

Academiejaar 1977 - 1978

Systeembenadering van een gesloten
marien milieu, met de nadruk op
de rol van het fytoplankton.

J. P. Mommaerts

Proefschrift ingediend tot het bekomen van de graad van
Doctor in de Wetenschappen (groep Plantkunde)

Instituut voor Zeewetenschappelijk onderzoek
Institute for Marine Scientific Research

Prinses Elisabethlaan 69

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

Deel I - II

Promotor :

Prof. Dr. P. Polk

(...) les quelques pages de démonstration qui suivent tirent toute leur force du fait que l'histoire est entièrement vraie, puisque je l'ai imaginée d'un bout à l'autre. Sa réalisation matérielle proprement dite consiste essentiellement en une projection de la réalité, en atmosphère biaise et chauffée, sur un plan de référence irrégulièrement ondulé et présentant de la distorsion. On le voit, c'est un procédé avouable, s'il en fut.

(Boris Vian, L'écume des jours)

remerciements

Ce travail a été entrepris et réalisé pour une importante part dans le cadre d'une recherche en commun sur l'écométabolisme du Bassin de Chasse d'Ostende.

Je désire donc en premier lieu reconnaître à G. Billen (microbiologie du sédiment), F. Billiet (étude du nanoplancton), N. Daro (zooplancton), C. Joiris (microbiologie du plancton) et à leurs collaborateurs, leurs contributions respectives à cet effort, et leur exprimer ma gratitude pour l'entraide, les échanges et les discussions qui ont permis à mon travail de se réaliser dans des conditions optimales.

De même, je remercie chaleureusement MM. J. Nijs et O. Cromboom pour l'aide efficace qu'ils m'ont apportée en ce qui concerne ma recherche particulière.

Je dois aussi exprimer ma reconnaissance à tous ceux qui ont manifesté de l'intérêt ou permis — soit par une attention particulière, soit par un soutien matériel très effectif — la réalisation de ce travail : mon promoteur Mr P. Polk, Mr T. Platt (Bedford Inst. Ocean.), Mr I. Elskens (VUB) et ses collaborateurs, Mr G. Marlier (IRSNB) et Mr W. Baeyens.

Je remercie chaleureusement Mme G. Zéguers non seulement pour la perfection de son travail de typographie, mais aussi pour son dévouement et son infinie patience.

Enfin, je dis surtout de tout coeur merci à Michèle pour son soutien de tous les instants dans cette entreprise.

table des matières

I.	INTRODUCTION	1.
1.	Un contexte nouveau pour une approche synécologique	
1.1.	L'approche systémique	
1.2.	L'intégration des hypothèses en un modèle mathématique unique	
2.	La recherche entamée au Bassin de Chasse d'Ostende	
2.1.	Le travail d'équipe du Lab. v. Ekologie en Systematiek	
2.2.	Vers un modèle de simulation mathématique	
2.3.	Plan du travail	
II.	IDENTIFICATION DU SYSTEME	
A.	Démarcation dans l'espace physique, imports-exports, structure anticipée du système	11.
1.	Démarcation dans l'espace physique	11.
2.	Imports-exports	12.
3.	Structure anticipée du système	17.
B.	Phytoplancton et flux associés	18.
1.	Nature, biomasse et variations spatiales et temporelles du phytoplancton	18.
1.1.	Observations des populations phytoplanctoniques	18.
1.2.	Description de l'évolution saisonnière au départ des observations sur échantillons préservés	21.
1.3.	Conversion en biomasse carbonée sur base des comptages	22.
1.4.	Dosage des pigments chlorophylliens	22.
1.5.	Comparaison avec les résultats obtenus à partir des comptages	27.
1.6.	Résultats moyens par période et conversion en biomasse carbonée	28.
1.7.	Conversion en azote	28.
1.8.	Assimilation chlorophyllienne à intensité lumineuse optimale ($=p_{opt}$) considérée comme index de biomasse	29.

