètre	modèle mathématique (déterministe)						
écosystème marin								

Celles-ci expriment que, dans un volume donné, la variation temporelle des variables d'état est égale à la somme algébrique de leurs flux d'entrée et de sortie à travers la surface et de leurs taux volumiques de production et de consommation. Elles tiennent compte, sous la forme des paramètres, de la commande exercée sur l'écosystème par toutes les grandeurs qui n'ont pas été sélectionnées comme variables d'état.

Ces équations d'évolution peuvent s'écrire formellement :

$$(0.1) \quad \dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x}, \Pi, t) + D \mathbf{g}(\mathbf{x}, \Pi, t)$$

où \mathbf{x} est le vecteur d'état (c'est-à-dire le vecteur dont les composantes sont les variables d'état du modèle) de dimension n , $\dot{\mathbf{x}}$ est la dérivée du vecteur d'état par rapport au temps, Π est le vecteur paramètre (c'est-à-dire le vecteur dont les composantes sont les paramètres inclus dans le modèle) de dimension p , t est le temps, \mathbf{f} et \mathbf{g} sont deux fonctions du vecteur d'état, du vecteur paramètre et du temps, D est un opérateur différentiel appliqué à la fonction \mathbf{g} , qui tient principalement compte des termes hydrodynamiques d'advection et de diffusion.

Ces équations d'évolution sont décrites en détail au chapitre 1 du présent travail où l'on montre, entre autres choses, que les termes d'interactions écologiques peuvent être représentés par des combinaisons adéquates de relations linéaires, de Lotka-Volterra et de Michaelis-Menten.

Une fois que ces équations d'évolution sont établies, il est possible d'étudier leur comportement, en particulier les conditions d'équilibre du modèle [c'est-à-dire le vecteur \mathbf{x}_e qui annule le second membre de (0.1)], de voir si cet équilibre est stable ou non, ou encore de déceler les paramètres les plus sensibles qui influencent, de façon prédominante, le modèle.

Il est ensuite possible de résoudre le système d'équations d'évolution (0.1). Dans les cas où la simplification est poussée à l'extrême, il est possible d'envisager une solution analytique, mais, la plupart du temps, il est indispensable de recourir à un calculateur, qu'il soit analogique, digital ou hybride.

Les solutions ainsi obtenues doivent être comparées avec des données acquises *in situ*. Si l'accord n'est pas satisfaisant, il est nécessaire,

soit d'améliorer le modèle en raffinant les hypothèses qui ont conduit à son établissement, soit de redéfinir une nouvelle stratégie de mesures qui puisse garantir l'acquisition des informations requises par la modélisation.

Ainsi donc, avant même de pouvoir être utilisé pratiquement, le modèle mathématique remplit sa première fonction qui est de fournir un schéma conceptuel permettant d'orienter les recherches et de planifier les campagnes de mesures.

Une fois qu'un bon accord est obtenu, le modèle mathématique peut être intégré dans le temps et permet de prédire l'évolution de l'état de l'écosystème, à partir d'une situation donnée. De plus, s'il est possible de commander de l'extérieur certains paramètres du modèle (localisation et fréquence de déversements délibérés de déchets industriels en mer, débit d'un émissaire côtier, configuration d'un avant-port, ...), on peut optimaliser le système de telle sorte que les perturbations écologiques soient minimales ou que certaines normes soient respectées.

Les premières tentatives d'appliquer, à l'écologie marine, la théorie des systèmes décrite ci-dessus ont été effectuées par Lotka (1925) et Volterra (1931) qui étudièrent les relations proies-prédateurs dans les populations de poissons. Depuis les travaux de Lotka et de Volterra, un certain nombre de modèles relativement simples ont été développés qui concernaient principalement la production planctonique et dont Patten (1968) a établi une revue synthétique. Mais c'est à partir des années soixante-dix que les progrès enregistrés dans l'océanographie en général et les possibilités accrues des moyens de calcul ont permis à l'analyse des écosystèmes marins de prendre son véritable essor [e.g. Patten (1971, 1972, 1975, 1976), Nihoul (1975), Goldberg *et al.* (1977)].

Dans le présent travail, on décrit tout d'abord l'écosystème de la baie sud de la mer du Nord et l'on examine les données expérimentales qui permettent de déterminer un cycle annuel moyen de l'azote à travers les différents compartiments de la phase pélagique de cet écosystème (chapitre 3).

On établit un modèle mathématique décrivant l'évolution des nutriments dissous, du phytoplancton, du zooplancton et des matières organiques

dissoutes. Ce modèle est d'abord validé pour la zone côtière belge (chapitre 4), puis il est étendu à toute la partie est de la baie sud de la mer du Nord, subdivisée en trente boîtes (chapitre 6).

Enfin, constatant que pour établir quatre équations d'évolution, il est nécessaire de tenir compte d'une trentaine de paramètres et estimant que ceci peut constituer un handicap majeur pour la modélisation, on effectue une analyse de sensibilité de ces paramètres (chapitre 5) pour déterminer ceux qui influencent le plus l'évolution de cet écosystème.

Chapitre 1

Equations d'évolution

1.- Formulation générale des équations d'évolution

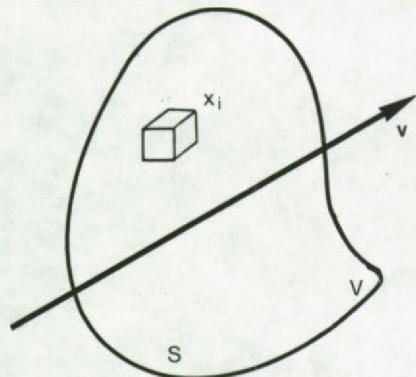


fig. 1.1.

Soit x_i la concentration d'un constituant i dans un élément de volume dv , avec $i = 1, \dots, n$ et où n est le nombre de variables d'état sélectionnées pour une description adéquate de l'écosystème considéré.

La quantité du constituant i dans le volume V peut varier dans le temps parce que ce constituant s'écoule dans ou hors du volume V à travers sa surface S et/ou parce qu'il est produit ou consommé à l'intérieur de ce volume. Cette loi de conservation du constituant i s'écrit :

$$(1.1) \quad \frac{\partial}{\partial t} \int_V x_i dv = - \int_S x_i v_i \cdot n ds + \int_V F_i dv$$

où v_i est la vitesse du constituant i , n le vecteur unitaire normal à l'élément de surface ds et F_i le taux de production ou de consommation volumique du constituant i .

Transformant l'intégrale de surface en une intégrale de volume par application du théorème de Gauss, on obtient

$$(1.2) \quad \int_V \left(\frac{\partial x_i}{\partial t} + \nabla \cdot x_i v_i \right) dv = \int_V F_i dv .$$

Le volume V étant arbitraire, on doit avoir

$$(1.3) \quad \frac{\partial x_i}{\partial t} + \nabla \cdot x_i v_i = F_i .$$

Par ailleurs, le produit $x_i v_i$ peut s'écrire

$$(1.4) \quad x_i v_i = x_i V + x_i (v_i - V)$$

où V est la vitesse du fluide au sein duquel le constituant i évolue. Le premier terme de (1.4) représente une contribution d'advection par ce fluide porteur, tandis que le second représente un glissement par rapport à ce fluide. Ce second terme est dû, d'une part, à la diffusion moléculaire que l'on peut exprimer, en application de la loi de Fick-Fourier, sous la forme $-k_i \nabla x_i$, k_i étant le coefficient de diffusion moléculaire, et, d'autre part, à une migration nette (sédimentation, translation verticale du zooplancton, translation horizontale d'un banc de poisson, ...) que l'on peut écrire m_i .

L'équation (1.3) s'écrit dès lors :

$$(1.5) \quad \frac{\partial x_i}{\partial t} + \nabla \cdot x_i V = - \nabla \cdot m_i + \nabla \cdot (k_i \nabla x_i) + F_i .$$

Les variables x_i et V sont susceptibles de varier très rapidement dans le temps. Cependant il n'est pas possible, ni même utile, de vouloir suivre les oscillations à haute fréquence de x_i . Il faut donc étudier l'évolution de la variable x_i prise en moyenne sur un temps caractéristique θ . On intègre donc (1.5) sur un temps θ , en utilisant la méthode de Krilov - Bogolioubov - Mitropolsky qui permet d'écrire une variable quelconque q sous la forme :

$$(1.6) \quad q_i = \bar{q}_i + \hat{q}_i$$

où \bar{q}_i est la valeur moyenne de q_i sur l'intervalle θ et \hat{q}_i l'écart instantané par rapport à \bar{q}_i .

Supposant que

$$(1.7) \quad \frac{1}{\theta} \int_0^\theta \frac{\partial q_i}{\partial t} dt \sim \frac{\partial}{\partial t} \bar{q}_i$$

et que

$$(1.8) \quad \frac{1}{\theta} \int_0^{\Theta} q_i q_j dt = \bar{q}_i \bar{q}_j + \overline{\hat{q}_i \hat{q}_j},$$

l'équation (1.5) devient :

$$(1.9) \quad \frac{\partial \bar{x}_i}{\partial t} + \nabla \cdot \bar{x}_i \bar{v} = - \nabla \cdot \bar{m}_i + \nabla \cdot (k_i \nabla \bar{x}_i) + \bar{F}_i - \nabla \cdot \bar{x}_i \bar{v}.$$

Le dernier terme de (1.9) représente la contribution de tous les mouvements plus rapides à la dispersion de la variable x_i . Par analogie avec la loi de Fick-Fourier, l'expression $\bar{x}_i \bar{v}$ peut être paramétrisée sous la forme

$$(1.10) \quad \bar{x}_i \bar{v} = - \Lambda \nabla \bar{x}_i$$

où Λ est le coefficient de diffusion turbulente.

Tenant compte du fait que la diffusion turbulente est de l'ordre de 1 000 fois plus efficace que la diffusion moléculaire, l'équation (1.9) devient :

$$(1.11) \quad \frac{\partial \bar{x}_i}{\partial t} + \nabla \cdot (\bar{x}_i \bar{v}) = - \nabla \cdot \bar{m}_i + \nabla \cdot (\Lambda \nabla \bar{x}_i) + \bar{F}_i.$$

Il faut établir une équation du type de (1.11) pour chacune des variables d'état de l'écosystème étudié. Le modèle mathématique de cet écosystème est constitué par un système de n équations couplées, de la même forme que (1.11).

Comme ce système d'équations contient quatre variables indépendantes (x, y, z et t) et que les termes \bar{F}_i sont susceptibles de prendre des formes analytiques relativement complexes, il n'est jamais résolu exactement. Aussi existe-t-il plusieurs types de modèles écologiques qui se différencient les uns des autres en fonction des simplifications apportées au système d'équations d'évolution (1.11). Un classement descriptif de ces différents modèles écologiques fait l'objet du deuxième chapitre.

En particulier, pour les *modèles-boîtes* qui font, plus précisément, l'objet du présent travail, on suppose que l'écosystème étudié peut être subdivisé en un ensemble de boîtes de volume V_j , à l'intérieur desquelles les variables d'état sont considérées comme homogènes.

En intégrant (1.11) sur le volume V_j , il vient :

$$(1.12) \quad \frac{1}{V_j} \int_{V_j} \frac{\partial \bar{x}_i}{\partial t} = \frac{1}{V_j} \int_{V_j} \bar{F}_i dv + \frac{1}{V_j} \int_{V_j} \nabla \cdot (\Lambda \nabla \bar{x}_i - \bar{m}_i - \bar{x}_i \bar{v}_i) dv.$$

Utilisant le théorème de Gauss, le dernier terme de (1.12) se transforme en une intégrale de surface qui s'écrit

$$(1.13) \quad \frac{1}{V_j} \int_{\Sigma_j} (\Lambda \nabla \bar{x}_i - \bar{m}_i - \bar{x}_i \bar{v}_i) d\sigma \equiv S_i^j,$$

ce qui signifie que les contributions dues à l'advection, la diffusion et la migration se réduisent à un flux aux frontières du volume V_j de la boîte j considérée.

Dans le membre de gauche de (1.12), on peut permute l'ordre d'intégration et de dérivation, en admettant que le volume V_j ne varie pas au cours du temps. Dès lors, avec (1.13) et en adoptant une façon plus simple d'écrire les différents termes, (1.12) devient :

$$(1.14) \quad \frac{d}{dt} \bar{x}_i^j = F_i^j + S_i^j$$

où \bar{x}_i^j est la valeur moyenne de la variable d'état i ($i = 1, \dots, n$) dans la boîte j ($j = 1, \dots, r$)*. Comme le terme S_i^j est fonction de tout ce qui se passe dans les boîtes contiguës à la boîte j , les équations (1.14) sont couplées et doivent être résolues pour les r boîtes *simultanément*.

Dans un modèle-boîte, on passe donc d'un système de n équations aux dérivées partielles (variables indépendantes : t, x, y, z) à un système de rn équations différentielles du premier ordre (variable indépendante : t). Il est clair que le produit rn doit forcément être limité car, pour rn grand, la complexité de la résolution pourrait devenir comparable à celle du système aux dérivées partielles correspondant.

* Dans la suite du texte, les indices inférieurs sont relatifs aux différentes variables d'état et paramètres; les indices supérieurs concernent les différentes boîtes.

2.- Forme analytique des interactions écologiques

Il existe, entre une variable-donneur X_i et une variable-récepteur X_j , une "translocation" de matières ou d'énergie F_{ij} . Celle-ci peut être commandée par X_i et X_j , par d'autres variables d'état X_ℓ , X_m , ... et par des paramètres d'excitation Π_r , Π_s , ... (fig. 1.2).

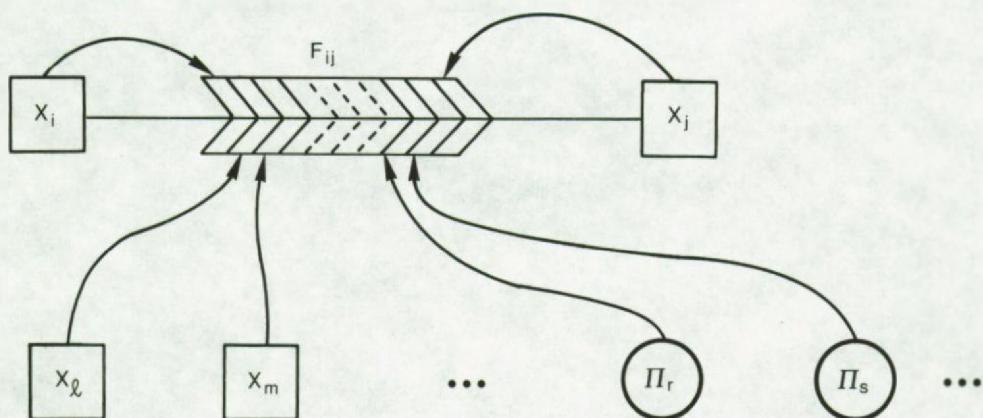


fig. 1.2.

Elle peut s'écrire formellement :

$$(1.15) \quad F_{ij} = F_{ij}(X_i, X_j, X_\ell, X_m, \dots, \Pi_r, \Pi_s, \dots)$$

Dans la plupart des cas [e.g. Kelly (1973), Chen (1970), Nihoul (1975)], F_{ij} peut s'écrire sous la forme du produit de fonctions suivant :

$$(1.16) \quad F_{ij} = \alpha_{ij} X_j f_i(X_i) f_\ell(X_\ell) f_m(X_m) \dots f_r(\Pi_r) f_s(\Pi_s) \dots$$

Supposons, pour simplifier, que F_{ij} ne dépende que de X_i et X_j :

$$(1.17) \quad F_{ij} = \alpha_{ij} X_j f_i(X_i)$$

Trois situations peuvent alors être envisagées.

2.1.- Valeurs élevées de X_i

Lorsque la variable X_i a des valeurs élevées, la grandeur qu'elle représente se trouve en excès dans l'écosystème et ses variations n'ont aucune influence sur l'interaction F_{ij} qui prend la forme linéaire la plus simple

$$(1.18) \quad F_{ij} = \alpha_{ij} X_j .$$

Si α_{ij} est positif, F_{ij} représente un terme de croissance exponentielle pour X_j . Or, dans la nature, on n'observe pas de populations biologiques ayant tendance à croître vers l'infini; elles subissent une auto-inhibition pour les grandes valeurs. Aussi, l'équation (1.18) peut-elle être souvent modifiée en

$$(1.19) \quad F_{ij} = \alpha_{ij} X_j \left(1 - \frac{X_j}{X_{j\infty}}\right)$$

où $X_{j\infty}$ est la biomasse maximum qui peut être supportée par un écosystème donné (*carrying capacity*). L'équation (1.19) est connue sous le nom de "loi logistique" ou de Verhulst-Pearl.

2.2.- Petites valeurs de X_i

Pour les petites valeurs de X_i , cette variable commande linéairement l'interaction et f_i s'écrit

$$(1.20) \quad f_i(X_i) = \beta_i X_i ,$$

ce qui correspond en fait au premier terme du développement de Taylor au voisinage d'un état de référence connu. F_{ij} s'écrit dès lors

$$(1.21) \quad F_{ij} = \alpha'_{ij} X_i X_j ,$$

équation connue sous le nom de "loi de Lotka-Volterra".

Pour pouvoir admettre le fondement de la relation (1.21), on peut prendre une analogie chimique. Pour une réaction chimique



la loi d'action de masse dit que la cinétique de cette réaction est proportionnelle aux concentrations de A et de B, c'est-à-dire

$$-\frac{d}{dt}[A] = -\frac{d}{dt}[B] = k [A] [B] .$$

* Verhulst, mathématicien belge qui s'est rendu compte que l'accroissement de la population belge ne suivait pas la loi exponentielle de Malthus (1845).

Si on passe du concept de masse d'un constituant chimique à celui de masse d'un constituant biologique ou biomasse, la loi de Lotka-Volterra peut être comprise comme une analogie à cette loi fondamentale de la chimie.

2.2.1.- Deux types de lois de Lotka-Volterra

Si l'on considère deux populations biologiques X_1 et X_2 qui co-existent dans la même région, deux situations peuvent se présenter :

- ou bien elles sont en rivalité, parce qu'elles consomment la même nourriture, parce qu'elles occupent la même place, ... et leurs équations d'évolution s'écrivent

$$(1.22a) \quad \dot{X}_1 = k_1 X_1 - k_3 X_1 X_2 ,$$

$$(1.22b) \quad \dot{X}_2 = k_2 X_2 - k_4 X_1 X_2 ,$$

où k_1 et k_2 sont les taux de production, k_3 et k_4 les coefficients de rivalité.

Notons que la "loi logistique" (1.19) correspond à un système où une espèce est en rivalité avec elle-même.

- ou bien elles forment un maillon de la chaîne alimentaire et l'une, X_1 , est la proie; l'autre, X_2 , le prédateur. Dans ce cas, leurs équations d'évolution s'écrivent

$$(1.23a) \quad \dot{X}_1 = k_1 X_1 - k_{12} X_1 X_2 ,$$

$$(1.23b) \quad \dot{X}_2 = k_{12} X_1 X_2 - k_2 X_2 ,$$

où k_1 est le taux de croissance de X_1 , k_{12} le taux de consommation de X_1 par X_2 et k_2 le taux de mortalité de X_2 .

2.2.2.- Stabilité des équations de Lotka-Volterra

On peut montrer, à titre d'exemples,

- par la méthode des petites perturbations, que le système de Lotka-Volterra de rivalité est instable;
- par la méthode de Liapounov, que le système de Lotka-Volterra de proie-prédateur est stable.

④ Relation de rivalité [Cunningham (1963)]

L'équation des petites perturbations autour du point d'équilibre

$$x_{10} = x_{20} = 0$$

s'écrit

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = k_1 x_1, \\ \dot{x}_2 = k_2 x_2. \end{cases}$$

Les valeurs propres de ce système sont

$$\Lambda_1 = k_1 \quad \text{et} \quad \Lambda_2 = k_2.$$

Elles sont toutes deux réelles positives et ce point d'équilibre est un noeud instable.

L'équation des petites perturbations au voisinage du point d'équilibre

$$x_{10} = \frac{k_2}{k_4} \quad \text{et} \quad x_{20} = \frac{k_1}{k_3}$$

s'écrit

$$\begin{cases} \dot{x}_1 = -\frac{k_2 k_3}{k_4} x_2, \\ \dot{x}_2 = -\frac{k_1 k_4}{k_3} x_1. \end{cases}$$

Les valeurs propres de ce système sont

$$\Lambda_1 = (k_1 k_2)^{\frac{1}{2}} \quad \text{et} \quad \Lambda_2 = - (k_1 k_2)^{\frac{1}{2}}.$$

Elles sont réelles et de signes contraires : le point d'équilibre considéré est un col.

L'évolution du système (1.22) peut être représentée sous la forme de trajectoires dans un plan de phase (X_1, X_2) [fig. 1.3]. Dans tous les cas, on voit que, pour des temps suffisamment longs, une population finit par disparaître tandis que l'autre s'accroît indéfiniment. Ce sont les conditions initiales et les inclinaisons des séparatrices qui déterminent la population qui va disparaître : on peut noter que ce n'est pas forcément celle qui est la moins nombreuse au départ. Cette caractéristique est connue sous le nom du principe d'exclusion compétitive de Volterra. Elle va à l'encontre du "paradoxe du plancton" (ou encore "paradoxe d'Hutchinson")

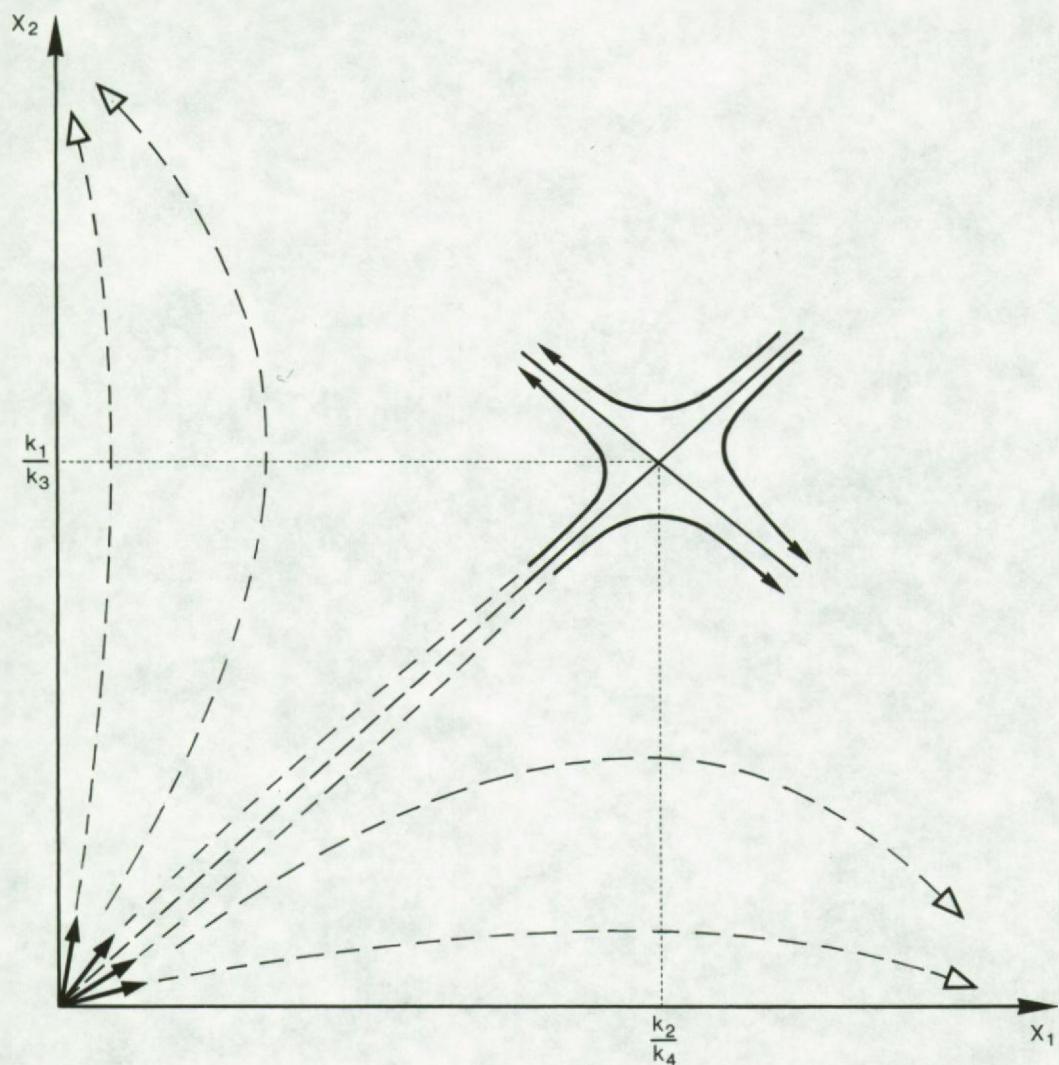


fig. 1.3.

qui est basé sur l'évidente coexistence à long terme d'un très grand nombre d'espèces phytoplanctoniques rivales dans un environnement dispersé de façon homogène. Des explications de ce paradoxe ont été proposées notamment par Williams (1971) qui se base sur un déphasage possible entre k_1 et k_2 et par Titman (1976) qui met en évidence l'effet des vitesses différentes de consommation des nutriments dissous.

④ Relation de proie-prédateur [e.g. Aiken et Lapidus (1973)]

Soit l'équilibre

$$x_{1_0} = \frac{k_2}{k_{12}} \quad \text{et} \quad x_{2_0} = \frac{k_1}{k_{12}} .$$

Effectuant le changement de variables

$$v_1 = \ln \frac{x_1}{x_{1_0}} \quad \text{et} \quad v_2 = \ln \frac{x_2}{x_{2_0}} ,$$

les équations (1.23) deviennent

$$(1.24a) \quad \dot{v}_1 = - k_{12} x_{2_0} (e^{v_2} - 1) ,$$

$$(1.24b) \quad \dot{v}_2 = k_{12} x_{1_0} (e^{v_1} - 1) .$$

Le système (1.24) fournit l'intégrale première

$$(1.25) \quad x_{1_0} (e^{v_1} - v_1) + x_{2_0} (e^{v_2} - v_2) = G$$

où G est constant par rapport au temps. G présente un minimum G_{\min} à l'équilibre, c'est-à-dire pour $v_1 = v_2 = 0$. Soit la fonction suivante :

$$L(v_1, v_2) = G - G_{\min}$$

$$(1.26) \quad \begin{aligned} &= x_{1_0} (e^{v_1} - v_1 - 1) + x_{2_0} (e^{v_2} - v_2 - 1) \\ &= L[v_1(0), v_2(0)] \end{aligned}$$

où $v_1(0)$ et $v_2(0)$ sont les valeurs de v_1 et v_2 aux conditions initiales. L peut être considérée comme la fonction de Liapounov du système. Comme $L(0,0)$ est nulle, que $L(v_1, v_2)$ est toujours positive et que $\dot{L} = 0$, l'équilibre considéré est stable.

Jamart (1975) a pu montrer que les amplitudes extrémales des oscillations x_1 et x_2 correspondent aux racines du système

$$(1.27a) \quad \left| x_{1_0} (e^{v_{1\text{ext}}} - v_{1\text{ext}} - 1) = L[v_1(0), v_2(0)] \right.$$

$$(1.27b) \quad \left| x_{2_0} (e^{v_{2\text{ext}}} - v_{2\text{ext}} - 1) = L[v_1(0), v_2(0)] . \right.$$

Notons enfin qu'il suffit d'ajouter aux variables d'état des équations (1.23) de petites fluctuations stochastiques ou de légers déphasages pour

déstabiliser le système, ce qui conduit les écologistes à penser qu'il y a une "différence d'ordre" entre la stabilité mathématique et la stabilité naturelle.

Ces équations de Lotka-Volterra peuvent être aisément étendues à n populations. Ceci a fait l'objet de nombreux travaux théoriques [e.g. Kerner (1972), May (1973), Goel et al. (1971)], l'intérêt étant que le formalisme de Lotka-Volterra est *la plus simple relation non-linéaire* proposée pour décrire des systèmes écologiques.

En ce qui concerne l'établissement du modèle mathématique lui-même, c'est-à-dire le choix des formes analytiques des interactions écologiques, il convient de mentionner ici la méthode systématique proposée par Mobley (1973). Il considère que toutes les interactions F_{ij} ont une forme linéaire, bilinéaire et/ou quadratique. Puis, il teste, par rapport à un ensemble de valeurs observées, chacune des hypothèses comprises entre celle où tous les coefficients sont nuls et celle où tous les coefficients sont différents de zéro et il retient celle qui minimise un test statistique de vraisemblance adéquat.

Depuis que Volterra a utilisé ce type de relations pour étudier, dès 1926, la dynamique des populations de poissons dans l'Adriatique supérieure, des équations telles que (1.22) et (1.23) ont été employées pour simuler de nombreux phénomènes écologiques [e.g. Garfinkel et Sack (1964), Patten (1971, 1972)] et sont actuellement utilisées, de façon opérationnelle, pour le contrôle des pestes en agriculture.

2.3.- Valeurs intermédiaires de X_i

Si la relation (1.18) est applicable pour les grandes valeurs de X_i et la relation (1.21) pour les petites valeurs de X_i , il est évident que ces deux situations opposées doivent se raccorder continûment (fig. 1.4). La façon la plus usuelle d'exprimer le passage d'une dépendance linéaire à une constante est d'utiliser une relation du type

$$(1.28) \quad f_i(X_i) = \frac{X_i}{\beta_i + X_i}$$

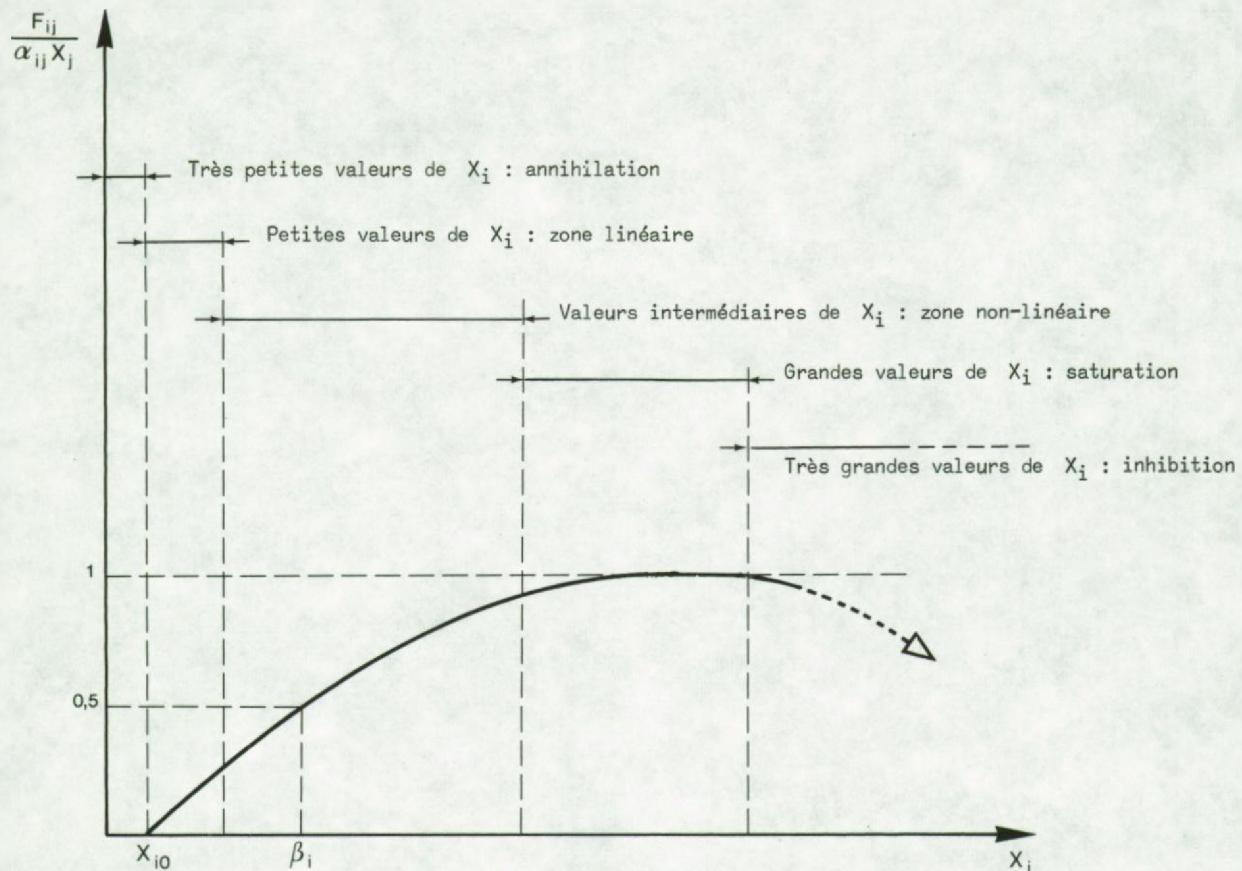


fig. 1.4.

où β_i est la constante de demi-saturation puisque

$$f_i(\beta_i) = \frac{1}{2} .$$

Cette forme a été suggérée par Michaelis-Menten (1913) pour la cinétique des réactions enzymatiques, puis par Monod (1942) pour la limitation de la croissance de populations bactériennes par le substrat nutritif.

Il est certain que (1.28) n'est pas la seule forme de raccord possible et que d'autres relations peuvent être proposées. Ainsi, par exemple, Ivlev (1961) et Parsons *et al.* (1967) expriment l'interaction de broutage du phytoplancton X_i par le zooplancton par l'équation

$$(1.29) \quad f_i(X_i) = 1 - e^{-\beta_i X_i} .$$

Lassen et Nielsen (1972) ont représenté la consommation de phosphore X_i par le phytoplancton lors de la photosynthèse par l'équation

$$(1.30) \quad f_i(X_i) = \frac{1}{\sigma_i \sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^{X_i} e^{-\frac{1}{2}(\frac{\mu - \beta_i}{\sigma_i})^2} d\mu .$$

Très souvent, l'interaction est annihilée pour les très petites ou les très grandes valeurs de X_i . Dans le premier cas, on utilise des relations à seuil du type

$$(1.31) \quad \begin{aligned} f_i(X_i) &= 0 \quad \text{pour} \quad X_i \leq X_{i_0} \\ f_i(X_i) &= \frac{X_i - X_{i_0}}{\beta_i + (X_i - X_{i_0})} \\ &= 1 - e^{-\beta_i(X_i - X_{i_0})} . \end{aligned}$$

Dans le second cas, on utilise des relations empiriques appropriées. Par exemple, Vollenweider (1965) utilise, pour simuler l'influence de la lumière X_i sur la photosynthèse, la relation

$$(1.32) \quad f_i(X_i) = b \frac{\frac{X_i}{X_{i_{opt}} b}}{\sqrt{1 + (\frac{X_i}{X_{i_{opt}} b})^2}} \frac{1}{[\sqrt{1 + (d X_i)^2}]^n} .$$

où n , b et d sont des constantes, $X_{i_{opt}}$ est l'énergie lumineuse conduisant à un maximum de productivité primaire; f_i tend vers zéro pour X_i tendant vers l'infini.

Les relations qui viennent d'être décrites pour la fonction $f_i(X_i)$ de la forme simplifiée (1.17) de F_{ij} peuvent être étendues, *mutatis mutandis*, à toutes les autres fonctions $f_2(X_2)$, $f_m(X_m)$, ..., $f_r(\Pi_r)$, $f_s(\Pi_s)$, ... de la forme générale (1.16) de F_{ij} .

Si toutes ces fonctions f_i , ..., f_s présentent des paliers de saturation et que toutes les variables d'état X_i , X_k , X_m , ... (ou les paramètres d'excitation) sauf une ont atteint des valeurs saturantes, c'est cette dernière seule qui commande l'interaction et qui joue le rôle d'élément limitant.

Plus généralement, si les variables d'état (ou paramètres) ne sont pas nécessairement à saturation, c'est celle qui révèle le plus petit taux de croissance spécifique f_i de la forme (1.28) qui contrôle effectivement la cinétique de l'interaction ("la caravane avance à la vitesse du chameau le plus lent").

Si la fonction F_{ij} contient, par exemple, une dizaine de fonctions du type $f_i(X_i)$ qui, ayant quasiment atteint leur palier de saturation, dont de l'ordre de 0,95, les X_i en question n'exercent pratiquement aucune commande sur l'interaction F_{ij} mais le coefficient α_{ij} est artificiellement réduit de 40 %.

Aussi, les écomodélistes [e.g. Vinogradov et al. (1972), Belyaev et al. (1975), Walsh (1975)] ont-ils tendance à remplacer l'expression (1.16) de F_{ij} par

$$(1.33) \quad F_{ij} = \alpha_{ij} X_j \min [f_1(X_1), f_2(X_2), f_m(X_m), \dots, f_r(\Pi_r), f_s(\Pi_s), \dots].$$

Chapitre 2

Description de quelques types de modèles écologiques

Comme on l'a remarqué au chapitre précédent, le système de n équations aux dérivées partielles que constitue le modèle mathématique d'un écosystème donné est relativement complexe. Il n'est donc pas toujours possible de le résoudre exactement et d'obtenir une image complète des distributions des variables d'état dans le temps et l'espace tridimensionnel.

Aussi, selon les caractéristiques de l'écosystème considéré et la nature des phénomènes qui sont l'objectif de la simulation, le modélisateur simplifie le système d'équations d'évolution (1.11), en admettant par exemple que les variables d'état sont homogènes suivant une, deux ou trois dimensions spatiales, qu'elles ne dépendent pas du temps ou encore que les interactions peuvent être représentées par des termes de forme analytique simple.

Il est dès lors possible de distinguer différents types de modèles écologiques se différenciant les uns des autres, en fonction des hypothèses simplificatrices apportées au système d'équations d'évolution (1.11) [tableau 2.1].

1.- Modèles hydrodynamiques de dispersion simple

Le premier type concerne les modèles hydrodynamiques de dispersion qui ont été étudiés intensivement par Nihoul et Adam (1977). Pour les décrire brièvement, on peut noter leurs caractéristiques suivantes :

- prendre en considération une ou deux variables d'état;
- s'appliquer aux mers peu profondes où les variables d'état sont superposées homogènes sur la profondeur;

Tableau 2.1
Différents types de modèles écologiques

Interactions écologiques	Intégré sur (ou homogène en)			Etat stationnaire	Nombre de variables d'état	Type de modèles	Exemples
	x	y	z (prof.)				
simple	non	non	oui	non	~ 2	Modèles hydrodynamiques de dispersion simple	Nihoul et Adam (1977)
complexe	oui	oui	par morceaux	non	2 4	Modèles de la couche supérieure	Lassen et Nielsen (1972) Steele (1974)
complexe	oui	oui	non	non	2 3	Modèles de structure verticale	Radach et Maier-Reimer (1975) Jamart et al. (1977)
complexe	non	oui	non	oui	8 4	Modèles d' <i>upwellings</i> (ou de plateau continental)	Walsh (1975) O'Brien et Wroblewski (1976)
complexe	par morceaux	par morceaux	oui	non	7 9	Modèles-boîtes	Di Toro et al. (1975) Kremer et Nixon (1978)

- décrire avec précision les termes hydrodynamiques d'advection et de diffusion;
- admettre que les interactions peuvent être représentées par des termes de forme analytique simple.

Leurs équations d'évolution sont du type :

$$(2.1) \quad \frac{\partial \bar{x}_i}{\partial t} + \bar{u} \cdot \nabla \bar{x}_i = H^{-1} \nabla \left[\gamma \frac{H^2}{|\bar{u}|} \bar{u} (\bar{u} \cdot \nabla \bar{x}_i) \right] + F_i$$

où \bar{x}_i est la variable d'état intégrée sur la profondeur, \bar{u} le vecteur vitesse instantanée du courant intégré sur la profondeur, H la profondeur, γ le facteur de paramétrisation de l'effet cisaillant.

Les interactions F_i peuvent être linéaires, par exemple lorsque les variables d'état représentent les matières organiques qui se dégradent ou les matières en suspension qui sédimentent. Dans ce dernier cas, le taux de sédimentation est fonction de la vitesse du courant pour tenir compte du fait que, au-dessus d'une certaine vitesse critique, les matières fraîchement sédimentées peuvent être remises en suspension. Les F_i peuvent également être de forme michaelienne lorsque, par exemple, les variables d'état représentent des nutriments dissous susceptibles d'être consommés par le phytoplancton.

Ce type de modèle est particulièrement bien adapté pour simuler les effets transitoires des déversements des déchets industriels en mer. Ainsi, par exemple, la figure 2.1 donne la distribution au cours d'un cycle de marée des matières organiques provenant d'un déversement de déchets de l'industrie de l'hydroxyethylcellulose.

2.- Modèles de la couche supérieure de l'océan

Le deuxième type de modèles se rapporte à la simulation des phénomènes écologiques se produisant dans la couche supérieure de l'océan.

Les variables d'état sont supposées homogènes suivant les deux directions horizontales et dans la couche supérieure de mélange dont la profondeur correspond à celle de la thermocline. L'interaction entre cette

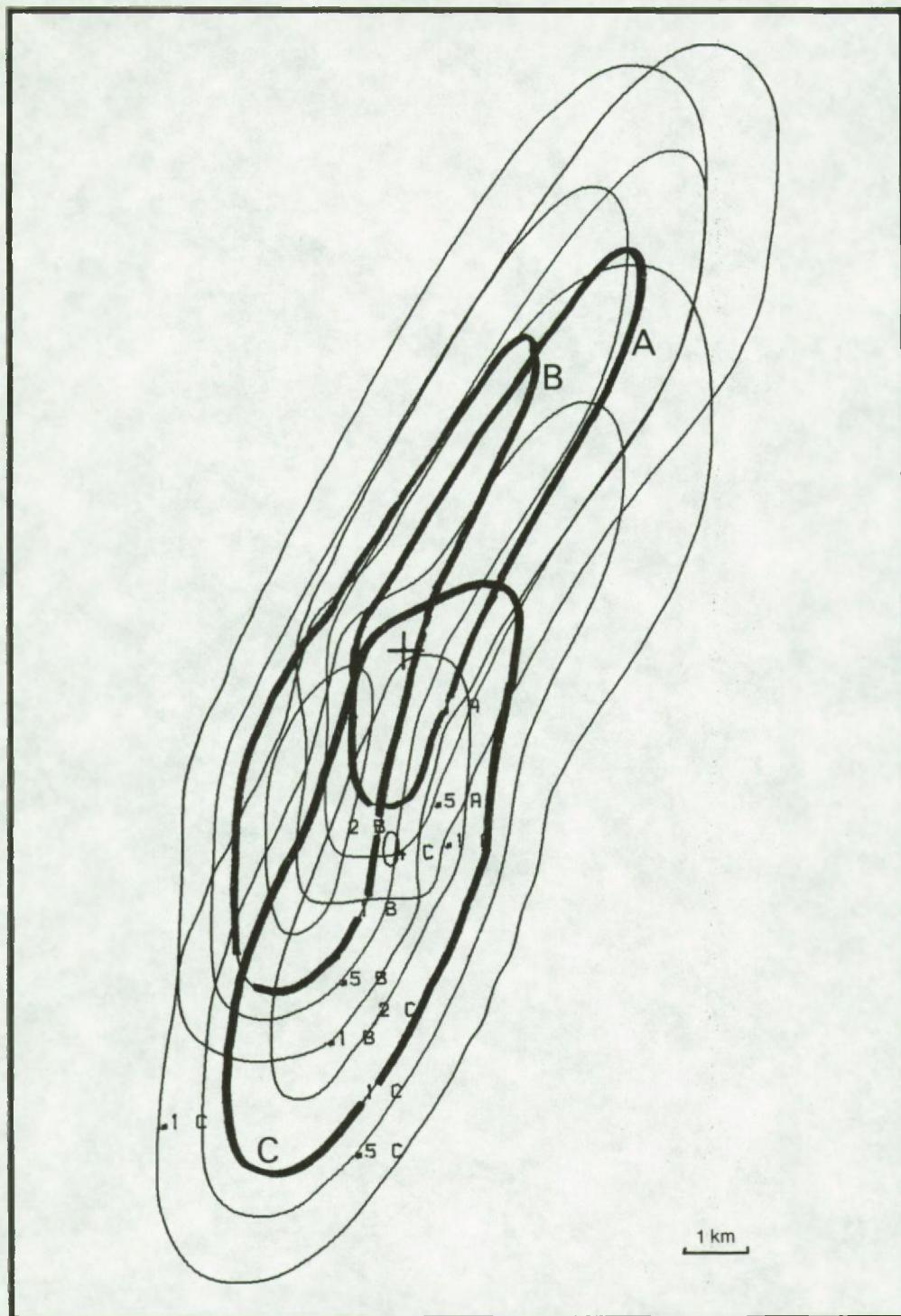


fig. 2.1.

Distribution des concentrations de matière organique (en μatg de C/l) dans la colonne d'eau à trois moments A, B et C (1^{er}, 2^{ème} et 3^{ème} tiers de la première période de marée qui suit le déversement par $51^{\circ} 40' \text{N}$ et $2^{\circ} 40' \text{E}$ (croix). Les isocourbes correspondant à la concentration de $1 \mu\text{atg C/l}$ sont en traits gras.
[Source : Unité de Gestion du Modèle Mer, 1979. Simulation : Y. Adam.]

couche supérieure et les couches plus profondes est paramétrisée sous la forme d'une fonction d'excitation extérieure.

Le modèle de Lassen et Nielsen (1972) et celui de Steele (1974) peuvent être considérés comme caractéristiques de cette catégorie de modèles.

Le modèle de Lassen et Nielsen, dont l'objectif est de décrire la production primaire en mer du Nord, prend en considération deux variables d'état : la concentration en phosphates dissous dans la colonne d'eau X_1 et la biomasse du phytoplancton X_2 . Les équations d'évolution utilisées sont les suivantes :

$$(2.2) \quad \dot{X}_1 = -\alpha p(t) f(X_1) X_2 - m(t) (X_1 - X_1^0)$$

$$(2.3) \quad \dot{X}_2 = p(t) f(X_1) X_2 - k(t) X_2$$

où

$$(2.4) \quad k(t) = m(t) + g X_3(t) + \beta ,$$

$p(t)$ est le taux de production primaire, $m(t)$ le taux de mélange entre la couche supérieure et les couches inférieures, $g X_3(t)$ le taux de broutage (*grazing*) du phytoplancton par le zooplancton (X_3), $f(X_1)$ la fonction de commande de la concentration en phosphates sur la production primaire, X_1^0 la concentration constante de phosphates dans les couches inférieures, α le rapport entre les unités dans lesquelles sont exprimés X_1 et X_2 , β le taux de transfert par sédimentation du phytoplancton de la couche supérieure vers les couches inférieures. $p(t)$, $m(t)$ et $g X_3(t)$ sont des fonctions données.

Deux points intéressants doivent être notés au sujet de ce modèle. D'une part, les auteurs ont choisi d'exprimer $f(X_1)$ à l'aide de la forme analytique relativement sophistiquée (1.30). D'autre part, Droissart et Smitz (1973) ont repris ce modèle dans le but d'en améliorer l'accord avec les résultats expérimentaux. Ce travail basé sur l'optimalisation par essai et erreur des paramètres a été réalisé sur calculateur hybride. Il s'agit d'une des rares applications de ce type de calculateurs citées dans la littérature ayant trait à la modélisation écologique [Nihoul (1975)].

Le modèle de Steele est orienté vers la description de l'évolution d'une cohorte de zooplancton. Les variables d'état sélectionnées sont la concentration en azote dissous X_1 , la biomasse du phytoplancton X_2 , le nombre d'individus du zooplancton X_3 et le poids d'un individu zooplanctonique X_4 . C'est bien à cause de l'objectif spécifique de ce modèle qu'il est nécessaire d'utiliser deux variables d'état pour décrire le zooplancton.

Ce modèle présente les deux particularités suivantes :

- d'une part, on introduit un seuil X_2^0 de la biomasse du phytoplancton en deçà duquel le broutage du phytoplancton par le zooplancton s'annule. De la même façon, on tient compte de seuils X_3^0 et X_4^0 du nombre et du poids individuel du zooplancton en deçà desquels la consommation du zooplancton par les niveaux trophiques supérieurs s'annule;
- d'autre part, on admet que le métabolisme du zooplancton ne dépend pas du poids d'un individu X_4 mais plutôt d'un "poids métabolique" de type $X_4^{0,7}$.

Les équations d'évolution sont les suivantes :

$$(2.5) \quad \dot{X}_1 = - \frac{AX_1 X_2}{B + X_1} - V(X_1 - X_1^0) + U \left[\frac{E(X_2 - X_2^0)}{D + X_2} + F \right] X_3 X_4^{0,7}$$

[(variation d'azote dissous) = - (production primaire) + (apport, par mélange des couches inférieures) + (excrétion du zooplancton)]

$$(2.6) \quad \dot{X}_2 = \frac{AX_1 X_2}{B + X_2} - V X_2 - \frac{C(X_2 - X_2^0)}{D + X_2} X_3 X_4^{0,7}$$

[(variation de la biomasse phytoplanctonique) = (production primaire) - (perte par mélange) - (ingestion par le zooplancton)]

$$(2.7) \quad \dot{X}_3 = - \frac{G(X_3 - X_3^0)(X_4 - X_4^0)}{H + X_3 X_4} - L X_3$$

[(variation du nombre d'individus zooplanctoniques) = - (prédation par les niveaux trophiques supérieurs) - (mortalité zooplanctonique)]

$$(2.8) \quad \dot{X}_4 = \left[\frac{MC(X_2 - X_2^0)}{D + X_2} - \frac{E(X_2 - X_2^0)}{D + X_2} - F \right] X_4^{0,7}$$

[(variation du poids individuel zooplanctonique) = (assimilation par le zooplancton du phytoplancton ingéré) - (deux termes de respiration zooplanctonique)]

où A , B , C , D , E , F , G , H , L , M , U et V sont des constantes. On voit dans (2.7) que le nombre d'individus d'une cohorte ne fait que décroître au cours du temps. De même, la valeur des constantes introduites dans (2.8) est telle que \dot{X}_4 est toujours positif : le poids d'un individu ne fait que croître au cours du temps. A partir du moment où X_4 atteint la valeur X_4^1 correspondant au poids d'un adulte, on intègre X_4 sur la durée de vie d'un adulte. Une fraction appropriée de la biomasse résultant de cette intégration correspond au nombre d'oeufs viables produit par cette classe d'adultes et va servir de conditions initiales en X_3 pour la cohorte suivante.