1.9. Variations nycthémérales	31.
1.10 Hétérogénéité verticale et migrations du phyto- plancton	37.
1.11 Hétérogénéité horizontale	40.
2. Flux de production primaire brute	45.
2.1. Définition	
2.2. Calcul de production brute carbonée, au point 3, pour les années 1971 à 1974	46.
2.3. Extension à l'ensemble du Bassin	50.
3. Fixation anaplérotique	51.
3.1. Nature de la fixation à l'obscurité et résultats expérimentaux	51.
3.2. Rôle des bactéries dans la fixation anapléroti- que et la respiration globales	53.
3.3. Vers une validation expérimentale de la part ré- duite du phytoplancton dans la fixation anaplé- rotique globale	54.
3.4. Conclusion	
4. Hétérotrophie partielle	56.
5. Respiration et photorespiration	58.
5.1. Respiration phytoplanctonique : revue du problème de l'estimation	58.
5.2. Résultats au Bassin de Chasse	60.
5.3. Conclusion	61.
6. Excrétion (exsudation) de matière organique dissoute	62.
7. Mortalité	
7.1. Evidence d'une mortalité du phytoplancton	66.
7.2. Mortalité "naturelle" (autolyse)	67.
7.3. Mortalité par grazing	70.
8. Image partielle du système : le compartiment phy- toplancton et les flux qui le traversent	78.
C. Phytobenthos et flux associés	79.
1. Introduction	79.

2. La population à <i>Ulva lactuca</i>	80.
2.1. Biomasse	80.
2.2. Production primaire	82.
3. La communauté à bacillariophycées benthiques	84.
4. Globalisation et estimation des autres flux	86.
D. Zooplancton et flux associés	87.
1. Nature et cycle saisonnier des populations zoo- planctoniques	87.
2. Conversion en biomasse carbonée	90.
3. Les différents flux traversant le compartiment zooplancton	92.
3.1. Ingestion, assimilation et production	93.
3.2. Respiration	94.
3.3 Excrétion	96.
4. Image partielle du système : le compartiment zoo- plancton et les flux qui le traversent	98.
E. Zoobenthos et flux associés	100.
1. Nature des populations dominantes	100.
2. Biomasse	102.
3. Activités métaboliques	102.
4. Image partielle du système	103.
F. Bactéries planctoniques et flux associés	105.
1. Introduction	105.
2. Mesures de biomasse et distribution spatiale	107.
3. Mesures d'activité	107.
3.1. Relation entre l'activité bactérienne et l'acti- vité phytoplanctonique	108.
3.2. Production bactérienne	113.
4. Image partielle du système : le compartiment bac- téries planctoniques et les flux qui le traversent	114.
G. Bactéries du sédiment et flux associés	115.
1. Métabolisme de l'azote	115.

1.1. Ammonification	117.
1.2. Dénitrification	119.
1.3. Nitrification	121.
2. Métabolisme du phosphore	123.
3. Image partielle du système : le compartiment micro-organismes benthiques et les flux qui le traversent	124.
H. Tests de cohérence, bilan général et discussion	125.
1. Introduction	125.
2. Recherche de cohérence entre les fluctuations des compartiments chimiques et les flux mesurés	126.
2.1. Echelle de temps : la saison	126.
2.1.1. Variation des différents compartiments chimiques	126.
2.1.2. Comparaison des flux	131.
2.2. Echelle de temps : la journée	142.
2.2.1. Métabolisme de l'azote	142.
2.2.2. Bilan d'oxygène	145.
2.3. Conclusion des études de cohérence	147.
3. Bilan général	148.
3.1. Cycle du carbone	148.
3.2. Cycle de l'azote	150.
3.3. Discussion	151.

III. REGULATIONS ET MODELES

A. Introduction	161.
B. Régulations au niveau du compartiment phytoplancton	163.
1. Régulation de la photosynthèse (production brute)	163.
1.1. Energie lumineuse	167.
1.1.1. Nature de l'interaction	167.
1.1.2. Modèle de l'interaction	170.
1.1.3. Résultats expérimentaux	185.
1.1.4. Fluctuations de la variable de commande et leur simulation	198.
1.1.5. Modèles d'extrapolation à la journée entière. Application au calcul de la production brute au Bassin de Chasse.	208.