Ce modèle a été principalement utilisé pour discuter de l'influence des différentes formes analytiques employées dans les équations (2.5) à (2.8) sur le comportement de l'écosystème. Il aurait pu être développé pour représenter de plus près la réalité mais ceci aurait requis l'introduction d'un grand nombre de fonctions paramétriques et aurait obscurci cette discussion de comportement.

3.- Modèles de structure verticale

Il est clair que les modèles décrits au paragraphe précédent – qui peuvent être considérés également comme des modèles "à boîtes verticales" – sont assez rudimentaires car l'hypothèse d'homogénéité suivant la verticale n'est pas exactement vérifiée. En effet, la thermocline se développe et fluctue en fonction des interactions air-mer et, d'autre part, la lumière nécessaire pour la photosynthèse décroît exponentiellement avec la profondeur.

Aussi a-t-il été nécessaire de construire des modèles où l'on tenait compte explicitement de la profondeur z comme variable indépendante.

Ainsi, Radach et Maier-Reimer (1975) ont proposé un modèle mathématique décrivant la structure verticale de la croissance dynamique du phytoplancton dans une zone où l'homogénéité horizontale peut être admise. Les équations utilisées sont les suivantes :

$$(2.9) \quad \frac{\partial X_1}{\partial t} = A_v \frac{\partial^2 X_1}{\partial z^2} - w_s \frac{\partial X_1}{\partial z} + \alpha \frac{X_1 X_2}{K_s + X_2} \left(\frac{I}{I_{opt}} \right)^{1 - \frac{I}{I_{opt}}} - \beta X_1$$

$$(2.10) \quad \frac{\partial X_2}{\partial t} = A_v \frac{\partial^2 X_2}{\partial z^2} + \gamma X_1 - \delta \frac{X_1 X_2}{K_s + X_2} \left(\frac{I}{I_{opt}} \right)^{1 - \frac{I}{I_{opt}}}$$

$$(2.11) \quad \frac{dI}{dz} = - k(X_1) I$$

où X_1 est la biomasse du phytoplancton, X_2 la concentration de nutriments dissous, I la lumière incidente, A_v le coefficient de diffusivité turbulente verticale, w_s la vitesse de sédimentation; α , β , γ et δ sont des constantes.

On voit que, dans le terme de photosynthèse, la vitesse de consommation des nutriments suit une loi de Michaelis-Menten et que l'influence de la lumière y est représentée par la relation proposée par Steele. L'extinction de cette lumière avec la profondeur suit une loi linéaire de type Beer-Lambert dans laquelle le coefficient d'extinction est représenté par une loi de Riley.

Un des résultats de ce modèle est donné à la figure 2.2 où l'on voit que la floraison (*bloom*) printanière se produit au cours de la première moitié de la période de 90 jours considérée, à une profondeur correspondant au niveau où la lumière est optimale pour la photosynthèse.

Il convient de formuler deux remarques importantes à propos de ce modèle :

- ♦ d'une part, les écosystèmes marins sont, en fait, des systèmes *pulsés* et les variations de leurs variables d'état sont directement liées aux fluctuations des paramètres extérieurs. Or, bien que l'objectif du présent modèle est de décrire une évolution saisonnière, des fonctions excitatrices dépendant du temps n'apparaissent pas explicitement dans ses équations d'évolution. Ce que le modèle produit est, en réalité, une évolution transitoire entre les conditions initiales judicieusement fixées et un état stationnaire que le système atteint toujours asymptotiquement;
- ♦ d'autre part, la valeur du coefficient de diffusion turbulente verticale $A_v = 3 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \text{s}^{-1}$ est probablement trop faible, surtout pour les couches

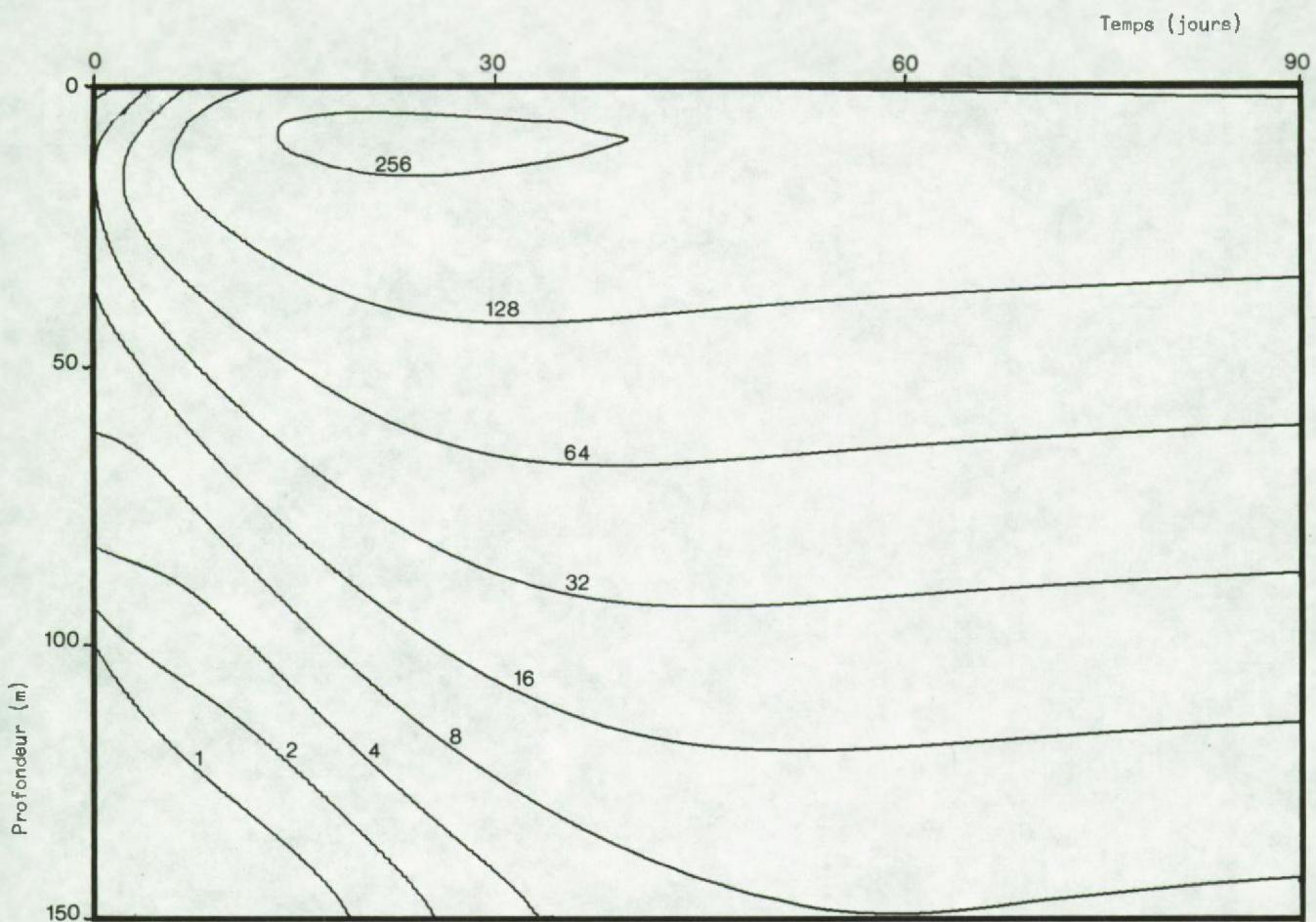


fig. 2.2.

Isoconcentrations de la biomasse du phytoplancton (en mg C/m^3) fournies par le modèle de Radach où $A_v = \text{constante} = 3 \cdot 10^{-4} \text{ m}^2 \text{s}^{-1}$.

supérieures de la colonne d'eau. Comme les auteurs eux-mêmes ont montré que ce coefficient était un des plus sensibles du système, il semble indispensable de paramétriser de façon plus réaliste la structure verticale de la diffusion turbulente. C'est la raison pour laquelle l'exercice suivant a été réalisé :

- on a choisi des valeurs vraisemblables des coefficients de diffusion turbulente [Nihoul (1974)], à savoir

$$A_v = 10^{-2} \text{ m}^2 \text{s}^{-1} \text{ pour la couche supérieure de mélange,}$$

$$A_v = 10^{-4} \text{ m}^2 \text{s}^{-1} \text{ sous la thermocline;}$$

- de plus, on a considéré que, durant les trente premiers jours de la

simulation, la thermocline se développait et que la couche de mélange descendait continûment de la surface à 40 m de profondeur.

La figure 2.3 montre le résultat d'un modèle similaire à celui de Radach qui, pour mieux tenir compte de la réalité, a été amélioré par l'introduction d'un approfondissement linéaire de la thermocline, au cours du premier tiers de la période de simulation. On peut voir que l'interaction entre le profil de la lumière disponible et celui de la diffusivité turbulente verticale tend à lisser la structure verticale de la biomasse phytoplanctonique.

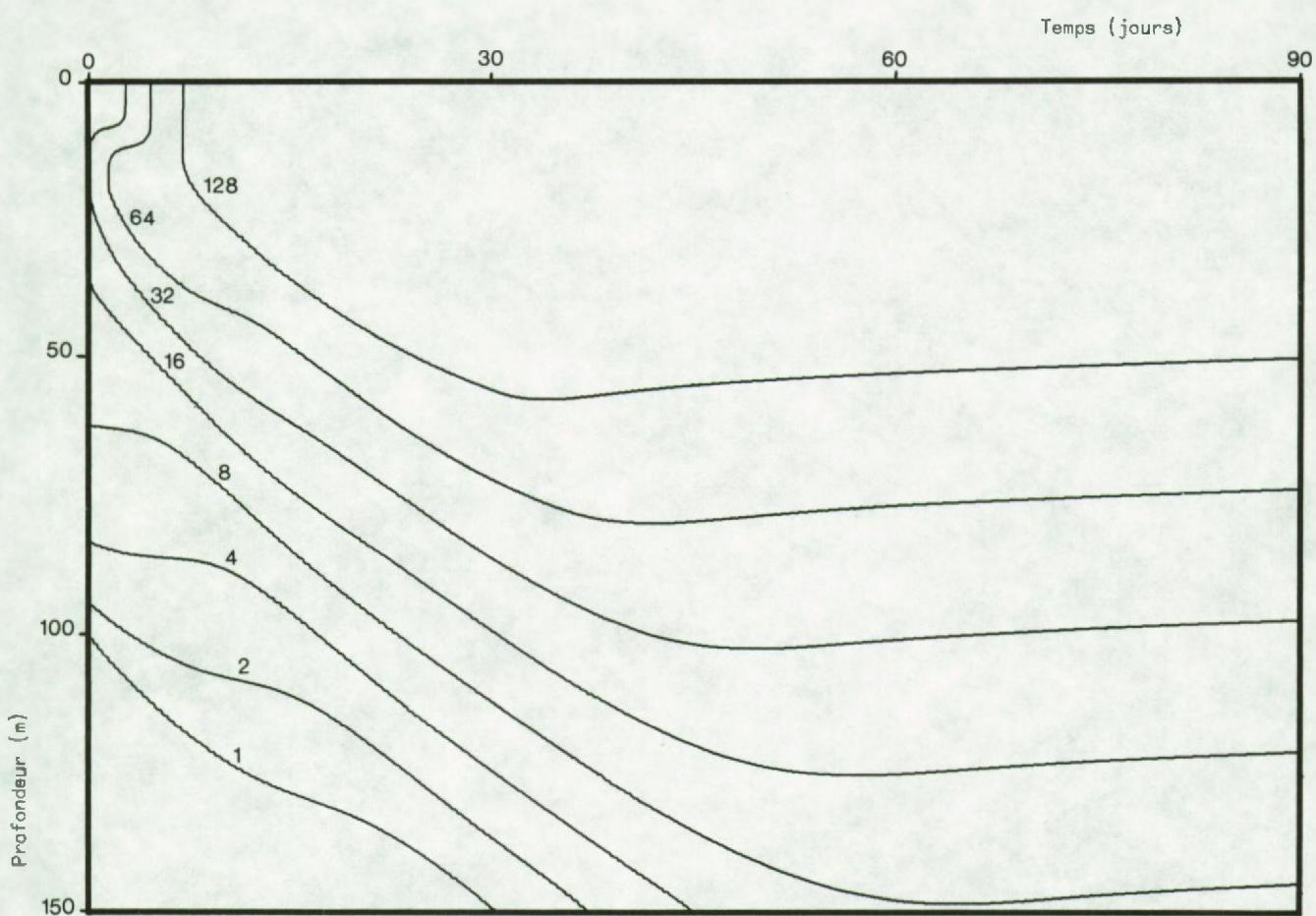


fig. 2.3.

Isoconcentrations de la biomasse du phytoplancton (en mg C/m^3). La couche de mélange ($A_v = 10^{-2} \text{ m}^2\text{s}^{-1}$) s'approfondit de 0 à 40 m, durant les 30 premiers jours.

Ce modèle, dont les résultats n'ont pas été comparés à des mesures expérimentales, a servi de schéma conceptuel requis pour la préparation de l'expérience FLEX (*Fladden Ground Experiment*) réalisée dans le cadre de la campagne océanographique internationale JONSDAP 76 (*Joint North Sea Data Acquisition Programme*). Dans un avenir proche, ce modèle pourrait être substantiellement amélioré grâce aux nouvelles données et connaissances acquises au cours de cet exercice. Si, du moins, l'hypothèse d'homogénéité horizontale peut effectivement être admise.

Dans la même catégorie de modèles, il faut mentionner celui de Jamart *et al.* (1977). Le but de ce modèle est d'étudier la dynamique du système nutriments-phytoplancton au large de la côte nord-ouest des Etats-Unis et, plus particulièrement, de mettre en évidence la formation — sous le niveau inférieur de la zone euphotique — de *maxima* de chlorophylle qui contribuent, pour une part très importante, à la biomasse phytoplanctonique et à la production primaire intégrées sur toute la colonne d'eau.

Les variables d'état sélectionnées sont la biomasse phytoplanctonique, la concentration de nitrates et celle d'ammoniaque. Le système est fermé par le broutage du phytoplancton par le zooplancton qui est une fonction donnée.

L'équation d'évolution de la biomasse phytoplanctonique prend en compte le mélange turbulent vertical, la production primaire brute, la respiration et la sédimentation phytoplanctonique, ainsi que le broutage par le zooplancton. Les équations d'évolution des deux nutriments dissous comprennent les termes de mélange turbulent, d'excrétion du phytoplancton et du zooplancton, ainsi que la consommation sélective par le phytoplancton.

Les points les plus intéressants utilisés dans ce modèle sont les suivants :

- le coefficient de diffusion turbulente verticale décroît avec la profondeur et l'on distingue deux types de décroissance suivant que l'on est avant ou pendant la période de stratification thermique;
- la vitesse de sédimentation du phytoplancton croît lorsque la teneur en nutriments dissous décroît; ceci, pour tenir compte du fait que la flottabilité d'une algue dépend de son état métabolique et de la quantité

- de sels nutritifs qu'elle est capable de consommer;
- la constante de demi-saturation de la consommation des nutriments dissous par le phytoplancton est une fonction linéaire de la concentration de ces nutriments, pour les faibles valeurs de cette concentration. Ceci permet de simuler une possible adaptation des populations phytoplanctoniques aux situations oligotrophes;
 - le phytoplancton peut consommer sélectivement soit l'ammoniaque et les nitrates, soit l'ammoniaque seule, soit les nitrates seuls. Cette sélection dépend d'une part, du rapport entre les concentrations d'ammoniaque et de nitrates et, d'autre part, d'une concentration critique d'azote dissous. Ceci a pour but de représenter très schématiquement l'inhibition de l'activité de la réductase des nitrates en présence d'ammoniaque.

Les résultats de ce modèle montrent que le phénomène de descente du niveau maximum de chlorophylle jusqu'en dessous de la zone euphotique est dû à la production primaire *in situ* dont le taux est plus rapide que le terme de mélange turbulent et qui agit ainsi comme piège à nutriments. Il en résulte un appauvrissement de la teneur en nutriments dissous disponibles pour la photosynthèse et donc un accroissement de la vitesse de sédimentation du phytoplancton.

4.- Modèles d'*upwellings*

Le quatrième type de modèles étudie la dynamique des écosystèmes dans les limites orientales des océans où la remontée d'eaux chargées de sels nutritifs du fond vers la zone euphotique est responsable d'une importante production biologique.

Le modèle le plus caractéristique de cette catégorie est celui de Walsh (1975). Celui-ci tient compte d'un régime stationnaire de courants qui forment une boucle : ils sont horizontaux du large vers les côtes dans les couches profondes, verticaux le long du plateau continental et horizontaux des côtes vers le large dans les couches supérieures.

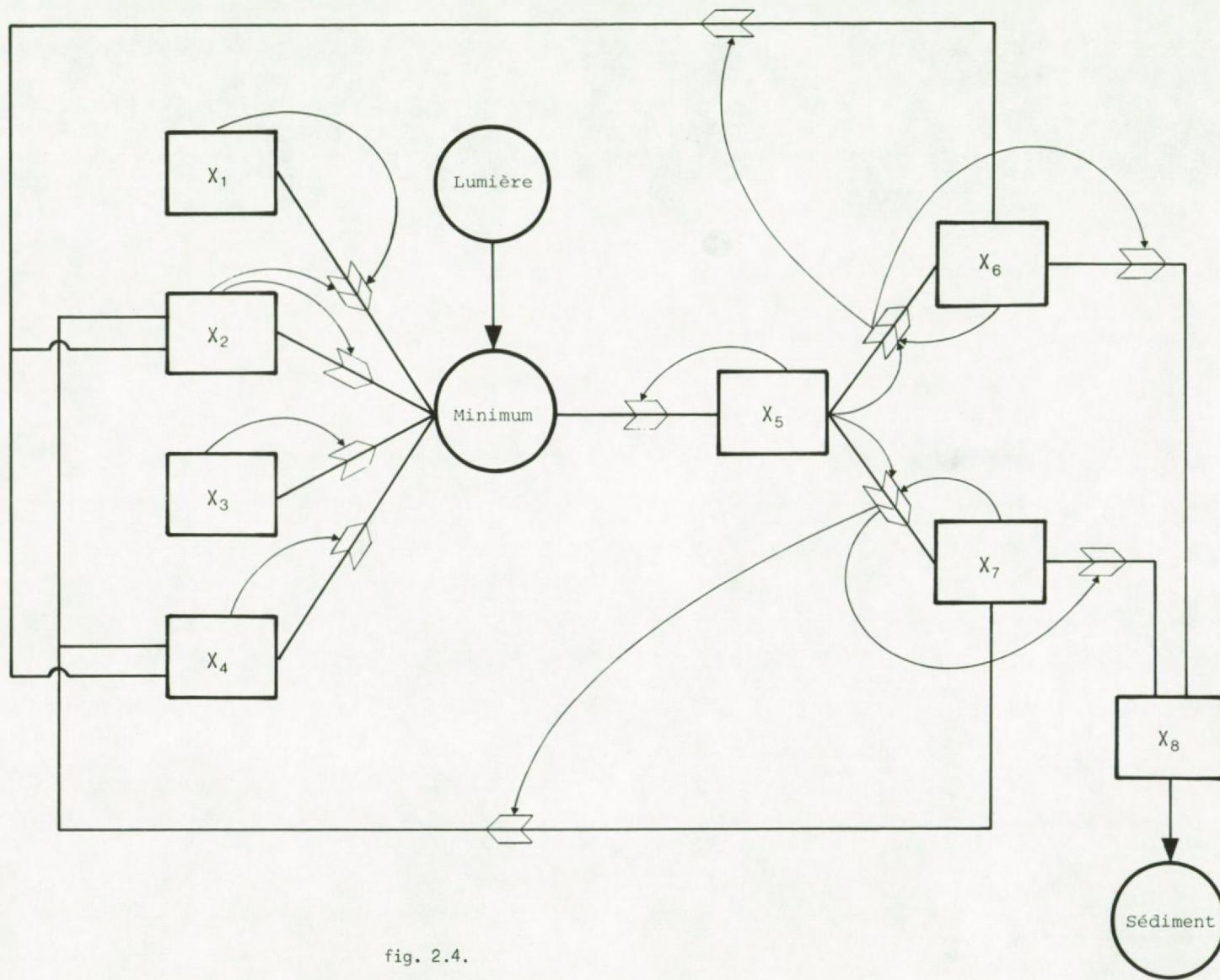


fig. 2.4.

Schéma des interactions prises en compte dans le modèle de Walsh (1975)

Il prend en considération les huit variables d'état suivantes dont le schéma d'interactions est donné à la figure 2.4 : les nitrates (X_1), l'ammoniaque (X_2), les silicates (X_3), les phosphates (X_4), le phytoplancton (X_5), le zooplancton (X_6), la biomasse des anchois (X_7) et les détritus (X_8).

Il est intéressant de noter dans les équations d'évolution de ces variables d'état, les points suivants :

- toutes les translocations de consommation ont la forme de Michaelis-Menten. De plus, la consommation de phytoplancton par le zooplancton et les anchois est une michaelienne à seuil telle que (1.31);
- pour la production primaire, on utilise une formule telle que (1.33), c'est-à-dire qu'en chaque point et à tout instant, on détermine quelle est, d'entre les nitrates, l'ammoniaque, les silicates, les phosphates et la lumière incidente, la grandeur qui est responsable de la vitesse de consommation la plus faible;
- la consommation de nitrates par le phytoplancton est contrôlée par la concentration en ammoniaque;
- l'excrétion du zooplancton et des anchois permet un recyclage quasi-instantané d'ammoniaque et de phosphates dans la colonne d'eau. Remarquons que, bien qu'il soit en rivalité avec les anchois pour la consommation de la nourriture phytoplanctonique, le zooplancton joue ainsi un rôle essentiel dans la dynamique de cet écosystème.

Ce type de modèle requiert une détermination assez précise du champ des vitesses qui sont responsables de l'advection et de la diffusion des variables d'états; ceci, tout particulièrement parce que ces écosystèmes peuvent subir de véritables catastrophes écologiques qui sont connues sous le nom de "phénomènes *el Niño*" (parce qu'elles se produisent habituellement au voisinage de la Noël) et qui découlent d'un affaiblissement drastique des courants dû à des variations météorologiques à grande échelle. Celles-ci ont évidemment des répercussions néfastes sur les pays littoraux dont l'économie est principalement basée sur les pêcheries et la production d'engrais à partir de guano.

Un modèle similaire a été établi par O'Brien et Wroblewski (1976) pour l'écosystème du plateau continental au large de la Floride. Ces auteurs ont simulé l'évolution de quatre variables d'état (nutriments dissous, phytoplancton, zooplancton et détritus d'origine zooplanctonique) et ont supposé une biomasse constante de poissons.

Il est remarquable qu'ils aient choisi les trois différentes formulations possibles pour exprimer les diverses translocations de consommation : pour la consommation de nutriments dissous par le phytoplancton et de phytoplancton par les poissons, ils utilisent une loi de Michaelis-Menten; pour la consommation de phytoplancton par le zooplancton, ils se servent d'une loi d'Ivlev-Parsons sans seuil tandis qu'ils représentent la consommation de détritus par le zooplancton par une loi de Lotka-Volterra.

Enfin, mettant à profit les résultats de recherches effectuées tant en laboratoire qu'*in situ* par Cushing (1969) et Parsons *et al.* (1967) et qui montrent que l'excrétion du zooplancton ne dépend pas seulement de sa biomasse mais également des quantités de matières phytoplanctoniques ingérées, O'Brien et Wroblewski simulent l'excrétion zooplanctonique par le produit de la biomasse du zooplancton et du flux du broutage; ce terme se comporte donc comme le carré de la biomasse zooplanctonique.

5.- Modèles-boîtes

La cinquième catégorie de modèles s'applique aux écosystèmes pour lesquels on peut admettre l'existence de zones d'homogénéité appelées "boîtes". Les équations d'évolution des variables d'état de chaque boîte sont des équations différentielles du premier ordre où les interactions hydrodynamiques entre boîtes sont représentées par des flux algébriques d'advection et de mélange.

Dans cette catégorie, on peut remarquer le modèle développé par Di Toro *et al.* (1975) pour le lac Erié qu'ils ont divisé en sept boîtes. Ce modèle tient compte des sept variables d'état suivantes : la biomasse du phytoplancton, celle du zooplancton, les concentrations des nitrates, de l'ammoniaque et d'azote organique, celles des phosphates et du phosphore organique.

Il convient de noter, dans leurs équations d'évolution, les points suivants :

- l'ingestion du phytoplancton par le zooplancton est représentée par une relation de Lotka-Volterra tandis que l'assimilation correspondante est simulée par une relation de Michaelis-Menten. L'excrétion zooplanctonique est, dès lors, fournie par la différence entre ces deux relations;
- les différentes translocations de dégradation d'azote organique en ammoniaque puis en nitrates et de phosphore organique en phosphates sont de forme linéaire, c'est-à-dire proportionnelles à la variable réduite correspondante;
- la consommation de nutriments par le phytoplancton est exprimée par le produit de deux relations de Michaelis-Menten, l'une pour l'azote inorganique total et l'autre pour les phosphates. De plus, dans les équations d'évolution de l'ammoniaque et des nitrates, un facteur tient compte de la consommation phytoplanctonique préférentielle à l'égard du premier de ces deux nutriments azotés.

Les résultats de ce modèle ont été comparés à des données récentes acquises entre 1967 et 1970 mais également à des données datant de 1930 dont les auteurs ont eu la chance de pouvoir rassembler un ensemble suffisamment étendu et cohérent pour tenter cette comparaison. Il est particulièrement intéressant de constater que l'accord des résultats de la simulation avec, d'une part les données récentes et, d'autre part, les données de 1930 n'est pas qualitativement différent. Ceci pourrait signifier que la lente eutrophisation qui a affecté progressivement, pendant près de cinquante ans, le lac Erié ne semble pas avoir modifié drastiquement la structure et l'écométabolisme de cet écosystème.

Un modèle similaire a été mis au point par Kremer et Nixon (1978) pour la baie de Narraganset. Ils y ont délimité huit boîtes et ont étudié l'évolution du phytoplancton, du zooplancton et de tous les nutriments dissous (ammoniaque, nitrates, phosphates et silicates). De plus, par légères modifications des valeurs des paramètres, ils ont pu distinguer deux espèces phytoplanctoniques ayant des sensibilités différentes vis-à-vis

de la température de l'eau ainsi que trois stades de développement du zooplancton (oeufs, jeunes, adultes).

Enfin, le présent travail consiste à développer un modèle-boîte pour la baie sud de la mer du Nord. Au chapitre 4, on étudie l'évolution de quatre variables d'état (nutriments dissous, phytoplancton, zooplancton et matières organiques dissoutes) dans la zone côtière belge considérée comme une seule boîte. Au chapitre 6, ce modèle est étendu à toute la partie est de la baie sud de la mer du Nord qui est subdivisée en trente boîtes, avec cette particularité que la définition spatiale de ces différentes boîtes se base sur la configuration des lignes de courant résiduel.

Chapitre 3

Description et discussion des cycles de nutriments dans les zones côtières de la baie sud de la mer du Nord

1.- Description physique de la baie sud de la mer du Nord

On peut considérer la baie sud de la mer du Nord comme la partie de celle-ci délimitée au sud par le Pas de Calais et, au nord, par le parallèle 53° N. Elle a une surface de $39\,000 \text{ km}^2$ et une profondeur moyenne de 28 m , ce qui représente un volume de $1\,100 \text{ km}^3$.

Cette zone est parcourue, du sud au nord, par une circulation résiduelle d'eaux en provenance de l'Atlantique Nord. La distribution de ces courants a été déterminée par un modèle mathématique approprié [Nihoul et Ronday (1975)] qui a révélé, entre autres choses, une tendance à la formation d'une circulation résiduelle secondaire à hauteur de la côte belge (figure 3.1).

Ce modèle a pris en compte un débit d'entrée au Pas de Calais de l'ordre de $7\,500 \text{ km}^3/\text{an}$. Il est évident que ce débit est susceptible de présenter des fluctuations saisonnières et Dickson (1971) estime qu'il peut varier de $3\,800 \text{ km}^3/\text{an}$ à $8\,500 \text{ km}^3/\text{an}$ avec une valeur moyenne de $5\,400 \text{ km}^3/\text{an}$. Ceci signifie que les eaux ont un temps de résidence dans la baie sud de la mer du Nord de l'ordre de $2,5 \pm 1$ mois .

La valeur de ce flux d'entrée a une importance majeure pour le fonctionnement de l'écosystème de la baie sud de la mer du Nord. Ainsi, par exemple, on a observé [Colebrook (1978)] un changement dans la composition des populations phytoplanctoniques et zooplanctoniques qui a débuté en 1970 et a persisté jusqu'en 1974, par rapport à celles observées de 1948 à 1969. Ceci peut s'expliquer par le fait que l'anomalie de haute pression

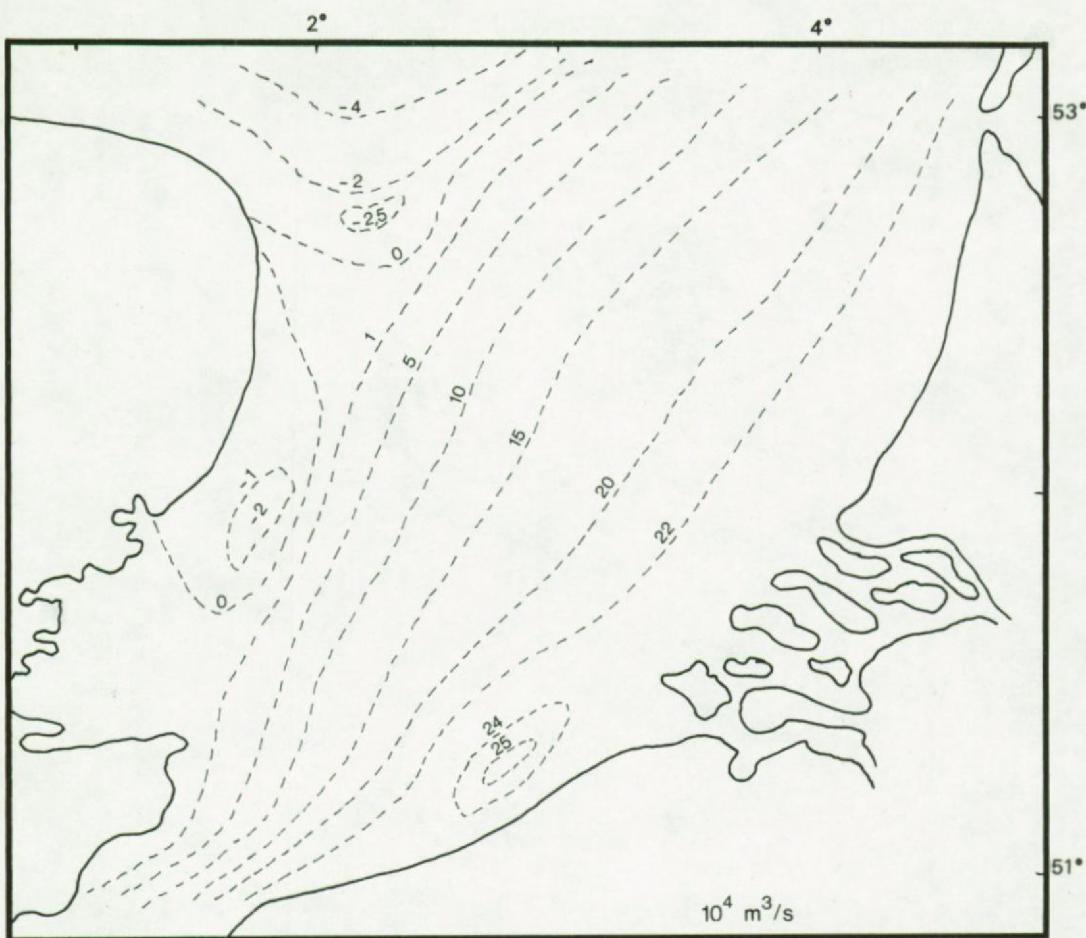


fig. 3.1.

Circulation résiduelle dans le Southern Bight calculée par le modèle des équations résiduelles.
[Lignes de courant $\psi = \text{Cte}$ (en $10^4 \text{ m}^3/\text{s}$)]. [Nihoul et Rondy (1975)].

généralement observée sur le Groenland y a été remplacée, à partir de 1970, par une anomalie de basse pression. En conséquence, les vents sur l'Atlantique Nord, habituellement du nord-est, se sont renversés et sont passés à l'ouest et au sud-ouest. Il y eut donc un renforcement des courants résiduels dans la Manche et un apport plus important d'eaux salées à travers le Pas de Calais. A cet égard, il est intéressant de noter que les caractéristiques locales d'un écosystème côtier sont d'une certaine façon liées à des phénomènes océanographiques et climatologiques se passant à grande échelle spatiale.

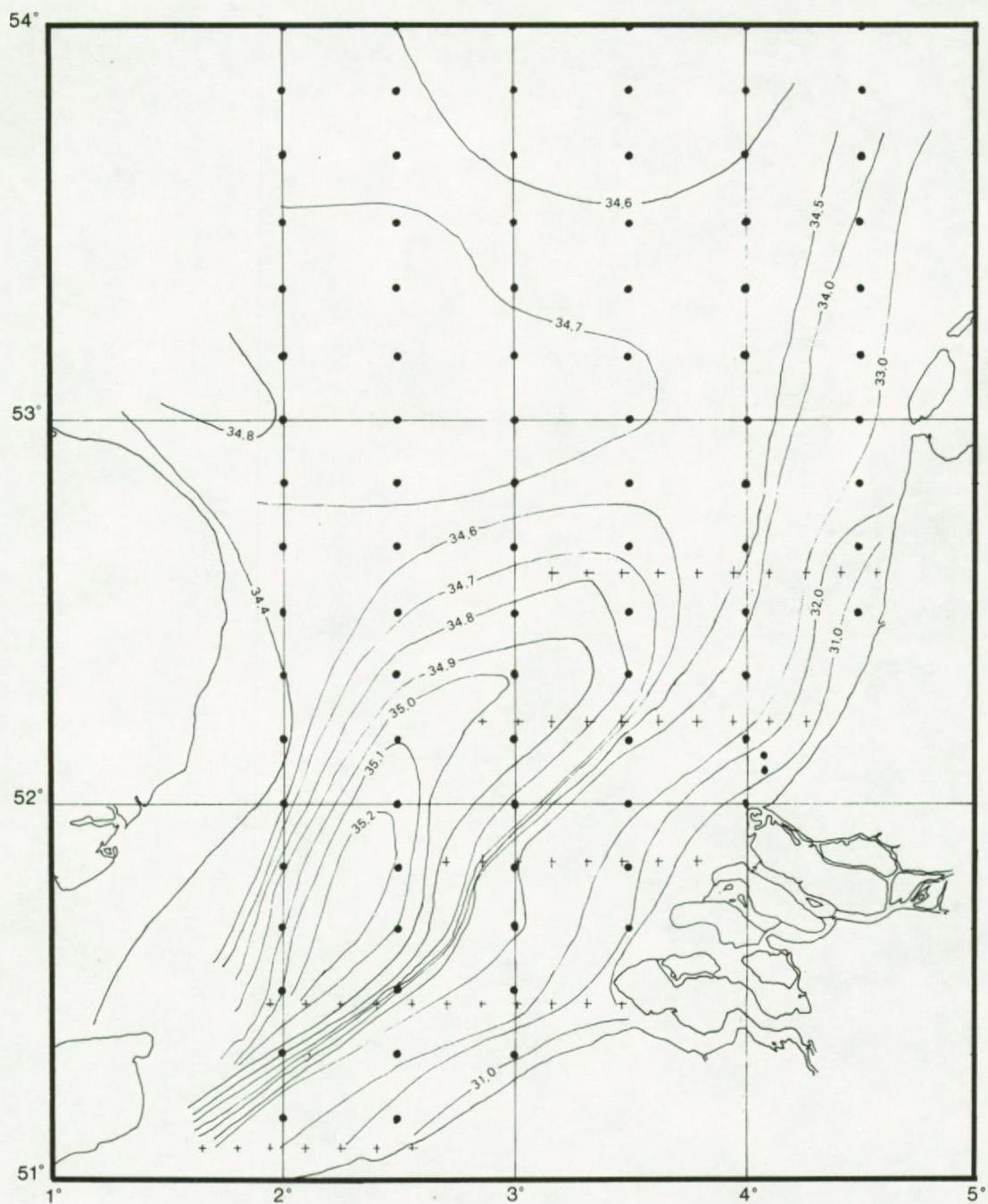


fig. 3.2.

Distribution de la salinité dans la baie sud de la mer du Nord au cours de JONSDAP 1976
(+ : du 22 au 29 mars 1976, • : du 10 au 12 avril 1976)

Dans la baie sud de la mer du Nord, le Rhin et la Meuse d'une part et l'Escaut d'autre part fournissent un apport en eaux douces de l'ordre respectivement de $80 \text{ km}^3/\text{an}$ et de $3,3 \text{ km}^3/\text{an}$ [Van Bennekom *et al.* (1975)]. Aussi peut-on y distinguer au moins trois types d'eaux :

- le premier est un type d'eaux nettement océaniques, en provenance de la Manche et dont la salinité est supérieure à 35 % ;
- le deuxième concerne des eaux côtières directement sous l'influence des apports telluriques et dont la salinité varie de 28 à 33 % ;
- le troisième est un mélange d'eaux océaniques et d'origine tellurique dont la salinité varie de 33 à 35 % .

Les zones qui font l'objet de la présente étude contiennent des eaux des deuxièmes et troisième types et seront appelées par la suite, respectivement "zone côtière" et "zone du large".

Si l'on accepte que ces différents types d'eaux soient délimitées par des isohalines déterminées, des cartes de salinité telles que celle (figure 3.2) dressée par la Belgique dans le cadre de l'exercice INOUT du *Joint North Sea Data Acquisition Programme* (JONSDAP) 1976 permettent de définir leur extension géographique respective.

D'autre part, comme la zone côtière est plus riche en sels dissous et plus chargées en matières en suspension que la zone du large, il est logique d'observer certaines différences dans les activités biologiques dont chacune de ces deux zones est le siège.

2.- Cycles du carbone et de l'azote

De 1971 à 1975, dans le cadre du Programme National R-D sur l'Environnement — Projet Mer, la moitié est de la partie sud de la mer du Nord a été le site privilégié d'une acquisition intensive de données d'océanographie physique, chimique et biologique concernant tant la colonne d'eau que la couche supérieure des sédiments. La figure 3.3 montre la distribution géographique des stations de mesures qui ont fait l'objet d'un échantillonnage régulier au cours de cette période.

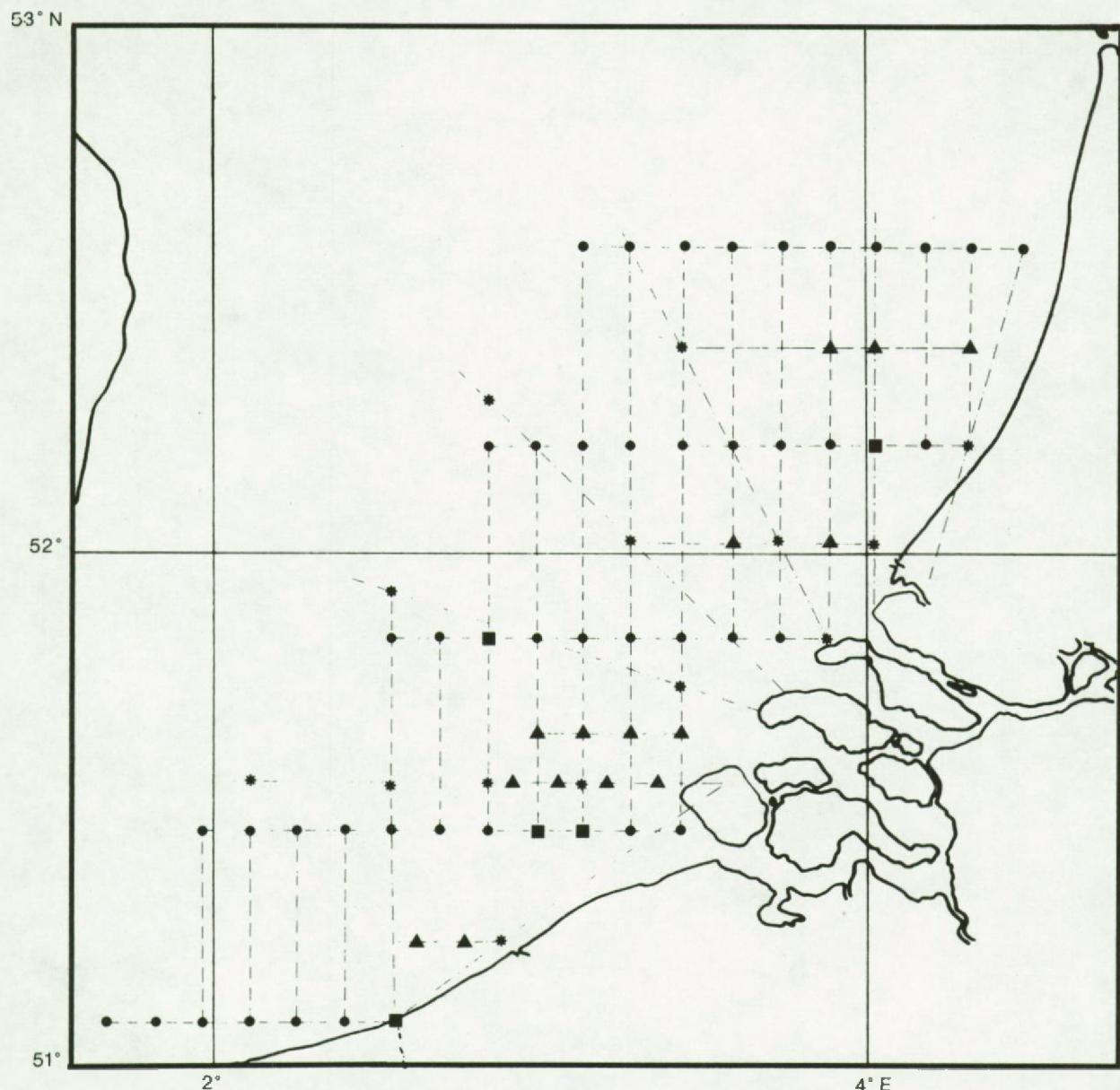


fig. 3.3.

Réseau des stations d'échantillonnages effectués régulièrement (1971-1975)
au cours du Programme National R-D sur l'Environnement - Projet Mer.

Les résultats relatifs plus particulièrement à la dynamique des éléments biogènes ont été exposés en détail dans le volume 8 du *Rapport final* du Projet Mer édité par Nihoul et Polk (1977). Ces informations ont fait l'objet d'une synthèse qui a permis de fournir des valeurs caractéristiques des moyennes annuelles pour les compartiments biologiques majeurs et pour les principales activités qui les interconnectent et assurent les translocations de matières entre eux.

Le produit final de cette synthèse consiste en des cycles de carbone (figures 3.4a et 3.4b) et d'azote (figures 3.5a et 3.5b) établis respectivement pour la zone côtière belge et pour une zone du large typique de la baie sud de la mer du Nord et caractéristique d'un écosystème en mer ouverte.

Si l'on compare les cycles relatifs à ces deux zones différentes, on doit constater que leurs écométabolismes ne sont pas radicalement différents. Toutefois, si l'on veut bien accorder une confiance particulière aux déterminations des flux d'azote dissous des sédiments vers la colonne d'eau, il faut constater que ce flux est pratiquement deux fois plus grand dans la zone côtière que dans la zone du large. Si l'on admet que le stock d'azote dans les sédiments est stationnaire, il faut justifier, pour cette zone côtière, un flux de sédimentation plus important.

Comme, d'une part, l'apport des matières organiques d'origine tellurique, réparti sur la surface de la zone côtière, est relativement peu important ($1 \text{ g N/m}^2.\text{an}$) et que, d'autre part, les contributions des pelettes fécales (*fecal pellets*) du zooplancton sont comparables dans les deux zones, il faut tenir compte d'un flux de "mortalité-sédimentation" phytoplanctonique plus important en zone côtière.

De plus, comme le terme de broutage du zooplancton est du même ordre de grandeur dans les deux zones, le rapport (production primaire particulière)/broutage qui peut être considéré comme un indice du degré de l'eutrophisation d'un écosystème donné est évidemment plus grand en zone côtière qu'au large.

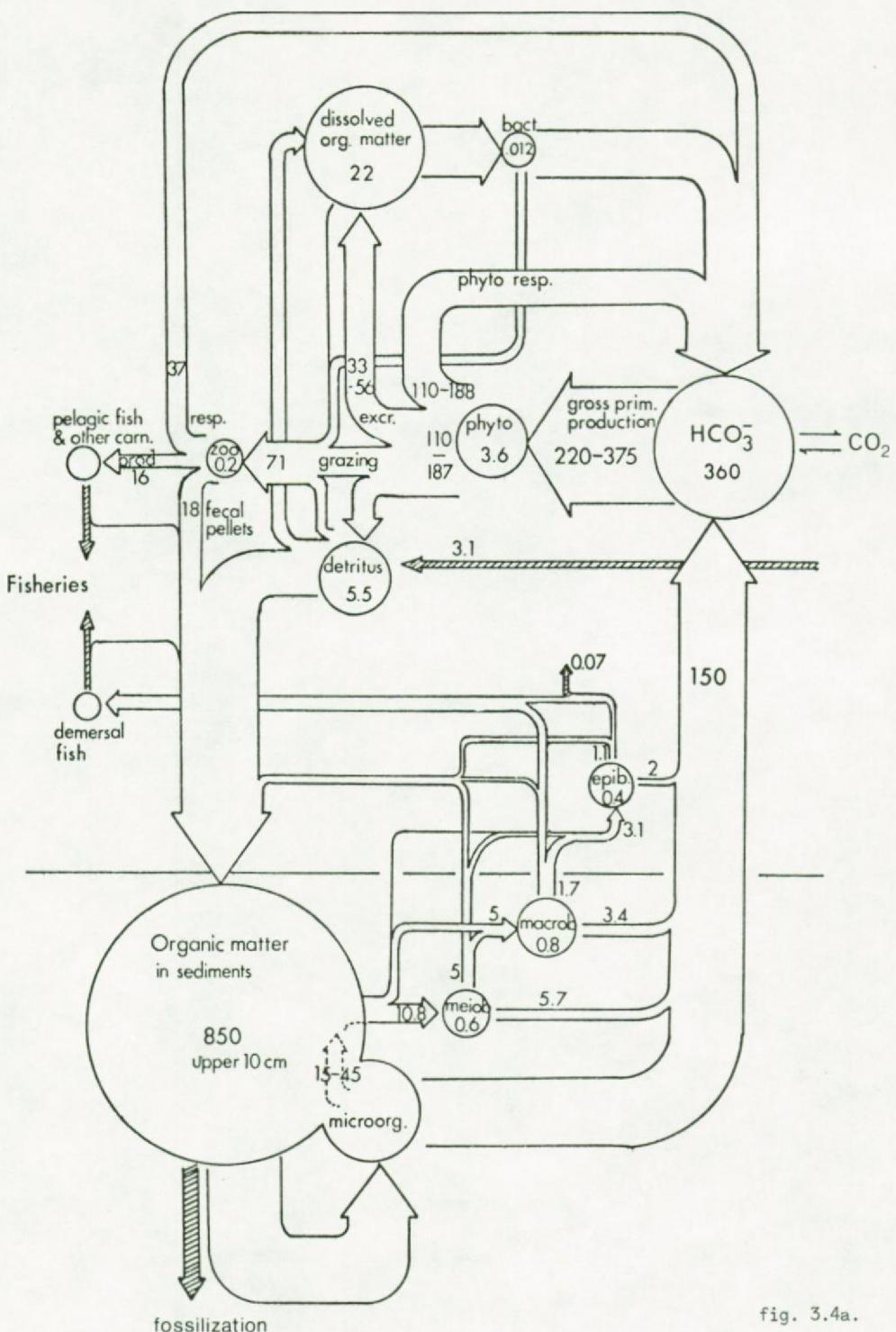


fig. 3.4a.

Zone côtière
Stocks en g C/m².
Translocations en g C/m².an.
[Nihoul et Polk, ed. (1977)].

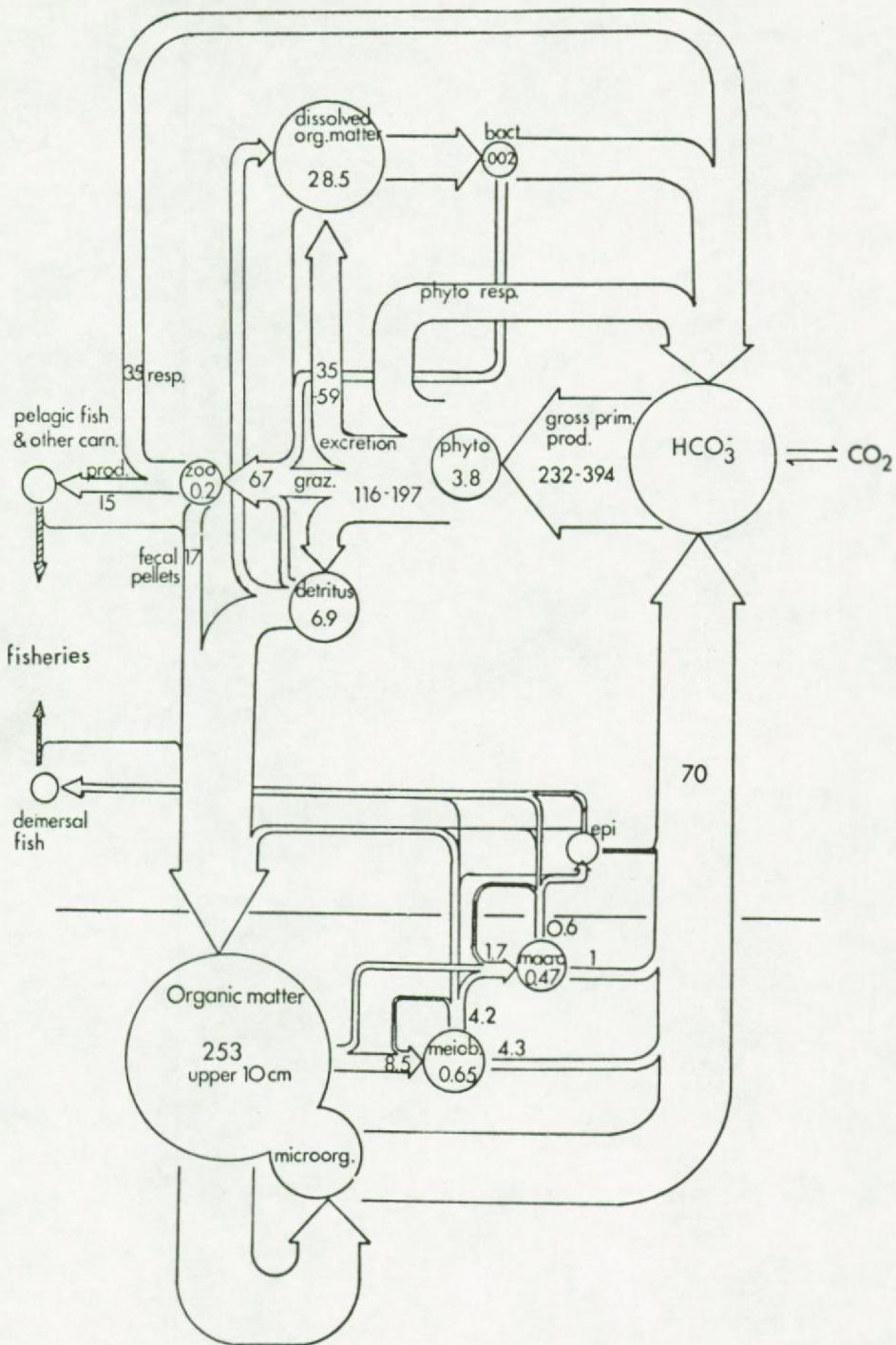


fig. 3.4b.