1.2. Température	215.
1.2.1. Nature de l'interaction	215.
1.2.2. Modèle de l'interaction	216.
1.2.3. Validation expérimentale et détermination de Q_{10} pour k'_{opt} et α au Bassin de Chasse	216.
1.2.4. Fluctuations de température et leur simulation	219.
1.3. Nutrients	220.
1.3.1. Nature des éléments primaires limitants au Bassin de Chasse	221.
1.3.2. Nature de l'interaction et modèles	222.
1.3.3. Résultats au Bassin de Chasse	228.
1.4. Régulation de la fonction k . Premiers modèles	232.
1.4.1. Première approche : modèles de production essentiellement fondés sur une régulation de la photosynthèse	233.
1.4.2. Deuxième approche : modèles de croissance	250.
1.4.3. Synthèse des approches : vers une nouvelle fonctionnelle	252.
2. Régulation des pertes (respiration, excrétion, mortalité naturelle)	268.
2.1. La respiration	268.
2.2. L'excrétion	269.
2.3. La mortalité non due au grazing	271.
C. Régulations au niveau du compartiment zooplancton	281.
1. Le cycle de vie	281.
1.1. Les copépodes. Modèle de croissance à plusieurs cohortes	281.
1.2. Le méroplancton	286.
2. Régulation des flux du zooplancton à copépodes	287.
2.1. L'ingestion	287.
2.2. La respiration, l'excrétion et la mortalité	289.
3. Flux au niveau des compartiments méroplanctoniques	290.
D. Régulations au niveau du compartiment bactéries pélagiques	291.
E. Régulations au niveau du compartiment bactéries benthiques	298.

F. Vers un modèle global d'écosystème	303.
1. Description générale	303.
2. Analyse des subroutines	308.
2.1. Fonctions de guidage (I) et (II)	310.
2.2. Régénération par le sédiment	311.
2.3. Phytoplancton	311.
2.4. Ulva	314.
2.5. Diatomées benthiques	314.
2.6. Copépodes haloplanctoniques	315.
2.7. Polydora	318.
2.8. Crepidula	318.
2.9. Zoobenthos	318.
2.10 Régénération pélagique	318.
3. Equations d'évolution	319.
4. Valeurs initiales et constantes	320.
5. Premières simulations avec le modèle global	320.
IV. CONCLUSION	332
PROGRAMME DU MODELE GLOBAL	
TABLEAUX	
METHODES	
BIBLIOGRAPHIE	

Samenvatting

I. INLEIDING

=====

De toenemende complexiteit van de interacties tussen menselijke activiteiten en het leefmilieu enerzijds, en tussen de menselijke activiteiten zelf anderzijds, schept overal scherpe beheersproblemen. In de mate dat een groeiende druk van de problemen oplossingen kan voortbrengen, ziet men overal systeem-benaderingen zich ontwikkelen.

Ook in ecologie, zijn de vooruitgangen in het begrijpen van de verbanden tussen structuur en werking snel geweest, en getuigen ze van de doorbraak van deze nieuwe denkwijze. De gelijktijdige ontwikkeling van de ordinateuren laat van nu af aan de aanpak van deze zeer complexe problemen toe.

De karakteristieken van deze benadering zijn besproken, en de basis notaties gepreciseerd (dynamisch evenwicht, translokaties en "feed-backs").

Ons werk maakt deel uit van een groepsonderzoek, wat betreft de identifikatie van het systeem en het tot stand brengen van een budget voor de C en N circulatie.

We hebben de studie wat betreft de regulaties op het niveau van het fytoplankton uitgediept en de in groep aangevatte inspanning verlengd, door het Spuikom ecosysteem mathematisch te simuleren.