Zone du large.
Stocks en g C/m².
Translocations en g C/m².an.
[Nihoul et Polk, ed. (1977)].

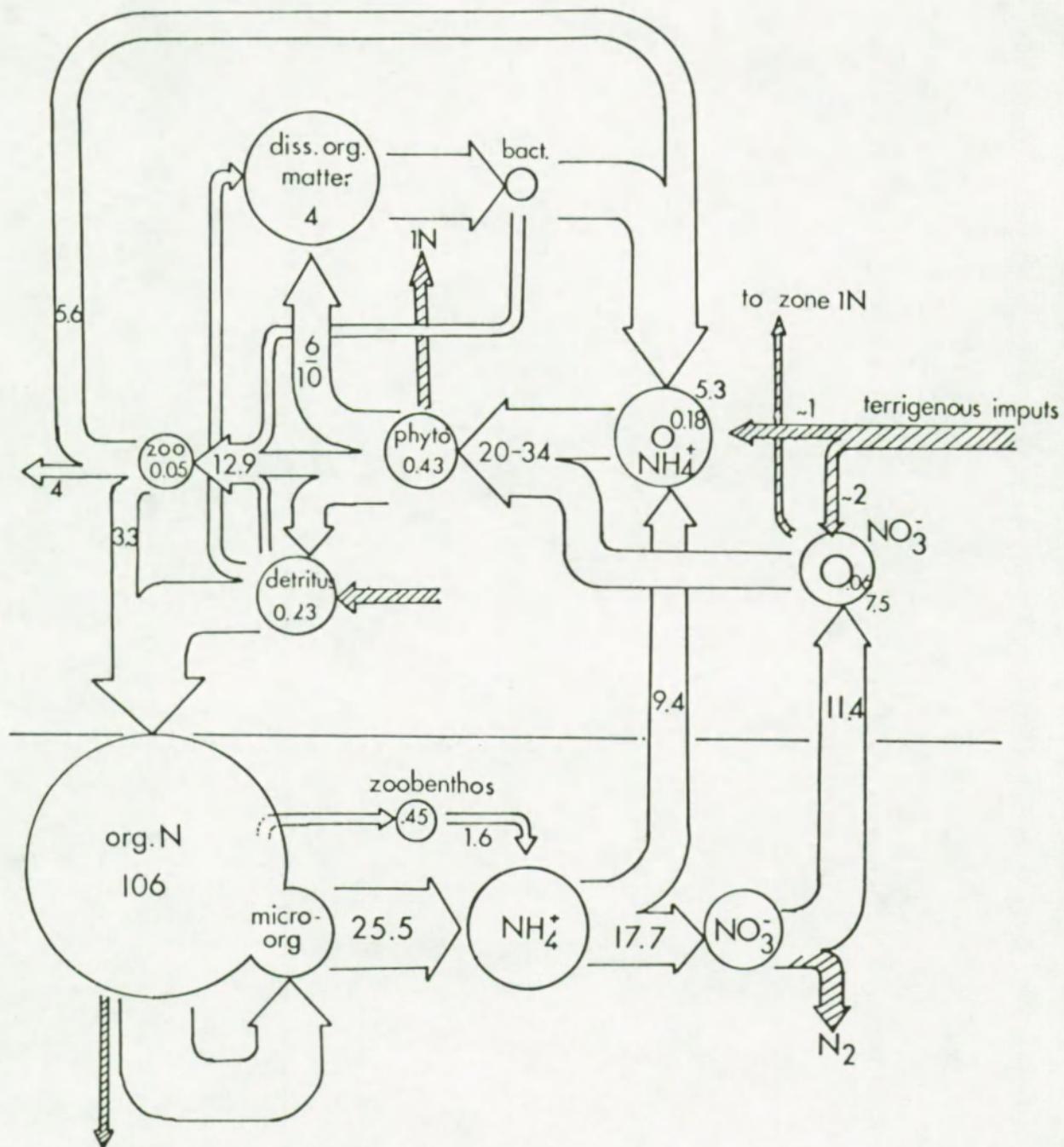


fig. 3.5a.

Zone côtière.
Stocks en g N/m².
Translocations en g N/m².an.
[Nihoul et Polk, ed. (1977)].

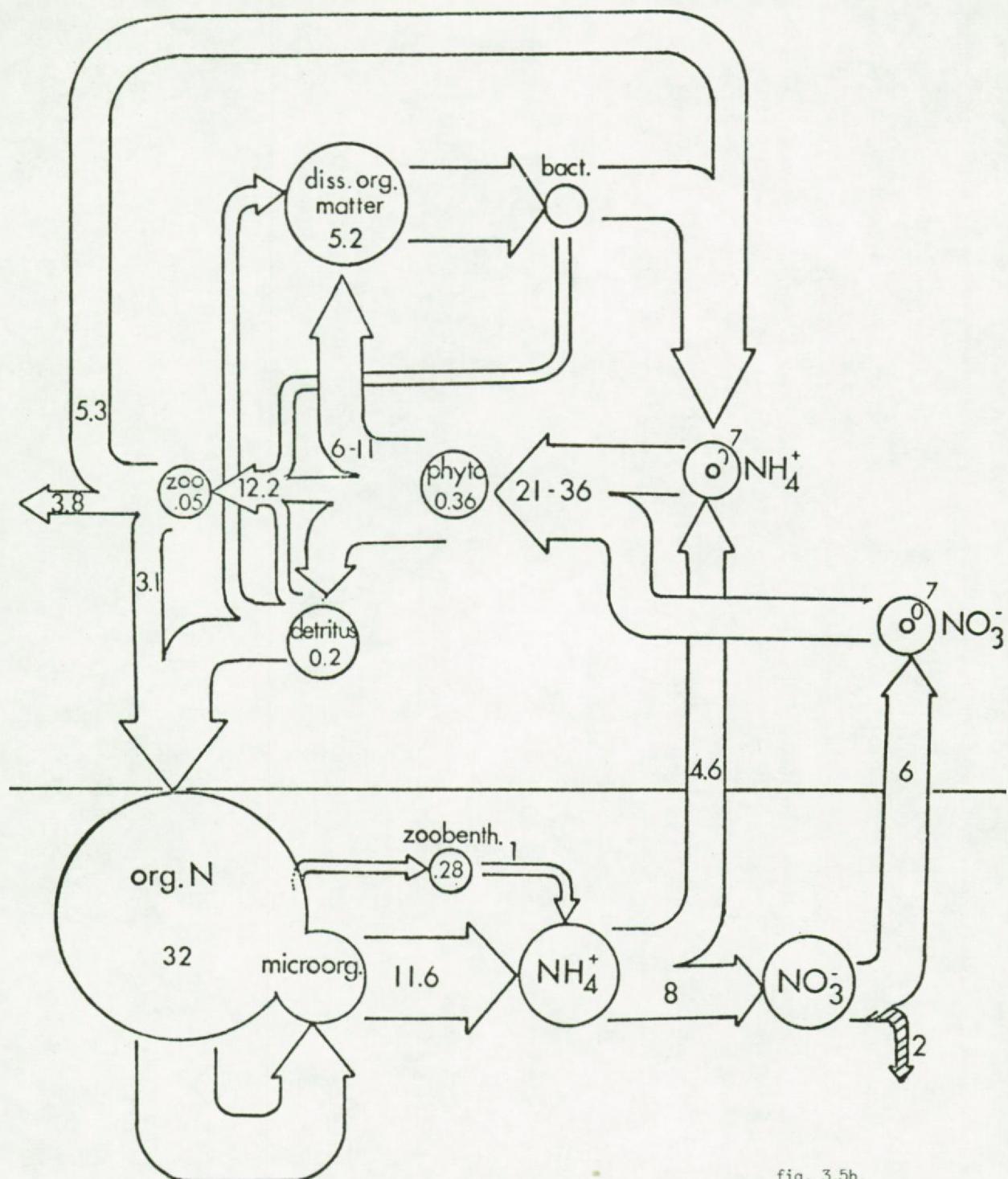


fig. 3.5b.

Zone du large.
Stocks en g N/m².
Translocations en g N/m².an.
[Nihoul et Polk, ed. (1977)].

Il est intéressant de mettre en regard la figure 3.4b et le cycle du carbone (figure 3.6) établi, pour l'ensemble de la mer du Nord, par Steele (1974) qui, pour le fixer, est parti de l'autre bout de la chaîne alimentaire, c'est-à-dire sur la base des stocks disponibles de poissons pélagiques et démersaux estimés par les experts du Conseil International pour l'Exploration de la Mer (CIEM). On peut voir que la plupart des flux représentés dans ces deux figures sont très comparables. Toutefois, Steele estime que, pour toute la mer du Nord, la totalité de la production primaire particulière est consommée par le zooplancton, ce qui signifie que l'indice d'eutrophisation mentionné plus haut vaut 1, sa valeur minimale.

Les figures 3.4 et 3.5 représentent un immense travail expérimental et sont une étape préliminaire indispensable à la modélisation. Néanmoins, on doit évoquer certains problèmes qui se posent dans l'établissement de pareils cycles de nutriments et qui constituent une réelle limitation pour l'analyse de l'écosystème considéré. Ainsi, par exemple,

- toutes les activités biologiques n'ont pas fait l'objet de déterminations expérimentales. Seules ont été mesurées la production primaire, le brouillage et la respiration du zooplancton, la respiration planctonique totale (dont les résultats ne sont pas repris dans les figures 3.4 et 3.5, *cf.*, à ce sujet, la discussion au paragraphe 3 du présent chapitre) et la diffusion d'azote à partir des sédiments. Et même pour le flux essentiel de production primaire, seule la fraction particulaire est mesurée tandis que la fraction dissoute est évaluée empiriquement à un pourcentage donné de la fraction particulaire. Aussi, quand on détermine un cycle annuel "stationnaire" d'un élément, on évalue les flux non mesurés de telle façon que, entre autres choses, les sommes des flux entrants et sortants soient égales. Dans ces conditions, il est toujours possible de masquer les erreurs dans les flux mesurés par une estimation appropriée des flux non mesurés;
- tous les stocks (variables d'état) et les activités biologiques qui sont effectivement mesurés ne sont pas exprimés — pour des raisons de possibilités techniques — dans les mêmes unités. Aussi, le simple fait d'exprimer toutes les valeurs en g C/m² et en g C/m².an force le

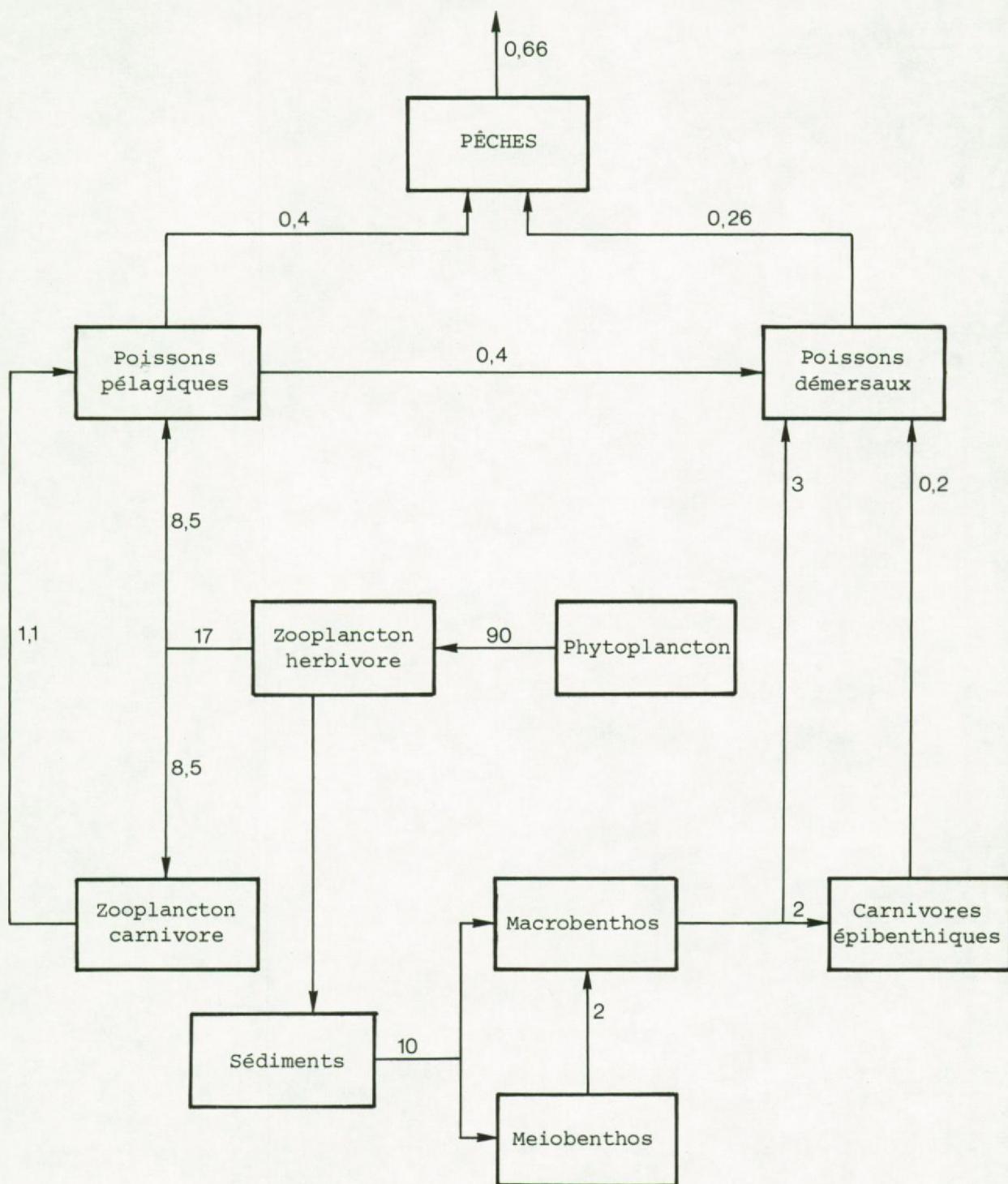


fig. 3.6.

Cycle du carbone pour l'ensemble de la mer du Nord (en g C/m².an).
[D'après Steele (1974)].

modélisateur à accepter un certain nombre d'hypothèses simplificatrices qui biaissent encore l'information disponible.

Ainsi, par exemple, la productivité primaire *optimum* se calcule à partir de la production *optimum* exprimée en mg C/m³.h et de la concentration en chlorophylle *a* active prise comme index de la biomasse du phytoplancton. La conversion en carbone se fait habituellement par l'égalité

$$1 \text{ mg C} = 45 \text{ mg Chl. } a .$$

Mais la réalité est certainement moins simple et le rapport C/Chl. *a* peut peut varier de 15 à 120. En effet, les conditions de croissance influencent fortement le comportement physiologique des cellules phytoplanctoniques et se traduisent par des variations dans la teneur en chlorophylle et dans la composition en métabolites.

Aussi, les rapports C/Chl. *a*, N/Chl. *a* et C/N (*cf.* tableau 3.1) et leurs variations saisonnières pourraient être indicateurs de la façon dont les facteurs extérieurs, principalement les nutriments, agissent sur le phytoplancton.

Tableau 3.1

Rapports N/Chl, C/Chl et C/N caractéristiques du phytoplancton pour différents milieux marins

Ecosystème	g C/g Chl. <i>a</i>	g N/g Chl. <i>a</i>	g C/g N	Références
Upwelling nord-ouest africain Centre de l'Atlantique Nord		5,5 39,5		Packard et Dortch (1975)
Ouest de l'Atlantique Nord	35	4,2	janvier 12,5 avril 5,3	Menzel et Ryther (1964)
Mer du Nord				
• Large d'Aberdeen	Hiver 213 Automne 47			Steele et Baird (1965)
• Baie sud (zone côtière belge)	Printemps 31 Eté 57 Automne 49 Hiver 90	4,4 5,4 5,6 13	7 10,5 8,8 7	Lancelot-Van Beveren (1979)

Les valeurs caractéristiques de ces rapports pour la zone côtière, du même ordre de grandeur que ceux d'un *upwelling*, et leurs variation saisonnière peu importantes suggèrent que cette zone est riche en nutriments toute l'année et que sa population est homogène.

Pour la zone du large, ces rapports illustrent une succession normale d'événements N/Chl.*a* et C/Chl.*a* élevés en période non favorable à la croissance phytoplanctonique, diminuant avec l'augmentation de l'activité photosynthétique lors de la "floraison" printanière.

3.- Recyclage de la matière organique dissoute

Les cycles de carbone donnés aux figures 3.4 posent cependant un problème majeur car il y a une apparente incompatibilité, notée par Joiris (1977), entre les déterminations de production et de recyclage de matières organiques.

En effet, dans la zone côtière, la production primaire brute est évaluée de 220 à 375 g C/m².an, tandis que la dégradation de la matière organique dissoute est estimée à environ 4 500 g C/m².an et l'on comprend mal comment un écosystème pourrait recycler de dix à vingt fois plus que ce qu'il produit.

Il était donc nécessaire de chercher quelles corrections devaient être apportées aux déterminations soit de la production primaire, soit du recyclage de la matière organique. Comme la production primaire a fait l'objet d'une méthodologie expérimentale approuvée internationalement et de nombreuses mesures de routine dans toutes les mers du monde, les chiffres proposés pour cette translocation dans la baie sud de la mer du Nord ont bénéficié d'un *a priori* favorable et les investigations se sont plutôt orientées vers les estimations des termes de recyclage.

Ainsi, Joiris (1977) a développé un certain nombre d'arguments tendant à justifier cette valeur élevée du flux de recyclage de la matière organique dissoute. Après avoir examiné la qualité et la précision des méthodes expérimentales qu'il utilise, il fait remarquer, entre autres choses, que le stock de matières organiques dissoutes estimé à 22 g C/m² est compatible avec la valeur qu'il donne pour leur flux de recyclage.

Ceci correspond à un temps de *turn-over* de la matière organique dissoute de l'ordre de 1,8 jour qui peut être considéré comme assez caractéristique d'une situation de mer côtière. Malheureusement, cet argument n'est pas spécialement convaincant car ces deux estimations de stock et de flux de matière organique dissoute sont extraites d'une expérience unique de DBO.

Cette valeur énorme de ce flux de recyclage reste difficilement explicable pour différentes raisons. D'abord, on observe, quasi en permanence et même dans la zone côtière, un surplus net de production d'oxygène dissous. Si ceci peut s'expliquer par des apports d'eaux froides saturées en oxygène ou par l'efficacité des échanges à l'interface air-mer, cela semble indiquer aussi que la production primaire l'emporte sur la dégradation de la matière organique dissoute. Ensuite, si l'on croit que l'estimation de la production primaire brute est erronée et si l'on veut justifier malgré tout cette valeur du flux de recyclage, on doit admettre que

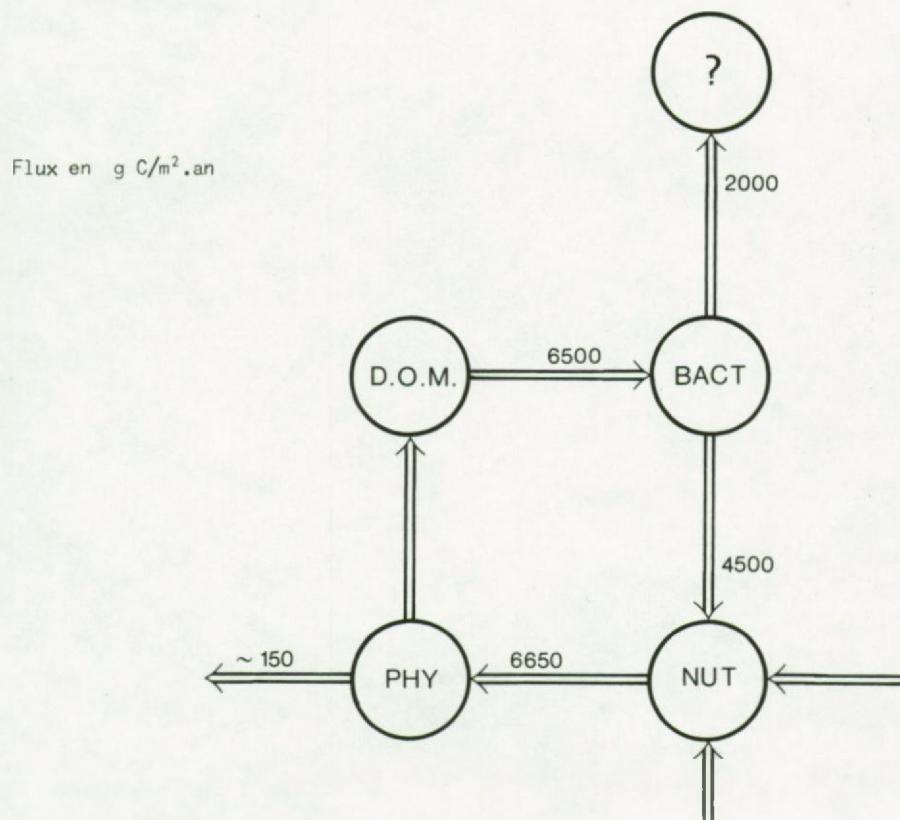


fig. 3.7.

le cycle du carbone est celui donné à la figure 3.7 où l'on a tenu compte d'un rendement de 30 % pour la production des bactéries hétérotrophes. Cette figure 3.7 n'est pas réaliste car on peut difficilement concevoir que la fraction dissoute de la production phytoplanctonique soit plus de quarante fois supérieure à la fraction particulaire et que la production particulaire bactérienne — dont on imagine mal le devenir dans la chaîne alimentaire — soit plus de dix fois supérieure à la production particulaire phytoplanctonique.

Il faut maintenant tenter d'expliquer cette incompatibilité. D'une part, on peut dire que la façon d'intégrer dans le temps et l'espace le flux de régénération des matières organiques dissoutes est sommaire. Ceci peut expliquer pourquoi l'on cite des rapports recyclage / production variant 2, 10 ou 100 [Joiris (1977)] respectivement pour la bassin de Chasse d'Ostende, la mer du Nord et l'océan profond; d'autant mieux que l'intégration de la production primaire est effectuée avec une relative sophistication. D'ailleurs, dans Nihoul et Polk (1977), on admet que, si l'on prend des hypothèses minimales extrêmes pour l'intégration du flux de régénération, on obtient une valeur de $67 \text{ g C/m}^2.\text{an}$. Celle-ci — bien que n'ayant pas été retenue par Joiris (1977) — se rapproche fortement de celle de l'excrétion du phytoplancton évaluée dans la figure 3.4a. D'autre part, on peut se demander si les mesures de DBO sont indicatrices du stock des matières organiques dissoutes qui jouent effectivement un rôle dans le cycle des éléments biogènes dans la phase pélagique. En effet, il apparaît [Billen (1978)] que le fonds de matière organique directement utilisable par les bactéries est essentiellement contenu dans l'ensemble des petites molécules de faible poids moléculaire (< 400) de la fraction chimiquement spécifiable de la matière organique dissoute. Dawson (1976) estime que la concentration de ces petites molécules dans les eaux de la mer du Nord est, au maximum, de l'ordre de $0,08 \text{ g C/m}^3$. Si l'on compare ce chiffre avec les estimations du flux de régénération basées sur les évaluations de la production primaire, on déduit un temps de *turn-over* de quelques jours, ce qui est tout-à-fait acceptable.

4.- Intérêt de l'azote, défini comme nutriment limitant

Quand on établit le modèle mathématique d'un écosystème, il y a un intérêt évident à exprimer toutes les variables dans la même unité.

La teneur en azote est régulièrement choisie comme unité de base, pour deux raisons principales. D'abord, l'azote est plus intéressant que le carbone car il est lié à la teneur en protéines dont la distribution en acides aminés diffère peu d'une espèce planctonique à l'autre quand elles grandissent dans des conditions similaires et qu'ensuite elles sont incorporées dans les tissus du zooplancton et des poissons. D'autre part, ces protéines, plus rapidement détruites que les lipides et les hydrates de carbone, constituent un meilleur indicateur du *turn-over* de la matière organique.

De plus, l'azote semble être plus limitant que la silice et que le phosphore dans l'interaction fondamentale de la photosynthèse. A cet égard, la définition du nutriment limitant mérite une discussion quelque peu détaillée.

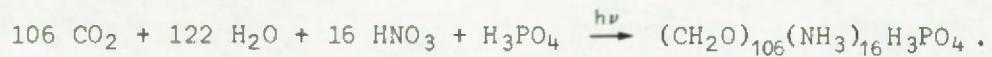
Dans l'expression de la production de matières organiques phytoplanctoniques à partir de substances inorganiques dissoutes, il est nécessaire de pouvoir définir le nutriment dont la vitesse de consommation est la plus faible et qui, de ce fait, commande cette interaction biochimique. Considérons le cas de l'azote et du phosphore d'abord, celui de la silice ensuite.

4.1.- Cas de l'azote et du phosphore

Pour déterminer quel est le nutriment limitant, il est possible d'envisager deux méthodes, l'une stoechiométrique, l'autre cinétique.

Ⓐ Méthode stoechiométrique

On peut admettre que, pour une population phytoplanctonique standard, la photosynthèse peut être représentée par une réaction chimique du type [Richards (1965)] :



Le rapport chimique entre l'azote et le phosphore dans une cellule phytoplanctonique est de 16 : 1 . Celle-ci exige, pour sa constitution, 16 fois plus d'atomes d'azote que de phosphore. Si, dans la phase dissoute, le rapport atomique entre l'azote et le phosphore est inférieur à 16 , l'azote de cette phase sera épuisé en premier lieu, l'azote sera donc l'élément limitant.

L'azote est plus limitant que le phosphore pour

$$\{N/P\}_{\text{eau}} < 16 \quad \text{en atomes}$$

ou $\{N/P\}_{\text{eau}} < 7,22 \quad \text{en poids.}$

On peut alors diviser l'espace d'état (N,P) en deux zones distinctes dans lesquelles le nutriment limitant est soit l'azote, soit le phosphore (figure 3.8a).

Bien que, précédemment, il ait été souvent employé pour fixer le nutriment limitant, ce test stoechiométrique est d'application restreinte et n'est valable que potentiellement, après un temps suffisamment long pour que le stock des nutriments disponibles au départ soit épuisé, ceci en négligeant les modifications des conditions du milieu et, plus particulièrement, les apports de nutriments recyclés. Néanmoins, les considérations sur le rapport $\{N/P\}_{\text{phytoplankton}}$ présentent certains intérêts qui seront repris dans le paragraphe suivant.

④ Méthode cinétique

On admet que les vitesses de consommation de N et de P par le phytoplancton se comportent suivant les lois de Michaelis-Menten du type

$$\frac{N}{K_N + N} \quad \text{et} \quad \frac{P}{K_P + P} \cdot$$

Si $N \sim 10 K_N$, on peut supposer, en première approximation, que le taux d'assimilation de N est pratiquement à son niveau maximum et que N , qui ne commande donc pas la réaction de photosynthèse, n'est donc pas un facteur limitant.

On peut faire le même raisonnement pour le phosphore et, dès lors, diviser l'espace d'état (N,P) en quatre zones distinctes (figure 3.8b) :

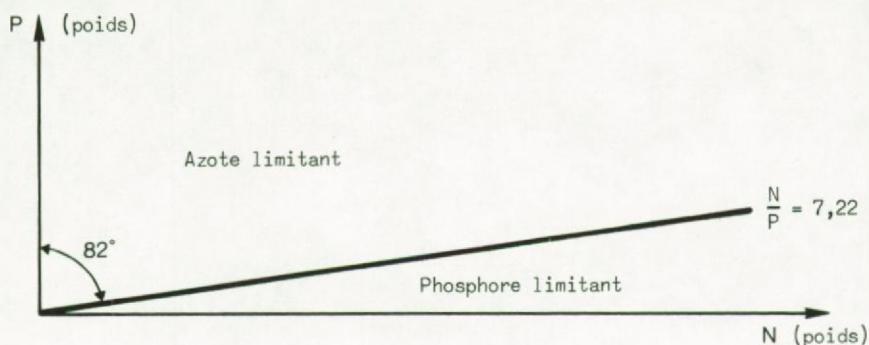


fig. 3.8a.

Méthode stœchiométrique

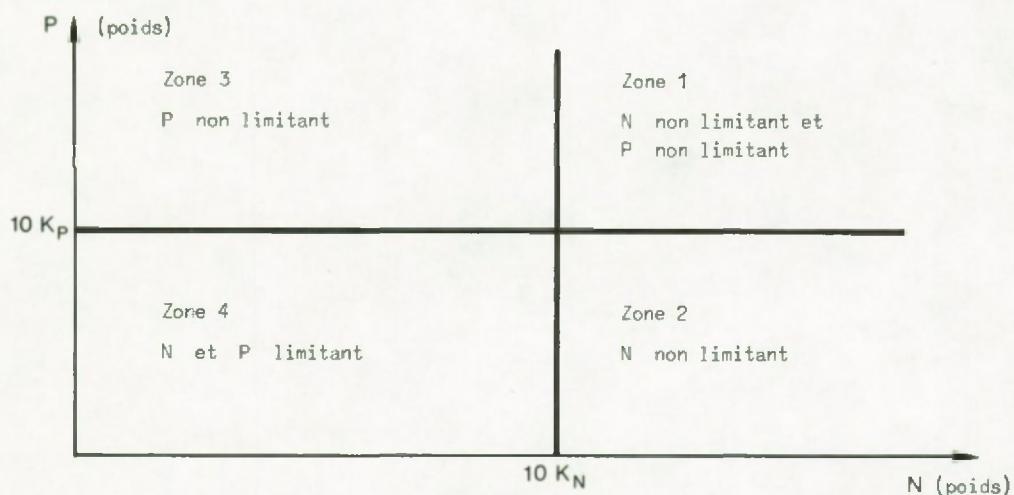


fig. 3.8b.

Méthode cinétique

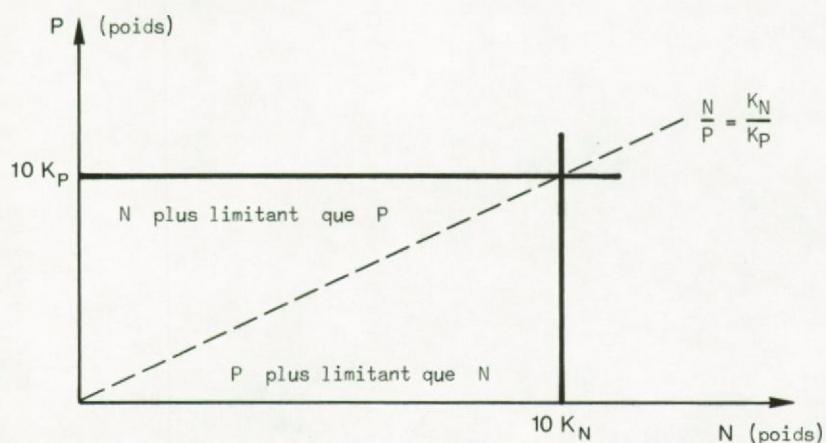


fig. 3.8c.

Méthode cinétique

- zone 1 où ni N ni P ne sont limitants,
- zone 2 où N seul est non limitant,
- zone 3 où P seul est limitant,
- zone 4 où N et P sont limitants.

Dans la zone 4, il faut maintenant définir lequel des deux nutriments N et P est le plus limitant. Pour cela, il suffit de comparer leur vitesse respective d'assimilation : ainsi, l'azote est plus limitant que le phosphore si

$$\frac{N}{K_N + N} < \frac{P}{K_P + P}$$

c'est-à-dire si

$$\{N/P\}_{\text{eau}} < \frac{K_N}{K_P} *.$$

La zone 4 peut donc être divisée (figure 3.8c) par la droite

$$\frac{N}{P} = \frac{K_N}{K_P}$$

au-dessus de laquelle l'azote est plus limitant que le phosphore et en dessous de laquelle c'est l'inverse qui se produit. Pour que cette détermination de nutriment "plus limitant" soit possible, il faut pouvoir affecter des valeurs vraisemblables aux constantes de demi-saturation**. La détermination de la constante de demi-saturation de la cinétique d'assimilation de l'azote a fait l'objet de nombreuses expériences tant *in vitro* qu'*in situ* et Di Toro *et al.* (1971) notent que les valeurs fournies à l'issue de celle-ci varient de 0,0015 à 0,15 g N/m³.

Le tableau 3.2 reprend quelques valeurs de K_N relatives à des populations naturelles constituées de plusieurs espèces différentes caractéristiques de biotopes eutrophiques et tempérés. Ces valeurs ont été soit déterminées expérimentalement, soit utilisées dans des modèles

* On voit que, dans la méthode stoechiométrique, le rapport {N/P} dans la phase dissoute est comparé au même rapport dans la phase phytoplanctonique tandis que, dans la méthode cinétique, il est comparé à celui des constantes de demi-saturation.

** A cet égard, admettre que toutes les constantes de demi-saturation (pour l'azote, le phosphore, la silice), exprimées en µg at/l, sont de l'ordre de l'unité doit être considéré comme un moyen mnémotechnique de fournir une appréciation très grossière.

Tableau 3.2

Constantes de demi-saturation de la consommation d'azote
par des communautés phytoplanctoniques eutrophiques

Valeur de K_N (g N/m ³)	Ecosystème	Références
0,025	Sacramento Delta	O'Connor <i>et al.</i> (1973)
0,005	Western Gulf of St-Lawrence	Buckingham (1973)
0,024	Fraser River Plume	de Lange Boom <i>et al.</i> (1973)
0,014	—	Mac Isaac <i>et al.</i> (1969)
0,014 - 0,021	Narragansett Bay	Kremer et Nixon (1978)
0,021	Upwelling péruvien	Walsh (1975)
0,006	Mer Baltique	Sjöberg et Wilmot (1977)
0,020	Zone côtière de la baie sud de la mer du Nord	Pichot et Runfola (1976)

mathématiques tenant compte de l'interaction de photosynthèse. Il apparaît qu'une valeur de l'ordre de 0,02 g N/m³ est bien adaptée aux zones côtières de la baie sud de la mer du Nord.

Il existe beaucoup moins d'informations sur la constante de demi-saturation relative au phosphore. Si Di Toro *et al.* (1971) estiment que cette constante peut varier entre 0,006 et 0,025 g P/m³, il apparaît que les valeurs effectivement utilisées pour simuler des écosystèmes eutrophiques sont, par exemple, 0,006 g P/m³ [Riley (1965)], 0,008 g P/m³ [Walsh (1975)], 0,0015 g P/m³ [Kremer *et al.* (1978)], 0,005 g P/m³ [Di Toro (1977)], etc. Pour la baie sud de la mer du Nord, il semble qu'une constante de l'ordre de 0,005 g P/m³ peut être admise.

On voit donc que, pour cet écosystème, l'azote est plus limitant que le phosphore si

$$\{N/P\}_{eau} < \frac{K_N}{K_P} \approx \frac{0,02}{0,005} = 4 .$$

Il est particulièrement intéressant de remarquer que la droite qui, dans l'espace d'état (N,P), sépare les deux zones où l'azote et le phosphore sont respectivement plus limitants est inclinée de 14° sur l'horizontale lorsqu'on la détermine par la méthode cinétique; elle est très voisine de celle fournie par la méthode stoechiométrique dont l'inclinaison est de 8°.

Dans l'espace d'état (N, P) , les trajectoires des variables N et P peuvent donc traverser cinq zones distinctes où elles sont — ou ne sont pas — facteur limitant pour la photosynthèse. A partir de conditions initiales fixées et en régime établi, ces deux nutriments vont être consommés en fonction des exigences stoechiométriques des cellules phytoplanctoniques : ceci signifie que la pente initiale de ces trajectoires est égale à

$$\text{arcotg } \{N/P\}_{\text{phytoplankton}}.$$

Or, si la valeur standard de $\{N/P\}_{\text{phytoplankton}}$ est de 7,22 (en poids), il est bien connu que ce rapport peut varier considérablement et que ces variations dépendent notamment du stock des nutriments disponibles en phase dissoute. Ceci peut vouloir dire que, lorsqu'une trajectoire des variables N et P (en phase dissoute) entre dans une zone où l'un des deux nutriments devient limitant, il se produit un déplacement d'espèces dans la population phytoplanctonique — et donc une variation subséquente du rapport $\{N/P\}_{\text{phytoplankton}}$ —, de telle sorte qu'il y ait une prédominance des espèces phytoplanctoniques les plus aptes à assimiler le nutriment limitant. Ceci semble être confirmé par les expériences réalisées en laboratoire par Titman (1976).

Il est maintenant nécessaire de confronter ces considérations théoriques avec des données expérimentales. Si l'on prend les mesures d'azote et de phosphore dissous effectuées dans la zone côtière belge en 1977 [Mommaerts et Elskens (1978)], on peut voir à la figure 3.9 l'évolution saisonnière de leurs concentrations dans l'espace d'état (N, P) . On constate que, à la fin de l'automne et en hiver, les points sont situés dans la zone où ni N ni P ne sont limitants, mais que, pendant la période cruciale de la floraison printanière, ils se trouvent dans la zone où P seul n'est pas limitant.

4.2.- Cas de la silice

Il est tentant d'étendre à la silice les considérations faites au paragraphe précédent à propos du phosphore et de l'azote. Toutefois, dans ce cas, deux remarques s'imposent.

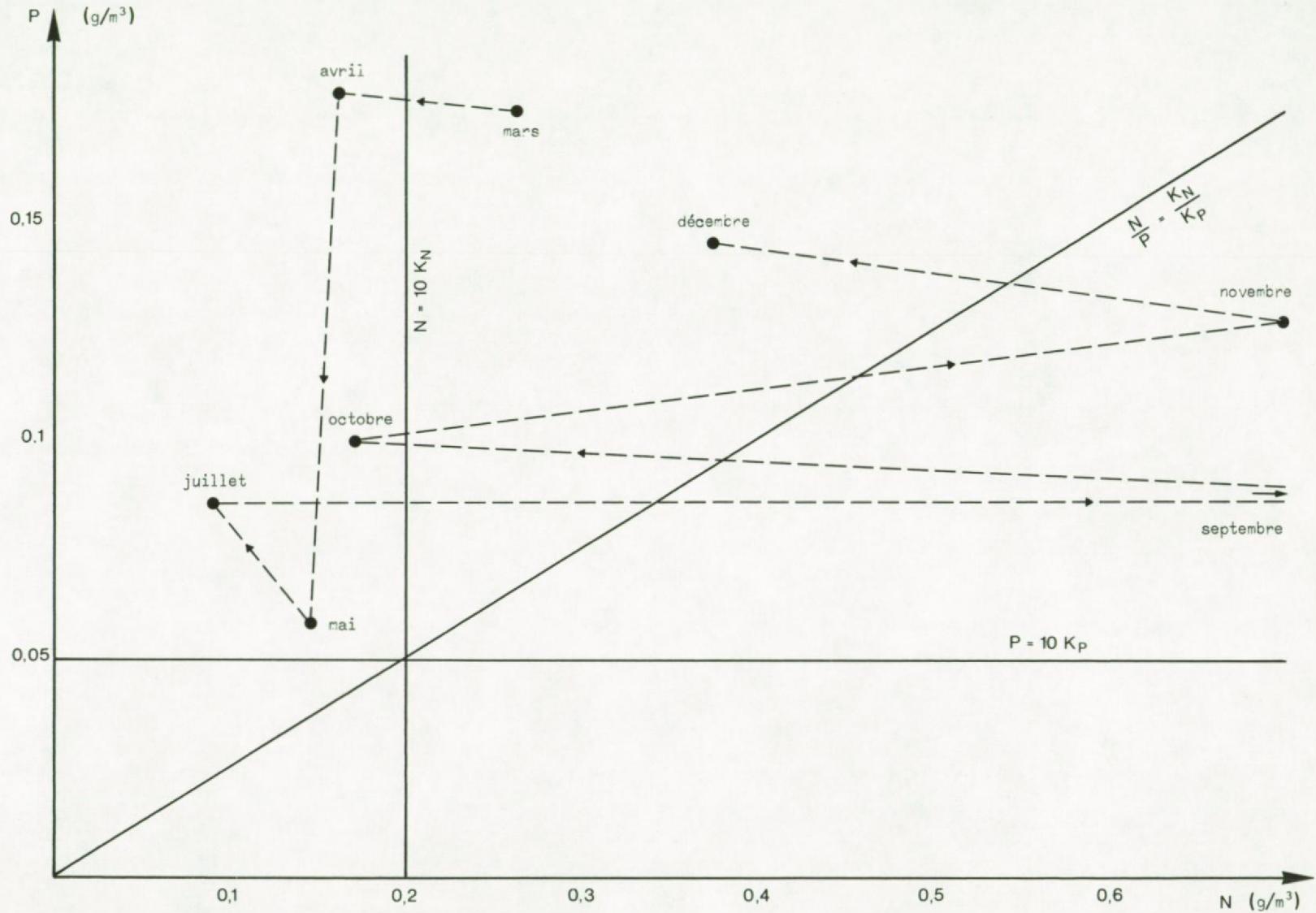


fig. 3.9.

En effet, d'une part, il existe beaucoup moins d'informations concernant la silice — tant sur la cinétique d'assimilation que sur la stoechiométrie des cellules phytoplanctoniques — si bien qu'une discussion précise est quasi impossible.

D'autre part, si toutes les espèces phytoplanctoniques sont consommatrices d'azote et de phosphore, seuls certains organismes tels que les diatomées incorporent la silice dissoute et la transforment en silice amorphe (opale) pour en constituer leur squelette.

En ce qui concerne les populations de diatomées côtières dans la baie sud de la mer du Nord, Van Bennekom *et al.* (1975) proposent les rapports stoechiométriques suivants :

$$\{\text{Si} : \text{N} : \text{P}\}_{\text{phytoplankton}}^{\text{atome}} = 22 : 16 : 1 .$$

Pour ces populations, la silice est plus limitante que l'azote et le phosphore si les rapports des concentrations de ces nutriments en phase dissoute respectent les inégalités suivantes :

$$\{\text{Si} : \text{N} : \text{P}\}_{\text{eau}}^{\text{poids}} < 19,87 : 7,22 : 1 .$$

Si l'on admet ces inégalités et compte tenu des mesures expérimentales rapportées par Mommaerts et Elskens (1978), il faut admettre avec Van Bennekom que les populations de diatomées dans les zones côtières de la mer du Nord sont effectivement limitées par la silice au cours de la floraison printanière.

Quant aux constantes de demi-saturation de la cinétique d'assimilation de la silice, les quelques valeurs trouvées dans la littérature varient de 10^{-1} g Si/m³ [Harrisson (1973)] à 10^{-3} g Si/m³ [Kremer et Nixon (1978)]. Sur cette base, la silice est le nutriment le plus limitant si le rapport des concentrations respectent les inégalités dont les bornes sont

$$\{\text{Si} : \text{N} : \text{P}\}_{\text{eau}}^{\text{poids}} < K_{\text{Si}}^{\text{max}} : K_{\text{N}} : K_{\text{P}} = 20,8 : 4 : 1$$

$$\text{et } < K_{\text{Si}}^{\text{min}} : K_{\text{N}} : K_{\text{P}} = 0,21 : 4 : 1 .$$

On voit que l'inégalité stoechiométrique proposée par Van Bennekom et al. (et donc les conclusions qui en découlent) n'est comparable qu'à la borne supérieure des inégalités basées sur les constantes de demi-saturation.

Il reste à clarifier la contribution apportée par les diatomées à la production primaire. Les estimations indiquent que 80 % de celle-ci est associée à l'activité des diatomées. Cependant, cette situation ne se présente pas en mer du Nord. En effet, on a pu mettre en évidence [Mommaerts (1973)] les activités spécifiques de deux sous-compartiments phytoplanctoniques séparés sur le critère de la taille :

- le netplancton ($> 25 \mu$), riche en diatomées, assez bien identifiables aux bacillarophycées silicifiées et à une forme coloniaire de chrysophycées;
- le nannoplancton ($< 25 \mu$), assez bien identifiable aux flagellates se répartissant entre plusieurs classes mais montrant souvent de grandes similitudes de comportement.

La productivité primaire, définie comme le rapport production primaire / biomasse phytoplanctonique, est d'autant plus grande que le rapport surface / volume des organismes est élevé. Aussi, la productivité du phytoplancton côtier relativement pauvre en nannoplancton et riche en diatomées est-elle plus faible que celle du phytoplancton du large, riche en nannoplancton, bien que la zone côtière soit beaucoup plus riche en éléments nutritifs dissous. Ceci peut cependant être infirmé, à l'occasion des floraisons printanières de diatomées le long des côtes.

C'est donc principalement la prédominance de la production nannoplanctonique par rapport à la production netplanctonique qui donne à la silice peu de caractères limitants. Il est possible d'autre part que ceci soit un phénomène propre à la baie sud de la mer du Nord pour les années 1970-1975. En effet, en analysant les résultats des mesures continues de plancton qui ont été effectuées par l'équipe de Colebrook [Colebrook (1960), (1972); Colebrook et Robinson (1964); Colebrook et al. (1978)] en mer du Nord entre 1948 et 1975, Gieskes et Kraay (1977) ont pu montrer que, pour les eaux côtières hollandaises, les populations de diatomées présentent, pour la période 1970-1975, une déviation standard négative par rapport à

leur valeur moyenne pour la période 1948-1975 tandis que, dans les mêmes intervalles de temps, les populations de flagellates présentent une déviation standard positive.

5.- Définition d'un cycle d'azote équilibré et compatible

Avant d'entreprendre la tâche de modélisation proprement dite, il faut encore définir un cycle d'azote équilibré et compatible. A partir de la figure 3.5a, on peut déduire, pour la zone côtière, le cycle *vraisemblable* donné à la figure 3.10, où l'on tient compte des remarques formulées dans les paragraphes précédents et où l'on se base essentiellement sur la valeur supérieure de la production primaire brute de $34 \text{ g N/m}^2.\text{an}$ et sur le flux de régénération d'azote dissous à partir des sédiments estimé à $20 \text{ g N/m}^2.\text{an}$.

La fraction dissoute de la production primaire représente environ 30 % de celle-ci. Les matières organiques dissoutes ainsi produites dont le stock est estimé à $0,15 \text{ g N/m}^2$ sont recyclées en nutriments dissous à raison de 60 % .

La production primaire particulaire ($24 \text{ g N/m}^2.\text{an}$) et le flux de biomasse bactérienne ($4 \text{ g N/m}^2.\text{an}$) constituent un stock de matières organiques particulières qui sont susceptibles d'être consommées par le zooplancton.

Ce zooplancton ne consomme cette nourriture disponible qu'à raison de $13 \text{ g N/m}^2.\text{an}$, ce qui n'est pas utilisé par les herbivores constitue les matières détritiques dont la fraction d'origine directement phytoplanctonique est évaluée à $0,24 \text{ g N/m}^2$. Elles finissent par sédimentier et sont en partie recyclées, à l'intervention des bactéries benthiques, en nutriments dissous diffusant vers la colonne d'eau, en partie consommées par les premiers maillons de la chaîne alimentaire benthique.

Le zooplancton est consommé par les niveaux trophiques supérieurs à raison de $4 \text{ g N/m}^2.\text{an}$. Son excrétion se fait sous forme dissoute et particulaire. La première, essentiellement constituée d'ammoniaque, est évaluée à $5 \text{ g N/m}^2.\text{an}$ et la seconde, les pelotes fécales qui sédimentent rapidement, à $4 \text{ g N/m}^2.\text{an}$.

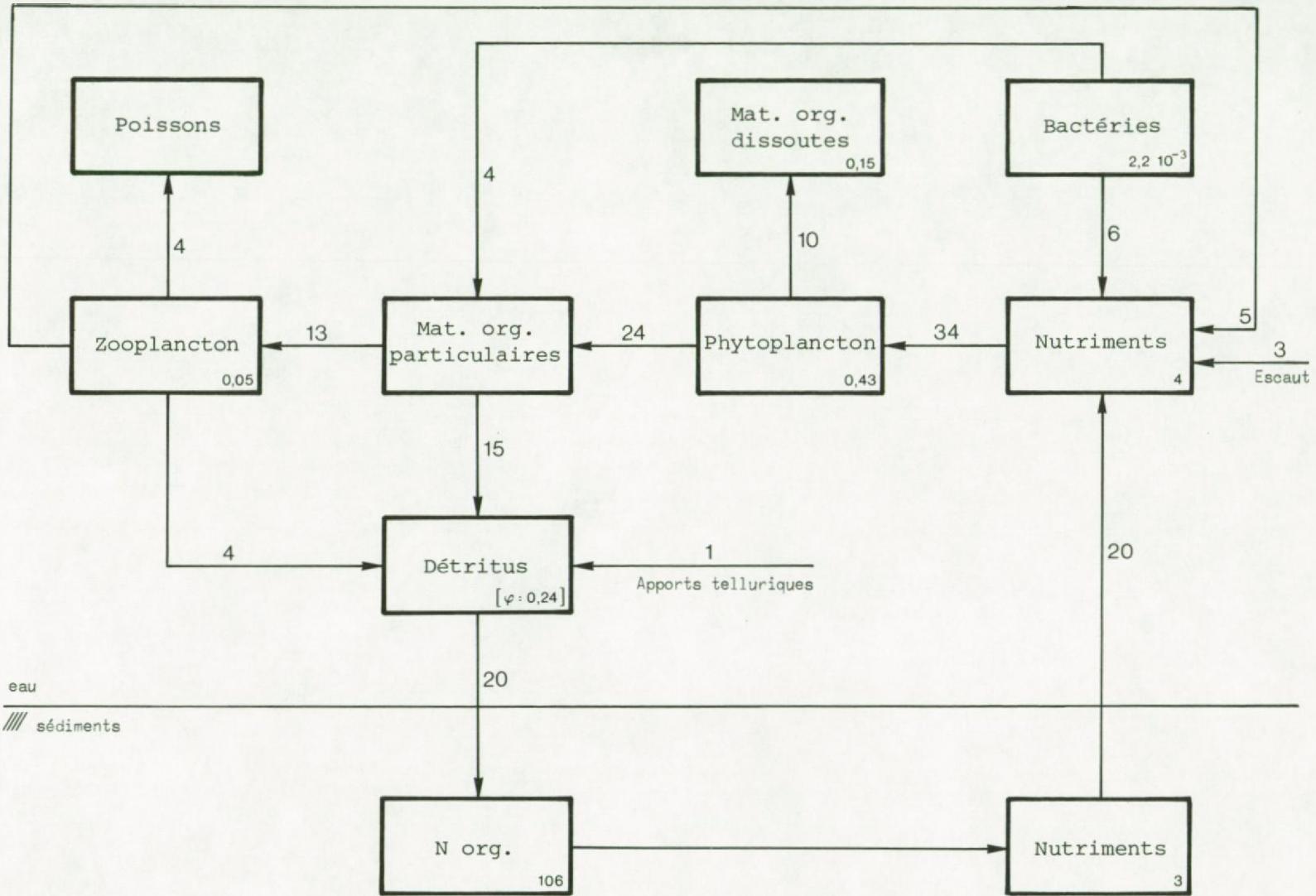


fig. 3.10.