II. IDENTIFIKATIE VAN HET SYSTEEM

=====

A. FYSISCH BEGRENZING, IN- en UITGAANDE FLUXEN, VOORZIENE STRUKTUUR

In het geval van de Spuikom te Oostende is de fysische begrenzing gemakkelijk. Inderdaad is de Spuikom een lusvormige lagune van 86 ha oppervlakte en 1.5 m diepte, verbonden met de haven van Oostende door middel van sluiskleppen. Dit dok doet dienst als oesterkweekplaats en blijft daarom tussen maart en augustus gevuld. Nochtans, zijn er zekere lekken en

bestaat er evaporatie (waarvan de toenemende saliniteit een getuige is) zodat het waterniveau daalt. Dit noodzaakt een regelmatige toevoeging van zeewater uit de haven van Oostende, dat zeer rijk is aan organische stoffen.

Men voorziet een trofodynamische structuur die de volgende voornaamste kompartimenten bevat : opgeloste voedselstoffen, fytoplankton (nanno- en micro-), zooplankton , pelagische bacterien , fytobenthos (micro- en macro-), zoobenthos , bacterien van het sediment en organische stoffen (POM en DOM).

Voor elk biologisch kompartiment voorziet men de ingaande fluxen (bruto opname , anaplerotische fixatie) en uitgaande fluxen (ademhaling , fotorespiratie , excretie , mortaliteit).

B. HET KOMPARTIMENT FYTOPLANKTON

1. Aard van de populaties en biomassa .Tijd- en ruimte-variaties

De dominante fytoplanktonische soorten zijn geobserveerd en bepaald geworden op verse stalen terwijl ze op gefixeerde stalen geteld zijn. Het betreft nannoplankton met een grote meerderheid aan flagellaten behorende tot een gamma van klassen. Men bemerkt een jaarlijkse variatie , gekarakteriseerd door een eerste lentebloei (één soort) . Toch gebeurt de voornaamste groei in de zomer (in tegenstelling met het klassieke beeld) en karakteriseert zich door een opeenvolging van verschillende populaties .

Uitgaande van deze tellingen en de meting van de cellulaire volumes kan men de koolstof-biomassa benaderen.

De gehalten aan chlorophyl a tonen hetzelfde jaarlijkse variatiepatroon . De omzetting tot koolstof-biomassa gebeurt op basis van de verhouding , geschat uit verschillende informatie , die 40 ± 10 bedraagt.

Belangrijk is de observatie van een zeer uitgesproken nyct-hemeraal variatiepatroon van de biomassa (door de verschillende betrokken parameters bevestigd). De amplitude van de variaties zijn dikwijls vergelijkbaar met deze geobserveerd van de ene tot

de andere week ! Meerdere argumenten laten toe tot een dynamische evolutie te besluiten (groei en mortaliteit) en dus verticale of laterale migratie uit te sluiten .

De verticale distributie van het fytoplankton toont slechts een zeer kleine tendens tot migratie naar de oppervlakte tijdens de dag. Nochtans correspondeert zulk een migratie rythme noch in fase noch in amplitude met de nycthemerale variaties hierboven besproken .

De horizontale distributie van het fytoplankton wordt gekarakteriseerd door een zeer grote homogeneïteit voor het grootste gedeelte van de Spuikom.

2. Bruto primaire produktie

De jaarlijkse variatie van de bruto primaire produktie van het fytoplankton is met de hulp van een mathematisch model berekend , rekening houdend met de gemeten primaire produktie ($^{14}\text{CO}_2$ opname methode) onder gekende licht- en temperatuurvoorwaarden en ook met de natuurlijke schommelingen van deze parameters.

Men vindt hetzelfde patroon als dat voor de biomassa terug. Een normale zomer waarde situeert zich tussen 1000 en 2000 $\text{mg C/m}^2\text{dag}$, maar er bestaan punten die waarden bereiken gaande tot 5000 $\text{mg C/m}^2\text{dag}$. De gemiddelde , over 4 maanden, geïntegreerde produktie waarde is 1243 $\text{mg C/m}^2\text{dag}$.