Cycle d'azote dans la zone côtière belge (variables en g N/m², flux en g N/m².an)

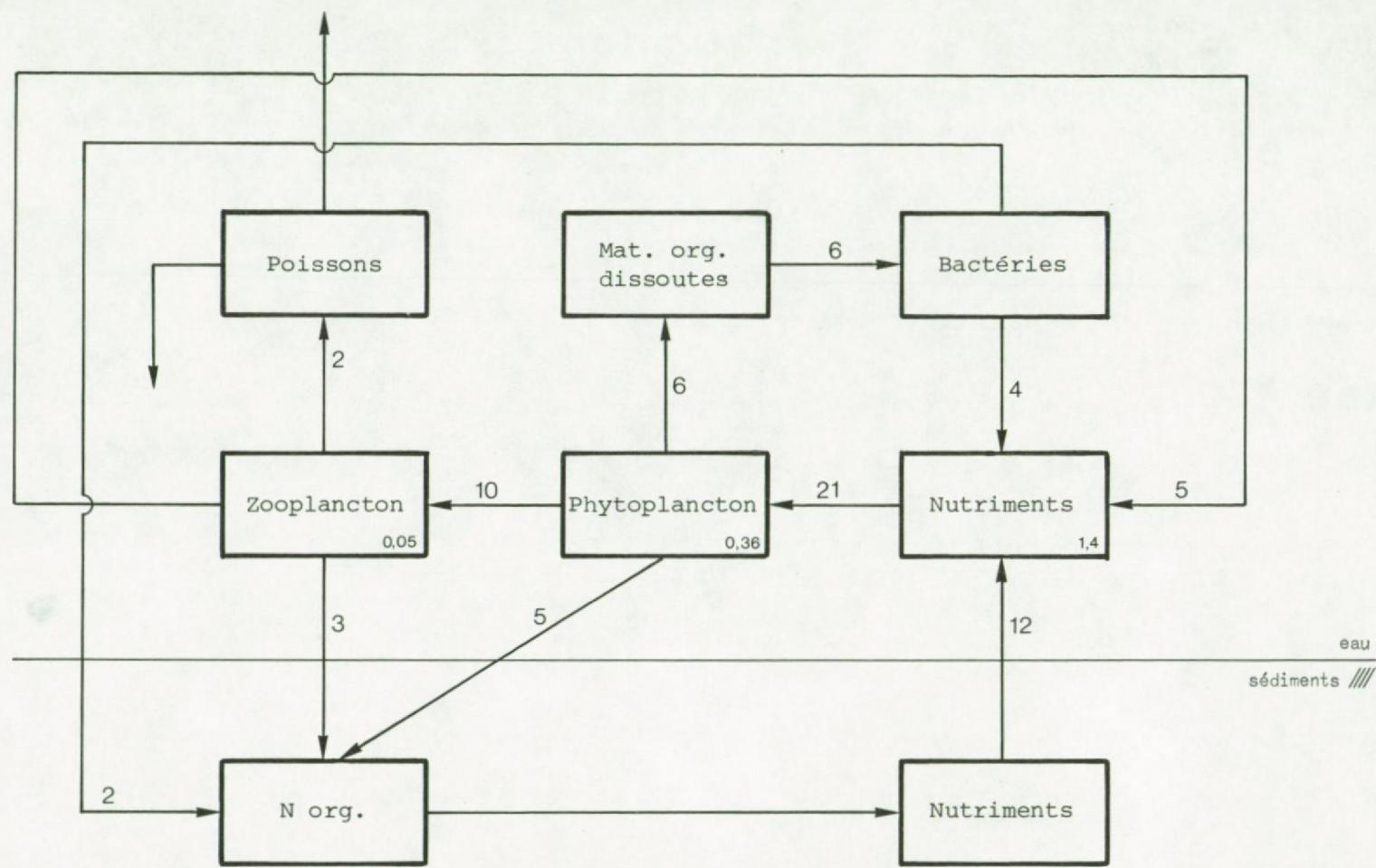


fig. 3.11.

Cycle de l'azote dans la zone du large (variables en g N/m^2 , flux en $\text{g N/m}^2 \cdot \text{an}$)

On peut effectuer un exercice similaire pour la zone du large et, partant de la figure 3.5b, déduire le cycle compatible donné à la figure 3.11.

Chapitre 4

Modélisation du cycle de l'azote dans la baie sud de la mer du Nord

1.- Introduction

Il est utile de bien situer les modèles écologiques parmi les différents types de modèles qui ont été établis pour la baie sud de la mer du Nord et d'identifier les liens logiques qui existent entre tous ces modèles (figure 4.1).

L'hypothèse de densité uniforme de l'eau de mer permet de découpler les variables mécaniques (vitesse du courant, élévation d'eau) de toutes les autres.

Pour les premières, des modèles hydrodynamiques ont été établis [Nihoul et Ronday (1976)] pour décrire d'une part les mouvements transitoires produits par les marées et l'effet du vent et, d'autre part, les circulations résiduelles. Les modèles de courant résiduel dépendent des modèles de marées puisqu'ils requièrent l'injection de termes de cisaillement dû à la rotation de la marée.

Pour toutes les variables non mécaniques, on peut distinguer deux types de modèles :

- d'une part, des modèles de dispersion [Nihoul et Adam (1977)] soit d'une variable inerte, soit de quelques variables simplement interactives, c'est-à-dire dont les termes d'interaction sont, au plus, linéaires, bilinéaires ou quadratiques. Il est évident que ces modèles requièrent la connaissance du champ de vitesses transitoires ou résiduelles fourni par les modèles hydrodynamiques, suivant que l'effet que l'on veut simuler est lui-même transitoire ou résiduel;

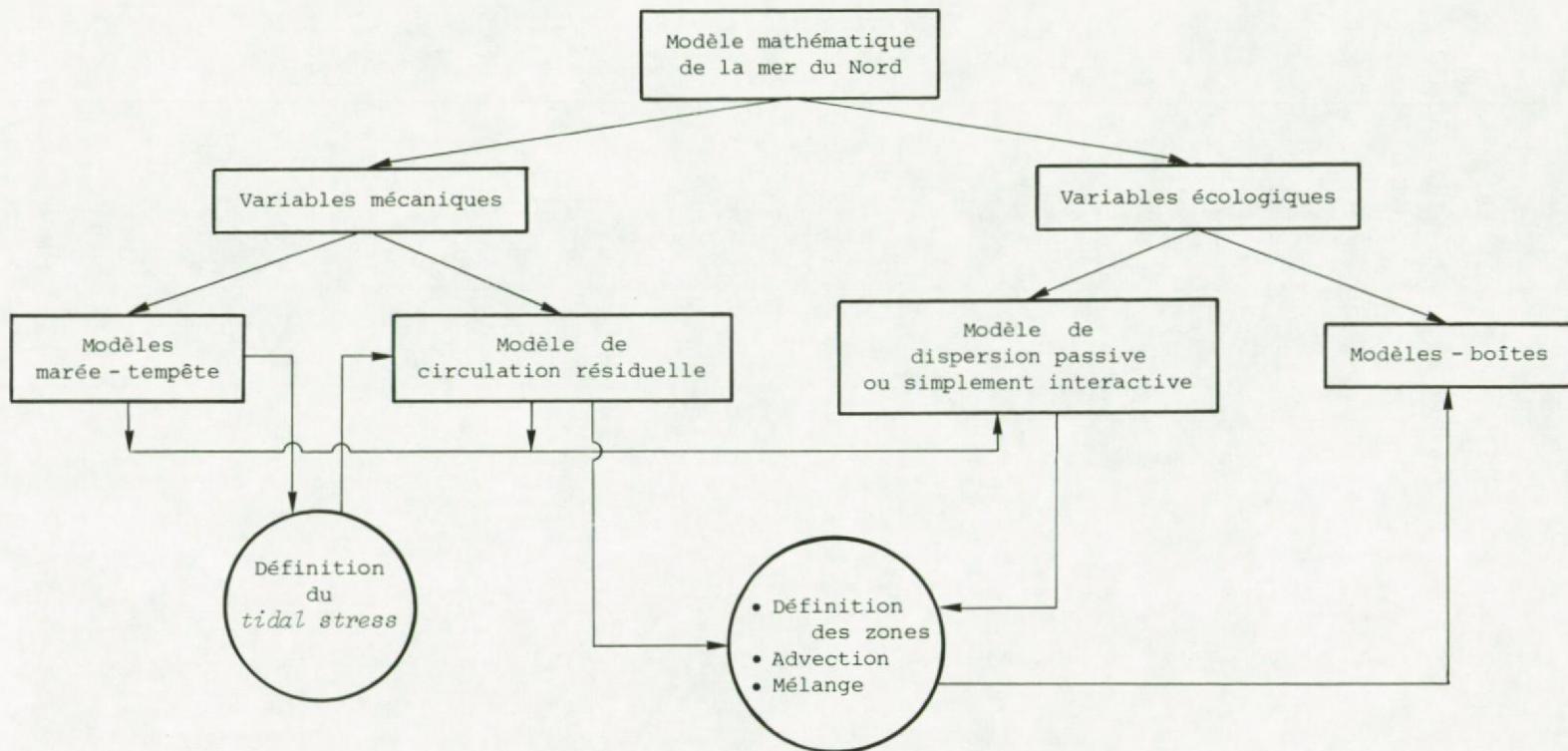


fig. 4.1.

- d'autre part, les modèles-boîtes pour lesquels plusieurs variables supposées homogènes dans des zones données sont liées par des interactions relativement complexes. Ces modèles doivent utiliser des informations fournies par les modèles hydrodynamiques résiduels et de dispersion passive qui peuvent mettre en évidence des zones pouvant présenter une certaine homogénéité spatiale et déterminer les flux d'advection et les coefficients de mélange entre les différentes boîtes.

2.- Equations d'évolution du cycle de l'azote

Considérons d'abord la boîte *unique* constituée par la zone côtière belge d'une superficie de $5\ 370\ km^2$ et limitée à l'ouest par la ligne de courant $20\ 10^4\ m^3/s$ (voir figure 3.1).

Supposons en première approximation que les flux de matières transportées par un débit moyen de $4\ 10^4\ m^3/s$ qui entrent et qui sortent de cette boîte sont équivalents et que la diffusion au travers de la ligne de courant formant la frontière ouest est négligeable. La division en plusieurs boîtes de la baie sud de la mer du Nord et la discussion des termes d'advection et de diffusion seront traitées au chapitre 6.

Pour décrire le cycle de l'azote dans la phase pélagique, on peut sélectionner les variables d'état suivantes, toutes exprimées en $g\ N/m^2$:

X_1 : concentration des nutriments dissous (nitrates et ammoniaque),

X_2 : biomasse du phytoplancton,

X_3 : biomasse du zooplancton,

X_4 : concentration des matières organiques dissoutes.

Celles-ci sont liées par des interactions dont les commandes sont schématisées à la figure 4.2. Leurs équations d'évolution peuvent s'écrire comme suit :

$$(4.1) \quad \dot{X}_1 = F_{01}^{\text{Escaut}} + F_{01}^{\text{séd.}} + F_{41} + F_{31} - F_{12},$$

$$(4.2) \quad \dot{X}_2 = F_{12} - F_{24} - F_{23} - F_{20},$$

$$(4.3) \quad \dot{X}_3 = F_{23} - F_{31} - F_{30}^{\text{pf}} - F_{30}^{\text{poisson}},$$

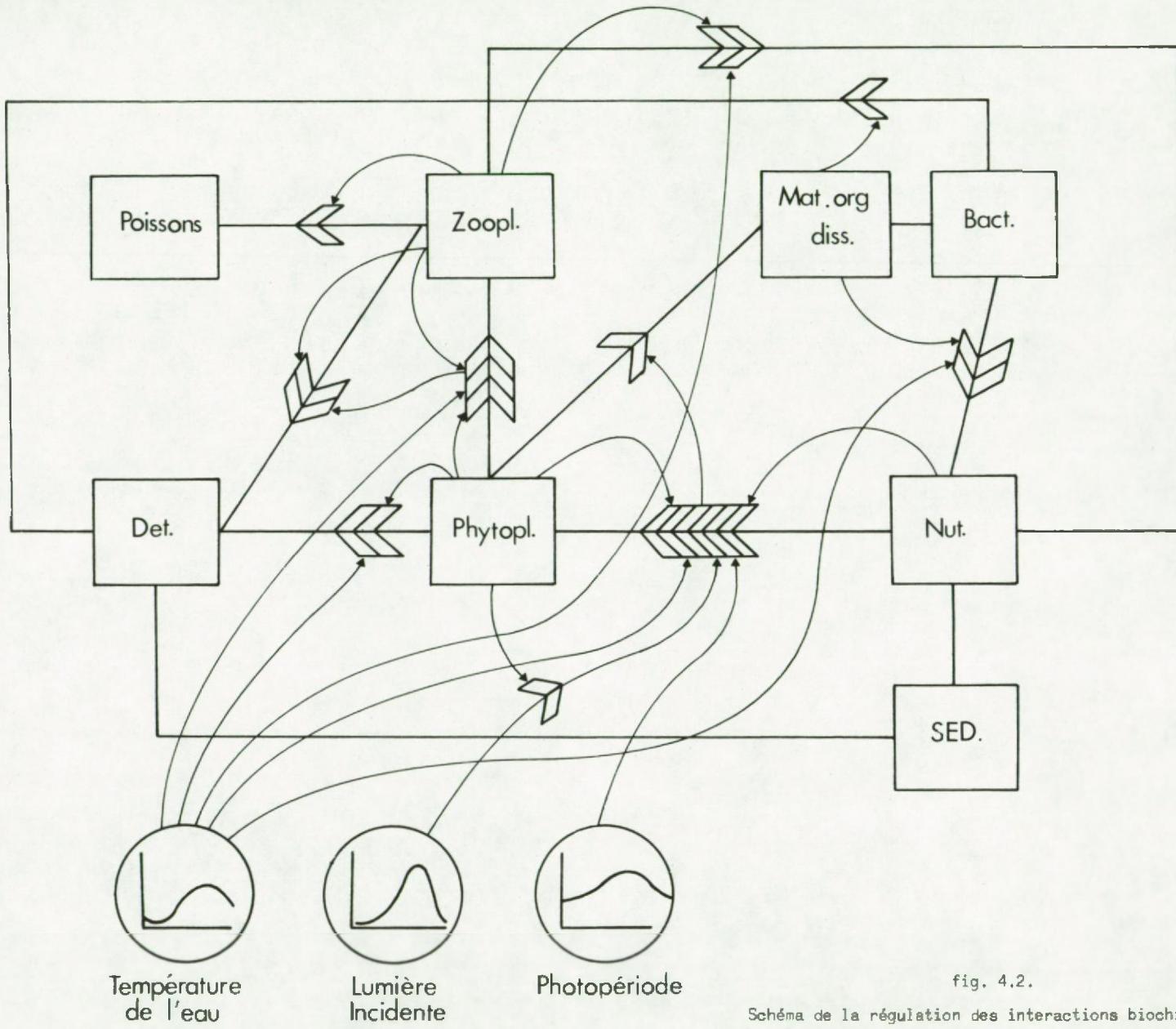


fig. 4.2.

Schéma de la régulation des interactions biochimiques

$$(4.4) \quad X_4 = F_{24} - F_{41} - F_{40} .$$

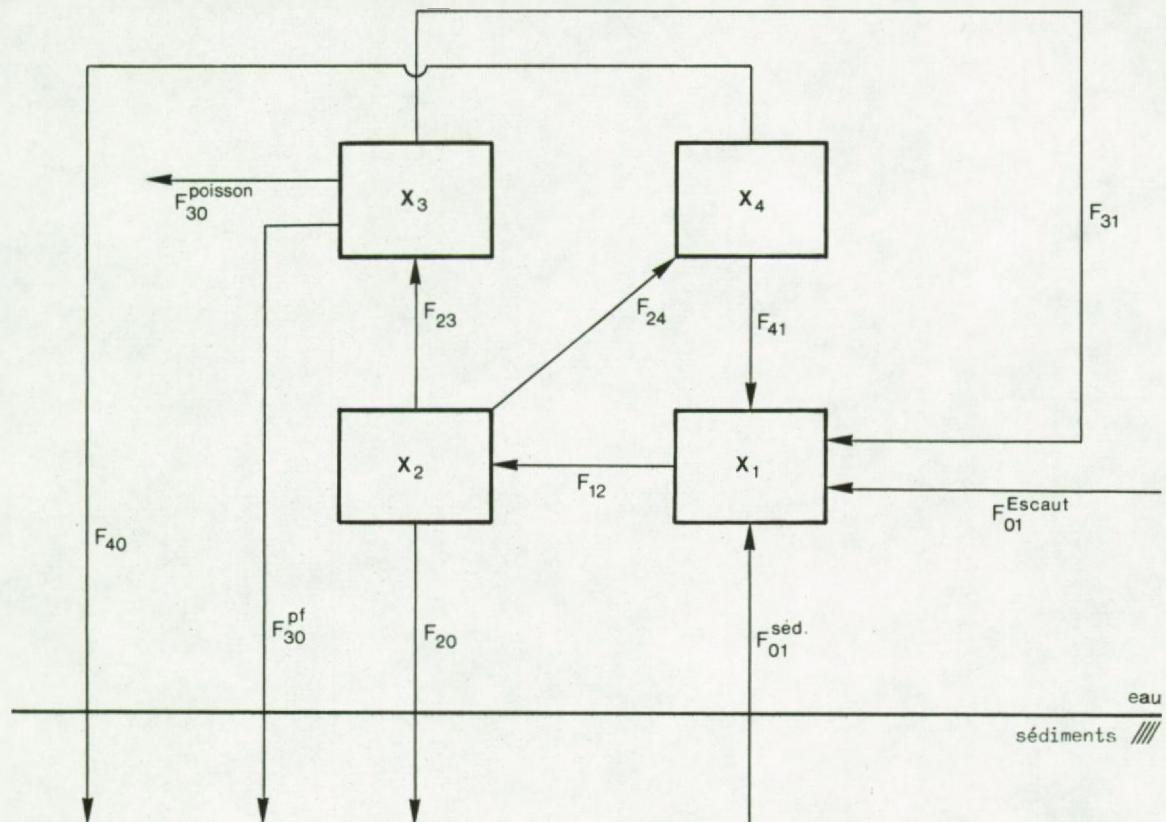


fig. 4.3.

La figure 4.3 donne un schéma du cycle étudié où apparaissent clairement les numérotations des variables et des translocations utilisées dans les équations (4.1) à (4.4). La signification et la formulation des différentes translocations F_{ij} sont données ci-après.

2.1.- Flux des sédiments

$F_{01}^{\text{séd.}}$ représente le flux d'azote dissous diffusant des sédiments vers la colonne d'eau. On peut exprimer que ce flux est proportionnel à la différence entre la concentration d'azote dissous dans les eaux interstitielles de la couche superficielle des sédiments qui est supposée égale à une constante de l'ordre de 3 g N/m^3 et celle d'azote dissous dans la

colonne d'eau. $F_{01}^{\text{séd.}}$ peut s'écrire* :

$$(4.5) \quad F_{01}^{\text{séd.}} = C_1 (C_{26} - \frac{X_1}{H})$$

où $H = 15 \text{ m}$ est la profondeur moyenne de la zone considérée.

2.2.- Production primaire totale

La production primaire totale est commandée par la biomasse phyto-planctonique, la concentration en azote dissous, la lumière incidente et la température de l'eau :

$$(4.6) \quad F_{12} = C_{13} X_2 f_1(T) \bar{f}_2(I) f_3(X_1) .$$

Ⓐ Effet de la température

On peut admettre que l'effet de la température de l'eau suit une loi d'Arrhénius du type :

$$(4.7) \quad f_1(T) = C_{29}^{\frac{T - C_5}{10}},$$

ce qui signifie que l'activité biologique est multipliée par un facteur C_{29} pour un accroissement de 10°C de la température du milieu. Chen et Orlob (1975) donnent des valeurs de C_{29} variant de 1,2 à 1,8 pour les lacs nord-américains. Dugdale (1976) dit que C_{29} est de l'ordre de 2 et, pour le bassin de Chasse d'Ostende, Jo Podamo (1975) a adopté la valeur 2,3. C'est celle-ci qui va être utilisée dans la présente simulation.

La température de l'eau présente une variation au cours de l'année qui, en première approximation, peut être simulée par une fonction cosinusoidale déphasée de deux mois, c'est-à-dire :

$$(4.8) \quad T = C_5 [1 - C_6 \cos \omega(t - 60)]$$

où t est exprimé en jours, C_5 est la température moyenne de l'eau (12°C), C_6 est l'amplitude de la variation annuelle de la température

* Pour éviter toute confusion, notons que les paramètres sont appelés Π_k dans les développements théoriques et C_i dans les applications. Ces C_i n'ont ici rien à voir avec le symbole chimique du carbone.

de l'eau (0,38) et

$$\omega = \frac{2\pi}{365} .$$

En généralisant, on peut accepter que toutes les autres activités biologiques dépendent de la température de l'eau suivant une même loi que celle admise pour la production primaire.

⑥ Régulation de la production primaire par la lumière

Jassby et Platt (1976) ont examiné huit relations qui ont été proposées, entre 1905 et 1975, pour exprimer la régulation de la production primaire par la lumière I . Ces relations avaient la caractéristique,

- d'une part, de ne faire intervenir que deux paramètres dont la signification physique est évidente : α , coefficient angulaire correspondant aux petites valeurs de la lumière incidente, et P_{opt} , taux de production associé à une illumination optimale;
- d'autre part, de ne pas prendre en considération la photoinhibition, c'est-à-dire la réduction relative de la production primaire pour les hautes valeurs de la lumière incidente.

Ces huit relations ont été comparées à près de 200 profils expérimentaux réalisés dans les eaux côtières de Nouvelle Ecosse. Le meilleur index de fidélité basé sur les moyennes des carrés des déviations entre valeurs mesurées et valeurs calculées est obtenu par

$$(4.9) \quad f_2(I) = P_{opt} \operatorname{th}\left(\frac{\alpha I}{P_{opt}}\right) .$$

Vollenweider (1965) a proposé une relation plus complexe du type suivant, où la photoinhibition est prise en considération,

$$(4.10) \quad f_2(I) = \frac{\frac{I}{I_{opt}}}{\left[1 + \left(\frac{I}{I_{opt}}\right)^2\right]^{\frac{1}{n}} \left[1 + (\alpha I)^2\right]^{\frac{n}{2}}}$$

où I_{opt} est la valeur saturante de la lumière incidente, α et n sont les paramètres d'ajustement de la photoinhibition.

Mommaerts (1978) a estimé que la relation de Vollenweider était mieux adaptée à la description des phénomènes se passant au bassin de Chasse d'Ostende et dans la baie sud de la mer du Nord. De plus, il a pu ajuster ces courbes théoriques sur les nombreux profils de production primaire qu'il avait réalisés expérimentalement et il a pu affecter aux paramètres les valeurs suivantes :

$$\alpha = \frac{1}{I_{opt} b} , \quad n = 1 , \quad b = 2$$

pour le bassin de Chasse et

$$\alpha = \frac{1}{I_{opt} b} , \quad n = 2 , \quad b = 2,6$$

pour la baie sud de la mer du Nord, ce qui semble montrer une photoinhition plus importante dans le second écosystème que dans le premier. Ceci est dû à un phénomène d'adaptation des espèces phytoplanctoniques. En effet n'ont pu survivre et se développer dans le bassin de Chasse d'Ostende que les formes hautement résistantes aux forts éclairements.

(4.10) s'écrit donc

$$(4.11) \quad f_2[I(z)] = \frac{\frac{I(z)}{I_{opt}}}{\left\{1 + \left[\frac{I(z)}{2,6 I_{opt}}\right]^2\right\}^{3/2}} .$$

La lumière disponible pour la photosynthèse varie avec la profondeur suivant une loi de Beer-Lambert du type :

$$(4.12) \quad \frac{dI}{dz} = - K_e I$$

c'est-à-dire

$$(4.13) \quad I(z) = I_0 e^{-K_e z}$$

où I_0 est la fraction effectivement disponible pour la photosynthèse de la lumière qui atteint l'interface air-mer, K_e est le coefficient d'extinction de la lumière dans l'eau; ce coefficient peut être exprimé suivant la relation

$$(4.14) \quad K_e = C_9 + C_{10} \left(\frac{X_2}{H} \right) + C_{11} \left(\frac{X_2}{H} \right)^{2/3}$$

où C_9 représente le taux d'extinction dû aux matières en suspension à l'exclusion du phytoplancton, tandis que les deux derniers termes du membre de droite de (4.14) représentent l'effet de *self shading*, c'est-à-dire la réduction de la lumière disponible pour la photosynthèse du phytoplancton due à la biomasse du phytoplancton lui-même. La relation (4.14) où

$$C_{10} = 1 \text{ m}^2/\text{g N}$$

et $C_{11} = 1,3 \text{ m} (\text{g N})^{-2/3}$

a été établie par Riley (1956) sur base de régressions empiriques entre des valeurs de coefficients d'extinction et de biomasse phytoplanctonique étalées sur trois ordres de grandeur.

Comme le présent modèle prend en considération des variables intégrées sur la profondeur, il faut intégrer la fonction $f_2[I(z)]$ donnée en (4.11) sur la profondeur.

$$(4.15) \quad \bar{f}_2(I) = \frac{1}{H} \int_0^H f_2[I(z)] dz \\ = \frac{1}{K_e H} \frac{I_0}{I_{opt}} \left\{ \frac{1}{[1 + (\frac{I_0}{2,6 I_{opt}})^2]^{\frac{1}{2}}} - \frac{e^{-K_e H}}{[1 + (\frac{I_0}{2,6 I_{opt}})^2 e^{-2 K_e H}]^{\frac{1}{2}}} \right\}.$$

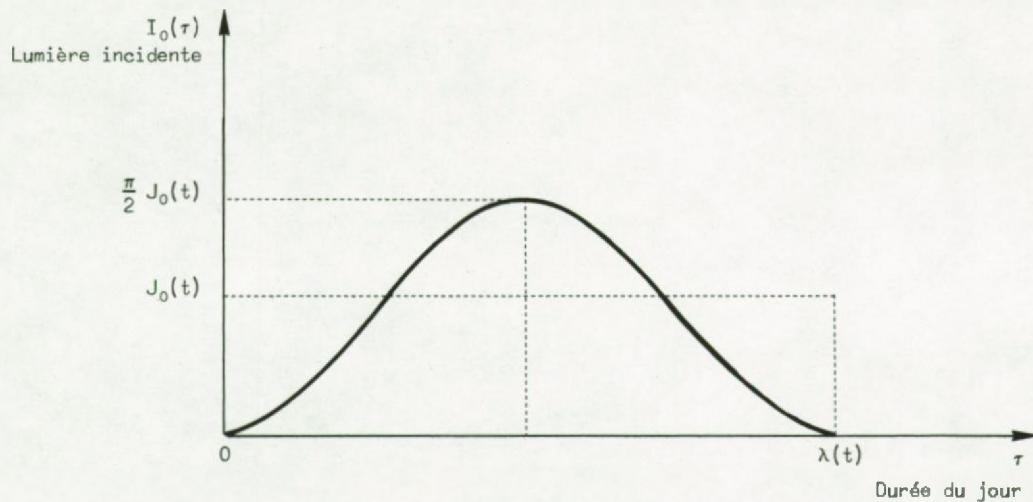
Le rapport entre le second et le premier terme du membre de droite de (4.15) est de l'ordre de 10^{-2} pour K_e minimum et de 10^{-5} pour K_e maximum. (4.15) peut donc s'écrire

$$(4.16) \quad \bar{f}_2(I) \approx \frac{1}{K_e H} \frac{I_0}{I_{opt}} \frac{1}{[1 + (\frac{I_0}{2,6 I_{opt}})^2]^{\frac{1}{2}}} .$$

I_0 varie en fonction de l'heure de la journée τ suivant (figure 4.4) :

$$(4.17) \quad I_0 = \frac{\pi}{2} J_0 \sin \frac{\pi \tau}{\lambda}$$

où J_0 est la moyenne journalière de l'énergie lumineuse incidente et



$$I_0(\tau, t) = \frac{\pi}{2} J_0(t) \sin \frac{\pi \tau}{\lambda(t)}$$

fig. 4.4.

λ la photopériode, c'est-à-dire la fraction du jour pendant laquelle la lumière est disponible. J_0 et λ varient au cours de l'année et il est possible, à partir des tables météorologiques, de les exprimer, en première approximation, par les équations :

$$(4.18) \quad J_0 = J_0(t) = C_{21}(1 - C_{12} \cos wt) ,$$

$$(4.19) \quad \lambda = \lambda(t) = C_7(1 - C_8 \cos wt) ,$$

avec $C_{21} = 20 \text{ kcal/m}^2 \cdot \text{h}$,

$C_{12} = 0,787$,

$C_7 = 0,5$ (fraction de jour),

$C_8 = 0,333$.

Compte tenu de (4.17), on peut intégrer (4.16) sur la durée du jour, il vient :

$$(4.20) \quad \bar{f}_2 = \int_0^\lambda \bar{f}_2 d\tau = \frac{\lambda}{K_e H} \frac{2,6 \times 2}{\pi} \arcsin \frac{c}{\sqrt{1 + c^2}}$$

où $c = \frac{\pi}{2} \frac{J_0}{2,6 I_{opt}}$.

D'après Mommaerts (1974), on peut estimer I_{opt} de l'ordre de 24 kcal/m².h.

Il est utile de noter que, comme les zones côtières moins profondes sont souvent plus turbides, le produit $K_e H$ contenu dans (4.20) ne varie pas fortement pour différents points de la baie sud de la mer du Nord. C'est peut-être à cause de la constance du produit $K_e H$ que la production intégrée sur la profondeur est du même ordre de grandeur pour l'écosystème côtier et pour celui du large et que, partant, leurs écométabolismes ne sont pas radicalement différents.

© Commande des nutriments

Dans le cas où elle n'est pas limitée par la lumière disponible, la production primaire est commandée par le stock de nutriments dissous suivant une loi de Michaelis-Menten du type

$$(4.21) \quad f_3(X_1) = \frac{X_1}{C_{14}H + X_1}$$

où C_{14} est la constante de demi-saturation de la réaction de consommation des nutriments dissous par le phytoplancton; C_{14} peut être estimé à 0,02 g N/m³ (cf. chapitre 3, § 4.1).

2.3.- Production primaire dissoute

On estime qu'une fraction quasi constante de la production primaire brute passe immédiatement dans la phase dissoute, d'où

$$(4.22) \quad F_{24} = C_{19} F_{12} .$$

Les valeurs citées dans la littérature pour la partie dissoute de la production primaire varie de 20 à 50 % [Lancelot (1979)]. Pour obtenir un cycle cohérent de l'azote dans la phase pélagique de la baie sud de la mer du Nord, on a choisi une valeur de 30 %, c'est-à-dire

$$C_{19} = 0,3 .$$

2.4.- Broutage

Le terme de broutage du phytoplancton par le zooplancton peut s'écrire :

$$(4.23) \quad F_{23} = C_{16} X_3 f_1(T) f_4(X_2) .$$

Le contrôle du phytoplancton sur le broutage s'effectue suivant la loi

$$(4.24) \quad f_4(X_2) = \frac{X_2}{C_{15} H + X_2}$$

où C_{15} est la constante de demi-saturation du flux de broutage. La mesure de C_{15} a fait l'objet de nombreuses expériences et l'on peut trouver dans la littérature des valeurs de C_{16} allant de 0,55 à 0,008 g N/m³. Toutefois, si l'on fait la moyenne des valeurs proposées pour des écosystèmes comparables à celui de la mer du Nord [e.g. Kremer et Nixon (1978)], on obtient un C_{16} égal à 0,04 g N/m³.

Le terme F_{23} est en fait une moyenne journalière et le présent modèle ne prend pas en considération les fluctuations jour-nuit de l'activité de broutage du zooplancton.

2.5.- Pelotes fécales

F_{30}^{pf} représente les pelotes fécales, c'est-à-dire l'excrétion solide du zooplancton. Il est proportionnel à la biomasse du zooplancton et à son broutage. Cette commande directe de l'excrétion solide du zooplancton par le flux de broutage a été suggérée par Cushing (1969), Parsons *et al.* (1967) et appliquée dans la simulation d'écosystèmes par O'Brien et Wroblewski (1973).

$$(4.25) \quad F_{30}^{pf} = C_{20} F_{23} X_3 .$$

2.6.- Mortalité naturelle — sémination du phytoplancton

$$(4.26) \quad F_{20} = C_{17} X_2 .$$

2.7.- Consommation du zooplancton par les niveaux trophiques supérieurs

$$(4.27) \quad F_{30}^{\text{poisson}} = C_{18} X_3 .$$

2.8.- Excrétion liquide du zooplancton

$$(4.28) \quad F_{31} = C_{23} f_1(T) X_3 .$$

2.9.- Reminéralisation de la matière organique dissoute

$$(4.29) \quad F_{41} = C_{22} f_1(T) X_4 .$$

2.10.- Mortalité des bactéries marines

$$(4.30) \quad F_{40} = C_{28} X_4 .$$

2.11.- Apport extérieur

A l'équation d'évolution (4.1) des nutriments dissous X_1 , il faut encore ajouter un terme d'apport extérieur dû à l'estuaire de l'Escaut qui peut s'exprimer par

$$(4.31) \quad F_{01}^{\text{Escaut}} = C_{24} (1 + C_{25} \cos wt) .$$

Wollast (1976) évalue l'apport de l'Escaut à $8,5 \cdot 10^3$ t N/an. Ceci donne un C_{24} de l'ordre de $4 \cdot 10^{-3}$ g N/m.jour qui doit être modulé pour tenir compte des variations saisonnières du débit de l'Escaut.

Les paramètres qui apparaissent comme le premier facteur multiplicatif dans l'expression analytique des différentes translocations sont estimés par optimisation, de telle façon qu'après intégration des équations d'évolution (4.1) à (4.4), on retrouve la valeur moyenne des flux proposés à la figure 3.10. Les valeurs de tous les paramètres inclus dans les équations d'évolution (4.1) à (4.4) sont reprises au tableau 4.1.

Si l'on compare une relation telle que (4.6) à des relations telles que (4.26), ..., (4.30), on constate que les expressions analytiques des différentes interactions écologiques ne sont pas toutes d'une égale sophistication. Cela ne signifie en aucun cas que le phénomène de production primaire, par exemple, soit une translocation plus complexe que la reminéralisation de la matière organique dissoute. Cela veut seulement dire que, pour des raisons historiques, la production primaire a fait l'objet de plus grands efforts théoriques et expérimentaux et est donc relativement mieux connue que d'autres interactions. Celles-ci, mal connues ou faisant appel pour leur commande à des grandeurs non connues, non mesurées ou non disponibles en quantité et qualité suffisantes doivent forcément

Tableau 4.1
Valeurs affectées aux différents paramètres

Paramètre	Signification	Valeur	Unité	Rem.
C ₁	Taux de diffusion d'azote dissous à partir des sédiments	0,02	m/jour	(3)
C ₂	—			
C ₃	—			
C ₄	—			
C ₅	Température moyenne de l'eau	13	°C	(2)
C ₆	Demi-amplitude de la variation saisonnière de la température de l'eau	0,38	—	(2)
C ₇	Photopériode moyenne	0,5	(fraction de jour)	(2)
C ₈	Demi-amplitude de la variation saisonnière de la photopériode	0,333	—	(2)
C ₉	Extinction de la lumière due aux matières en suspension non phytoplanctoniques	0,3	m ⁻¹	(1)
C ₁₀	Coefficient de <i>self shading</i>	1	m ² /g N	(1)
C ₁₁	Coefficient de <i>self shading</i>	1,3	m(g N) ^{-2/3}	(1)
C ₁₂	Demi-amplitude de la variation saisonnière de la lumière incidente	0,787	—	(2)
C ₁₃	Taux optimal de production primaire	3,45	jour ⁻¹	(3)
C ₁₄	Constante de demi-saturation de la consommation d'azote dissous par le phytoplancton	0,02	g N/m ³	(1)
C ₁₅	Constante de demi-saturation de la consommation de phytoplancton par le zooplancton	0,04	g N/m ³	(1)
C ₁₆	Taux optimal de broutage	1,7	jour ⁻¹	(3)
C ₁₇	Taux de sémentation-mortalité du phytoplancton	0,05	jour ⁻¹	(3)
C ₁₈	Taux de consommation du zooplancton par les niveaux trophiques supérieurs	0,22	jour ⁻¹	(3)
C ₁₉	Pourcentage de production primaire diss.	0,3	—	(3)
C ₂₀	Taux de production de pelotes fécales	3	(g N/m ²) ⁻¹	(3)
C ₂₁	Lumière incidente à l'interface air-mer disponible pour la photosynthèse	20	kcal/m ² .h	(2)
C ₂₂	Taux de reminéralisation de la matière organique dissoute	0,11	jour ⁻¹	(3)
C ₂₃	Taux d'excrétion liquide du zooplancton	0,274	jour ⁻¹	(3)
C ₂₄	Apport moyen d'azote dissous par l'Escaut	0,004	g N/m ² .j	(2)
C ₂₅	Demi-amplitude de la variation saisonnière de l'apport d'azote dissous par l'Escaut	0,8	—	(2)
C ₂₆	Concentration d'azote dissous dans les eaux intersticielles de la couche supérieure des sédiments	3	g N/m ³	(1)
C ₂₇	Valeur saturante de la lumière incidente	24	kcal/m ² .h	(1)
C ₂₈	Taux de mortalité des bactéries marines	0,073	jour ⁻¹	(3)
C ₂₉	Coefficient d'Arrhenius de la fonction de la température	2,3	—	(1)
H	Profondeur moyenne de la zone côtière	15	m	(2)

(1) Valeurs fixées à partir des informations disponibles dans la littérature.

(2) Paramètres décrivant des fonctions excitatrices extérieures dont les valeurs peuvent être fixées à partir des tables hydrographiques, océanographiques ou météorologiques.

(3) Valeurs obtenues par optimisation et correspondant aux flux moyens donnés à la figure 3.10.

être exprimées par des relations linéaires du type (4.26) à (4.30) dont le modélisateur est bien conscient du simplisme.

3.- Résultats

Les équations (4.1) à (4.4) ont été intégrées dans le temps* et les résultats de cette intégration ont été comparés aux données expérimentales disponibles.

On peut admettre qu'il y a un accord satisfaisant entre les résultats du modèle et les données expérimentales dans la mesure où, d'une part, aucun effort n'a été fait pour ajuster les variations saisonnières des variables d'état et où, d'autre part, l'on compare des données acquises pendant une (ou deux) année(s) bien fixée(s) avec la "sortie" d'un modèle représentative de variations saisonnières moyennes, vu la façon simple d'exprimer les fonctions d'excitation extérieures. Notons ici que ces fonctions extérieures qui agissent sur le système ont une influence telle que, partant de conditions initiales quelconques (mais d'un ordre de grandeur vraisemblable), les variables présentent des oscillations parfaitement périodiques dès le troisième cycle annuel.

3.1.- Nutriments dissous

La figure 4.5 donne l'évolution saisonnière des nutriments dissous fournie par le modèle et comparée aux données acquises dans la zone côtière entre octobre 1973 et novembre 1975 [Janssen *et al.* (1975)]. On voit que la réponse fournie par le modèle constitue une enveloppe supérieure aux valeurs observées pendant la première moitié de l'année et une enveloppe inférieure pendant la seconde moitié, tandis qu'elle reproduit bien le minimum de concentration observé en été.

Il est malaisé de justifier le maximum automnal d'azote dissous — essentiellement sous forme d'ammoniaque — mis en évidence en 1974 (et qui se répète d'ailleurs en 1977). Bien que des erreurs d'analyse ne puissent

* La méthode d'intégration est expliquée à l'annexe 2.

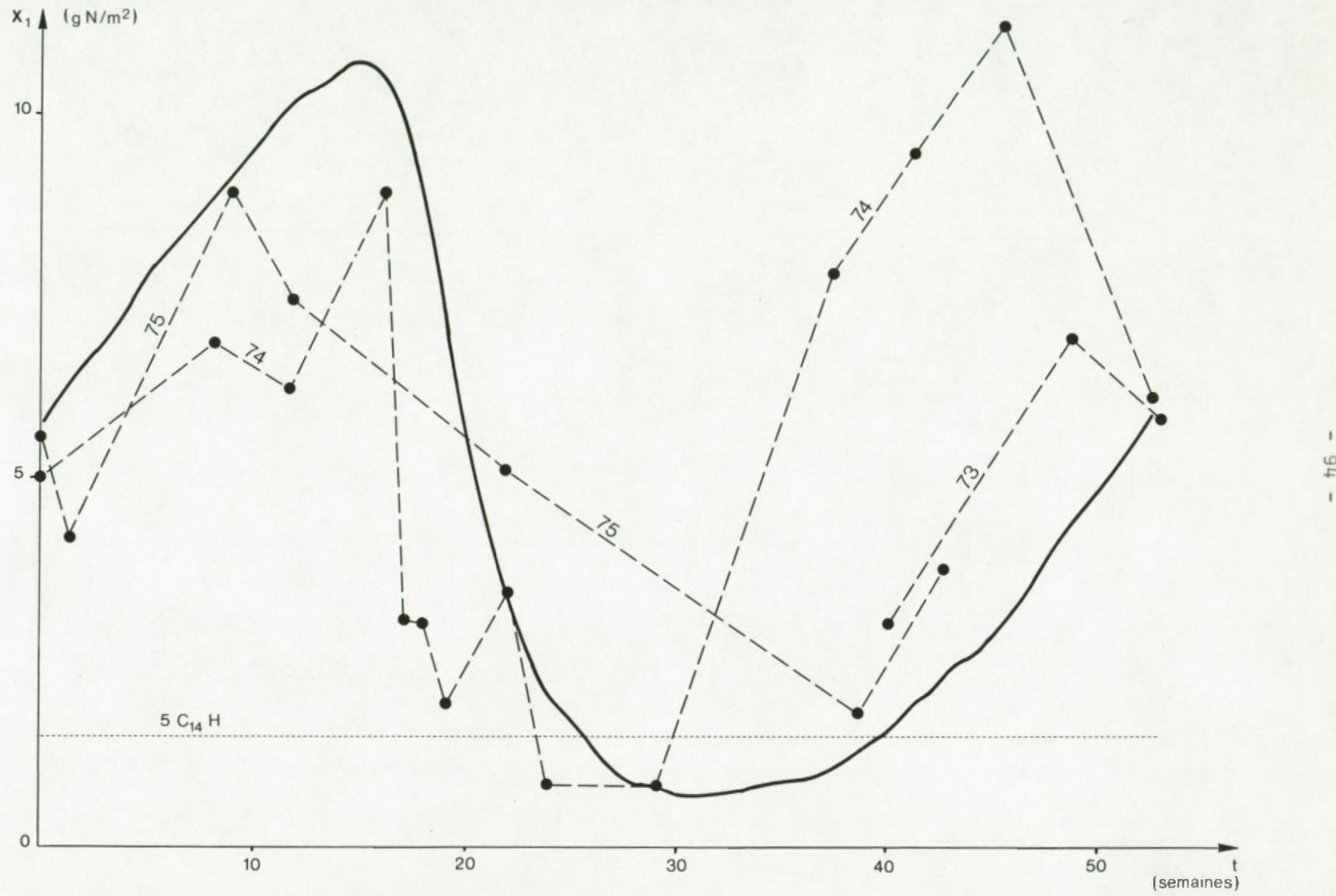


fig. 4.5.

Nutriments dissous
 — Résultats de la simulation - - - Valeurs expérimentales

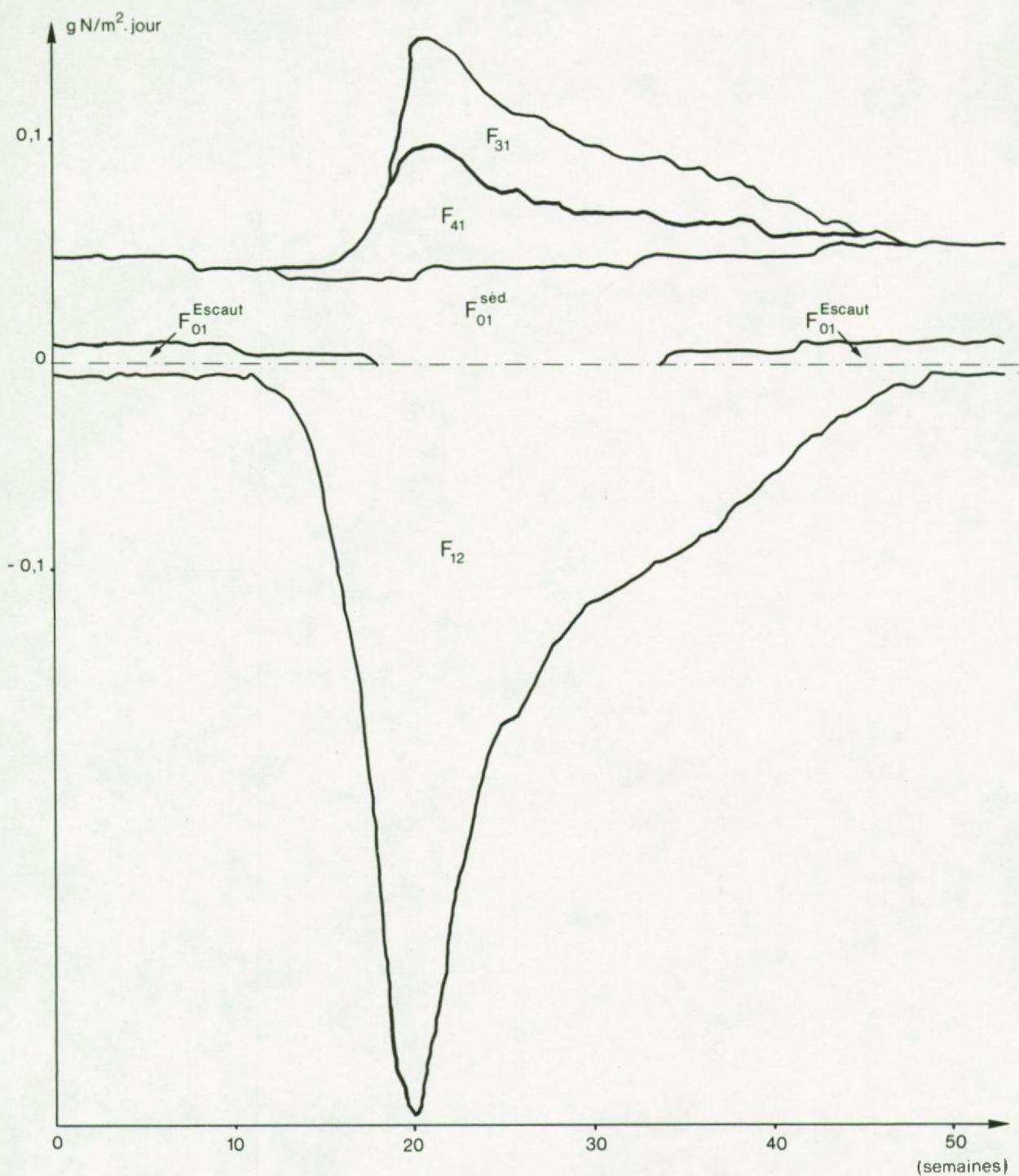


fig. 4.6.

Translocations associées aux nutriments dissous X,

être exclues *a priori* par les expérimentateurs eux-mêmes, une explication acceptable est que des conditions météorologiques défavorables induisent un haut niveau de turbulence qui provoque une remise en suspension de la couche superficielle des sédiments et une libéralisation dans la colonne d'eau des nutriments recyclés et dissous dans les eaux intersticielles de ces sédiments. Ce phénomène éventuel n'est évidemment pas pris en compte dans le présent modèle.

Il est intéressant de noter sur cette figure 4.5 le niveau équivalent à cinq fois la constante de demi-saturation C_{14} . On voit que les concentrations des nutriments dissous qui sont consommés par le phytoplancton sont toujours relativement proches des valeurs de saturation si bien que la commande de la production primaire par les nutriments dissous peut être considérée comme une interaction faible.

La figure 4.6 montre l'évolution saisonnière des translocations associées aux nutriments dissous. Celles-ci sont représentées avec leur signe soit positif soit négatif et dans chaque cas, de façon cumulative. A l'examen de cette figure, on peut constater que le flux en provenance de l'Escaut a peu d'influence sur la dynamique de l'azote dissous : ceci provient de l'important volume d'eau contenu dans la zone côtière considérée et l'on peut montrer qu'une boîte pour laquelle l'apport de l'Escaut serait comparable à celui des sédiments devrait avoir une superficie de 500 km^2 . On voit également que le flux d'azote à partir des sédiments qui est exprimé comme proportionnel à la différence entre la concentration d'azote dissous dans la colonne d'eau et celle — constante — dans les eaux intersticielles des sédiments présente de très faibles fluctuations.

Enfin, la consommation intensive de nutriments dissous par le phytoplancton lors de la floraison printanière n'est pas immédiatement compensée par les flux de recyclage : ceci produit donc une chute rapide de la teneur d'azote dans la phase dissoute.