3. Anaplerotische fixatie

De in het donker gedane anaplerotische fixatie van CO_2 (dat een zekere constante verhouding ($\pm 5\%$) met het ademen vertoont) stelt in het algemeen ongeveer 3% van de fixatie in licht voor. Uit verschillende informatiebronnen is het mogelijk te besluiten dat de pelagische bacteriën voor ongeveer 90% van dit metabolisme verantwoordelijk zijn .

4. Partiële heterotrofie

De mogelijkheden voor een partiële heterotrofie zijn eveneens besproken. Men denkt dat de belangrijkheid van zulk mechanisme beperkt blijft tot sommige speciale omstandigheden .

5. Excretie

Fytoplanktonische excretie is nog zeer slecht gekend . Talrijke methodologische fouten hebben geleid tot een reeks verschillende ramingen , in de litteratuur weerspiegeld. De laatst vermelde schattingen (betreffende gëeutrofieerde milieus) geven lage excretie waarden (gem. 7% van totale fixatie). Nochtans ontsnapt er heel waarschijnlijk een bepaalde fraktie die door een zeer snelle turn-over tijd is gekenmerkt (bakteriële konsumptie).

6. Ademhaling

De respiratie en de fotorespiratie zijn eveneens slecht gekend . Het is inderdaad onmogelijk experimenteel een onderscheid te maken tussen de respiratie van het fytoplankton en de andere organismen in een natuurlijk staal. Uit sommige proeven blijkt dat de ademhaling van de pelagische bacterien 90% van de totaal gemeten bedraagt. De bespreking van diverse ramingen in de litteratuur betreffende dag-ademhaling (+ fotorespiratie) versus de nacht-ademhaling van het fytoplankton, leidt tot een voorgestelde geïntegreerde ademhalingswaarde van 30% van de bruto primaire produktie ($m^{-2} dag^{-1}$).

7. Natuurlijke mortaliteit

De vergelijking van de waarneembare netto aangroei (op basis van chlorophyl schommelingen) en van netto produktie laat toe per verschil een belangrijke mortaliteit te bepalen. Dit fenomeen is waarneembaar in de Noordzee en in de Spuikom en zou een algemeen verschijnsel zijn alhoewel tot nog toe wei-

nig beseft. Men ziet in de Spuikom dat de mortaliteit waargenomen op het einde van de dag kwantitatief beantwoordt aan de dagelijkse mortaliteit bepaald op basis van de seizoenkurven.

De relatief kleine bijdrage (25% gem.) van de door grazing veroorzaakte mortaliteit tot de globale mortaliteit is reeds onderlijnd geworden (Daro, 1974). Het paradigma van de klassieke keten fytoplankton → zooplankton → vis wordt hier in vraag gesteld.

C. HET KOMPARTIMENT FYTOBENTHOS

Het fytobenthos bestaat hoofdzakelijk uit een gemeenschap van grote algen (macrofytobenthos), *Ulva lactuca* is sterk dominant, en uit een gemeenschap van Bacillariophyceae (microfytobenthos). De primaire produktie van de Ulvae is bepaald geworden op basis van O_2 produktie metingen die in situ in een heldere en een donkere klok werden uitgevoerd. De biomassa werd berekend op basis van in kwadraten van 1 m^2 verzameld materiaal.

De biomassa en de produktie van de benthische Bacillariophyceae zijn respektievelijk door tellingen en inkorporatie metingen van $^{14}CO_2$ bepaald geworden. De inkorporatie metingen gebeurden in situ op verdunningen van gehersuspendeerd sediment, bij verschillende licht intensiteiten.

Dit leidt tot een grootorde van 500 mg C/m^2 dag voor de produktie van het fytobenthos.

D. HET KOMPARTIMENT ZOOPLANKTON

Het zooplankton, voornamelijk door Daro (1974) bestudeerd, bestaat hoofdzakelijk uit holoplanktonische Copepoda (2 dominante soorten) en uit een meroplankton (2 dominante soorten).

De cijfers voor produktie, ingestie, ademhaling en excretie die de identifikatie van dit kompartiment toelaten zijn besproken.

E. HET KOMPARTIMENT ZOOBENTHOS

De dominante fraktie van het zoobenthos (het microzoobenthos uitgesloten) is ons vooral door het werk van Thielemans en Heip (1977) bekend. Naar analogie met de Noordzee, en kennende de biomassa in de Spuikom, vindt men een benaderende ingestiewaarde. De ekologische rol van de in de Spuikom gekweekte oesters is relatief gelimiteerd zoals blijkt uit een maximale ingestie berekening gebaseerd op de waarschijnlijke filtratiesnelheid.

F. HET KOMPARTIMENT PELAGISCHE BAKTERIËN

De seizoenschommelingen van aantal en activiteit van pelagische bacteriën zijn reeds bestudeerd door Joiris in het kader van het kollektief onderzoek. Een snelle daling van het aantal bacteriën na sluiting van de sluiskleppen, werd in het begin van het jaar waargenomen. Deze evolutie weerspiegelt de autoepuratie die zich aldus voordoet (konsumptie van organische stoffen). Vervolgens kunnen het aantal, de activiteit en de BOD zekere maxima vertonen die te wijten zijn ofwel aan het bijvullen van het dok (toevoeging van organische stoffen) ofwel aan de eigen dynamiek van het ecosysteem (de maxima van organische stoffen volgen op de maxima van het fytoplankton).

De relatie tussen de activiteit en het beschikbaar substraat is een zeer complex probleem. Men kan het bestaan van meerdere labiliteitscategorieën veronderstellen. Een deel van de fytoplanktonische excretie is waarschijnlijk extreem labiel en zeer snel gerecycleerd, vanwaar de moeilijkheid de werkelijke fytoplanktonische en bakteriële activiteiten te bepalen. Dit laatste punt is meer specifiek besproken.

G. HET KOMPARTIMENT BENTHISCHE BAKTERIËN

Het probleem van de regeneratie van de nutriënten op het

niveau van het sediment werd reeds behandeld door Billen (1976).

Drie processen nemen deel aan de regeneratie van het stikstof (ammonifikatie, nitrifikatie en denitrifikatie) en schommelen volgens de zones van het dok (een uitgestrekte slibzone met weinig nitrifikatie en een kleine zandzone met sterke nitrifikatie). Uitgaande van een dubbellaag model, wordt de diffusie flux van NO_3^- in functie van de concentratie in de waterkolom en de temperatuur bepaald. De gemiddelde ammonifikatiegraad is bepaald geworden op basis van een bilan van de oxydanten. Men veronderstelt dat hij ook in functie van de temperatuur fluktueert.

H. COHERENTIE TESTEN . BILAN

De direkte metingen (of berekeningen) van de konsumptie-versus produktie-fluxen worden gekonfronteerd met de netto fluktuaties die men uit de metingen (uiteraard betrouwbaarder) van de concentraties in het water kan afleiden.

Een coherentie op seizoenschaal is gezocht geworden voor anorganisch stikstof (NH_4^+ en NO_3^-) en voor DOM; en op nycthemerale schaal voor anorganisch stikstof (NH_4^+ en NO_3^-) en zuurstof.

In het algemeen is de coherentie bevredigend (kwa fase en amplitude) waaruit kan besloten worden dat we reeds tamelijk ver gevorderd zijn in de korrekte beschrijving van het systeem.

Nochtans bestaan er ook belangrijke problemen die nog geen oplossing hebben gekregen: welk is de oorsprong van de tamelijk belangrijke konsumptie van NO_3^- (30 mg N/m² dag) en van NH_4^+ (150 mg N/m² dag) die zich in de maanden maart-april voordoet, alhoewel er nog geen belangrijke fytoplankton groei bestaat?