3.2.- Biomasse du phytoplancton

La figure 4.7 montre l'évolution saisonnière de la biomasse phytoplanctonique fournie par le modèle et comparée au domaine des valeurs observées dans la zone côtière belge au cours de l'année 1974. On voit que

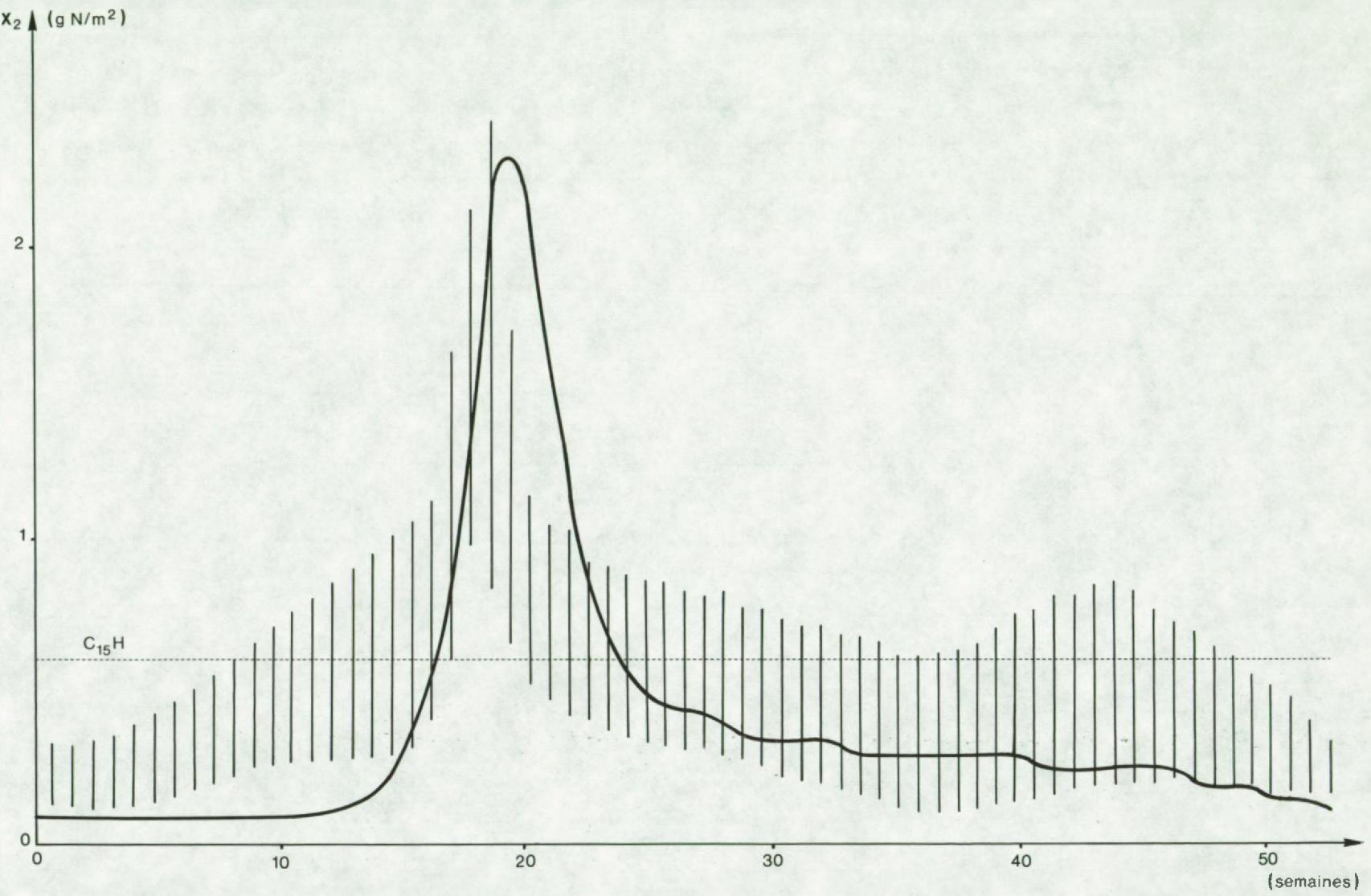


fig. 4.7.

Biomasse du phytoplancton
 Trait continu : résultat de la simulation
 Hachures verticales : domaine des valeurs observées en 1974

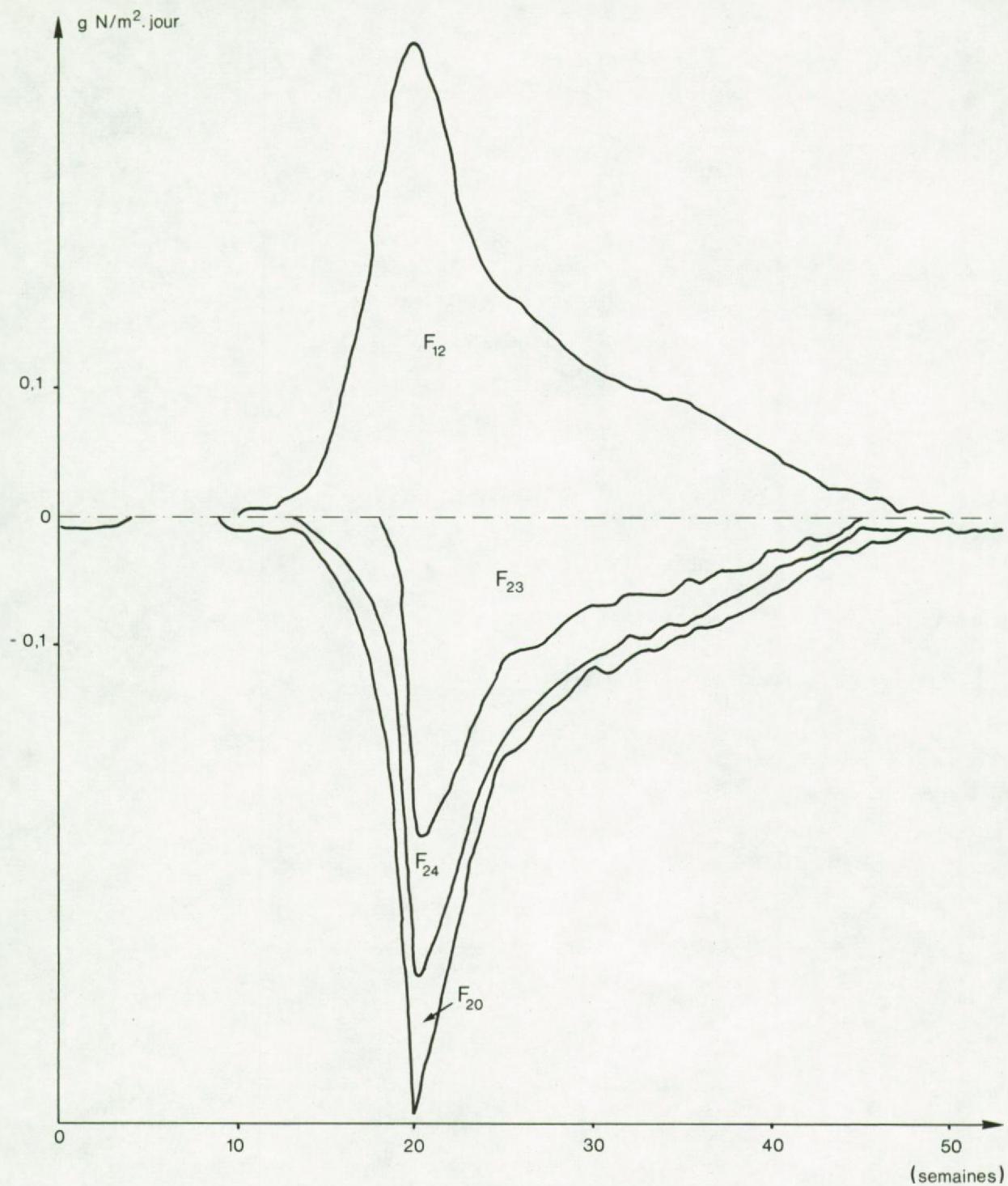


fig. 4.8.

Translocations associées au phytoplancton X₂

le pic printanier est bien reproduit, avec toutefois un léger décalage de l'ordre d'une semaine. Ce pic est suivi d'un plateau qui persiste pratiquement jusqu'à la fin de l'année et pendant lequel la majeure partie de la production particulière phytoplanctonique est consommée par le zooplancton.

A cet égard, il est utile de noter le niveau de biomasse phytoplanctonique équivalent à la constante C_{15} de demi-saturation de la consommation du phytoplancton par le zooplancton et de constater que la commande du broutage par le phytoplancton est une interaction forte. Il y a donc une différence essentielle entre la relation nutriments dissous-phytoplancton qui fonctionne près de la zone de saturation de la courbe de Michaelis-Menten et la relation phytoplancton-zooplancton qui fonctionne dans la zone linéaire de cette courbe.

La figure 4.8 montre l'évolution saisonnière des translocations associées à la biomasse phytoplanctonique où l'on voit clairement que la croissance printanière du phytoplancton est stoppée par le démarrage du broutage par le zooplancton.

3.3.- Biomasse du zooplancton

La figure 4.9 donne l'évolution saisonnière de la biomasse zooplanc tonique fournie par le modèle et comparée au domaine des valeurs observées dans la zone côtière belge au cours de l'année 1974.

On remarque que le pic printanier est bien reproduit avec cependant un décalage qui correspond à celui simulé pour le phytoplancton. A partir du sommet de ce pic, la biomasse du zooplancton décroît assez régulièrement jusqu'à la fin de l'année : cette décroissance fournie par le modèle lisse les oscillations observées en automne. Un comptage précis, espèces par espèces, devrait montrer s'il y a vraiment un pic automnal du zooplancton.

La figure 4.10 montre l'évolution saisonnière des translocations associées à la biomasse du zooplancton où il faut remarquer l'importance relative des pelotes fécales lors de la croissance rapide du zooplancton au printemps.

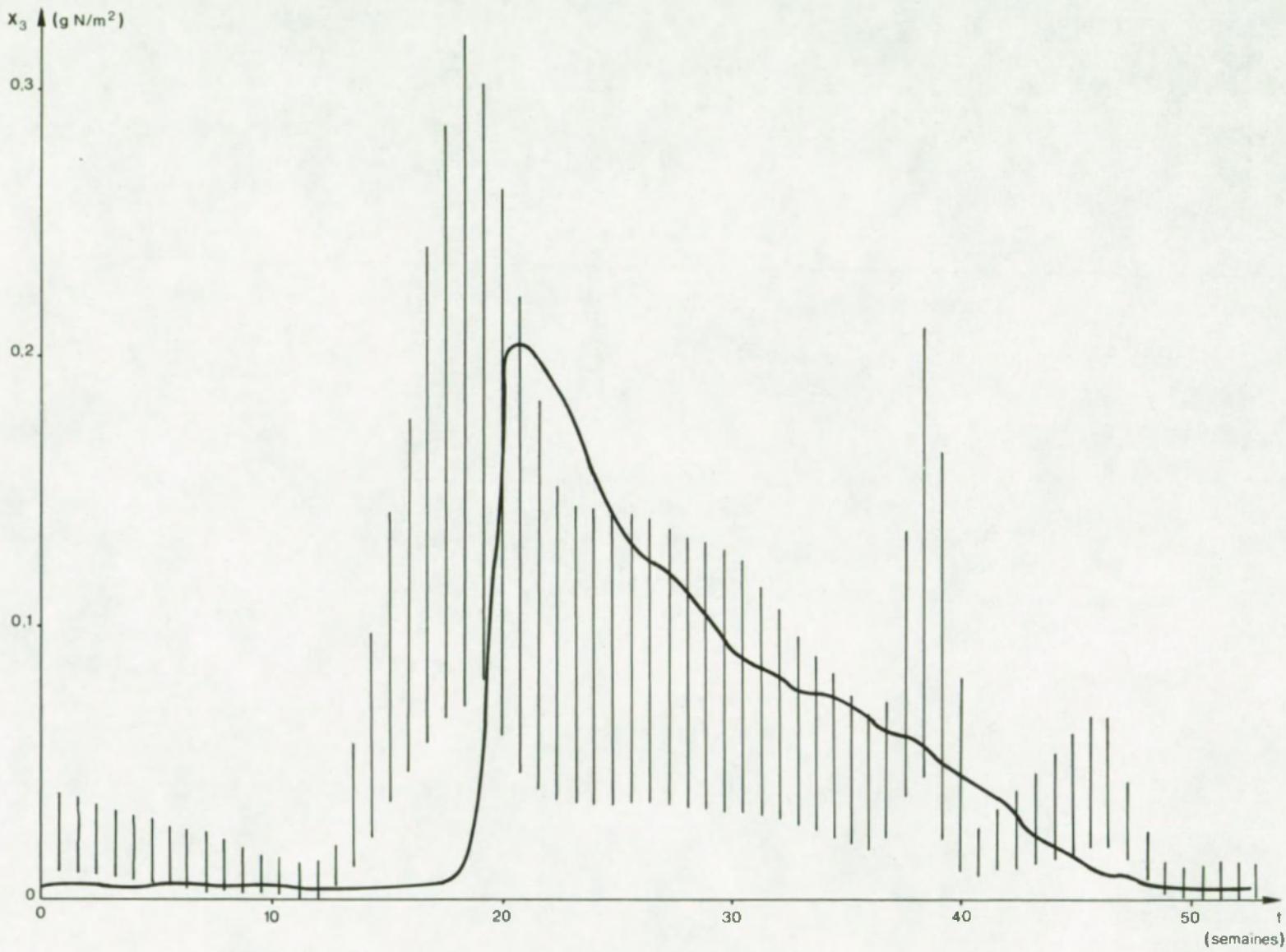


fig. 4.9.

Biomasse du zooplancton
 Trait continu : résultat de la simulation
 Hachures verticales : domaine des valeurs observées en 1974

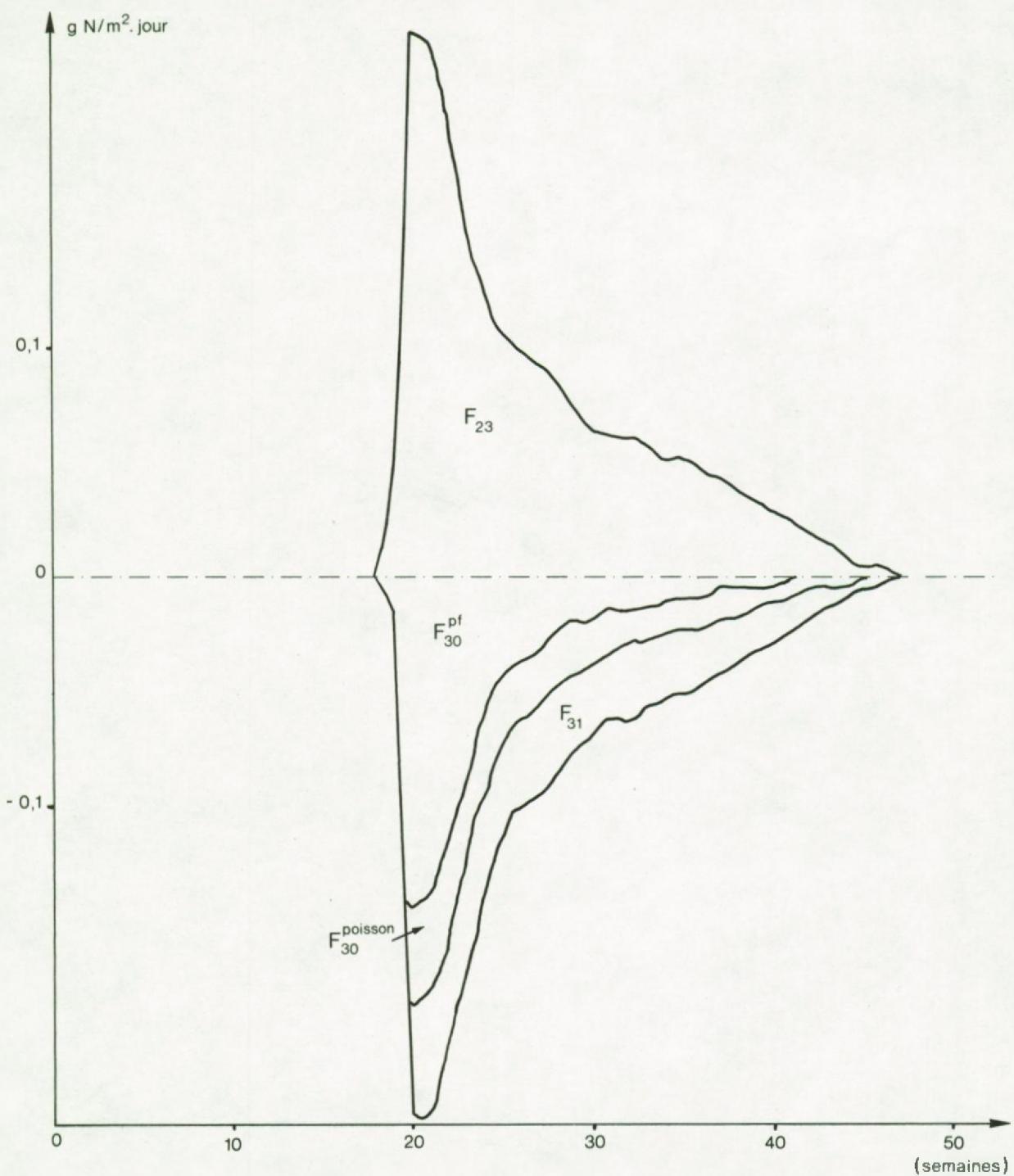


fig. 4.10.
Translocations associées au zooplancton X_3

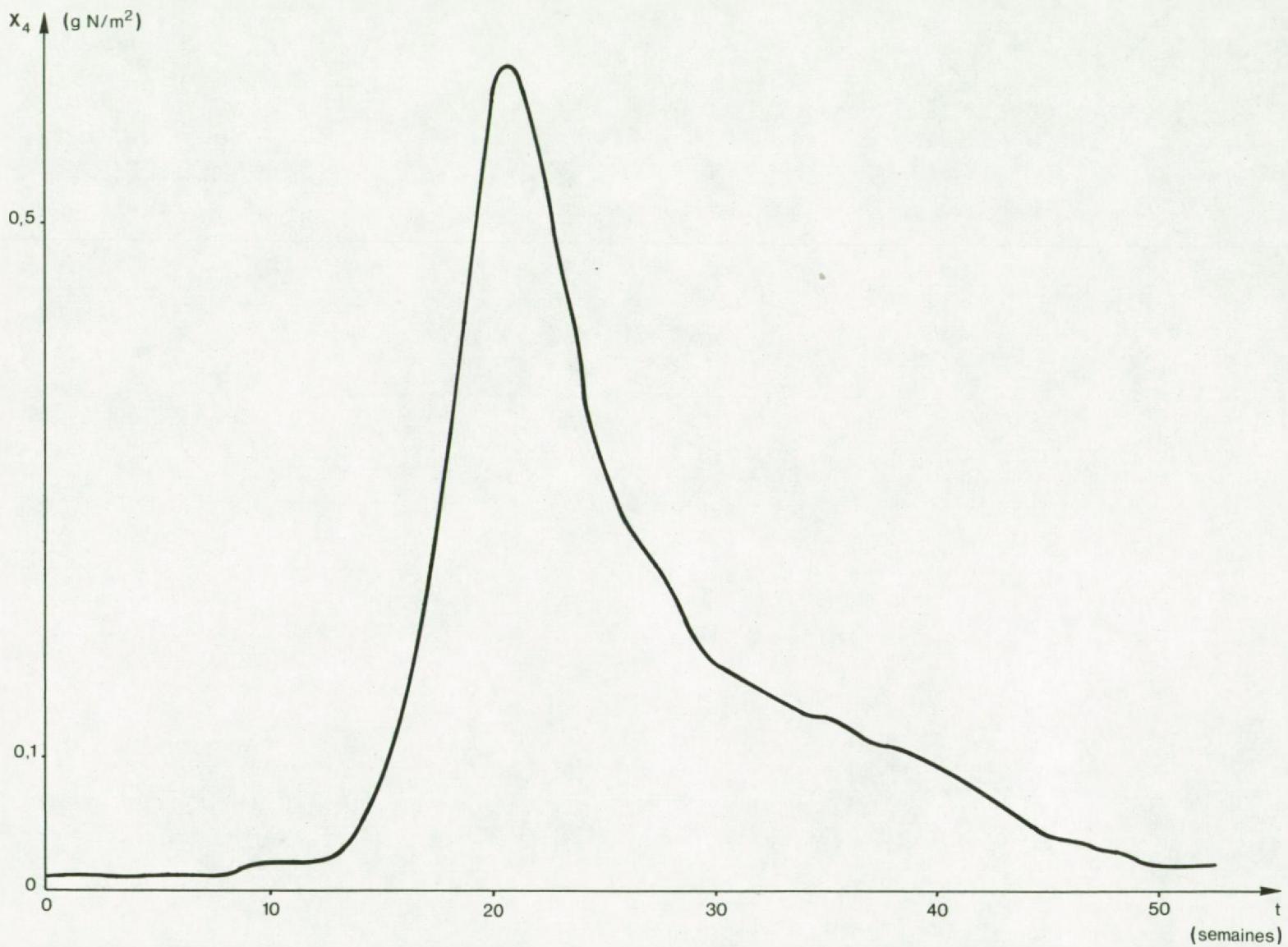


fig. 4.11.
Matières organiques dissoutes

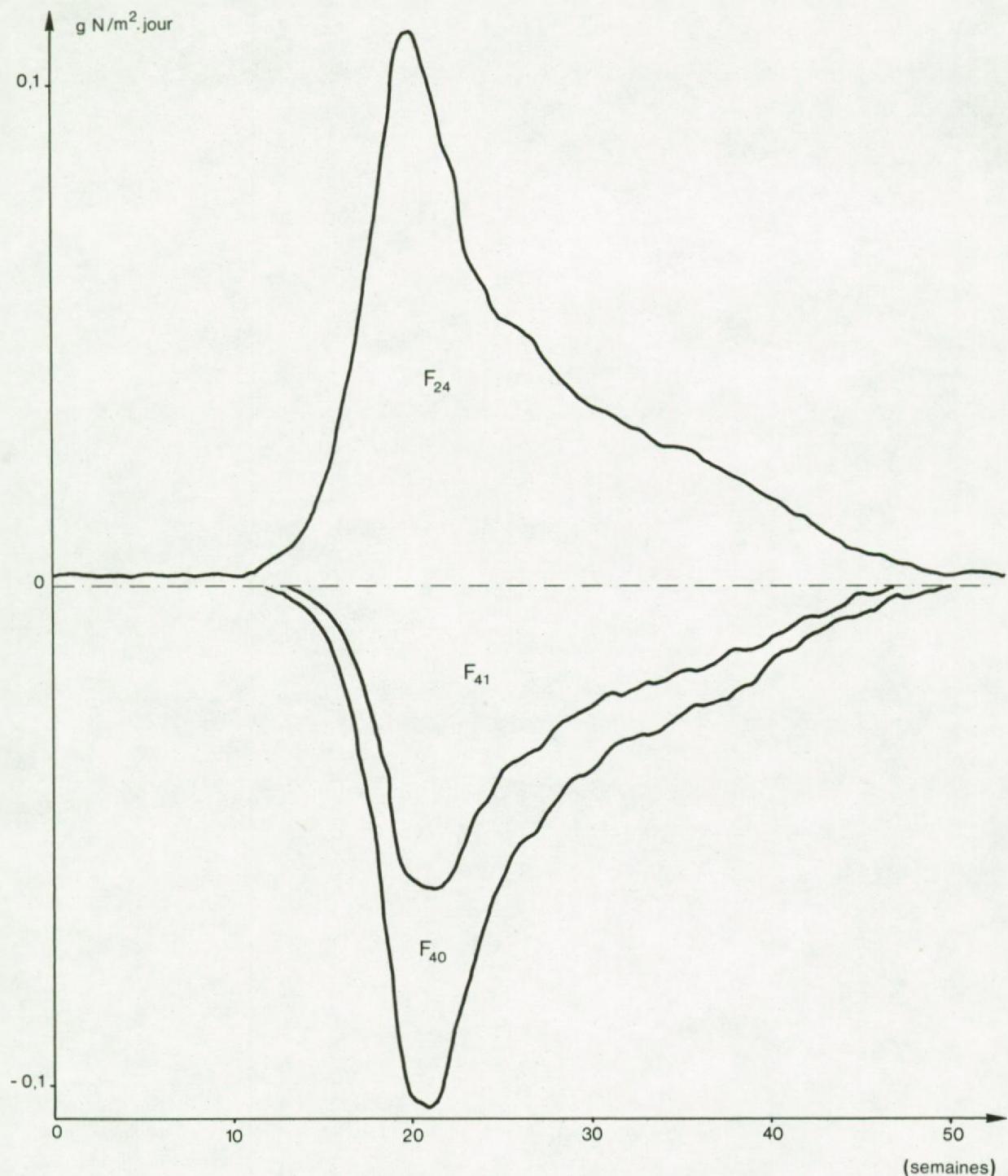


fig. 4.12.
Translocations associées aux matières organiques dissoutes

3.4.- Matières organiques dissoutes

Les figures 4.11 et 4.12 représentent les évolutions saisonnières respectivement des matières organiques dissoutes et des translocations qui y sont associées. Ces figures sont données pour mémoire car la variable X_4 qui s'identifie aux monomères libres de la fraction chimique spécifiable de la matière organique dissoute ne fait pas encore l'objet de mesures régulières.

3.5.- Influence des fluctuations de l'énergie lumineuse disponible pour la photosynthèse et de la photopériode

Il est possible de faire un pas supplémentaire vers une description plus réelle de l'évolution de l'écosystème, en tenant compte des fluctuations journalières de l'énergie disponible pour la photosynthèse et de la photopériode.

Pour cela, au lieu d'employer, pour représenter $J_0(t)$ et $\lambda(t)$ des expressions cosinusoidales telles que (4.18) et (4.19), on injecte dans la relation (4.20) les valeurs de la lumière incidente (figure 4.13) et de la photopériode effectivement observées, en 1974, à la station météorologique côtière de De Haan.

Les figures 4.14a, 4.14b et 4.14c montrent les évolutions des nutriments dissous X_1 , de la biomasse du phytoplancton X_2 et de celle du zooplancton X_3 correspondant à cette situation. La comparaison de cette situation et des résultats du modèles de base permet de mettre en évidence deux faits caractéristiques :

- d'une part, on remarque que l'activité biologique qui conduit aux floraisons planctoniques printanières démarre une dizaine de jours plus tôt que dans le modèle de base. Ceci révèle l'importance des pics journaliers de la lumière incidente au cours du printemps qui permettent d'enclencher le processus de production primaire;
- d'autre part, on voit que, durant toute la période qui suit la floraison, l'évolution de l'écosystème présente des oscillations qui sont relativement réduites pour X_1 et X_2 mais qui se marquent plus nettement pour le zooplancton X_3 , surtout en fin de période. Ces oscillations automnales de la biomasse zooplanctonique que la

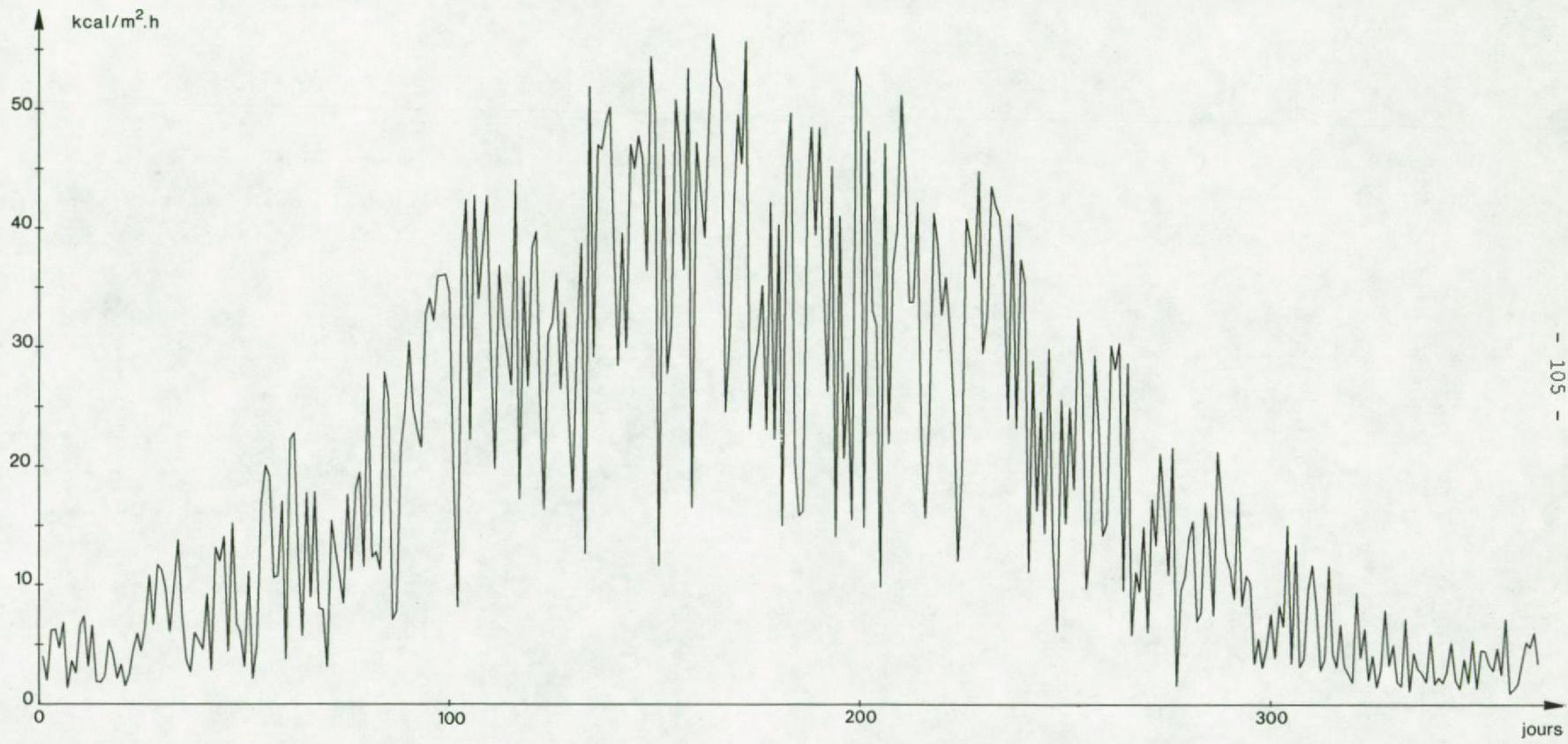


fig. 4.13.

Energie lumineuse disponible pour la photosynthèse observée, en 1974, à la station météorologique de De Haan

présente simulation lie aux fluctuations de la lumière incidente et de la photopériode se rapprochent assez bien des valeurs expérimentales dont le domaine de variation est donné à la figure 4.9.

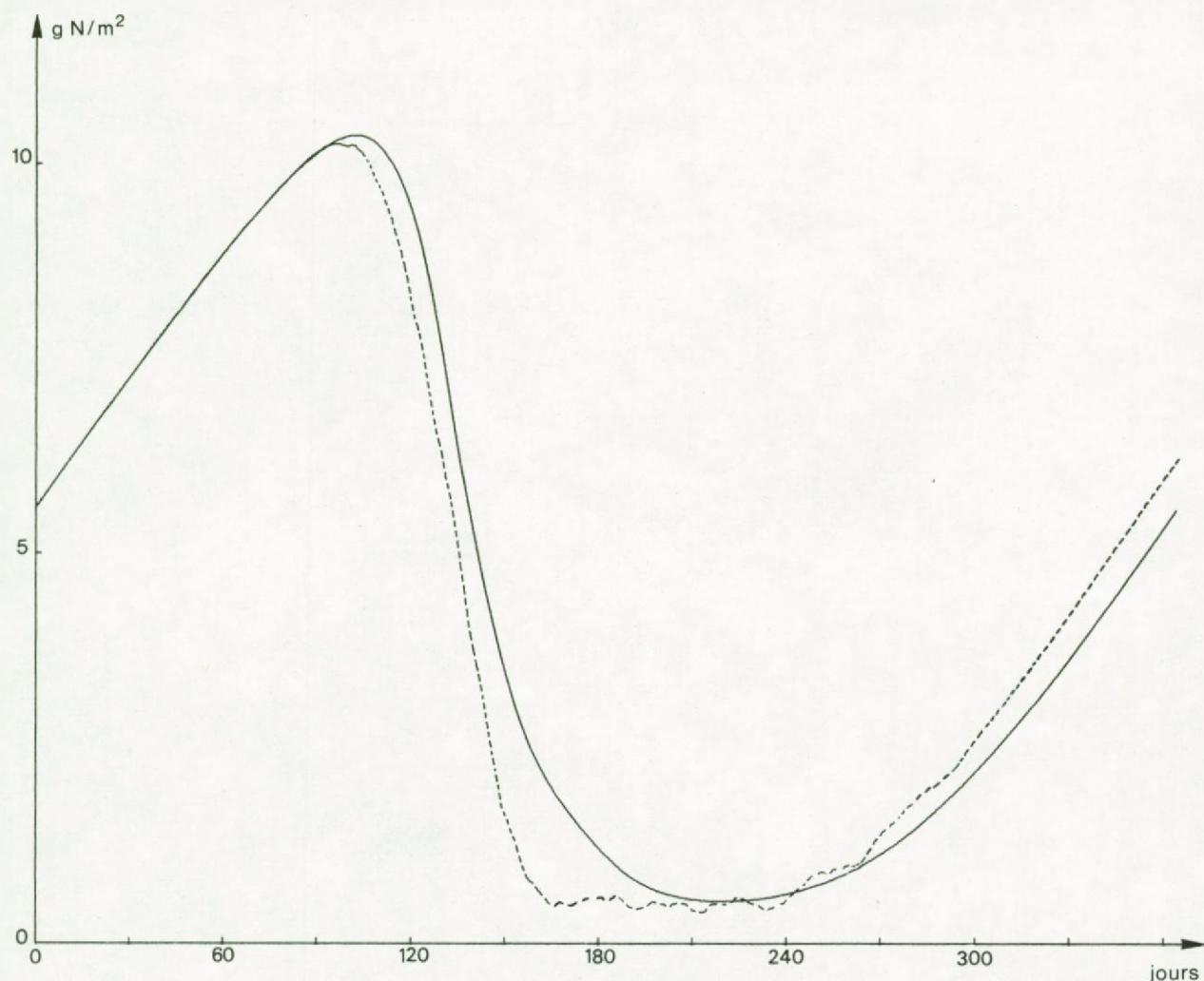


fig. 4.14a.

Nutriments dissous X ,

Trait continu : résultats du modèle de base.

Traits interrompus : résultats du modèle qui tient compte des fluctuations journalières de la lumière incidente et de la photopériode.

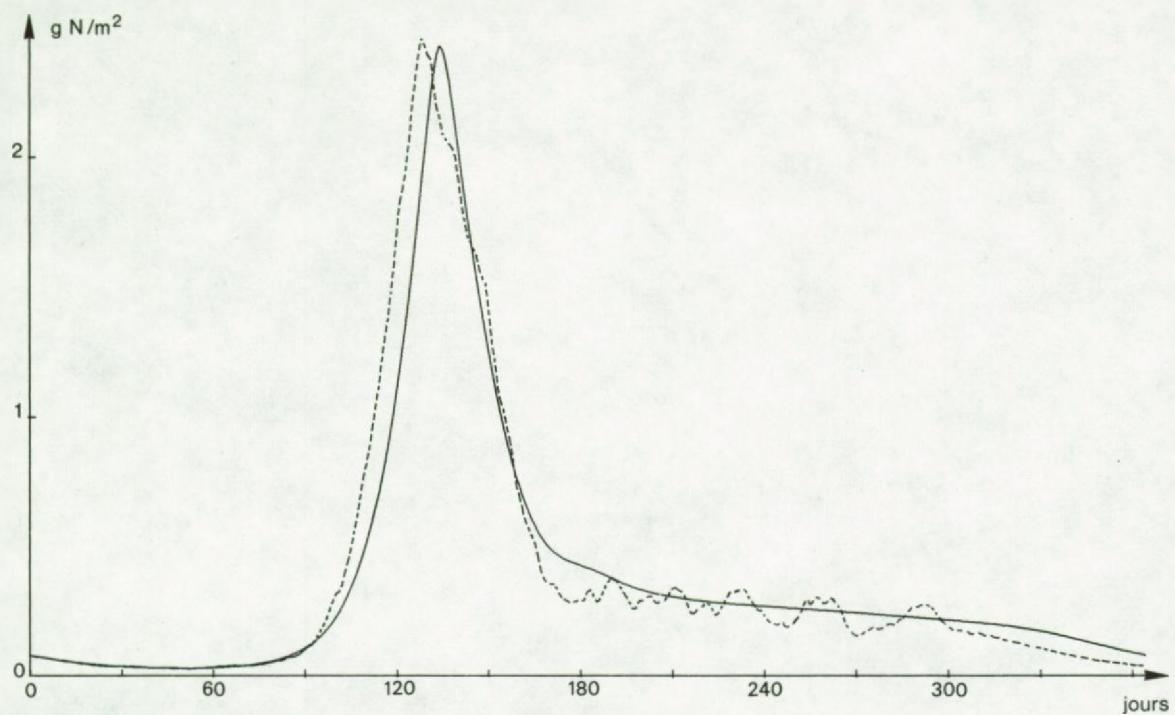


fig. 4.14b.
Biomasse du phytoplancton X_2

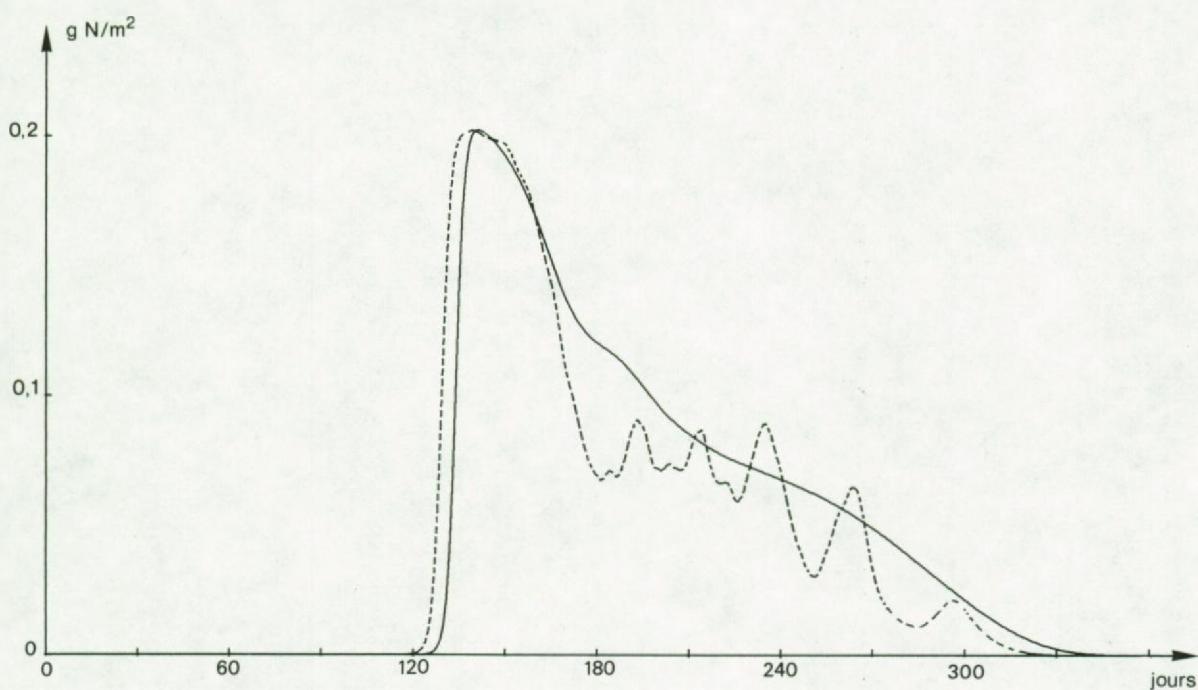


fig. 4.14c.
Biomasse du zooplancton X_3

Trait continu : résultats du modèle de base.
Traits interrompus : résultats du modèle qui tient compte des fluctuations journalières de la lumière incidente et de la photo-période.

Chapitre 5

Analyse de sensibilité des paramètres du modèle du cycle de l'azote

1.- Position du problème

Il faut noter que l'établissement des équations d'évolution décrites au chapitre précédent fait apparaître une explosion du nombre des paramètres dont les valeurs peuvent couvrir de très larges domaines de variation. Ceci peut être considéré comme un handicap majeur pour la modélisation des systèmes écologiques.

Dans le cas présent, si l'on exclut les coefficients utilisés pour décrire les fonctions d'excitations extérieures qui pourraient être données exactement et ceux ajustés par Mommaerts (1978) pour représenter l'inhibition de la photosynthèse pour les hautes valeurs de la lumière incidente, on voit que les équations d'évolution de quatre variables d'état doivent inclure dix-huit paramètres.

A titre de comparaison, ceci peut par exemple être mis en regard d'un modèle (intégré sur la profondeur) de dispersion d'un constituant passif sans migration propre [Nihoul et Adam (1977)] qui tient compte de phénomènes hydrodynamiques assez complexes mais ne requiert en fait que la détermination d'un seul paramètre.

D'autre part, on est en droit d'émettre des réserves sur l'utilité et l'applicabilité de modèles tels que celui proposé par Fransz (1977) pour la baie sud de la mer du Nord qui prend en considération dix variables d'état et pas moins de 112 paramètres explicites.

En effet, on peut admettre avec Jester *et al.* (1977) [figure 5.1] que, pour un certain niveau de complexité du modèle, son exactitude — c'est-à-dire sa capacité à reproduire de près la réalité — tend vers une

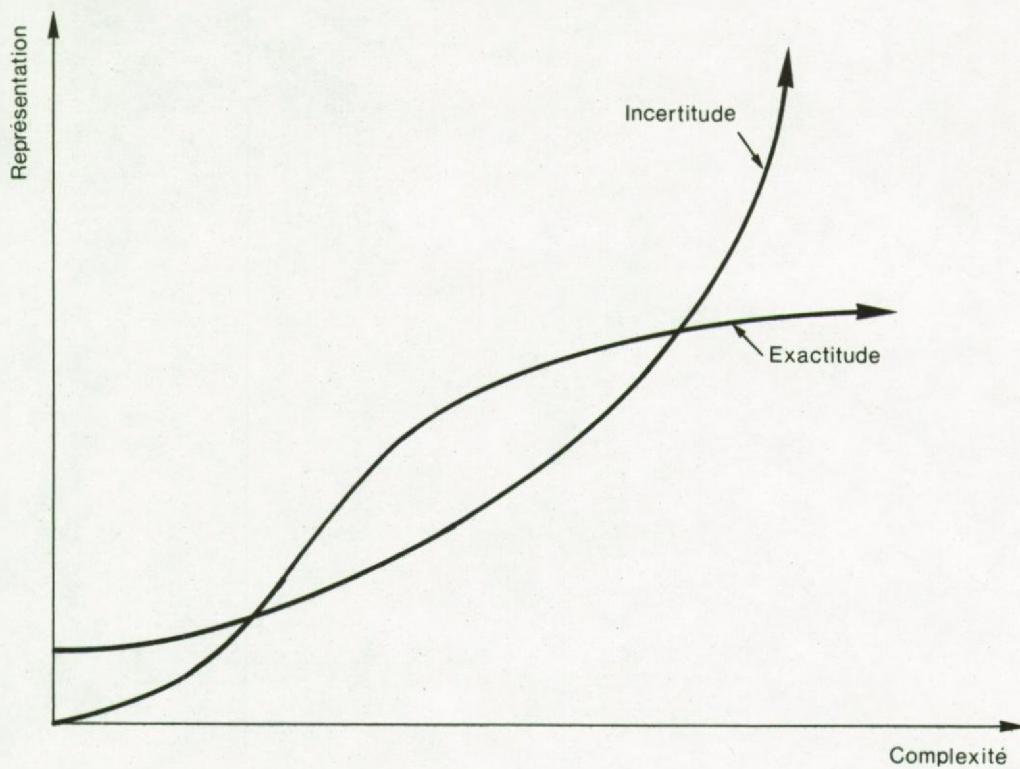


fig. 5.1.

asymptote tandis que l'incertitude sur sa réponse devient exponentielle. Si le nombre de paramètres utilisés est considéré comme une mesure de la complexité du modèle, il semble bien que des modèles comme celui de Fransz atteignent un niveau critique de complexité.

D'aucuns, étrangers à l'analyse des écosystèmes, mettent en doute la qualité des modèles écologiques car, affirment-ils, le grand nombre de paramètres permet toujours d'ajuster la réponse d'un modèle à n'importe quel ensemble de données expérimentales. Cela n'est pas exact parce que, d'une part, ces paramètres sont insérés dans des expressions analytiques déterminées ayant une signification écologique bien précise et ne correspondant en rien à des développements polynomiaux et que, d'autre part, ils doivent être affectés de valeurs numériques qui restent dans des domaines vraisemblables. Ceci fait que l'ajustement des paramètres est, en réalité, une opération relativement malaisée.

Ainsi, par exemple, si l'on considère le système d'équations suivant :

$$(5.1) \quad \dot{X} = F(X, \Pi),$$

la solution $X(t)$ de (5.1) peut être échantillonnée à certains temps t_k et fournir ainsi une série de pseudo-observations $\tilde{X}(t_k)$. Connaissant la forme analytique de F , on peut alors utiliser des techniques d'optimisation appropriées pour essayer d'estimer un vecteur paramètre Π^* tel que le modèle

$$(5.2) \quad \dot{X}^* = F(X^*, \Pi^*)$$

reproduise au mieux les pseudo-observations $\tilde{X}(t_k)$.

S'il y a très souvent un bon accord entre les $X^*(t_k)$ et les $\tilde{X}(t_k)$, on constate [Pichot et Runfola (1974)] que certaines composantes du vecteur Π^* peuvent avoir des valeurs très proches — mais d'autres des valeurs très éloignées — de celles des composantes équivalentes du vecteur Π .

On obtient donc un *optimum* mais un même *optimum* pourrait être atteint par un ensemble de vecteurs paramètres Π^* pour lesquels chacune des composantes peut varier dans des domaines d'autant plus larges que la sensibilité du système par rapport à chacune de celles-ci est plus faible.

Pour mieux connaître le fonctionnement de l'écosystème, pour mettre en évidence les expériences prioritaires ou dont les résultats sont exigés avec la plus grande précision, pour rendre plus performantes les techniques d'ajustement, ..., il est donc nécessaire d'étudier l'influence de chaque paramètre sur le modèle.

La méthode la plus simple pour effectuer cette étude est de comparer, de façon empirique, la solution standard $X(\Pi_k)$ avec la solution perturbée $X(\Pi_k + \Delta\Pi_k)$, pour tous les Π_k et $\Delta\Pi_k$ que l'on juge utile d'envisager. Ceci a été effectué notamment par Kremer et Nixon (1978), Jamart *et al.* (1979), Blake et Gentil (1979).

Pour aborder ce problème de manière plus systématique, on doit effectuer une analyse de sensibilité des paramètres du modèle. Pour cela, on développe $X_i(\Pi_k + \Delta\Pi_k)$ en série de Taylor suivant :

$$(5.3) \quad X_i(\Pi_k + \Delta\Pi_k) = X_i(\Pi_k) + \Delta\Pi_k \frac{\partial X_i}{\partial \Pi_k} + \theta(\Delta\Pi_k)^2$$

et l'on définit la sensibilité de la variable x_i vis-à-vis du paramètre π_k par

$$(5.4) \quad \frac{\partial x_i}{\partial \pi_k} = \lim_{\Delta \pi_k \rightarrow 0} \frac{x_i(\pi_k + \Delta \pi_k) - x_i(\pi_k)}{\Delta \pi_k} .$$

2.- Sensibilité à l'état d'équilibre

La première analyse de sensibilité [Tomovic (1963)] concerne l'état d'équilibre du système défini par (5.1) qui vérifie

$$(5.5) \quad F(x^e, \Pi) = 0 .$$

On peut dériver (5.5) par rapport à π_k et l'on obtient le système d'équations algébriques suivant :

$$(5.6) \quad \frac{\partial F_i}{\partial \pi_k} + \sum_{j=1}^n \frac{\partial F_i}{\partial x_j^e} \frac{\partial x_j^e}{\partial \pi_k} = 0$$

qui est linéaire en $\frac{\partial x_j^e}{\partial \pi_k}$. Le système (5.6) peut s'écrire

$$(5.7) \quad A \frac{\partial x^e}{\partial \pi_k} = b_k$$

où $A = (A_{i,j}) = \frac{\partial F_i}{\partial x_j^e}$

ne dépend pas du π_k choisi et

$$b_k = - \frac{\partial F}{\partial \pi_k} .$$

La sensibilité à l'équilibre du modèle vis-à-vis du paramètre π_k est donnée par

$$(5.8) \quad \frac{\partial x^e}{\partial \pi_k} = A^{-1} b_k .$$

La méthode est élégante puisqu'il suffit d'établir et d'inverser, une fois pour toutes, la matrice A puis d'appliquer A^{-1} au vecteur b_k pour obtenir les sensibilités recherchées.

La solution de (5.8) permet de déterminer que, pour un accroissement de 1% du paramètre Π_k , la valeur à l'équilibre de X_i va varier de $\left|\frac{\partial X_i^e}{\partial \Pi_k}\right| \%$, ceci positivement ou négativement suivant le signe de $\frac{\partial X_i^e}{\partial \Pi_k}$. Il faut noter que (5.8) ne contient évidemment pas le temps et permet de déterminer un nouvel état d'équilibre, sans prendre en considération le temps nécessaire pour atteindre ce nouvel équilibre [Brylinski (1972)].

Pour obtenir un tableau facilement comparable et analysable des sensibilités des différentes variables d'état par rapport aux différents paramètres, il peut être utile de travailler sur des sensibilités relatives obtenues par une double normalisation :

- d'abord, en passant des $\frac{\partial X_i^e}{\partial \Pi_k}$ aux $\frac{\Pi_k}{X_i^e} \frac{\partial X_i^e}{\partial \Pi_k}$;
- ensuite, en recherchant la valeur maximale des sensibilités une première fois normées, puis en divisant toutes ces sensibilités par cette valeur maximale.