Op nycthemerale schaal herhaalt zich het probleem van een nachtelijke stikstof konsumptie (vooral NH_4^+).

Wat betreft het bilan (opgesteld voor de periode waar het hoger vermeld probleem zich niet stelt) vindt men een incoherentie die reeds te voorschijn was gekomen tijdens de eerste budget pogingen (Podamo, 1974, 1976). Het gaat over een ongelijk-

heid (met een faktor 1.4) tussen primaire produktie en heterotrofe konsumptie , die een oligotrofisatie van het systeem zou impliceren (alhoewel men goed weet dat het tegenovergestelde zich voordoet). Een verschillende toevoer in zomer en winter van organische stoffen , komende van de haven van Oostende (tengevolge van partiële of totale bijvullingen) is in staat deze ongelijkheid te verklaren.

Dit is nochtans niet het geval voor de Noordzee waar het verschil tussen totale produktie en konsumptie veel groter is. Er bestaat daar dus een belangrijk op te lossen probleem dat niet alleen van methodologisch maar ook van fundamentele aard is.

Andere aspecten zijn eveneens besproken : 1) we hebben de turn-over tijd van de verschillende kompartimenten vergeleken en 2) we hebben de hercycleringswegen in de Noordzee en in de Spuikom vergeleken.

III . REGULATIES EN MODELLEN

=====

A. INLEIDING

Het kollektief onderzoek heeft geleid tot een bilan d.w.z. een theoretisch stationnaire toestand (die in natuur nooit gerealiseerd is) van het systeem.

Ons doel is het systeem dynamisch te maken d.w.z. er een mathematisch model voor te krëeren zodanig dat er een reeks fenomenen tot nu toe onbekend of verwaarloosd beter gesitueerd zullen worden en dit zowel gedurende de conceptie als de werking van het model.

Dit gedeelte van het werk bestaat er dus in de evolutie vergelijkingen te zoeken die de tijdsevolutie van de verschillende hoofdkompartimenten van het systeem bepalen .

Voor elk biologisch kompartiment bestaat een deel van de evolutie vergelijking uit dezelfde algemene basis relatie :

$$\frac{dB}{dt} = (k - r - e - m)B$$

waar k = bruto opname graad

r = respiratie graad

e = excretie graad

m = mortaliteit graad ("natuurlijke" mortaliteit)

Voor elk specifiek kompartiment zijn deze funktionele termen verschillend zodat ze telkens afhankelijk van de overige milieu-factoren moeten bepaald worden.

B. HET KOMPARTIMENT FYTOPLANKTON

1. Regeling van bruto fotosynthese (de k term)

De hypothese van een multiplikatie van de effecten is besproken :

$$k = k_{\max} \cdot f(I) \cdot f(T) \cdot f(N) \dots$$

waar f(I) = licht-funktie begrepen tussen 0 en 1 (alle andere funkties zijn 1)

f(T) = temperatuur- " " " " " "

f(N) = nutrient- " " " " " "

Onze werkwijze is de volgende : achtereenvolgens en beginnend met de licht intensiteitsafhankelijkheid , vervolgens de temperatuursafhankelijkheid en zo verder , zoeken wij telkens de optimale waarde van k hetgeen voor het globale kompartiment ons toelaat deze parameters te normaliseren. Uiteindelijk blijven nog de residuële variaties te interpreteren in funktie van de specificiteit van de populaties : men verlaat het globaal niveau om over te gaan tot de partikuliere niveau's .

Onderzoek van $f(I)$

Meerdere modellen van de relatie fotosynthese-licht zijn behandeld en besproken .

Na vergelijking met onze experimentele in situ resultaten volgt dat het model van Vollenweider (1965) het meest realistisch is . Zijn implicaties betreffende de patroon verschillen van primaire produktie in de Spuikom en in de Noordzee zijn besproken . De experimentele waarden van de model-parameters zijn eveneens besproken (seizoen en nycthemerale variaties).