Ce type d'analyse de sensibilité a été effectué, de façon extensive, par O'Brien et Wroblewski (1976) qui, pour un biotope marin situé au large de la Floride, ont établi un modèle tenant compte des nutriments dissous, du phytoplancton, des matières détritiques et des poissons; ils ont pu montrer que ce modèle était le plus sensible aux taux de broutage, d'excrétion et de mortalité du zooplancton.

Dans le cadre de la présente étude, il aurait été fort intéressant d'examiner une analyse similaire réalisée par Brylinski (1972) pour l'écosystème de la Manche. Malheureusement, cela n'est pas possible puisque cet auteur définit des sensibilités de variables d'état à l'équilibre par rapport à d'autres variables d'état à l'équilibre : ceci semble incorrect puisque, à l'équilibre, le vecteur d'état est défini par et seulement par

$$(5.9) \quad X^e = X^e(\Pi).$$

3.- Sensibilité dynamique

Il faut reconnaître que la sensibilité à l'équilibre présente certaines limitations dues à la notion même d'équilibre. En effet, comme on

l'a mentionné précédemment, l'évolution essentielle d'un écosystème n'est pas de passer de conditions initiales à un état d'équilibre via un régime transitoire mais plutôt d'être influencée par des fonctions d'excitations extérieures usuellement périodiques.

De plus, si l'on explicite (5.1) par

$$(5.10) \quad \dot{X} = F[X, \Pi, g(t)]$$

$$\text{où } g(t) = g(t + \theta)$$

est le vecteur des fonctions d'excitations extérieures et θ la période des fonctions g et que l'on admet que l'état d'équilibre "instantané" $X^e(t_k)$ vérifie

$$(5.11) \quad F[X^e, \Pi, g(t_k)] = 0 ,$$

on constate que l'état $X(t)$ de l'écosystème est toujours relativement éloigné de l'état d'équilibre "instantané" $X^e(t)$. A titre d'exemple, les figures 5.2 a et b donnent, pour les 26 semaines comprises entre le 1^{er} avril et le 30 septembre, les évolutions réelles des biomasses du phytoplancton X_2 et du zooplancton X_3 comparées à celles de leurs équilibres instantanés respectifs.

On serait dès lors tenter de passer de la sensibilité à l'équilibre à la sensibilité moyenne sur la période θ du système. En effet, si on intègre (5.1) sur θ , on obtient

$$(5.12) \quad \bar{F} = 0^* .$$

Dérivant (5.12) par rapport à Π_k , il vient

$$(5.13) \quad \frac{\partial \bar{F}_i}{\partial \Pi_k} + \sum_j \int_0^\theta \frac{\partial F_i}{\partial X_j} \frac{\partial X_j}{\partial \Pi_k} dt = 0 .$$

L'équation (5.13) est inutilisable puisqu'on ne peut pas passer du second terme de (5.13) à

$$\sum_i \frac{\partial \bar{F}_i}{\partial X_j} \frac{\partial X_j}{\partial \Pi_k} .$$

* Les barres supérieures symbolisent des moyennes sur θ .

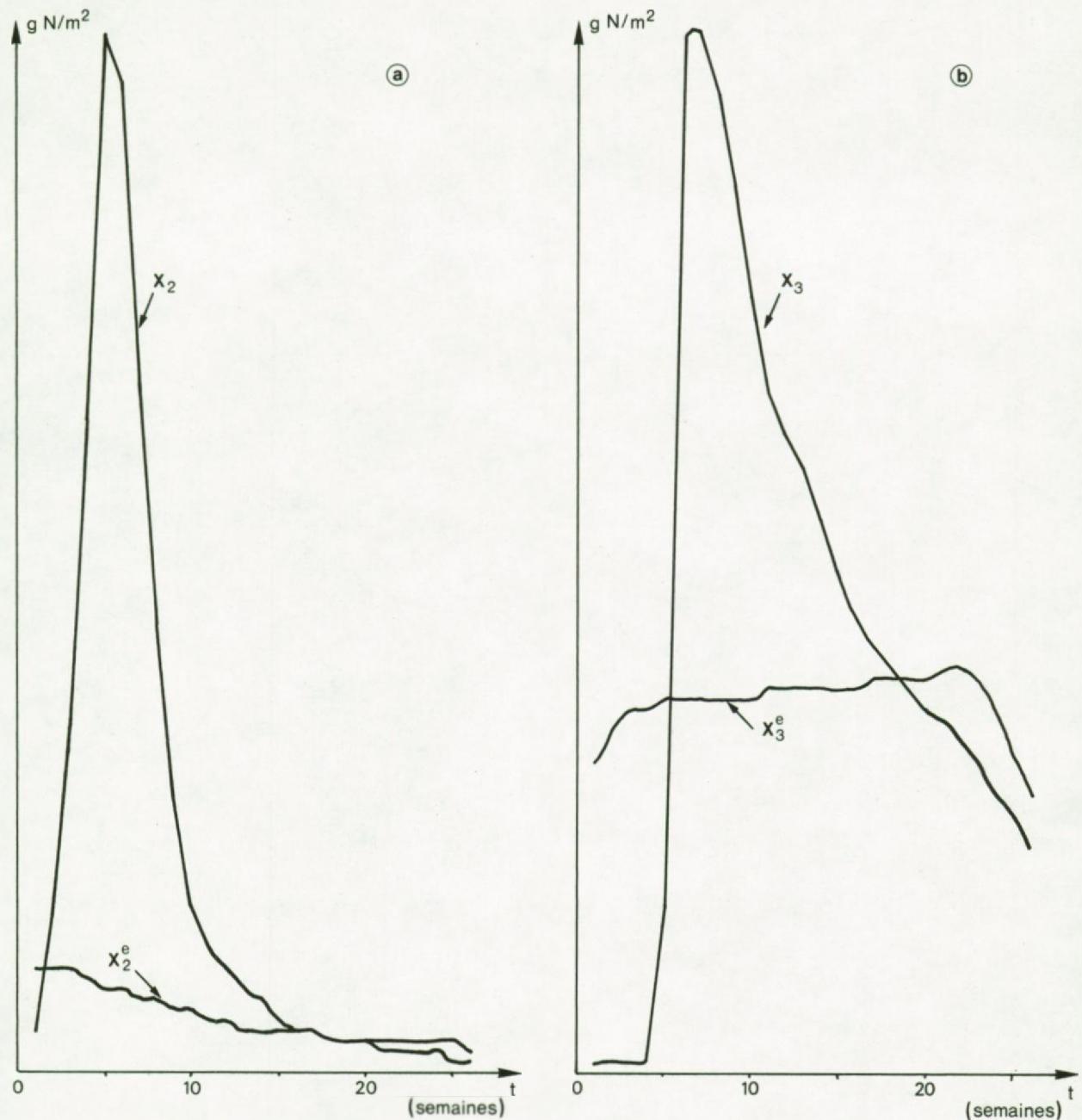


fig. 5.2.

Il reste donc à étudier la sensibilité dynamique de l'écosystème. Pour cela, il suffit de dériver (5.1) par rapport à Π_k . En intervertissant, dans le premier membre, l'ordre de dérivation, on obtient

$$(5.14) \quad \frac{d}{dt} \left(\frac{\partial X_i}{\partial \Pi_k} \right) = \frac{\partial F_i}{\partial \Pi_k} + \sum_{j=1}^n \frac{\partial F_i}{\partial X_j} \frac{\partial X_j}{\partial \Pi_k}, \quad i = 1, \dots, n.$$

Pour déterminer la sensibilité dynamique du système par rapport à Π_k , il faut donc résoudre un système de n équations différentielles linéaires du premier ordre.

4.- Résultats

Cette étude de sensibilité dynamique a été effectuée pour le modèle du cycle de l'azote décrit au chapitre précédent et pour les paramètres $C_1, C_9, C_{10}, C_{11}, C_{13}, C_{14}, C_{15}, C_{16}, C_{17}, C_{18}, C_{19}, C_{20}, C_{22}, C_{23}, C_{26}, C_{27}, C_{28}$ et C_{29} , dont la signification écologique est donnée au tableau 4.1.

4.1.- Sensibilité relative moyenne de chaque variable d'état vis-à-vis de chaque paramètre

Pour la facilité de la discussion des résultats, on peut prendre d'abord en considération les valeurs moyennes des sensibilités. Ainsi, on peut définir la sensibilité relative moyenne de la variable i vis-à-vis du paramètre Π_k par

$$(5.15) \quad \bar{s}_{ij} = \frac{1}{\theta} \int_0^\theta \frac{\Pi_k}{X_i} \frac{\partial X_i}{\partial \Pi_k} dt$$

où $i = 1, 2, 3, 4$; $k = 1, \dots, 18$ et $\theta = 365$ jours. On peut classer les valeurs absolues des \bar{s}_{ij} par ordre décroissant et établir le tableau 5.1 qui affecte à chacun des \bar{s}_{ij} une place qui va de 1 à 72 et qui permet de situer aisément l'importance de chaque \bar{s}_{ij} par rapport à tous les autres.

On constate que les cinq sensibilités les plus élevées sont obtenues en moyenne pour :

- C_{17} (taux de sédimentation-mortalité du phytoplancton) par rapport à la biomasse du phytoplancton X_2 ;
- C_{27} (valeur saturante de la lumière incidente) par rapport à la concentration en matières organiques dissoutes X_4 ;

- C_{17} par rapport à la concentration en matières organiques dissoutes X_4 ;
- C_{27} par rapport à la biomasse du phytoplancton X_2 ;
- C_{13} (taux optimal de production primaire) par rapport à la concentration de matières organiques dissoutes X_4 .

Tableau 5.1

Classement, par ordre décroissant, des sensibilités relatives moyennes \bar{s}_{ik}

	X_1	X_2	X_3	X_4
C_1	12	50	22	44
C_9	30	11	7	6
C_{10}	58	59	60	56
C_{11}	43	38	52	36
C_{13}	23	8	33	5
C_{14}	49	51	62	48
C_{15}	31	17	55	18
C_{16}	21	14	65	16
C_{17}	68	1	24	3
C_{18}	37	25	28	26
C_{19}	46	15	47	41
C_{20}	45	67	71	63
C_{22}	57	69	72	27
C_{23}	39	19	34	20
C_{26}	13	42	61	40
C_{27}	35	4	32	2
C_{28}	54	66	70	29
C_{29}	64	10	53	9

On voit que les quatre sensibilités les plus hautes concernent deux variables d'état (X_2 et X_4) et deux paramètres (C_{17} et C_{27}). D'ailleurs, plus généralement, tous les paramètres qui ont une influence marquée sur la biomasse du phytoplancton X_2 ont également un effet équivalent sur la concentration en matières organiques dissoutes X_4 parce que, dans le présent modèle, l'évolution de X_4 est essentiellement commandée par celle de X_2 .

Il est intéressant aussi de noter que les sensibilités de ces paramètres ne semblent pas liées à la complexité des expressions analytiques dans lesquelles ils sont insérés. En effet, C_{17} apparaît dans l'expression rudimentaire de F_{20} tandis que C_{27} , qui est presque aussi sensible, provient de la forme analytique relativement sophistiquée du flux F_{12} de la production primaire.

4.2.- Sensibilité relative moyenne du modèle vis-à-vis de chaque paramètre

Pour synthétiser quelque peu l'information, on peut prendre en considération la sensibilité d'un paramètre Π_k vis-à-vis non pas d'une variable d'état donnée mais du modèle lui-même. Cette sensibilité peut être définie comme un vecteur s_k dont les composantes sont les sensibilités relatives à chacune des variables d'état, c'est-à-dire

$$(5.16) \quad s_k(t) = \{s_{ik}(t)\} = \left\{ \frac{\Pi_k}{X_i(t)} \quad \frac{\partial X_i(t)}{\partial \Pi_k} \right\}$$

et la mesure de cette sensibilité d'un paramètre Π_k par rapport au modèle peut être donnée par la norme du vecteur s_k , c'est-à-dire

$$(5.17) \quad \|s_k\| = \left[\sum_{i=1}^4 \left(\frac{\Pi_k}{X_i} \quad \frac{\partial X_i}{\partial \Pi_k} \right)^2 \right]^{\frac{1}{2}} .$$

La sensibilité moyenne de Π_k par rapport au modèle est donc donnée par

$$(5.18) \quad \overline{\|s_k\|} = \frac{1}{\theta} \int_0^\Theta \|s_k(t)\| dt .$$

Il est possible de classer tous les $\overline{\|s_k\|}$ par ordre décroissant et de dresser la liste de tous les paramètres en fonction de la sensibilité moyenne que le modèle reflète à leur égard. Cette liste est donnée au tableau 5.2.

Pour vérifier si tous les traitements mathématiques effectués sur les solutions de (5.14) n'ont pas déformé l'information, on a calculé l'erreur quadratique moyenne suivante :

$$(5.19) \quad \Delta_k = \frac{1}{\theta} \int_0^\Theta \left\{ \frac{1}{4} \sum_{i=1}^4 \left(\frac{X_i(\Pi_k) - X_i(\Pi_k + \Delta\Pi_k)}{X_i(\Pi_k)} \right)^2 \right\}^{\frac{1}{2}} dt$$

Tableau 5.2

Classement par sensibilité décroissante	Paramètre	Signification écologique du paramètre	Classement obtenu par incrémentation du paramètre
1	C_{13}	Taux optimal de production primaire	1
2	C_{27}	Valeur saturante de la lumière incidente	3
3	C_{16}	Taux optimal de broutage	2
4	C_9	Extinction de la lumière due aux matières en suspension non phytoplanct.	4
5	C_{17}	Taux de sédimentation-mortalité du phytoplancton	5
6	C_{19}	Pourcentage de production primaire dissoute	6
7	C_{15}	Constante de demi-saturation de la consommation du phytopl. par le zoopl.	7
8	C_{29}	Coefficient d'Arrhenius de la fonction de la température	9
9	C_{26}	Concentration d'azote dissous dans les eaux interstitielles de la couche supérieure des sédiments	8
10	C_{18}	Taux de consommation de zooplancton par les niveaux trophiques supérieurs	13
11	C_{23}	Taux d'excrétion liquide du zoopl.	14
12	C_1	Taux de diffusion d'azote à partir des sédiments	11
13	C_{11}	Deuxième coefficient de <i>self shading</i>	10
14	C_{20}	Taux de production des pelotes fécales	12
15	C_{22}	Taux de reminéralisation de la matière organique dissoute	17
16	C_{28}	Taux de mortalité des bactéries marines	18
17	C_{14}	Constante de demi-saturation de la consommation d'azote dissous par le phytoplancton	16
18	C_{10}	Premier coefficient de <i>self shading</i>	15

où $X_i(\Pi_k)$ est la solution du modèle dans lequel le paramètre Π_k possède la valeur fixée au tableau 4.1, $X_i(\Pi_k + \Delta\Pi_k)$ est la solution du modèle pour une valeur du paramètre Π_k augmentée de $\Delta\Pi_k$, $\Delta\Pi_k$ étant pris égal à 0,05 Π_k .

Un Δ_k est d'autant plus grand que l'influence du paramètre Π_k sur le modèle est importante. On peut donc classer tous les paramètres par

ordre décroissant des Δ_k : ceci est l'objet de la dernière colonne du tableau 5.2. On y voit que les classements de sensibilité obtenus à partir des équations (5.18) et (5.19) sont très voisins.

L'examen du tableau 5.2 permet de conclure que les paramètres les plus sensibles sont le taux optimal de la production primaire C_{13} , la valeur saturante de la lumière incidente C_{27} , le taux optimal de brouillage C_{16} , le coefficient d'extinction de la lumière par la turbidité C_9 et le taux de sédimentation-mortalité du phytoplancton C_{17} .

On peut affirmer que ce sont eux qui doivent faire l'objet, de façon prioritaire, des mesures les plus nombreuses et des expériences les plus précises. De plus, si l'on désire ajuster les résultats du modèle sur un ensemble de données expérimentales, c'est en modifiant principalement les valeurs de ces paramètres qu'il est possible de réaliser l'optimisation la plus efficace.

Si trois des cinq paramètres les plus sensibles apparaissent dans le flux F_{12} de production primaire, par contre, on voit que la constante de demi-saturation de la consommation d'azote dissous par le phytoplancton C_{14} qui est insérée également dans F_{12} et sur laquelle est basée toute la discussion de nutriments limitants est un des paramètres les moins sensibles de tout le modèle : ceci peut être dû au fait que, particulièrement dans cette zone de la mer du Nord, tous les nutriments ont peu de caractères limitants.

4.3.- Sensibilité relative instantanée du modèle vis-à-vis de chaque paramètre

En revenant à l'expression des $s_k(t)$ donnée par (5.16), il est possible d'examiner l'évolution au cours du temps de la sensibilité relative du modèle vis-à-vis de chaque paramètre. Ceci fait l'objet de la figure 5.3 où les deux axes horizontaux sont respectivement le temps et les dix-huit paramètres pris en considération dans cette étude et où l'axe vertical représente le classement instantané (du niveau 18 au niveau 1) des différents paramètres par ordre de sensibilité décroissante.

On doit constater que ces sensibilités montrent une variabilité temporelle assez importante. En effet, si des paramètres tels que C_{13} et

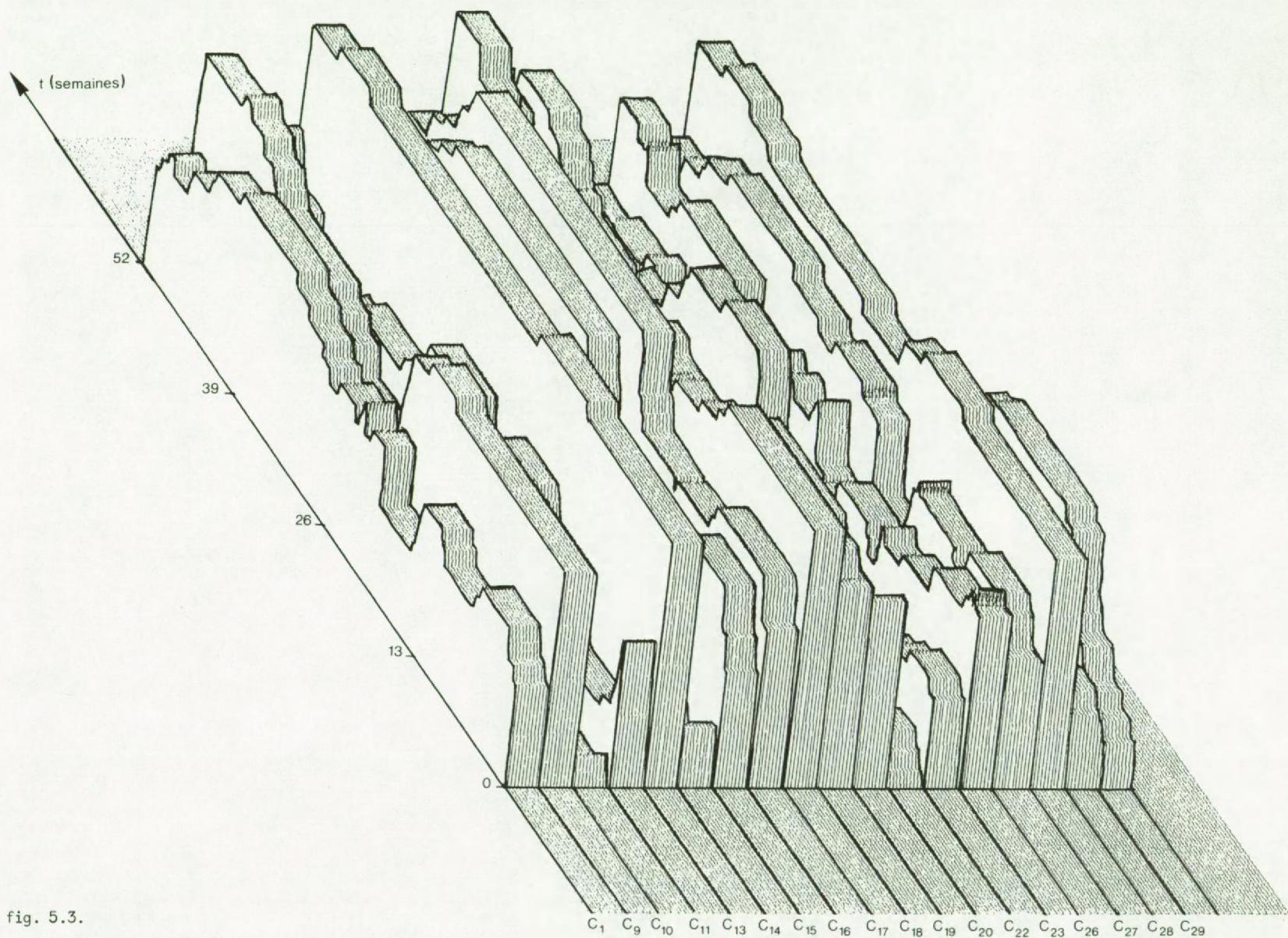


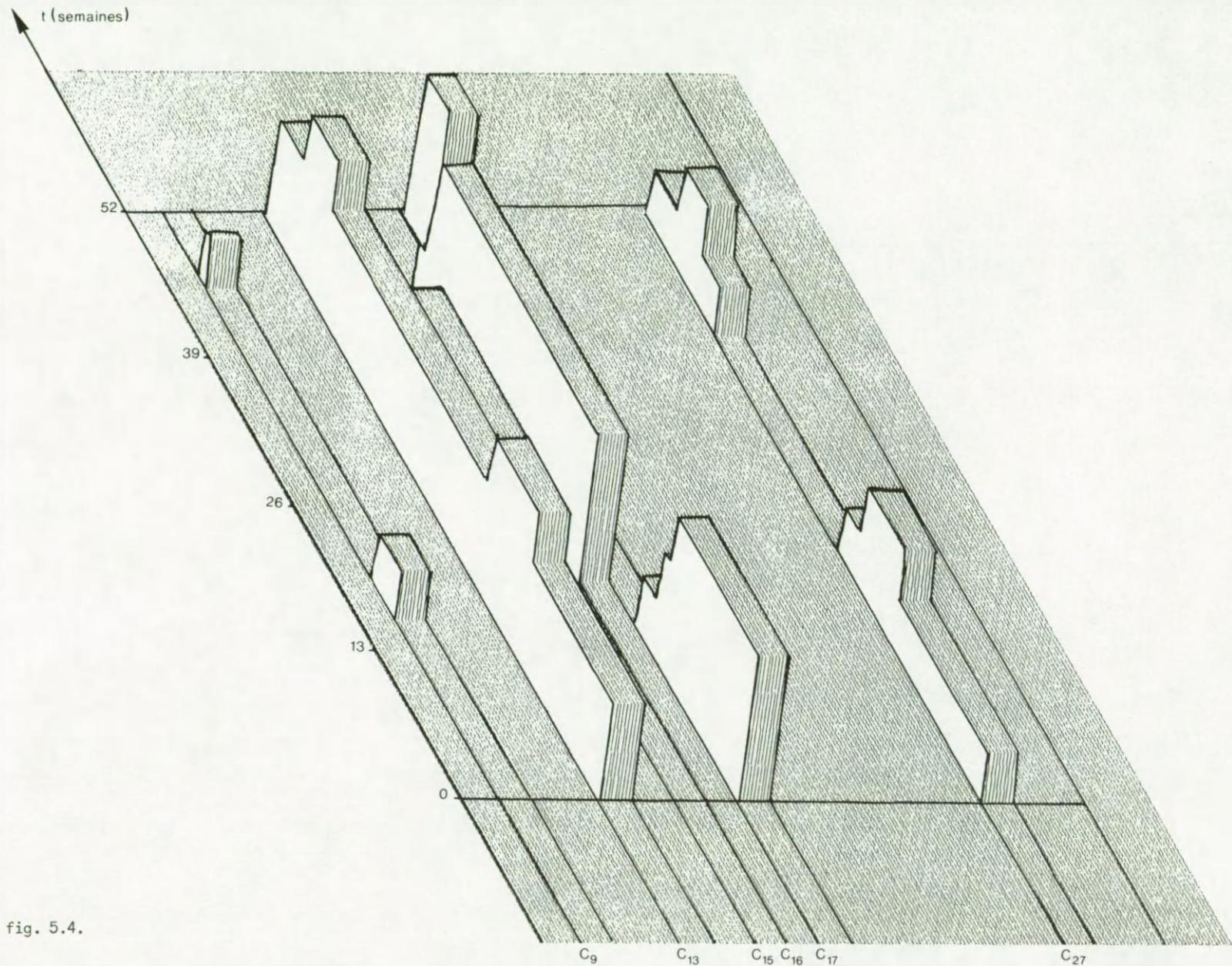
fig. 5.3.

C_{27} qui ont les sensibilités moyennes les plus élevées sont à tout instant très sensibles, des paramètres comme C_9 (taux d'extinction de la lumière due à la turbidité) et C_{29} (coefficient de variation des activités biologiques en fonction de la température) sont d'abord très sensibles pendant la première moitié de l'année puis assez peu sensibles pratiquement jusqu'à la fin de l'année. A l'inverse, C_{15} (constante de demi-saturation de la consommation de phytoplancton par le zooplancton) et C_{22} (taux de reminéralisation de la matière organique dissoute) sont particulièrement très sensibles, respectivement pendant la seconde moitié de l'année et durant l'été.

Cette variabilité apparaît plus clairement dans la figure 5.4 où ne sont reproduits à tout instant que les trois paramètres les plus sensibles. On voit que, jusqu'à l'époque de la floraison planctonique printanière et à la fin de l'année, les trois paramètres les plus sensibles sont C_{13} , C_{27} et C_{17} (taux de sédimentation-mortalité du phytoplancton) tandis que, dans la période médiane de l'année, ce sont C_{13} , C_{16} et C_{15} qui sont les plus sensibles.

Ceci signifie que si l'on veut modéliser avec plus de détails l'évolution de l'écosystème pour une portion déterminée de l'année où si l'on entreprend, à un moment donné, une campagne de mesures en mer, il y a intérêt à attacher la plus grande attention aux paramètres les plus sensibles aux instants considérés.

Avant de terminer, il convient de formuler deux remarques restrictives. D'une part, les sensibilités calculées ici dépendent des formes analytiques des interactions écologiques F de (5.1). Elles sont donc caractéristiques du modèle choisi et pas nécessairement de l'écosystème étudié. Si l'on modifie radicalement la sélection des variables d'état et l'expression de leurs interactions, on obtient un certain changement dans la configuration des sensibilités des différents paramètres utilisés. Ainsi, au cours de tests préliminaires, un modèle rudimentaire a été établi, où les translocations F_{ij} étaient du type de $\alpha_{ij} X_i$, c'est-à-dire proportionnelles aux compartiments donneurs et l'on a pu montrer que le classement des



sensibilités moyennes des α_{ij} était tout simplement identique à celui des valeurs moyennes \bar{F}_{ij} des translocations.

D'autre part, vu la définition de la sensibilité donnée par l'équation (5.4), cette analyse a un caractère local, c'est-à-dire qu'elle est valide pour de petites perturbations $\Delta\Pi_k$ autour de la valeur originale Π_k du paramètre considéré. D'ailleurs, les légères différences qui apparaissent entre les première et quatrième colonnes du tableau 5.2 peuvent s'expliquer par le fait que le caractère local peut être perdu, même pour une variation de 5 % de certains paramètres. Notons à cet égard que des méthodes mathématiques sont actuellement mises au point [Behrens (1979)] pour étudier les "sensibilités des sensibilités" de paramètres, c'est-à-dire pour estimer l'importance des termes en $(\Delta\Pi_k)^2$ du développement (5.3).

Chapitre 6

Modèle du cycle de l'azote dans la baie sud de la mer du Nord subdivisée en trente boîtes

Le chapitre 4 a présenté une simulation du cycle de l'azote dans la zone côtière belge de la mer du Nord considérée comme une seule boîte. Il est possible maintenant de proposer une représentation plus détaillée de la partie est de la baie sud de la mer du Nord, en la subdivisant en trente boîtes numérotées de 1 à 30 suivant la figure 6.1.

Cette subdivision s'effectue de la façon suivante :

- les divisions longitudinales correspondent aux positions approximatives des lignes de courant valant respectivement 100 , 150 , 200 , 217,8 et $231,1 \cdot 10^3 \text{ m}^3/\text{s}$ et qui sont fournies par les modèles mathématiques de circulation résiduelle [Nihoul et Ronday (1976)];
- les divisions transversales sont réparties de manière équidistante entre la zone du Pas de Calais et la région au large de Texel.

Il y a six boîtes sur une même longitudinale et cinq sur une même transversale. La subdivision transversale est plus resserrée près des côtes puisque c'est là que les variables d'état peuvent présenter les gradients les plus importants. Notons encore que les boîtes 1 , 2 , 3 , 6 , 7 , 8 , 11 , 12 et 13 correspondent à peu près à la boîte unique étudiée au chapitre 4.

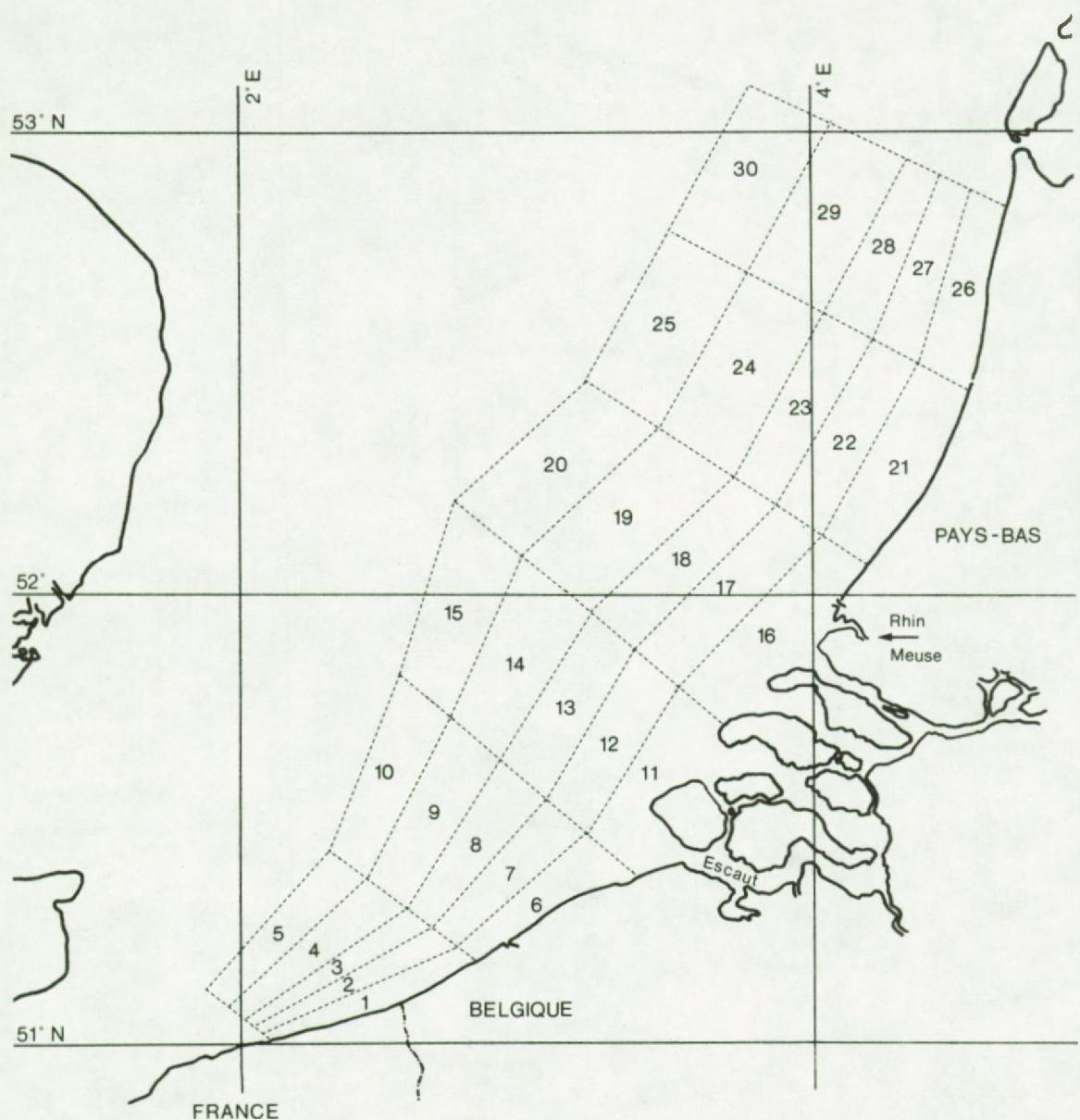


fig. 6.1.

L'équation d'évolution de X_k^i *, variable d'état k dans la boîte i , avec $k = 1, \dots, 4$ et $i = 1, \dots, 30$, contient des termes d'interactions

* Rappelons que les indices inférieurs se rapportent aux différentes variables d'état (ou aux différents paramètres) et les indices supérieurs aux différentes boîtes.

écologiques qui se passent au sein de la boîte i et des termes d'échange par advection et diffusion entre la boîte i et celles qui l'entourent. Ce modèles à trente boîtes est donc constitué par un système de 120 équations différentielles couplées.

1.- Echanges d'advection et de diffusion entre boîtes

Les différentes boîtes sont connectées entre elles par des échanges d'advection et de diffusion. Plus précisément, il existe des flux d'advection suivant les frontières longitudinales et des flux de diffusion suivant les frontières transversales. En effet, comme il n'y a pas de transport d'eau à travers une ligne de courant, il n'y a pas de flux advectif entre boîtes situées sur une même transversale. D'autre part, pour les boîtes situées sur une même longitudinale, les flux de diffusion sont négligeables par rapport aux flux d'advection.

1.1.- Flux d'advection

Pour deux boîtes i et j qui se suivent le long d'une même longitudinale, il existe un flux d'advection qui s'exprime

- pour la boîte i , par

$$(6.1) \quad - \frac{Q^{ij} X_k^i}{S^i H^i}$$

- et, pour la boîte j , par

$$(6.2) \quad + \frac{Q^{ij} X_k^i}{S^j H^i} .$$

Les S^i et H^i sont respectivement la surface et la profondeur de la boîte i dont les valeurs sont données au tableau 6.1. Q^{ij} représente le débit d'eau de i vers j qui prend les valeurs suivantes :

$$Q^{0,5} = Q^{5,10} = Q^{10,15} = Q^{15,20} = Q^{20,25} = Q^{25,30} = Q^{30,0} = 50 \cdot 10^3 \text{ m}^3/\text{s} ,$$

$$Q^{0,4} = Q^{4,9} = Q^{9,14} = Q^{14,19} = Q^{19,24} = Q^{24,29} = Q^{29,0} = 50 \cdot 10^3 \text{ m}^3/\text{s} ,$$

$$Q^{0,3} = Q^{3,8} = Q^{8,13} = Q^{13,18} = Q^{18,23} = Q^{23,28} = Q^{28,0} = 17,8 \cdot 10^3 \text{ m}^3/\text{s} ,$$

$$Q^{0,2} = Q^{2,7} = Q^{7,12} = Q^{12,17} = Q^{17,22} = Q^{22,27} = Q^{27,0} = 13,3 \cdot 10^3 \text{ m}^3/\text{s} ,$$

$$Q^{0,1} = Q^{1,6} = Q^{6,11} = 8,9 \cdot 10^3 \text{ m}^3/\text{s} .$$

Tableau 6.1
Caractéristiques géométriques des différentes boîtes

Boîte #	H ⁱ (m)	S ⁱ (km ²)	L ⁱ (km)
1	8	247	4,8
2	12	235	4,8
3	16	225	4,8
4	22,2	463	10,3
5	30,7	443	10,3
6	8,5	566	11,1
7	13,4	544	11,1
8	18,4	522	11,1
9	24,4	706	15,7
10	31,4	675	15,7
11	8,5	765	15
12	13,5	735	15
13	18,4	705	15
14	24,4	950	21,1
15	31,4	907	21,1
16	8,3	745	14,6
17	12,9	715	14,6
18	17,5	686	14,6
19	23,6	1071	23,8
20	31,2	1023	23,8
21	8,3	714	14
22	12,8	686	14
23	17,3	658	14
24	23,4	1071	23,8
25	31	1023	23,8
26	7,9	571	11,2
27	12	549	11,2
28	16	526	11,2
29	22,2	1071	23,8
30	30,6	1023	23,8

La boîte 11 reçoit les eaux en provenance de l'Escaut et la boîte 16 celles du Rhin et de la Meuse. Ces deux apports extérieurs sont respectivement de l'ordre de $100 \text{ m}^3/\text{s}$ et $2,4 \cdot 10^3 \text{ m}^3/\text{s}$ [Van Bennekom *et al.* (1975)]; c'est pourquoi l'on a

$$Q^{11,16} = 9 \cdot 10^3 \text{ m}^3/\text{s}$$

et $Q^{16,21} = Q^{21,26} = Q^{26,0} = 11,4 \cdot 10^3 \text{ m}^3/\text{s}$.

1.2.- Flux de diffusion

Pour estimer le coefficient de mélange d'une variable d'état entre deux boîtes par effet de diffusion, on peut utiliser une analogie unidimensionnelle [Radach et Maier-Reimer (1975)].

La solution de l'équation

$$(6.3) \quad \frac{\partial X}{\partial t} = K \frac{\partial^2 X}{\partial x^2},$$

ayant comme conditions initiales

$$X = X_i \quad \text{pour} \quad 0 < x < L^i$$

et $X = X_j \quad \text{pour} \quad x > L^i$

(figure 6.2), permet d'exprimer le taux de transfert m^{ij} de X de i vers j sous la forme

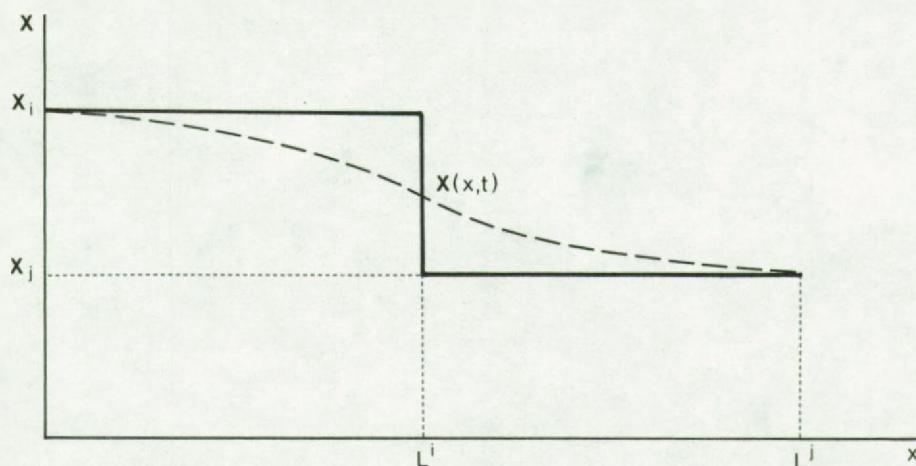


fig. 6.2.

$$(6.4) \quad m^{ij} = \frac{\int_{L^i}^{L^j} [X(x, t_0 + \Delta t) - X_i] dx}{\Delta t (X_i - X_j) L^i} \approx \frac{1}{L^i} \sqrt{\frac{K}{\pi}}$$

où Δt est l'unité de temps choisie, par exemple un jour.

Considérons maintenant deux boîtes i et j situées sur une même transversale (figure 6.3) telles que

$$\frac{X_k^i}{H^i} - \frac{X_k^j}{H^j} > 0,$$

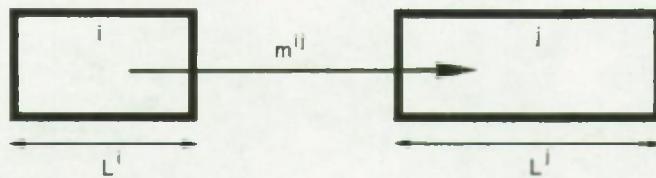


fig. 6.3.

Diffusion entre i et j

$$\text{Conditions : } \frac{X_k^i}{H^i} - \frac{X_k^j}{H^j} > 0$$

le flux de diffusion s'exprime, pour la boîte j , par

$$(6.5) \quad + \frac{1}{S^j} m^{ij} \left(\frac{X_k^i}{H^i} - \frac{X_k^j}{H^j} \right) V^i = + \frac{1}{L^j} \sqrt{\frac{K^j}{\pi}} \left(\frac{X_k^i}{H^i} - \frac{X_k^j}{H^j} \right) H^i$$

et, pour la boîte i , par

$$(6.6) \quad - \frac{1}{L^i} \sqrt{\frac{K^i}{\pi}} \left(\frac{X_k^i}{H^i} - \frac{X_k^j}{H^j} \right) H^i$$

où V^i est le volume de la boîte i , L^i la longueur caractéristique de la boîte i dans le sens de la diffusion (cf. tableau 6.1) et les K^i sont les valeurs moyennes, pour chaque boîte, des composantes transversales des coefficients de dispersion estimés par Nihoul et Runfola (1975).

1.3.- Distribution d'un traceur inerte

Pour vérifier la compatibilité des expressions proposées ci-dessus pour les flux d'advection et de diffusion, il est opportun de tester un modèle simple donnant la distribution spatiale stationnaire d'un traceur non réactif.

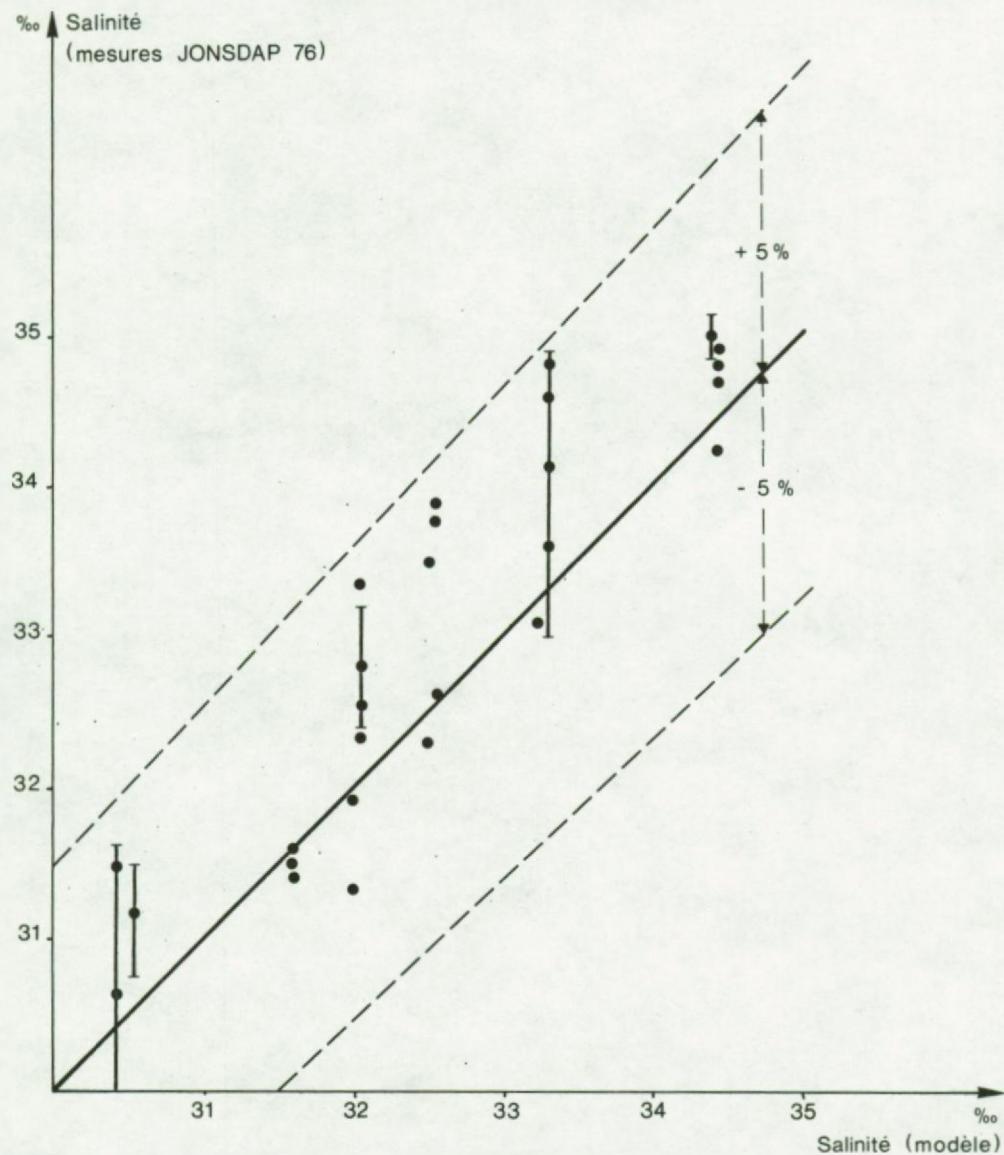


fig. 6.4.

[: écart-type des données expérimentales, lorsque plus de trois valeurs sont disponibles par boîte]

Ainsi, si l'on considère la salinité, on peut admettre que, pour une période, il existe dans chaque boîte un équilibre entre les flux d'advection entrant et sortant et les flux de diffusion transversale.

La figure 6.4 compare les résultats d'un tel modèle — qui donne la distribution de la salinité à travers les trente boîtes pour la période du printemps où le Rhin et la Meuse en crue sont supposés injecter des eaux à 25 % de salinité à raison de $2,64 \cdot 10^3 \text{ m}^3/\text{s}$ et où l'Escaut, également en crue, injecte des eaux à 28 % à raison de $130 \text{ m}^3/\text{s}$ — aux mesures expérimentales effectuées au cours de la campagne JONSDAP 76 (cf. figure 3.2) et prises en moyenne par boîte. L'écart relatif entre les résultat fournis par le modèle et les valeurs expérimentales est toujours inférieur à 5 %, ce qui est satisfaisant, compte tenu des nombreuses hypothèses qui ont dû être implicitement acceptées pour établir cette comparaison.

Il faut noter ici que, dans ce modèle de salinité, les termes d'advection l'emportent nettement sur ceux de diffusion, ce qui peut être confirmé par l'examen suivant de leurs ordres de grandeur respectifs :

$$(6.7) \quad \text{flux d'advection} \sim \frac{Q}{S} (\Delta'' X)$$

$$(6.8) \quad \text{flux de diffusion} \sim m (\Delta \Delta^1 X) H$$

où $\Delta'' X$ et $\Delta^1 X$ sont les variations longitudinale et transversale de la salinité. Les données expérimentales permettent d'estimer aisément les ordres de grandeur des variations spatiales de la salinité comme suit :

$$(6.9) \quad \Delta^1 X \sim 10 \Delta'' X,$$

$$(6.10) \quad \Delta \Delta^1 X \sim 0,1 \Delta^1 X.$$

Compte tenu de (6.4), il vient donc

$$(6.11) \quad \frac{\text{flux d'advection}}{\text{flux de diffusion}} \sim \frac{Q}{S} (L \sqrt{\frac{K}{\pi}}) \frac{1}{H} .$$

Pour la boîte 8, par exemple, ce rapport vaut approximativement

$$\frac{1,5 \cdot 10^9}{5 \cdot 10^8} (10^4 \cdot 10^{-2}) \frac{1}{20} = 15 .$$

2.- Détermination des coefficients d'interactions écologiques

Chaque boîte est le siège d'un ensemble d'interactions écologiques qui ont été décrites en détail au chapitre 4. Si, pour chaque boîte, les expressions analytiques de ces interactions écologiques sont identiques à celles présentées au chapitre 4, il est clair que les coefficients qui y apparaissent peuvent varier de boîte à boîte.

2.1.- Coefficients identiques pour toutes les boîtes

On peut admettre qu'un certain nombre de coefficients sont identiques pour toutes les boîtes. Il s'agit de :

- la photopériode C_7^i et la demi-amplitude de sa variation saisonnière C_8^i ,
- la lumière incidente C_{21}^i , la demi-amplitude de sa variation saisonnière C_{12}^i et sa valeur saturante pour la photosynthèse C_{27}^i ,
- la constante de demi-saturation de la consommation d'azote dissous par le phytoplancton C_{14}^i ,
- la constante de demi-saturation de la consommation du phytoplancton par le zooplancton C_{15}^i ,
- la concentration d'azote dissous dans les eaux intersticielles de la couche superficielle des sédiments C_{26}^i ,
- le coefficient d'Arrhenius de la fonction de la température C_{29}^i ,
- les facteurs d'inhibition par la biomasse phytoplanctonique de la lumière disponible pour la photosynthèse C_{10}^i et C_{11}^i .

Pour tout i , on peut donc dresser le tableau 6.2.

Le fait d'admettre des valeurs identiques pour toutes les boîtes est une hypothèse acceptable pour certains coefficients relatifs par exemple à la photopériode, à la lumière incidente, etc. Ce l'est moins pour d'autres coefficients comme les deux constantes de demi-saturation et la concentration en azote dissous dans les sédiments mais, pour ceux-ci, on dispose de trop peu d'informations pour pouvoir affecter à chaque boîte, ou à différents groupes de boîtes, des valeurs distinctes.

Tableau 6.2

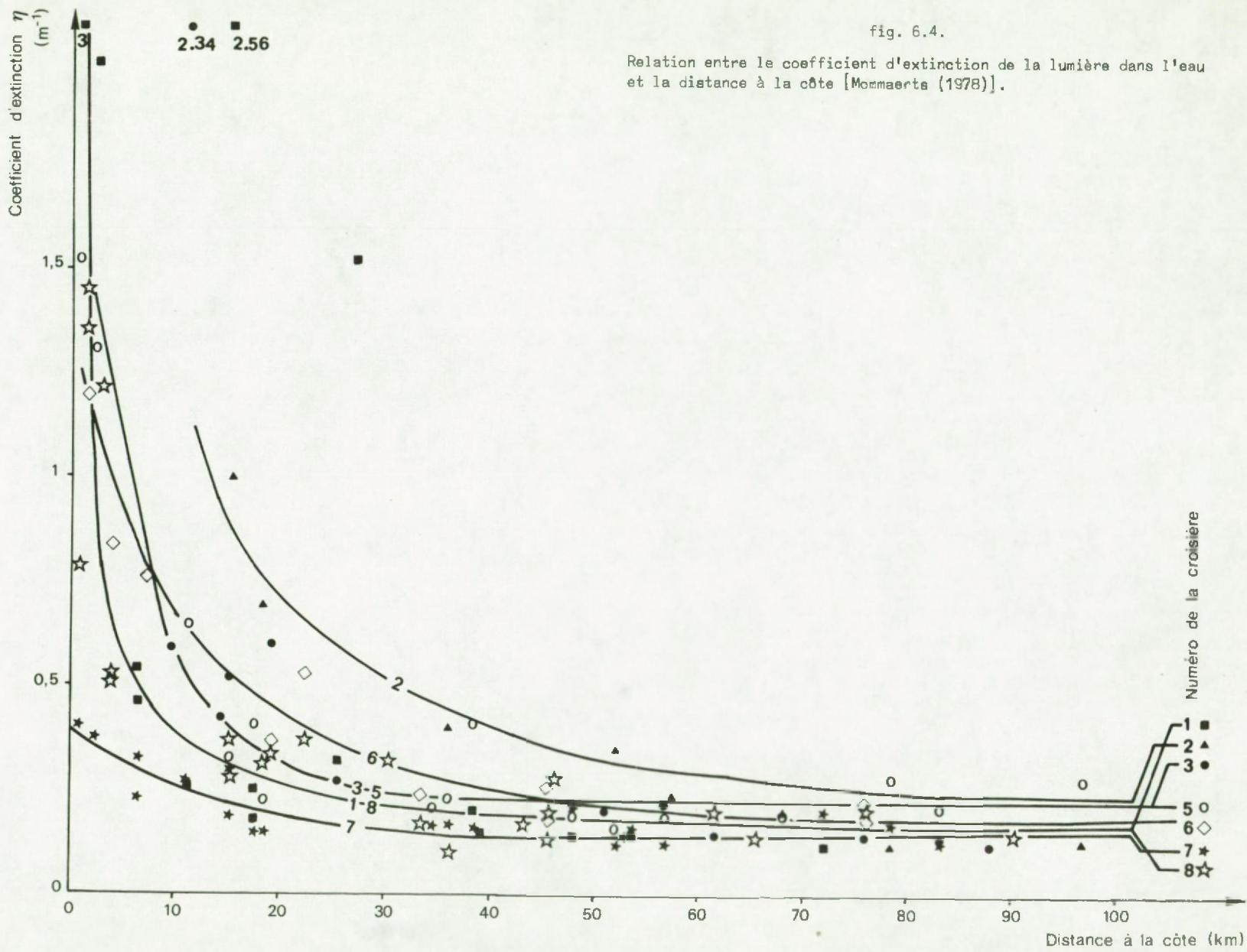
$C_7^i = 0,5$
$C_8^i = 0,333$
$C_{10}^i = 1 \text{ m}^2/\text{g N}$
$C_{11}^i = 1,3 \text{ m} (\text{g N})^{-2/3}$
$C_{12}^i = 0,787$
$C_{14}^i = 0,02 \text{ g N/m}^3$
$C_{15}^i = 0,04 \text{ g N/m}^3$
$C_{21}^i = 20 \text{ kcal/m}^2.\text{h}$
$C_{26}^i = 3 \text{ g N/m}^3$
$C_{27}^i = 24 \text{ kcal/m}^2.\text{h}$
$C_{29}^i = 2,3$

2.2.- Coefficients variant suivant les transversales

Les cartes mensuelles des températures de l'eau publiées par le service hydrographique du Conseil international pour l'Exploration de la Mer montrent que, dans la baie sud de la mer du Nord, ces températures fluctuent au cours de l'année entre 3 et 17 °C près des côtes et entre 6 et 16 °C au large. Ceci permet de donner aux coefficients C_5^i (température moyenne de l'eau) et C_6^i (demi-amplitude de sa variation saisonnière) les valeurs reprises au tableau 6.3.

Tableau 6.3

i	C_5^i (°C)	C_6^i
1 , 6 , 11 , 16 , 21 , 26	10	0,7
2 , 7 , 12 , 17 , 22 , 27	10,25	0,64
3 , 8 , 13 , 18 , 23 , 28	10,5	0,58
4 , 9 , 14 , 19 , 24 , 29	10,75	0,52
5 , 10 , 15 , 20 , 25 , 30	11	0,45



D'autre part, Mommaerts (1978) a montré que le coefficient d'extinction de la lumière dans l'eau due à la turbidité décroissait en fonction de la distance à la côte (figure 6.5). Ceci permet d'affecter au coefficient C_g^i les valeurs établies en fonction de la distance entre le centre de la boîte i et la côte et reprises au tableau 6.4.

Tableau 6.4

C_g^i (m^{-1})	i
1	1
0,85	6
0,8	11 , 16
0,7	2 , 21 , 26
0,5	3
0,4	7
0,3	4 , 5 , 8 , 12 , 17 , 22 , 27
0,25	13 , 18 , 23 , 28
0,2	9 , 10 , 14 , 15 , 19 , 20 , 24 , 25 , 29 , 30

2.3.- Coefficients variant pour la zone côtière et la zone du large

Il faut noter que toutes les boîtes situées à la droite de la ligne de courant égale à $200 \cdot 10^3 m^3/s$ appartiennent à la zone côtière tandis que toutes les boîtes situées à sa gauche font partie de la zone du large, les termes "zone côtière" et "zone du large" ayant l'acception qui leur a été donnée au début du chapitre 3.

On admet que, pour les boîtes situées dans la zone côtière et dans la zone du large, les cycles d'azote correspondent à ceux établis aux figures 3.10 et 3.11 respectivement.

Pour la zone côtière, les coefficients qui apparaissent comme premier facteur multiplicatif dans l'expression analytique des différentes translocations et qui représentent le taux optimal de chacune de celles-ci sont estimés par optimisation de telle façon qu'après intégration des équations d'évolution, on retrouve la valeur moyenne des flux proposés à la figure

3.10. Les valeurs de ces coefficients sont donc identiques à celles adoptées pour le modèle côtier à une seule boîte décrit au chapitre 4.

De la même façon, pour la zone du large, ces coefficients sont estimés par optimisation de telle façon qu'après intégration des équations d'évolution, on retrouve la valeur moyenne des flux proposés à la figure 3.11.

Ces différents coefficients prennent dès lors les valeurs données au tableau 6.5.

Tableau 6.5

Paramètre	Signification	Boîtes situées en zone côtière	Boîtes situées en zone du large	Unités
C_1^i	Taux de diffusion d'azote dissous à partir des sédiments	0,02	0,008	m/jour
C_{13}^i	Taux optimal de production primaire	3,45	2,13	jour ⁻¹
C_{16}^i	Taux optimal de broutage	1,7	1,3	jour ⁻¹
C_{17}^i	Taux de sédimentation - mortalité du phytoplancton	0,05	0,022	jour ⁻¹
C_{18}^i	Taux de consommation du zooplancton par les niveaux trophiques supér.	0,22	0,11	jour ⁻¹
C_{19}^i	Fourcentage de production primaire dissoute	0,3	0,28	-
C_{20}^i	Taux de production des pelotes fécales	3	2,25	m ² /g N
C_{22}^i	Taux de reminéralisation de la matière organique dissoute	0,11	0,07	jour ⁻¹
C_{23}^i	Taux d'excrétion liquide du zooplancton	0,274	0,274	jour ⁻¹
C_{26}^i	Taux de mortalité des bactéries marines	0,073	0,036	jour ⁻¹

3.- Conditions aux limites

Comme apports telluriques, on prend en considération ceux de l'Escaut et ceux du Rhin et de la Meuse. L'Escaut fournit à la boîte 11 un apport en azote dissous estimé à $8,5 \cdot 10^3$ t N/an [Wollast (1976)] tandis que le Rhin et la Meuse fournissent à la boîte 16 une quantité d'azote dissous évaluée à $315 \cdot 10^3$ t N/an [Van Bennekom *et al.* (1975)]. Ces apports doivent être modulés au cours de l'année pour tenir compte des variations saisonnières des débit de ces fleuves. On a donc

$$C_{24}^{11} = 0,03 \text{ g N/m}^2 \cdot \text{jour} ,$$

$$C_{24}^{16} = 1,16 \text{ g N/m}^2 \cdot \text{jour} ,$$

$$C_{25}^{11} = C_{25}^{16} = 0,8 ,$$

$$C_{24}^i = C_{25}^i = 0 , \text{ pour tout } i \text{ différent de 11 ou 16 .}$$

On peut négliger les flux de diffusion à la frontière ouest du modèle car les mesures ont montré que les gradients transversaux des variables d'état sont quasi nuls dans la partie centrale de la baie sud de la mer du Nord.

A la frontière nord, il existe des flux des variables d'état qui quittent l'écosystème considéré par advection. Ces flux peuvent être exprimés comme suit :

$$(6.12) \quad - \frac{Q^{i,0} X_k^i}{S^i H^i} , \text{ pour } i = 26, 27, 28, 29 \text{ et } 30 .$$

De la même manière, à la frontière sud, il existe des flux des variables d'état qui entrent dans l'écosystème considéré par advection. Pour quantifier exactement ces flux, il faudrait connaître, à tout instant et en plusieurs points de la frontière sud, les valeurs de chacune de ces variables d'état. Comme ces données ne sont pas disponibles, on est forcé de recourir à un artifice et, en se basant sur l'hypothèse que la dynamique de l'écosystème de la partie orientale de la Manche ne doit pas être radicalement différente de celle de la baie sud de la mer du Nord, d'admettre que les concentrations volumiques des variables d'état sont comparables à l'entrée et à la sortie de l'écosystème étudié. En maintenant la distinction entre zone côtière et zone du large, il faut donc accepter pour les flux entrants les expressions suivantes :

$$(6.13) \quad + \frac{Q^{0,i}}{S^i} \frac{1}{2} \left(\frac{X_{k,t-1}^{27}}{H^{27}} + \frac{X_{k,t-1}^{28}}{H^{28}} \right) , \text{ pour } i = 1, 2, 3$$

et

$$(6.14) \quad + \frac{Q^{0,i}}{S^i} \frac{1}{2} \left(\frac{X_{k,t-1}^{29}}{H^{29}} + \frac{X_{k,t-1}^{30}}{H^{30}} \right) , \text{ pour } i = 4, 5$$

où $X_{k,t-1}^j$ est la valeur de la variable d'état k dans la boîte j , au pas de calcul précédent.

Notons que dans (6.13) il n'est pas tenu compte des $X_{k,t-1}^{26}$ car on a supposé que les valeurs prises par les variables d'état dans la boîte 26 étaient trop directement soumises à l'influence des apports du Rhin et de la Meuse.

4.- Résultats

Le modèle fournit, pour chaque jour d'une année caractéristique, les valeurs des quatre variables d'état (azote dissous, phytoplancton, zooplancton, matières organiques dissoutes) dans les trente boîtes qui subdivisent la partie est de la baie sud de la mer du Nord.

Pour faciliter la discussion de cet important ensemble d'informations, il est nécessaire de les synthétiser et, par exemple, d'effectuer des moyennes des variables d'état pour toutes les boîtes de la zone du large (boîtes n° 4 , 5 , 9 , 10 , 14 , 15 , 19 , 20 , 24 , 25 , 29 , 30) et pour toutes celles de la zone côtière dont on distingue une partie sud (boîtes n° 1 , 2 , 3 , 6 , 7 , 8 , 11 , 12 , 13) et une partie nord (boîtes n° 16 , 17 , 18 , 21 , 22 , 23 , 26 , 27 , 28).

De même, dans le seul but de mieux visualiser les résultats, on peut admettre qu'à un instant donné, les valeurs des variables d'état correspondent au centre de chacune des boîtes et esquisser, par interpolation entre ces trente valeurs, la répartition spatiale instantanée de chacune des variables d'état.

4.1.- Nutriments dissous x_1^i

La figure 6.6 donne l'évolution au cours de l'année des concentrations d'azote dissous prises en moyenne pour la zone du large et pour les zones côtières nord et sud. Il faut noter l'importance de la teneur en azote dissous dans la zone côtière nord qui est nettement sous l'influence des apports du Rhin et de la Meuse. Cette teneur est près de neuf fois supérieure en hiver et 2,5 fois supérieure en été à celle de la zone du large, tandis que la concentration en azote dissous dans la zone côtière sud a un comportement intermédiaire entre celui de la zone côtière nord et celui de la zone du large.

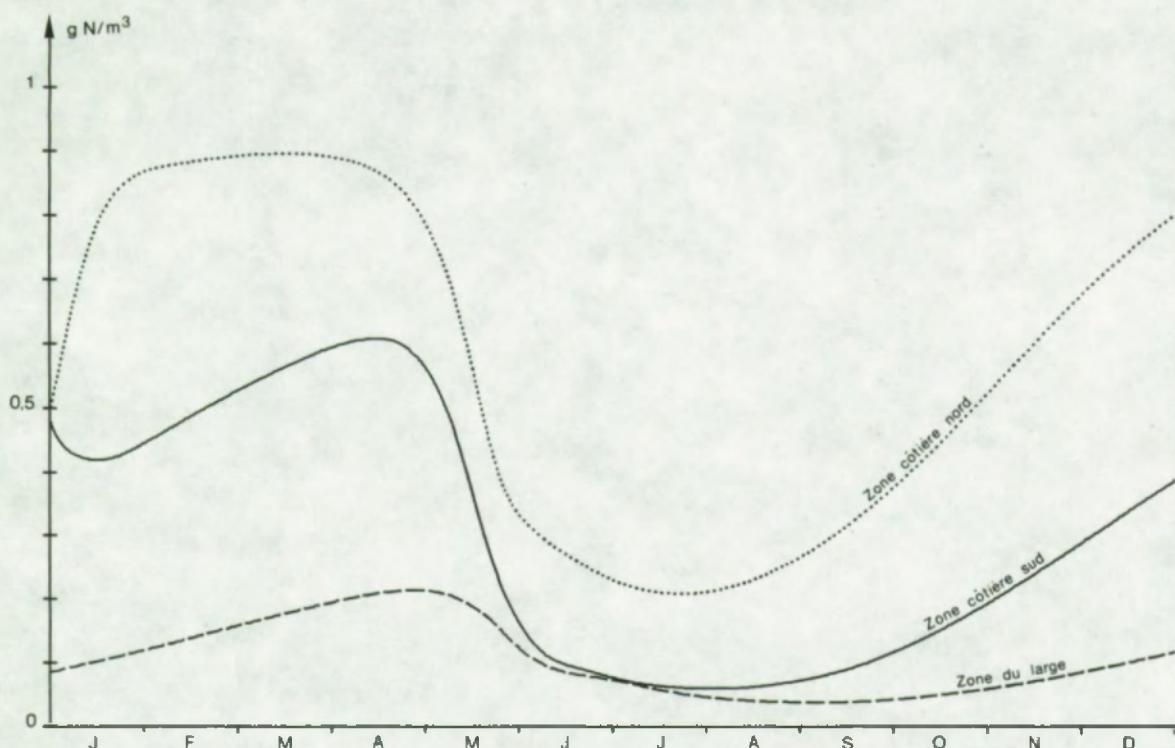


fig. 6.6.
Evolution des concentrations moyennes d'azote dissous

Les figures 6.7 et 6.8 montrent la répartition spatiale de l'azote dissous à deux moments caractéristiques de l'année – le 1^{er} avril, juste avant la floraison phytoplanctonique printanière et le 1^{er} juillet, juste

Tableau 6.6

Dates	Réf.	Rapport côte/large des concentrations en nitrates et nitrites (mesures)	Rapport des concentrations en azote inorganique dissous (modèle)	
			Zone côtière sud Large	Zone côtière nord Large
Mi-janvier (1974)	(a)	5	3,8	7,45
Mi-février (1968)	(b)	4	3,3	6
Mi-mai (1968)	(b)	3	2,1	3,25
Début septembre (1968)	(b)	3	2	6,5
Mi-novembre (1968)	(b)	9	3,4	8,57

(a) Folkard et Jones (1974)
(b) Tijssen (1968)

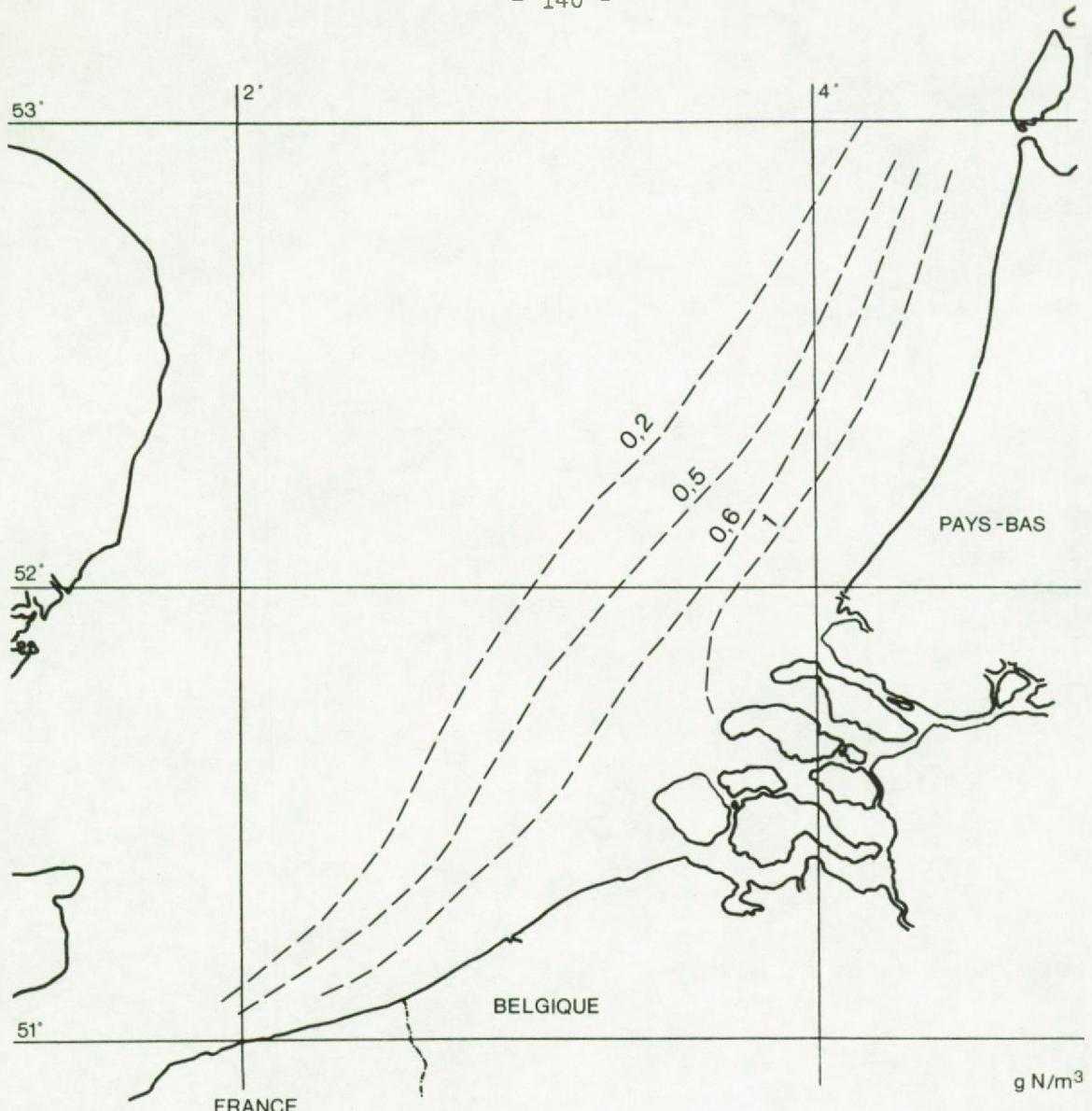


fig. 6.7.

Répartition de l'azote inorganique dissous, le 1^{er} avril

après celle-ci — qui correspondent respectivement au maximum et au minimum de la concentration d'azote dissous prise en moyenne sur l'ensemble des boîtes.

Il n'est pas possible de comparer très précisément ces répartitions avec des données expérimentales car l'on ne dispose pas de résultats de campagnes au cours desquelles l'ammoniaque a été mesuré. Néanmoins, si on compare (tableau 6.6) les rapports côte/large entre, d'une part, les

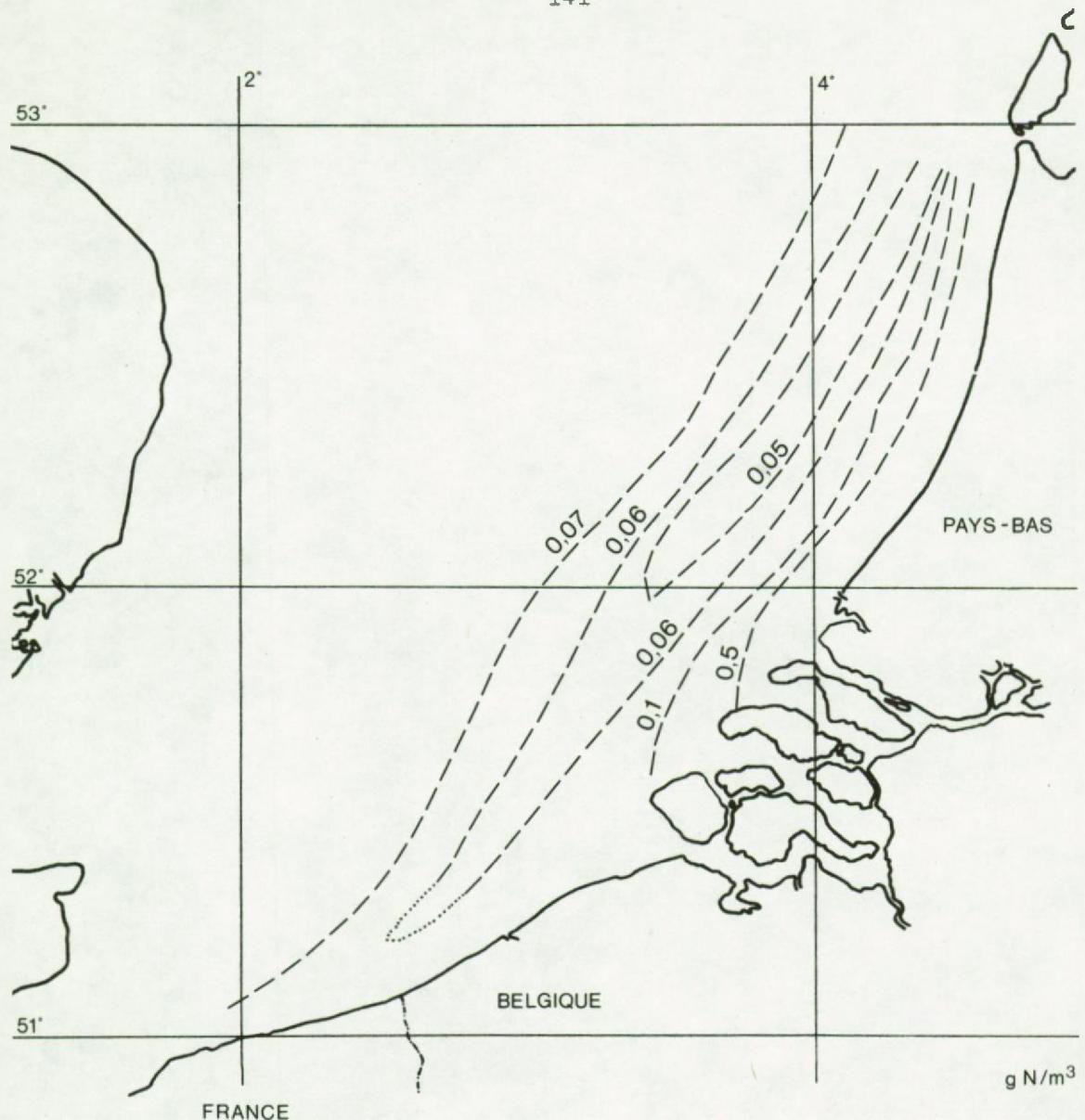


fig. 6.8.
Répartition de l'azote inorganique dissous, le 1^{er} juillet

nitrates et nitrites mesurés [Tijssen (1969), Folkard et Jones (1974)] et, d'autre part, l'azote inorganique dissous déterminé par la simulation mathématique, on peut constater que les distributions spatiales fournies par le modèle sont qualitativement acceptables.

4.2.- Biomasse phytoplanctonique x_2^i

La figure 6.9 donne l'évolution au cours de l'année de la biomasse phytoplanctonique dans les trois zones considérées. Il convient de formuler trois remarques à propos de cette évolution simulée.

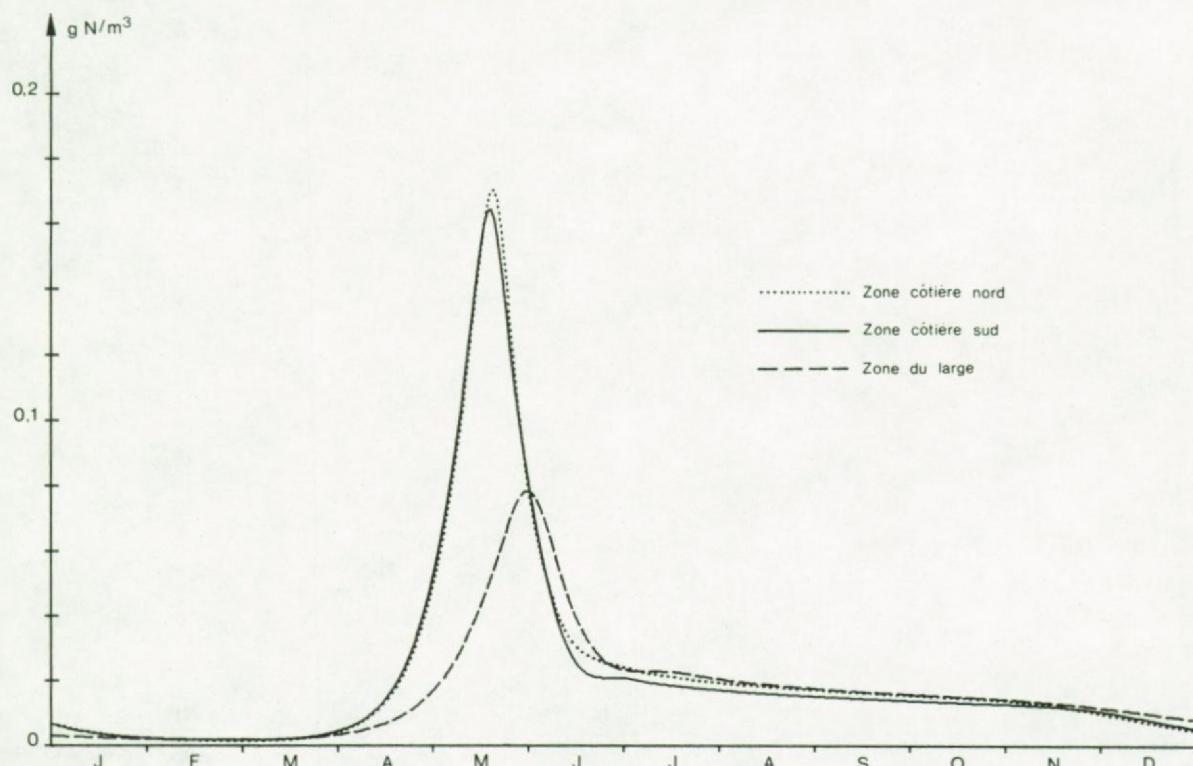


fig. 6.9.
Evolution des concentrations moyennes de phytoplancton

D'abord, le phytoplancton se comporte de façon quasi identique dans les deux zones côtières, indépendamment du fait que les concentrations en azote dissous y soient assez différentes; ceci parce que la photosynthèse se situe dans le domaine de saturation de l'expression michaelienne de consommation des nutriments dissous. Ensuite, le maximum de la biomasse phytoplanctonique en zone du large est plus de deux fois plus faible et se produit plus de quinze jours plus tard que celui des zones côtières. Enfin, à l'exception de la période de la floraison printanière qui va de

fin mars à fin juin, la distribution du phytoplancton dans les trois zones est assez homogène.

Ces résultats du modèle sont en assez bon accord avec les mesures expérimentales effectuées par Gieskes et Kraay (1977b) au cours des cinq premiers mois de 1975. Ceux-ci montrent en effet que le rapport de la concentration phytoplanctonique entre la zone côtière et la zone du large en face des Pays-Bas est de l'ordre de 0,85 en février et de 3 à la fin du mois de mai.

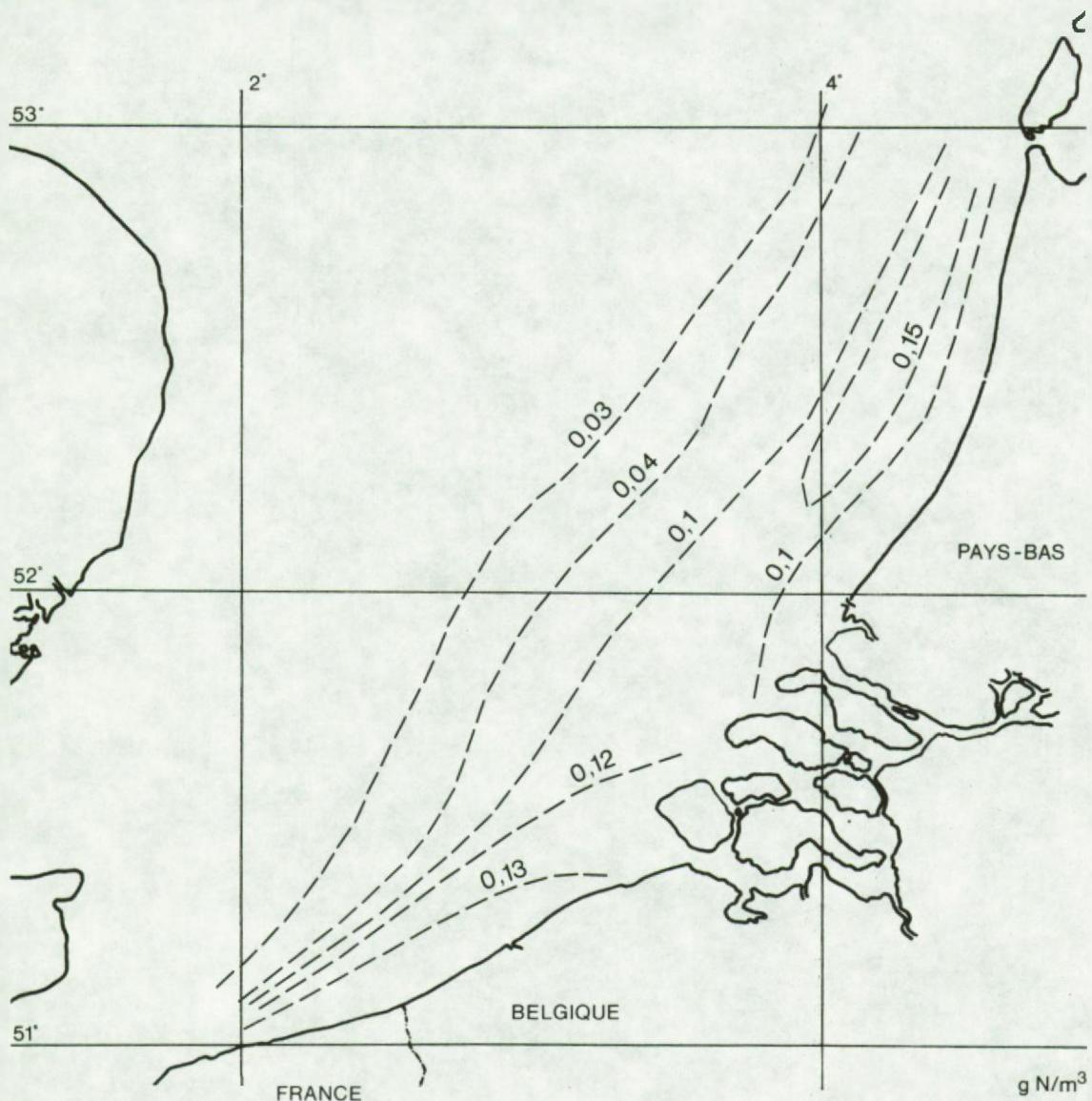


fig. 6.10.

Répartition de la biomasse phytoplanctonique, le 15 mai

La figure 6.10 montre la répartition spatiale de la biomasse phytoplanctonique au moment de la floraison printanière. Cette configuration générale est confirmée par les travaux de Gieskes et Kraay (1977b) qui mesurent, à la même époque, des concentrations phytoplanctoniques de l'ordre de $0,16 \text{ g N/m}^3$ près des côtes et de $0,02 \text{ g N/m}^3$ au milieu de la baie sud de la mer du Nord.

On remarque que le maximum de la biomasse phytoplanctonique se produit dans une région intermédiaire entre la zone strictement côtière et la zone du large parce que la production primaire atteint son *optimum* dans une région où les meilleures conditions sont réunies, à la fois, pour des valeurs élevées de nutriments dissous et pour des valeurs non excessives de la turbidité qui est introduite dans le modèle par l'intermédiaire des C_9^i , coefficients d'extinction de la lumière dans l'eau. Ce phénomène peut également être mis en évidence dans les distributions spatiales des nutriments dissous (*cf.*, par exemple, la figure 6.8) où l'on retrouve les *minima* de concentrations dans cette même région.

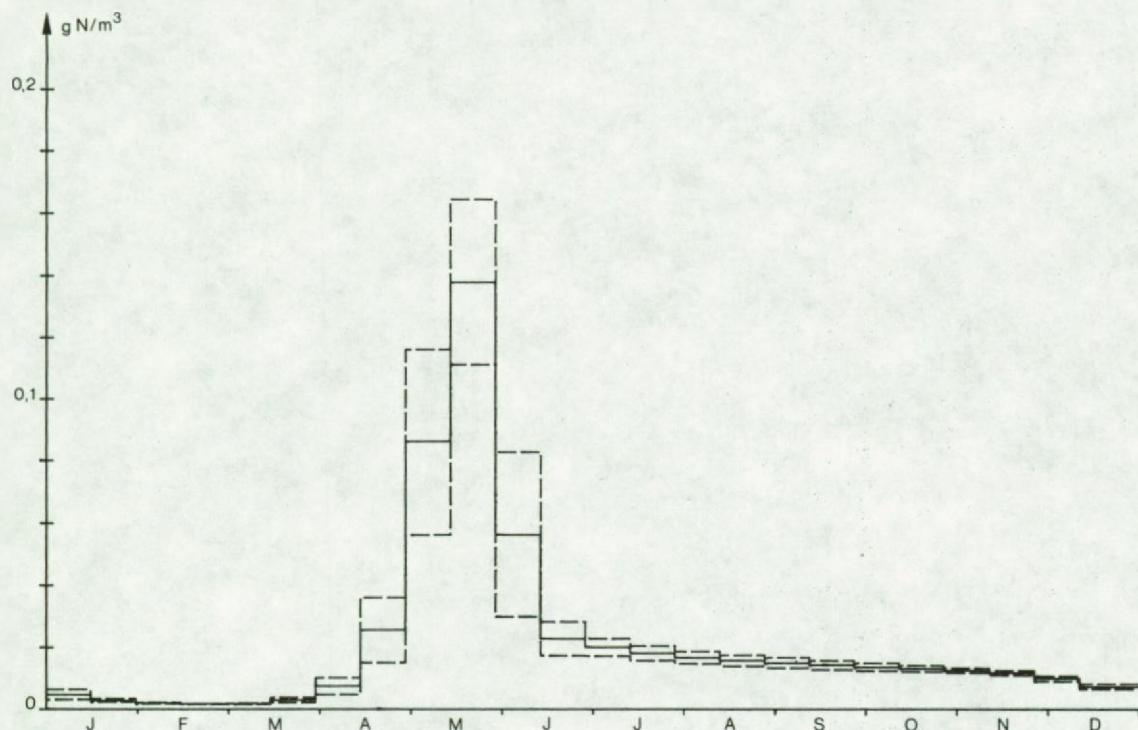


fig. 6.11.

Valeur moyenne et écart-type de la biomasse du phytoplancton, pour les neuf boîtes constituant la zone côtière sud et par quinzaine.

La figure 6.11 donne la moyenne et l'écart-type de la biomasse phytoplanctonique qui sont calculés pour les neuf boîtes constituant la zone côtière sud et quinzaine par quinzaine, période correspondant à la durée normale d'une campagne de mesures. On voit que le modèle produit un coefficient de variation (rapport entre l'écart-type et la moyenne) de 20 % au moment de la floraison printanière et de 6 % en automne; ceci, pour des boîtes qui ne se distinguent les unes des autres que par leurs coefficient d'extinction de la lumière, la température de leurs eaux et l'influence différente des apports de l'estuaire de l'Escaut.

Ces coefficients de variation doivent être comparés à ceux des mesures expérimentales (*cf.* figure 4.7) qui sont de 58 % au printemps et de 62 % en automne. La différence entre les coefficients de variation fournis par le modèle et ceux déterminés par les mesures peut être expliquée par les travaux de Lancelot-Van Beveren (1979). En effet, si l'on part de ses relations entre la concentration en protéines, d'une part, et de la teneur en chlorophylles et en phaeopigments, d'autre part, et si l'on admet que la quantité de détritus d'origine phytoplanctonique est constante pour chacune de ces deux saisons, on peut montrer que la variabilité du rapport chlorophylle/azote phytoplanctonique induit un coefficient de variation de 39 % au printemps et de 57 % en automne.

4.3.- Biomasse zooplanctonique x_3^i

La figure 6.12 montre l'évolution de la biomasse zooplanctonique dans les trois zones considérées. On voit que la concentration moyenne du zooplancton est, de mars à octobre, près de deux fois plus importante dans les zones côtières que dans la zone du large, non seulement lors de la floraison printanière, mais également dans la période qui suit cette floraison et au cours de laquelle la biomasse phytoplanctonique est quasi homogène dans les trois zones. Ces résultats de la simulation sont conformes aux déterminations expérimentales synthétisées par Nihoul et Polk (1977).

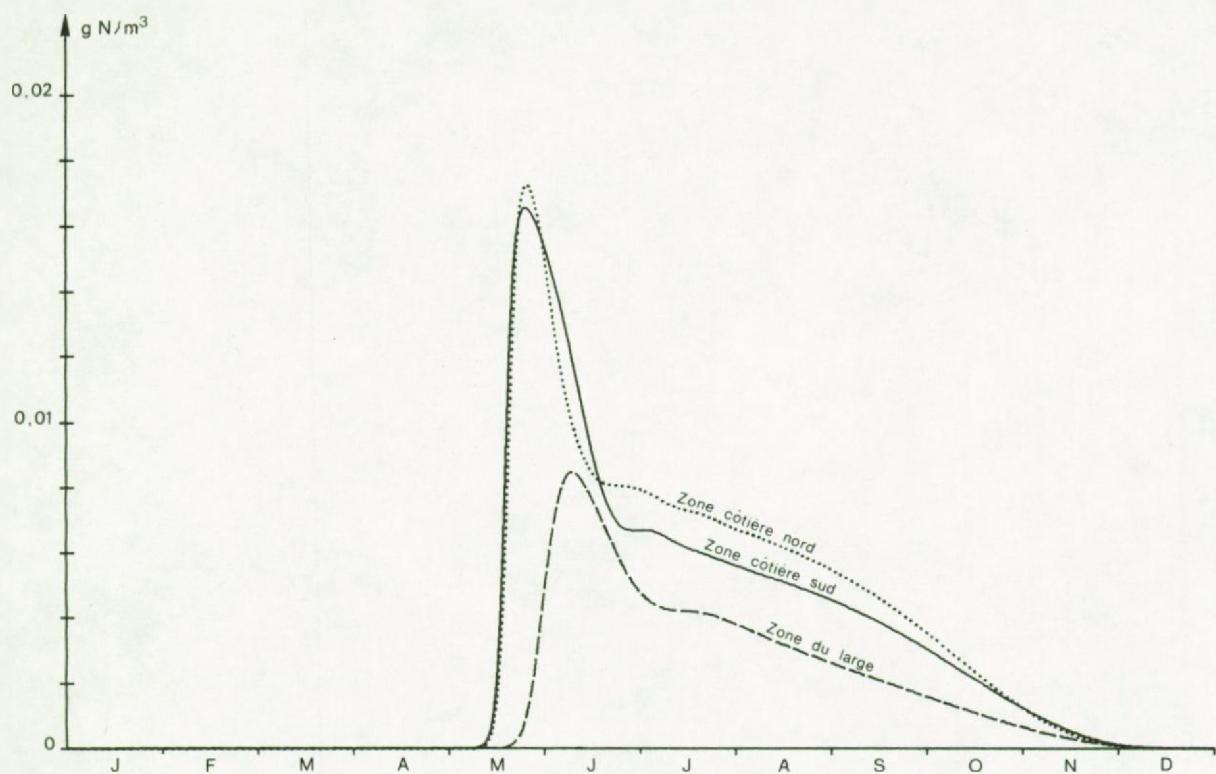


fig. 6.12.
Evolution des concentrations moyennes de zooplancton

La figure 6.13 donne la distribution spatiale du zooplancton vers le 20 mai, au moment où l'on observe la plus grande variation des valeurs de cette variable d'état dans les différentes boîtes. Le rapport de 100 à 1 entre les biomasses zooplanctoniques près des côtes et au large s'explique par le fait qu'à ce moment, la floraison est en plein développement dans les zones côtières tandis qu'elle ne fait que démarrer dans la zone du large.

La figure 6.14 représente la distribution zooplanctonique vers la mi-septembre. On y distingue un maximum de concentration qui s'étend en forme de langue depuis le nord de la côte hollandaise jusque devant l'estuaire de l'Escaut. Il est intéressant de noter que Hecq *et al.* (1975) ont trouvé une configuration tout-à-fait analogue (figure 6.15) pour la distribution automnale de *Sagitta setosa*, seule espèce de chaetognathes bien représentée dans le sud de la mer du Nord et considérée comme

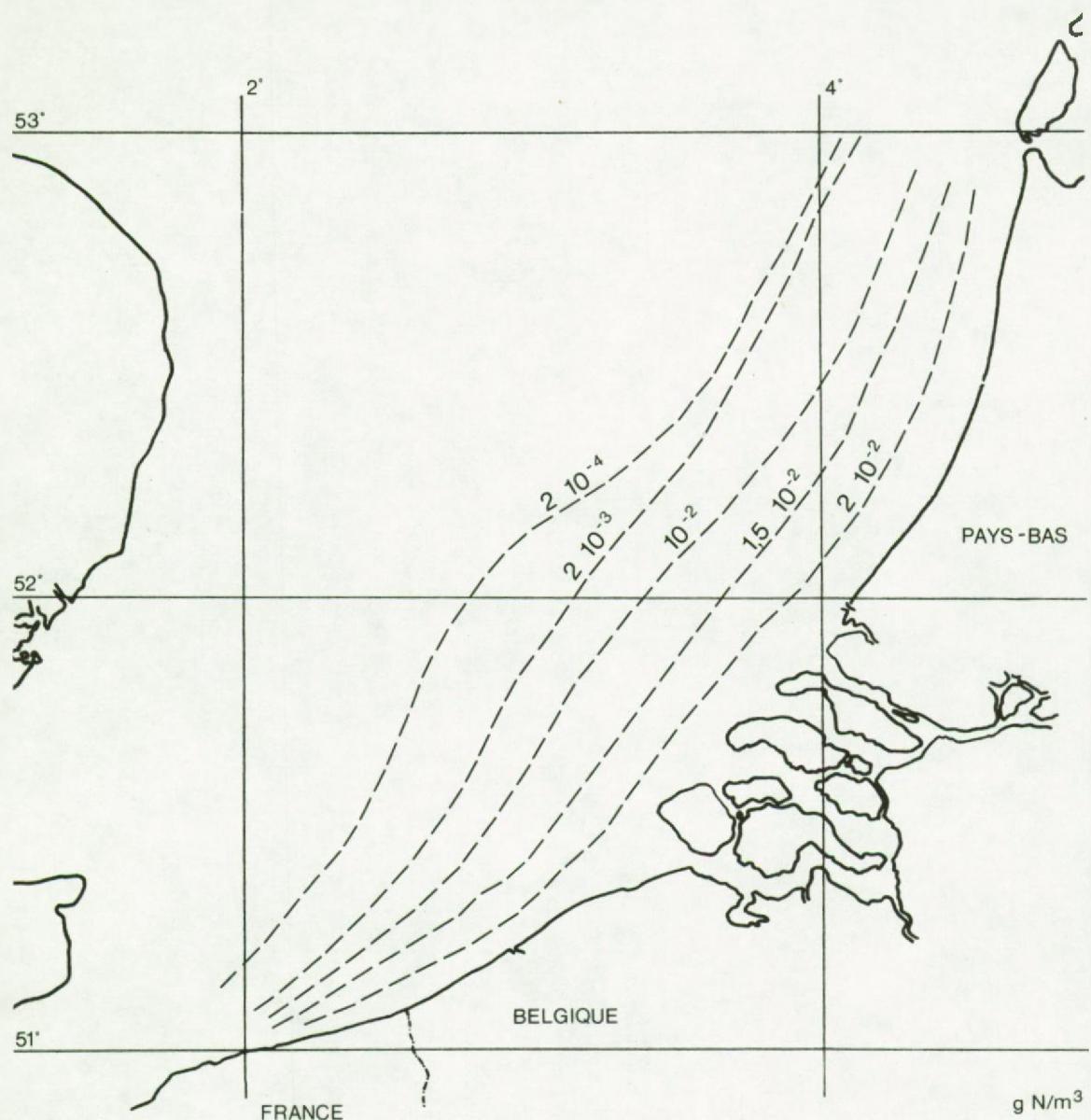


fig. 6.13.

Répartition de la biomasse zooplanctonique, fin mai

excellente indicatrice dans les eaux côtières de salinité variant de 31 à 35 %. Le rapport entre la concentration zooplanctonique maximum et celle du large est de 2 pour la simulation mathématique et de plus de 10 pour les déterminations faites par Hecq *et al.* (1975). Il faut toutefois noter que ces auteurs expriment leurs résultats en nombre d'individus

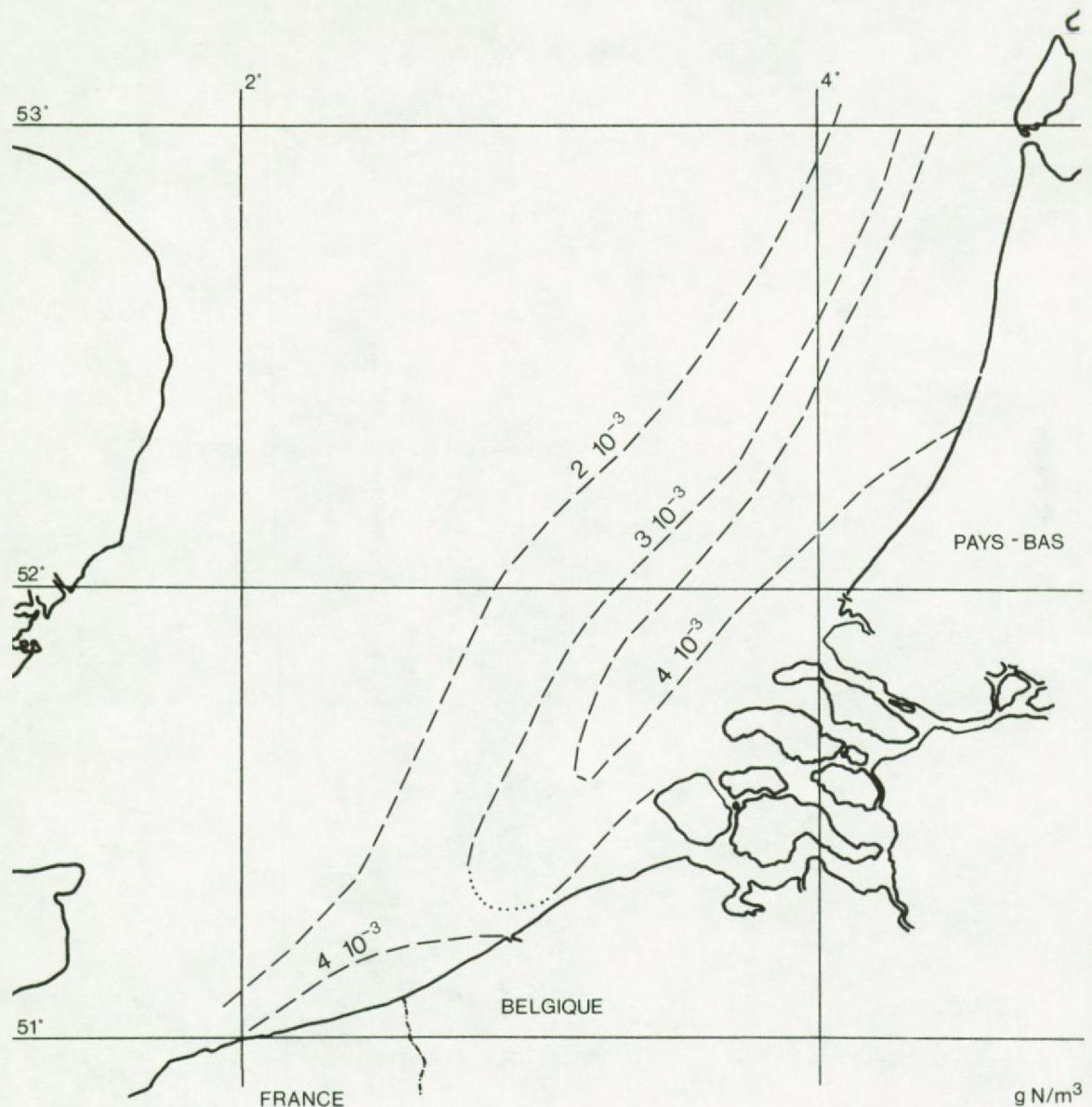


fig. 6.14.
Répartition de la biomasse zooplanctonique, mi-septembre

par mètre cube et observent de plus que la taille et l'état de développement sexuel de ces individus augmentent vers le large.

La figure 6.16 donne la moyenne et l'écart-type de la biomasse zooplanctonique qui sont calculés pour les neuf boîtes constituant la zone côtière sud et par quinzaine. On voit que le modèle qui tient compte de

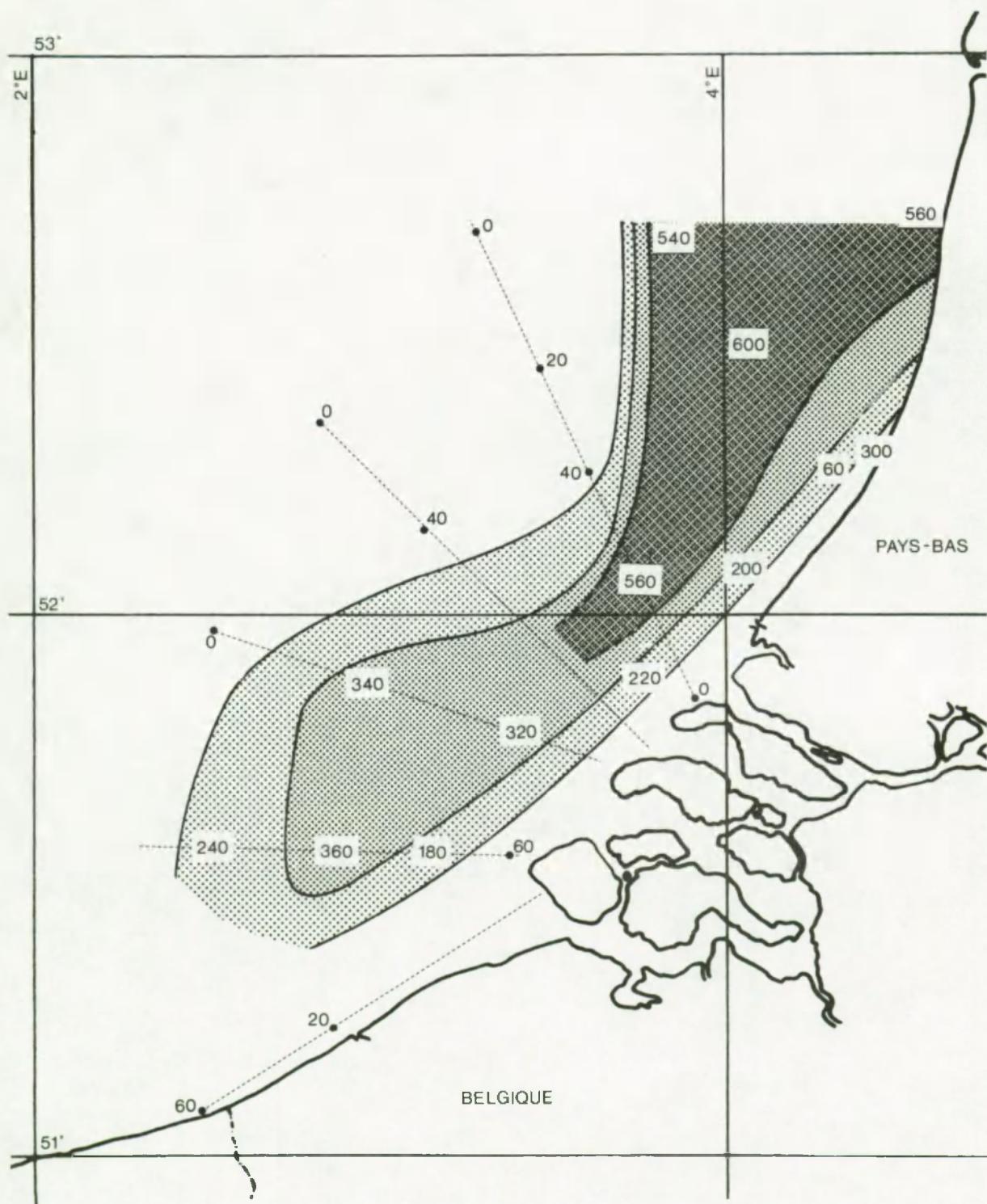


fig. 6.15.

Biomasses numériques de *Sagitta setosa* en mer du Nord (septembre 1972).
Le nombre d'individus par m^3 est indiqué pour chaque station.
[Hecq et al. (1975)].

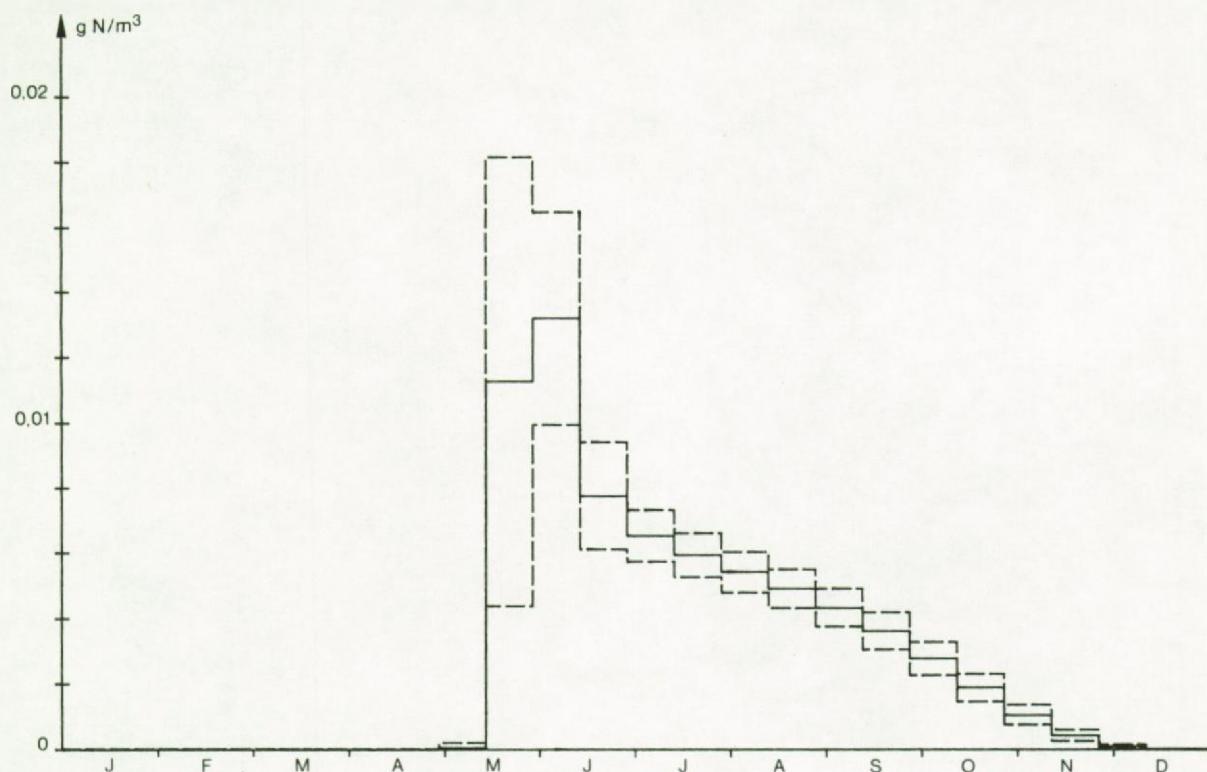


fig. 6.16.

Valeur moyenne et écart-type de la biomasse du zooplancton,
pour les neuf boîtes constituant la zone côtière sud et par
quinzaine.

différences relativement simples entre ces boîtes suffit pour expliquer des coefficients de variation de l'ordre de 60 % lors de la floraison printanière et de 20 % à la fin août, alors que les déterminations expérimentales sont affectées d'un coefficient de variation de l'ordre de 60 % au cours de toute la période d'activité zooplanctonique (*cf.* figure 4.9).

4.4.- Matières organiques dissoutes x_4^i

La figure 6.17 montre l'évolution saisonnière de la concentration des matières organiques dissoutes dans les trois zones considérées. Ces résultats théoriques sont fournis pour mémoire puisque l'on ne dispose pas encore des données expérimentales nécessaires pour établir une comparaison adéquate.

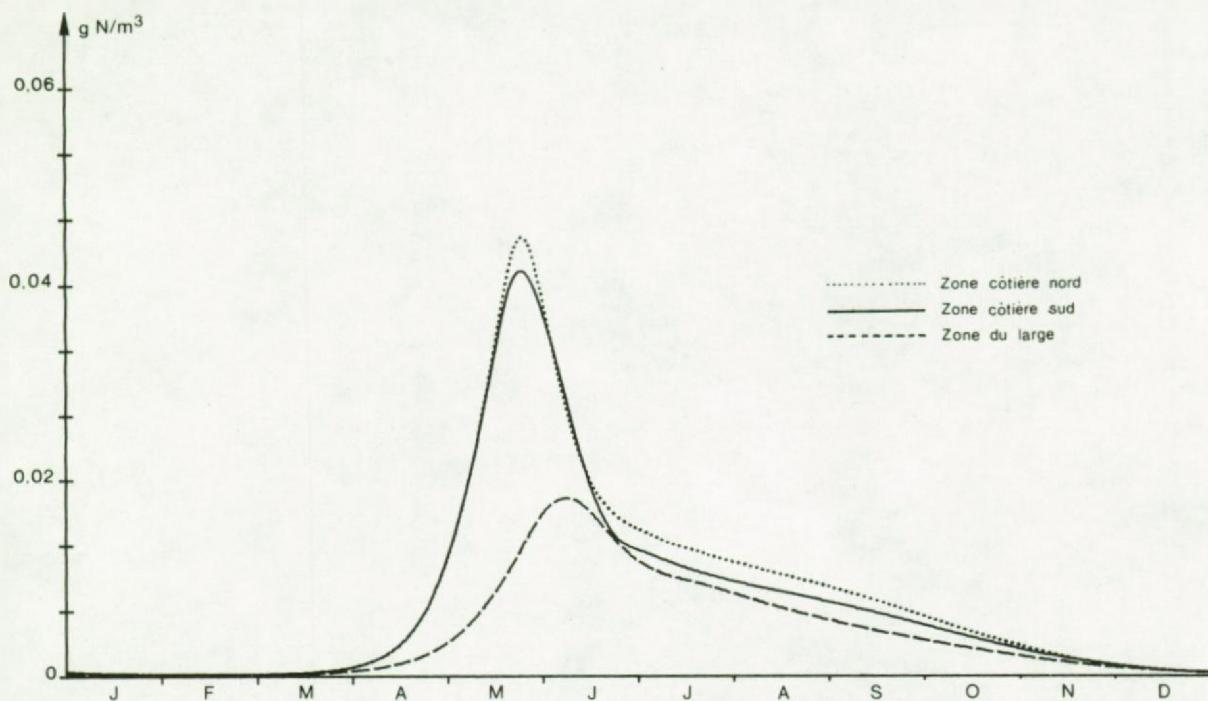


fig. 6.17.

Evolution des concentrations moyennes en matières organiques dissoutes

4.5.- Importance de la diffusion

Il est intéressant d'examiner le rôle exact joué par la diffusion dans le présent modèle. C'est la raison pour laquelle on a comparé les résultats de deux simulations, la première où l'on tient compte, dans les équations d'évolution de chaque variable d'état, de termes tels que (6.5) et (6.6) et la seconde où l'on n'en tient pas compte.

Les figures 6.18 et 6.19 montrent l'évolution saisonnière des nutriments dissous et de la biomasse phytoplanctonique pris en moyenne pour la zone côtière sud, avec et sans termes de diffusion. On voit que les légères différences observées pour les nutriments dissous n'ont aucune répercussion sur l'évolution de la biomasse phytoplanctonique et que les termes d'advection l'emportent donc nettement sur ceux de diffusion.

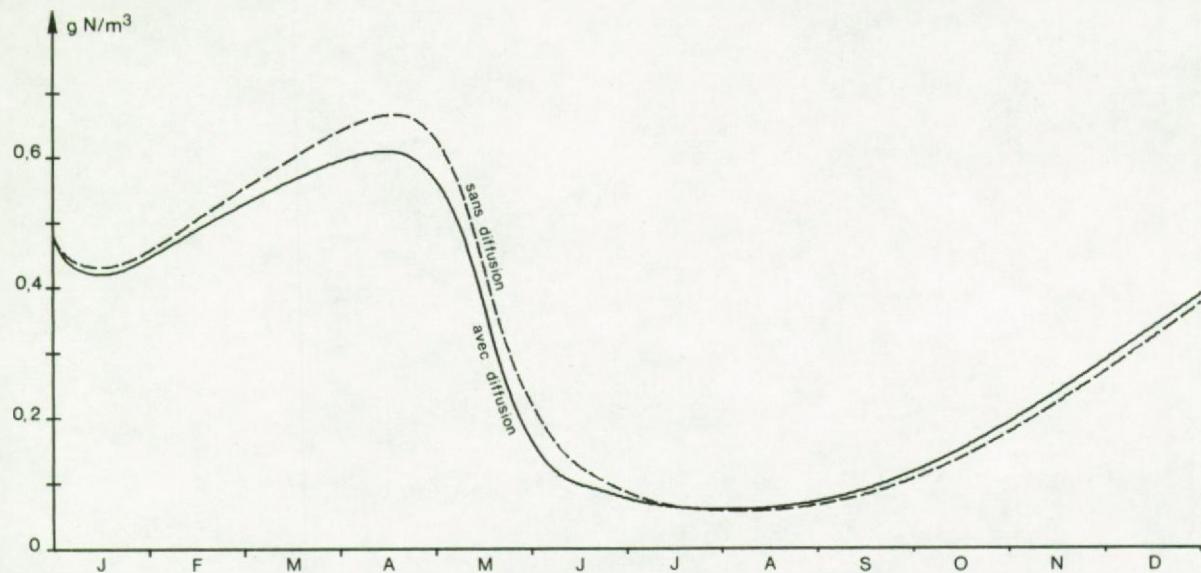


fig. 6.18.

Concentration en azote dissous, moyenne pour la zone côtière sud

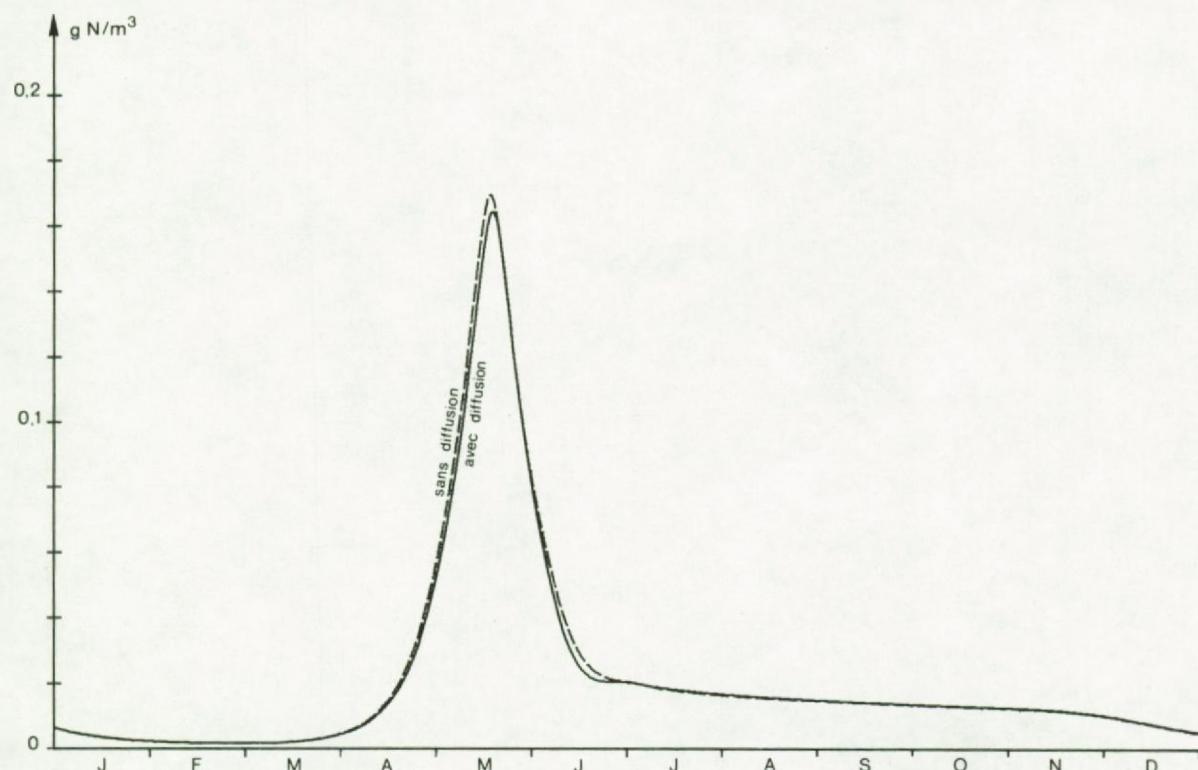


fig. 6.19.

Biomasse du phytoplancton, moyenne pour la zone côtière sud

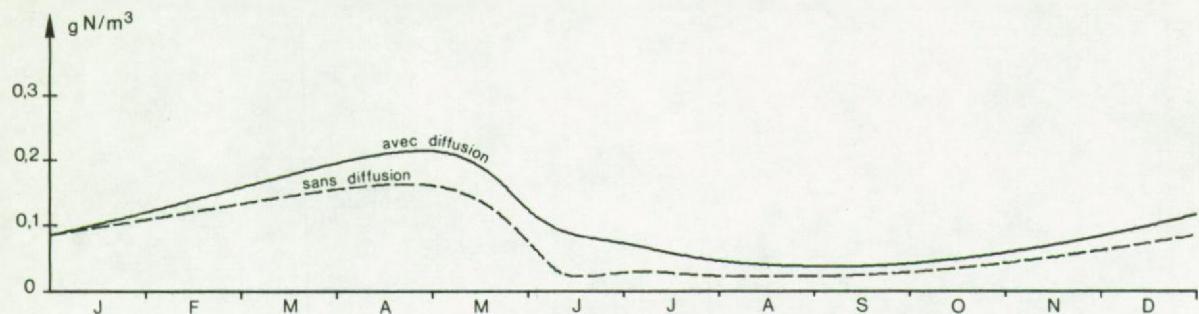


fig. 6.20.
Concentration en azote dissous, moyenne pour la zone du large

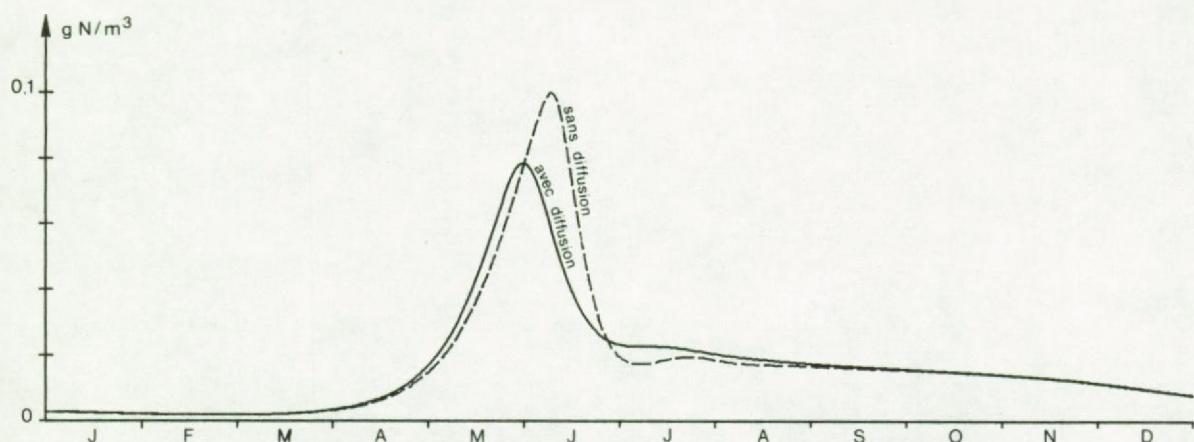


fig. 6.21.
Biomasse du phytoplancton, moyenne pour la zone du large

Les figures 6.20 et 6.21 montrent l'évolution avec et sans diffusion des mêmes variables d'état pour la zone du large. On remarque que la diffusion transversale provoque un enrichissement de cette zone en nutriments dissous et que ceci induit une floraison qui précède de plus de quinze jours celle observée dans le cas sans diffusion. De plus, si la floraison obtenue par la simulation sans diffusion est plus élevée que celle du cas avec diffusion, c'est parce que, dans ce premier cas, la floraison zooplanctonique subséquente est elle-même retardée de plus d'un mois. On peut donc en conclure que la diffusion d'une zone côtière riche en nutriments dissous vers une zone du large n'est pas un phénomène négligeable et doit être prise en compte dans la simulation.

Conclusions

Le modèle mathématique qui a été établi à l'occasion du présent travail reproduit correctement les variations saisonnières de l'azote dissous, du phytoplancton, du zooplancton et des matières organiques dissoutes dans la zone côtière belge.

A l'aide d'une analyse de sensibilité, on a pu montrer que les différentes interactions exerçaient des influences inégales sur ce modèle et qu'il y avait intérêt, notamment, à résérer la plus grande attention aux déterminations précises du taux optimal de production primaire, de la valeur saturante de la lumière incidente et du taux optimal de broutage zooplanctonique.

Enfin, le même modèle étendu à trente boîtes qui subdivisent la partie est de la baie sud de la mer du Nord sur la base de la répartition des lignes de courant simule de façon satisfaisante la distribution spatiale, au cours de l'année, de ces quatre variables d'état.

Au stade actuel de son développement, ce modèle peut être employé utilement à deux fins distinctes.

♦ D'abord, en identifiant les compartiments et les translocations de l'écosystème de la mer du Nord à propos desquels l'on dispose de connaissances limitées, voire de résultats expérimentaux incohérents, ce modèle peut servir de schéma conceptuel indispensable pour une orientation appropriée des recherches océanographiques en cours et pour la planification des recherches futures.

Inversement, tous les progrès scientifiques enregistrés dans ces domaines peuvent immédiatement être intégrés dans le modèle qui, ainsi raffiné, permet de fournir une description plus détaillée de l'écosystème étudié.

Il semble raisonnable de penser que les raffinements qui, à court ou moyen terme, pourront être apportés à ce modèle porteront sur les points suivants :

- la spécification des petits substrats constitutifs de la matière organique dissoute et l'explicitation du rôle des bactéries hétérotrophes dans le processus de biodégradation de cette matière organique;
 - la distinction de différentes espèces zooplanctoniques, dont les co-pépodes pouvant être subdivisés en différentes classes d'âge;
 - le couplage de ce modèle ayant trait à la phase pélagique à un modèle de la phase des sédiments où l'on tient compte à la fois de la biodégradation des détritus et de la chaîne benthique;
 - une connexion réaliste entre ce modèle qui concerne principalement la production planctonique et un modèle adéquat de gestion des pêcheries;
 - l'influence sublétale de divers polluants tels les métaux lourds, les pesticides, ... sur toutes les activités biologiques dont cette zone marine est le siège;
 - les effets des variations des courants résiduels et des conditions météorologiques sur la dynamique de cet écosystème.
- Ensuite, ce modèle constitue un outil moderne permettant d'effectuer des études d'impact sur le milieu marin. A titre d'exemples d'activités dont les effets peuvent être ainsi simulés, on peut citer :
- les exploitations de sables et graviers qui provoquent un accroissement de la turbidité et qui détruisent l'interface mer-sédiments microbiologiquement très active;
 - les déversements délibérés de déchets industriels qui constituent un apport de matières en suspension, de matières organiques et de diverses substances exogènes;
 - la construction d'un port dont les jetées modifient localement la configuration des lignes de courant et donc le temps de résidence de tous les constituants du milieu marin.
- L'interprétation des résultats de telles études est une tâche particulièrement délicate car il est malaisé de défaillir la perturbation induite par l'activité humaine considérée de la grande variabilité naturelle,

propre au milieu marin. Néanmoins, on peut estimer qu'une activité y a un effet dommageable si elle conduit à un accroissement du flux des matières organiques détritiques qui sédimentent et donc à un accroissement ultérieur du flux d'azote dissous à partir des sédiments, c'est-à-dire si elle renforce la tendance à l'eutrophisation qui doit être considérée comme le risque écologique majeur qu'encourent les eaux côtières de la mer du Nord.

Annexes

1.- Notes sur les modèles probabilistes

A titre d'exemple d'une approche probabiliste des systèmes écologiques, on peut citer la méthode de Belyaev (1973a et b) selon laquelle le domaine des valeurs possibles des variables d'état x_i ($i = 1, \dots, N$) est divisé en quelques intervalles qui correspondent à des gradations de ces variables telles que très petite, petite, moyenne, grande, très grande et auxquelles sont associées les valeurs digitales 1, 2, 3, 4, 5.

On passe donc de x_i variant continûment dans un domaine donné aux variables α_{ij} ne pouvant prendre que les valeurs 1, 2, ..., 5.

Il est possible de trouver une relation liant la gradation α_{ij} d'une variable d'état x_i à l'instant $t + \Delta t$ à celles de toutes les variables d'état à l'instant t

$$(A.1.1) \quad \alpha_{ij}(t + \Delta t) = Y_{ij}[\alpha_{1j}(t), \dots, \alpha_{Nj}(t)].$$

Soit, pour simplifier, une seule variable x pour laquelle sont définies les gradations α_i entre x_i et x_{i+1} et α_n entre x_n et x_{n+1} .



Pour tenir compte des erreurs dans la détermination de α_i , il est possible de considérer une fonction $P(\alpha_n/\alpha_i)$ représentant la probabilité que la vraie valeur de α soit α_n alors que sa valeur calculée est α_i .

Pour un x calculé fixé, on a

$$\begin{aligned}
 \text{Prob } (x < \alpha_n)_{x^*} &= \text{Prob } (x_n < x < x_{n+1})_{x^*} \\
 (A.1.2) \quad &= \text{Prob } (x_n - x^* < x - x^* < x_{n+1} - x^*) \\
 &= \int_{x_n - x^*}^{x_{n+1} - x^*} f(\epsilon) d\epsilon
 \end{aligned}$$

où $f(\epsilon)$ est la densité de probabilité d'erreurs dans la détermination de α_i . Dans ces erreurs sont incluses non seulement celles de calculs, mais aussi celles dues à la façon incorrecte de décrire les interactions agissant sur la variable x . $f(\epsilon)$ peut être fixée *a priori* et déterminée à partir des résultats expérimentaux.

(A.1.2) doit être étendu à toutes les valeurs possibles de x^* à l'intérieur de α_i , il vient donc

$$(A.1.3) \quad P(\alpha_n / \alpha_i) = \int_{x_i}^{x_{i+1}} \frac{dx^*}{x_{i+1} - x_i} \int_{x_n - x^*}^{x_{n+1} - x^*} f(\epsilon) d\epsilon .$$

La relation (A.1.1) entre les valeurs d'entrée à l'instant t et celles de sortie à l'instant $t + \Delta t$ peut se représenter par un graphe. Aux noeuds de ce graphe sont associées les valeurs des gradations des variables et les probabilités de leurs réalisations, tandis que les liens entre les noeuds mettent en évidence la configuration des interactions entre variables.

Cette méthode a été appliquée à l'étude de l'écosystème pélagique de la mer Noire [Belyaev *et al.* (1975)]. Celle-ci a clairement mis en évidence les influences réciproques des grandeurs biologiques et de l'état thermique de la couche supérieure de la mer.

Notons enfin le paradoxe suivant lequel un modèle probabiliste et un modèle déterministe d'un même système sont susceptibles de fournir, dans certaines conditions extrêmes, des réponses différentes. Ainsi, considérons le système

$$(A.1.4) \quad \dot{X} = (\lambda - \mu) X$$

où X est la biomasse d'une population donnée, λ le taux de production et μ le taux de consommation. La solution déterministe de ce système est

$$(A.1.5) \quad X(t) = X_0 e^{(\lambda - \mu)t}$$

où X_0 est la valeur initiale de la biomasse.

D'autre part, on peut montrer [Pielou (1969)] que la probabilité que X s'annule après un temps t s'écrit

$$(A.1.6) \quad p_0(t) = \left(\frac{\mu e^{(\lambda - \mu)t} - \mu}{\lambda e^{(\lambda - \mu)t} - \mu} \right).$$

Si $\lambda > \mu$, le modèle déterministe dit que

$$(A.1.7) \quad X_{(t \rightarrow \infty)} \rightarrow \infty$$

mais le modèle probabiliste dit que

$$(A.1.8) \quad p_{0(t \rightarrow \infty)} \rightarrow \left(\frac{\mu}{\lambda} \right)^{X_0},$$

c'est-à-dire que la probabilité d'extinction de la population reste finie, même pour des temps très grands.

Si $\lambda = \mu$, le modèle déterministe dit que la population va rester constante dans le temps, tandis que le modèle probabiliste affirme que

$$(A.1.9) \quad p_{0(t \rightarrow \infty)} \rightarrow 1,$$

c'est-à-dire qu'il est certain que la population va s'éteindre pour des temps suffisamment grands.

2.- Méthode d'intégration (par extrapolation)

Pour intégrer un système écrit sous forme vectorielle

$$(A.2.1) \quad \dot{\mathbf{y}} = \mathbf{f}(\mathbf{x}, \mathbf{y})$$

à valeur initiale $\mathbf{y}(x_0) = \mathbf{y}_0$, les méthodes classiques consistent à diviser l'intervalle $[x_0, x]$ avec un pas h et à utiliser une des formules récurrentes des différences finies pour calculer l'approximation $T(h, x)$ de l'intégrale $\mathbf{y}(x)$. La précision est fonction de h et la

convergence de $T(h,x)$ vers la solution exacte $y(x)$ est assurée quand

$$\lim_{h \rightarrow 0} T(h,x) = y(x).$$

La méthode d'extrapolation consiste à partir de quelques valeurs de l'approximation de l'intégrale $T(h_i, x)$ calculées pour différentes valeurs de h_i et à en déduire la valeur exacte $T(0, x)$. Pour cela, il faut que la forme de l'approximation $T(h, x)$ de $y(x)$ se prête à une extrapolation.

Gragg (1965) a montré que, sous certaines conditions de différentiabilité de y , il existe un développement de $T(h, x)$ de la forme

$$(A.2.2) \quad T(h, x) = y(x) + \tau_1(x) h^2 + \tau_2(x) h^4 + \dots$$

lorsque $T(h, x)$ est l'approximation de l'intégrale par la méthode de la tangente améliorée. Dans ce cas, on peut donc supposer qu'une extrapolation de $T(0, x)$ à partir des $T(h_i, x)$ sera particulièrement adaptée et rapidement convergente puisque seules les puissances paires de n apparaissent dans le développement.

Burlisch et Stoer (1966) proposent une extrapolation par fonction rationnelle :

$$(A.2.3) \quad \hat{T}_m^{(i)}(h) = \frac{P_0^{(i)} + P_1^{(i)}h^2 + \dots + P_r^{(i)}h^{2r}}{q_0^{(i)} + q_1^{(i)}h^2 + \dots + q_v^{(i)}h^{2v}}$$

où $r = \frac{m}{2}$

$$v = m - 2$$

$$\hat{T}_m^{(i)}(h_k) = T(h_k, x) \quad \text{pour} \quad k = i, i+1, \dots, i+m$$

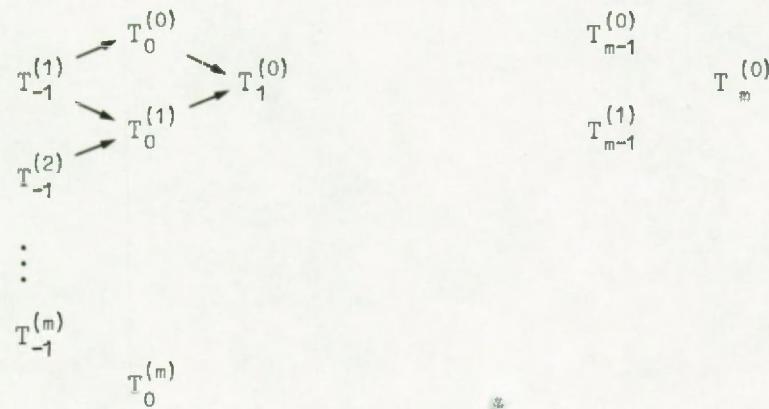
et $h_k = \frac{h_0}{2k}$

est une suite strictement décroissante.

Les coefficients de $\hat{T}_m^{(i)}(h)$ ne sont pas calculés en résolvant un système. Seules les valeurs extrapolées $T_m^{(i)} = \hat{T}_m^{(i)}(0)$ se déduisent par récurrence à partir de $T_{-1}^{(i)} = 0$ et $T_0^{(i)} = T(h_i, x)$ suivant l'algorithme :

$$(A.2.4) \quad T_k^{(i)} = T_{k-1}^{(i+1)} + \frac{T_{k-1}^{(i+1)} - T_{k-1}^{(i)}}{\left(\frac{h_i}{h_{i+k}}\right)^2 \left(1 - \frac{T_{k-1}^{(i+1)} - T_{k-1}^{(i)}}{T_{k-1}^{(i+1)} - T_{k-2}^{(i+1)}}\right)}$$

Cette formulation donne une séquence de calculs en losange suivant le tableau :



Le pas initial et la précision désirée EPS sont fixées au départ de la séquence de calcul. Les calculs sont effectués pour $m = 1, 2, \dots$ jusqu'à ce que

$$|T_m^{(0)} - T_{m-1}^{(0)}| < \text{EPS} .$$

m est limité à 20 pour éviter un temps de calcul excessif.

Bibliographie

- AIKEN, R.C. and LAPIDUS, L. (1973). The stability of interacting populations, *Int. J. Systems Sci.*, 4, 691-695.
- BEHRENS, J.C. (1979). An exemplified semi-analytical approach to the transient sensitivity of non-linear systems, *Appl. Math. Modelling*, 3, 105-115.
- BELYAEV, V.I. (1973a). Mathematical modelling of marine ecosystems (Russ.), Meter. Vses. Simpoz. izuchenipi Chernogo i Sredizemnogo morei, po ispolzovaniju i Okharne ikh resursov, Pt. 2, 37-43, Kiev, Naukova dumka.
- BELYAEV, V.I. (1973b). *Control of the natural environment*, 128 p., Kiev, Naukova dumka.
- BELYAEV, V.I., LENIN, A.I. and PETIPA, T.S. (1975). Mathematical model of a pelagic ecosystem, *Marine Biology*, 31, 1-6.
- BILLEN, G. (1978). La régulation de l'activité bactérienne hétérotrophe dans les milieux naturels, Techn. Rep. OM/1978:08, Action concertée en océanologie, Ministère de la Politique scientifique, Bruxelles.
- BLAKE, G. and GENTIL, S. (1979). A discrete lake model and its sensitivity study, 527-537, *State-of-the-Art in Ecological Modelling*, vol. 7, S.E. Jorgensen ed.
- BRYLINSKI, M. (1972). Steady-state sensitivity analysis of energy flow in a marine ecosystem, *Systems analysis and simulation in ecology*, vol. II, 81-101, B.C. Patten ed., Academic Press, New York.
- BUCKINGHAM, S.L. (1973). A plankton production model for the western gulf of St-Lawrence, Nato Science Committee Conference on Modelling of Marine Systems, Ofir, Portugal, 1973.
- BURLISCH, R. and STOER, J. (1966). Numerical treatment of ordinary differential equations by extrapolation methods, *Num. Math.*, 8, 1-13.
- CHEN, C.W. (1970). Concepts and utilities of ecological model, *J. Søn. Eng. Div.*, 1085-1097.
- CHEN, C.W. and ORLOB, G.T. (1975). Ecologic simulation for aquatic environments, *Systems analysis and simulation in ecology*, vol. III, 475-588, B.C. Patten ed., Academic Press, New York.
- COLEBROOK, J.M. (1960). Continuous plankton records : methods of analysis, 1950-1959, *Bull. mar. Ecol.*, 5 (41), 51-64.

- COLEBROOK, J.M. (1972). Changes in the distribution and abundance of zooplankton in the North Sea, 1948-1969, *Symp. zool. Soc. London*, 29, 203-212.
- COLEBROOK, J.M. and ROBINSON, G.A. (1964). Continuous plankton records : annual variations of abundance of plankton, 1948-1960, *Bull. mar. Ecol.*, 6, 52-69.
- COLEBROOK, J.M., REID, P.C. and COOMBS, S.H. (1978). Continuous plankton records : a change in the plankton of the southern North Sea between 1970 and 1972, *Mar. Biol.*, 45 (3), 209-213.
- CUNNINGHAM, W.J. (1963). *Analyse non-linéaire*, Dunod, Paris.
- CUSHING, D.H. (1969). Models of the production cycle in the sea, Morning Review Lectures of the Second International Oceanographic Congress, Paris, UNESCO, 103-115.
- DICKSON, R.R. (1971). A recurrent and persistent pressure-anomaly pattern as the principal cause of intermediate-scale hydrographic variation in the European Shelf Seas, *Dtsch. Hydrogr. Zeitschr.*, 24, 97-119.
- DI TORO, D.M., O'CONNOR, D.J. and THOMAN, R.V. (1971). A dynamic model of phytoplankton populations in natural waters, *Non equilibrium systems in Natural Chemistry, Advances in Chemistry Series*, 106, 131-180, American Chemical Society, Washington D.C.
- DI TORO, D.M., O'CONNOR, D.J., THOMANN, R.V. and MANCINI, J.L. (1975). Phytoplankton-Zooplankton-Nutrient interaction model for western Lake Erie, *Systems analysis and simulation in ecology*, vol. III, 423-474, B.C. Patten ed., Academic Press, New York.
- DI TORO, D.M., THOMANN, R.V., O'CONNOR, D.J. and MANCINI, J.L. (1977). Estuarine Phytoplankton biomass models. Verification analyses and preliminary applications, *The Sea*, vol. 6, 25, 969-1020; E.D. Goldberg, I.N. McCave, J.J. O'Brien and J.H. Steele ed., Wiley - Interscience, New York.
- DROISSART, A. et SMITZ, J. (1973). Programme national sur l'Environnement - Projet Mer, Rapport N 22.
- DUGDALE, R.C. (1976). Nutrient Cycles, *The Ecology of the seas*, 7, 141-172, D.H. Cushing and J.J. Walsh ed., Blackwell Sci. Publ., Oxford.
- FOLKARD, A.R. and JONES, P.G.W. (1974). The distribution of nutrients salts in the southern North Sea, ICES, CM 1974/C:17.
- FRANSZ, H.G. (1977). SIMPEL : een model voor SIMulatie van de dynamiek van een PELagisch ecosysteem. Aangepast voor het Nederlandse kustgebied van de Noordzee, manuscrif non publié.
- GARFINKEL, D. and SACK, R. (1964). Digital computer simulation of an ecological system, based on a modified mass action law, *Ecology*, 45, 502-507.
- GIESKES, W.W.C. and KRAAY, G.W. (1977a). Continuous plankton records : changes in the plankton of the North Sea and its eutrophic southern bight from 1948 to 1975, *Neth. J. Sea Res.*, 11, 3-4, 334-364.

- GIESKES, W.W.C. and KRAAY, G.W. (1977b). Primary production and consumption of organic matter in the southern North Sea during the spring bloom of 1975, *Neth. J. of Sea Res.*, 11 (2), 146-167.
- GOEL, N.S., MAITRA, S.C. and MONTROLL, E.W. (1971). *On the Volterra and other nonlinear models of interacting populations*, Academic Press, New York, 145 p.
- GOLDBERG, E.D., McCABE, I.N., O'BRIEN, J.J. and STEELE, J.H. (1977). Marine Modeling, *The Sea*, vol. 6, Wiley-Interscience, New York, 1048 p.
- GRAGG, W.B. (1965). On extrapolation algorithms for ordinary initial values problems, *J. Sci. Num. Anal.*, Ser. B 2, 383-403.
- HARRISON, P.J. (1973). *Continuous culture of the marine diatom Skeletonema costatum (Grev.) Cleve under silicate limitation*, Ph. D. dissertation, University of Washington, 141 p.
- HECQ, J.H., HEYDEN, D. et MOERMANS, R. (1975). Biologie de *Sagitta setosa* dans le Pas de Calais et dans le sud de la mer du Nord, *Bull. Soc. R. Sci. Liège*, 9-10, 653-661.
- IVLEV, V.S. (1961). *Experimental ecology of the feeding of fishes*, D. Scott trans., Yale University Press, New Haven.
- JAMART, B.M. (1975). Application of Liapounov direct method to the Lotka-Volterra equations, rep. N 38, Programme national R-D sur l'Environnement — Projet Mer.
- JAMART, B.M., WINTER D.F., BANSE, K., ANDERSON, G.C. and LAM, R.K. (1977). A theoretical study of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the north western U.S. coast, *Deep-Sea Res.*, 24, 753-773.
- JAMART, B.M., WINTER, D.F. and BANSE, K. (1979). Sensitivity analysis of a mathematical model of phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the north western U.S. coast, *J. Plankton Res.*, 1, 2, in press.
- JANSSEN, D. and MEURIS, A. (1975). Dynamic behaviour of nutrients, Programme national R-D sur l'Environnement — Projet Mer, Techn. Rep. 75/Chim. Synth. 01.
- JASSBY, A.D. and PLATT, T. (1976). Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton, *Limnol. Oceanogr.*, 21, 540-547.
- JESTER, D.B. Jr., GARLING, D.L. Jr., TIPTON A.R. and LACKEY, R.T. (1977). A general population dynamics theory for Largemouth Bass, FWS 1-77, Virginia Polytechnic Institute and State University.
- JOIRIS, C. (1977). On the role of heterotrophic bacteria in marine ecosystems : some problems, *Helg. wiss. Meeres*, 30, 611-621.
- KELLY, R.A. (1976). Conceptual ecological model of the Delaware estuary, *Systems analysis and simulation in ecology*, B.C. Patten ed., vol. IV, 3-45, Academic Press, New York.

- KERNER, E.H. (1972). *Gibbs ensemble : biological ensemble*, Gordon and Breach, New York, 167 p.
- KREMER, J.N. and NIXON, S.W. (1978). A coastal marine ecosystem. Simulation and analysis, *Ecological studies*, 24, Springer Verlag, New York, 217 p.
- 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. Progr. Ser.*, 1, 179-186.
- LANCELOT-VAN BEVEREN, C. (1979). A statistical method to estimate the biochemical composition of phytoplankton in the southern bight of the North Sea, *Est. coast. mar. sci.*, in press.
- LANGE BOOM, B. de -, TAKAHASHI, M., LEBLOND, P.H. and PARSONS, T.R. (1973). A mathematical model of phytoplankton production in the Fraser River plume, Nato Science Committee Conference on Modelling of Marine Systems, Ofir, Portugal, 1973.
- LASSEN, H. and NIELSEN, P.B. (1972). Simple mathematical model of the primary production, ICES, CM 1972/L:6.
- LOTKA, A.J. (1925). *Elements of Physical Biology*, William and Wilkins, Baltimore.
- MAC ISAAC, J.J. and DUGDALE, R.C. (1969). The kinetics of nitrate and ammonia uptake by natural populations of marine phytoplankton, *Deep Sea Research*, 16, 45-57.
- MAY, R.M. (1973). *Stability and complexity in model ecosystems*, Princeton University Press, 235 p.
- MENZEL, D.W. and RYTHER, J.H. (1964). The composition of particulate organic matter in the western North Atlantic, *Limnol. Oceanogr.*, 9, 179-186.
- MICHAELIS, L. and MENTEN, M.L. (1913). Der Kinetic der Inverteinwirkung, *Biochem. Z.*, 49, 333-369.
- MOBLEY, C.D. (1973). A systematic approach to ecosystem analysis, *J. theor. Biol.*, 41, 119-136.
- MOMMAERTS, J.P. (1973). The relative importance of nannoplankton in the North Sea primary production, *Br. phycol. J.*, 8, 13-20.
- MOMMAERTS, J.P. (1978). *Systeemnadering van een gesloten mariene milieu, met de nadruk op de rol van het fytoplankton*, Thèse de doctorat, Vrije Universiteit Brussel.
- MOMMAERTS, J.P. en ELSKENS, I. (1978). Seizoen variatie en ruimtelijke verspreiding van de nutrienten in de zuidelijke Noordzee, Techn. rep. Survey 78/02, Action concertée en Océanologie, Ministère de la Politique scientifique, Bruxelles.
- MONOD, J. (1942). *Recherches sur la croissance des cultures bactériennes*, Herman et Cie, Paris.

- NIHOUL, J.C.J. (1974). Erosion turbulente dans les couches supérieures de la mer, *Ann. Soc. Sc. Bx.*, 88, 101.
- NIHOUL, J.C.J. (1975). *Modelling of marine systems*, Elsevier Publ., Amsterdam.
- NIHOUL, J.C.J. and RUNFOLA, Y. (1975). Coefficients of shear effect dispersion in the Southern Bight, Rapport N 33, Programme national R-D sur l'Environnement - Projet Mer.
- NIHOUL, J.C.J. and RONDAY, F.C. (1975). The influence of the tidal stress on the residual circulation, *Tellus*, 27, 484-490.
- NIHOUL, J.C.J. et RONDAY, F.C. (1976). *Modèles hydrodynamiques*, Programme national R-D sur l'Environnement - Projet Mer, Rapport final, vol. 3, 270 p.
- NIHOUL, J.C.J. et ADAM, Y. (1977). *Modèles de dispersion*, Programme national R-D sur l'Environnement - Projet Mer, Rapport final, vol. 5, 350 p.
- NIHOUL, J.C.J. et POLK, P. (1977). *Chaînes trophiques et cycles de nutriments*, Programme national R-D sur l'Environnement - Projet Mer, Rapport final, vol. 8, 339 p.
- O'BRIEN, J.J. and WROBLEWSKI, J.S. (1973). A simulation of the mesoscale distribution of the lower marine trophic levels off West Florida, *Invest. Pesqueras*, 37, 193-244.
- O'BRIEN, J.J. and WROBLEWSKI, J.S. (1976). A simulation of the mesoscale distribution of the lower marine trophic levels off West Florida, *Systems analysis and simulation in ecology*, vol. IV, 63-110, B.C. Patten ed., Academic Press, New York.
- O'CONNOR, D.J., DI TORO, D.M. and MANCINI, J.L. (1973). Mathematical model of phytoplankton population dynamics in the Sacramento - San Joaquin Bay Delta : Preliminary results and applications, Nato Science Committee Conference on Modelling of Marine Systems, Ofir, Portugal, 1973.
- PACKARD and DORTCH (1975). Particulate protein-nitrogen in North Atlantic surface waters, *Mar. Biol.*, 33, 347-354.
- PAOLETTI, A. (1970). Facteurs biologiques d'autoépuration des eaux de mer : points clairs et points obscurs d'une question discutée, *Rev. Intern. Océanogr. Méd.*, 18-19, 33-68.
- PARSONS, T.R., LE BRASSEUR, R.J. and FULTON, J.D. (1967). Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell size and concentration of phytoplankton blooms, *J. Oceanogr. Soc. Jap.*, 23, 1, 10-17.
- PATTEN, B.C. (1968). Mathematical models of plankton production, *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 53, 357-408.
- PATTEN, B.C. (1971). *Systems analysis and simulation in ecology*, vol. I, 607 p.
(1972). Vol. II, 592 p.
(1975). Vol. III, 601 p.
(1976). Vol. IV, 593 p., Academic Press, New York.

- PAULIK, G.J. (1972). Digital simulation modeling in resource management and the training of applied ecologists, *Systems analysis and simulation in ecology*, vol. II, 373-418, B.C. Patten ed., Academic Press, New York.
- PICHOT, G. and RUNFOLA, Y. (1974). Building of simulation models of ecosystems : non linear interaction parameters estimation, *Mathematical model of continental seas. Dynamic Processes in the Southern Bight*, Math. Modelsea ed., ICES CM 1974/C:1.
- PICHOT, G. et RUNFOLA, Y. (1976). Modèle mathématique de la circulation de l'azote à travers l'écosystème pélagique de la baie sud de la mer du Nord, CEBEDOC ed. (Liège), 361-382.
- PIELOU, E.C. (1969). *An introduction to mathematical ecology*, Wiley-Interscience, New York, 286 p.
- PODAMO, JO (1975). Ecometabolism of a shallow marine lagoon at Ostend (Belgium), *Proc. 10th European Symposium on Marine Biology*, vol. 2, 549-562, G. Persoone and E. Jaspers ed.
- RADACH, G. and MAIER-REIMER, E. (1975). The vertical structure of phytoplankton growth dynamics : a mathematical model, *Sixth Liège Colloquium on ocean hydrodynamics*, J.C.J. Nihoul ed., Mém. Soc. Roy. Sc. Liège, 6, VII, 113-146.
- RICHARDS, F.A. (1965). Anoxic basins and fjords, *Chemical Oceanography*, J.P. Riley and G. Skirrow ed., vol. 1, 611-645, Academic Press, London.
- RILEY, G.A. (1956). Oceanography of Long Island Sound 1952-1954, II. Physical oceanography, *Bull. Bing. Ocean. Coll.*, 15, 15-46.
- RILEY, G.A. (1965). A mathematical model of regional variations in plankton, *Limn. Oceanogr.*, 10, 202-215.
- RUIVO, M. (1972). *Marine pollution and sea life*, Fishing News Ltd, London, 624 p.
- SJÖBERG, S. and WILMOT, W. (1977). System analysis of a spring phytoplankton bloom in the Baltic, Contribution n° 20 from the Askö Laboratory, University of Stockholm, 99 p.
- STEELE, J.H. and BAIRD, I.E. (1965). The chlorophyll α content of particulate organic matter in the northern North Sea, *Limnol. Oceanogr.*, 10, 261-267.
- STEELE, J.H. (1974). *The structure of marine ecosystems*, Blackwell Sci. Publ., Oxford, 128 p.
- TIJSSEN, S.B. (1969). Hydrographical and chemical observations in the Southern Bight, February, May, August and November 1968, *Ann. Biol.*, 25, 51-59.
- TITMAN, D. (1976). Ecological competition between algae : experimental confirmation of resource-based competition theory, *Science*, 192, 463-465.
- TOMOVIC, R. (1963). *Sensitivity analysis of dynamic systems*, Mc Graw - Hill, New York.

- VAN BENNEKOM, A.J., GIESKES W.W.C. and TIJSSEN, S.B. (1975). Eutrophication of dutch coastal waters, *Proc. Roy. Soc. Lond.*, B 189, 359-374.
- VINOGRADOV, M.E., MENSHTKIN, V.V. and SHUSHKINA, E.A. (1972). On mathematical simulation of a pelagic ecosystem in tropical waters of the ocean, *Marine Biology*, 16, 261-268.
- VOLLENWEIDER, R.A. (1965). Calculation models of photosynthesis depth curves and some implications regarding day rates estimates in primary production measurements, *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 18 suppl., 425-457.
- VOLTERRA, V. (1931). *Leçon sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, Gauthier-Villars, Paris.
- WALSH, J.J. (1975). A spatial simulation model of the Peru upwelling ecosystem, *Deep Sea Research*, 22, 4, 201-236.
- WILLIAMS, F.M. (1971). Dynamics of microbial populations, *Systems analysis and simulation in ecology*, vol. I, 197-267, B.C. Patten ed., Academic Press, New York.
- WOLLAST, R. (1976). Transport et accumulation de polluants dans l'estuaire de l'Escaut, *L'estuaire de l'Escaut*, Programme national R-D sur l'Environnement — Projet Mer, Rapport final, volume 10, J.C.J. Nihoul et R. Wollast ed.

Achevé d'imprimer le 8 avril 1980
sur la presse offset d'é.t.a.b.l.e.t.y.p.
72, quai de Longdoz à 4020 LIEGE
Tél.: 041/42.59.21

D/1980/2750/1
ISBN 2-87049-017-8