Men heeft eveneens onderzocht of adaptatie verschijnsels zich zouden kunnen ontwikkelen in de waterkolom en als dusdanig deze parameters modifieren.

Met het oog op een toekomstige modelisatie van de primaire produktie hebben wij de tijdsvariaties van de geleidingsparameters geanalyseerd (licht intensiteit, licht periode , doorzichtigheid en "selfshading") en de geleidingsvergelijkingen die deze tijdsvariaties het best simuleren geschreven.

In het bezit zijnde van deze gegevens en kennis hebbende van zekere parameters van de fotosynthese-licht relatie (experimenteel in situ gemeten of eventueel in vitro) kunnen we het model voor de primaire produktie dubbel geïntegreerd (over diepte en dag) schrijven zoals we het in routine toegepast hebben voor de Spuikom en de Noordzee.

Deze benadering (die de dynamische aspecten verwaarloost) is besproken in het licht van sequentiële inkubatie resultaten in de Spuikom bekomen. De grote nycthemerale variatie van de biomassa noodzaakt inderdaad een korrektie die - in dat stadium van modelisatie - in het systeem geparametriseerd is .

Onderzoek van $f(T)$

De hypothese van een relatie van het exponentiële type werd getest en in grote lijnen bevestigd . Een Q_{10} waarde van 1.916 is door een korrelatie berekening gevonden geweest.

Onderzoek van $f(N)$

Het experimenteel materiaal is hier in het bijzonder beperkt. Enkele proeven hebben duidelijk aangetoond dat een toevoeging van NH_4^+ of NO_3^- in zekere gevallen de primaire produktie kon stimuleren maar in zekere andere gevallen niet. Er is bovendien geen klaarblijkelijke relatie tussen k en de concentraties van anorganisch stikstof, zelfs in de fasen waar deze laatste limiterend (in de kinetische zin van deze term) zou moeten zijn. We vinden eveneens geen duidelijk verband met de aard van de populaties terug. De opeenvolgende normalisaties leiden dus niet automatisch tot een onmiddellijk bruikbaar patroon.

De mechanismen die deze moeilijkheden zouden kunnen verklaren worden besproken: het is waarschijnlijk best onderscheid te maken tussen: -aangroei (waarvan de primaire produktie een zekere weerspiegeling is) die zich in functie van de interne stikstof pool voordoet, volgens een relatie bestudeerd door Droop (1973) o.a.

-opname (is niet rechtstreeks gemeten geweest) die zich in functie van de externe anorganisch stikstof pool voordoet, volgens een globale kinetiek die van vorm analoog is aan de kinetiek van zekere enzymetische reacties (Michaëlis-Menten).

Regeling van de k functie. Eerste modellen

We hebben gepoogd een model te konstrueren dat de synthese maakt van de twee volgende benaderingen:

1) de aangroei modellen (in functie van een interne pool) die, gebaseerd op metingen in konstante licht- en temperaturomstandigheden, een vergelijking voor de netto aangroei (b.v. in verdubbelingen/dag) geven.

2) de modellen voor opname en regeling van k , die een vergelijking voor de bruto produktie geven.

Bovendien, en om de fout inherent aan het meerendeel van de in gebruik zijnde ekologische modellen (d.w.z. de koolstof geassimileerd op een berekeningsstap krijgt een fotosynthetisch

potentiaal vanaf de volgende stap) te verbeteren , hebben we het effect van een gedefaseerde chlorophyl synthese (submodel gebaseerd op intracellulaire reserves) geïntroduceerd en eveneens chlorofyl als referentieconstituent in de berekening van de primaire produktie genomen.

Meerdere modellen met toenemende complexiteit zijn in dit hoofdstuk besproken.

Regeling van de verliezen (regeling van r , e , m)

Om het model realistischer te maken , hebben we getracht de globale effecten, die uit literatuur gegevens gekend zijn of uit sommige hypothesen af te leiden zijn , te parametriseren en/of te simuleren .

In het geval van ademhaling betreft het een nycthemerale variatie.

Voor de excretie hebben we een verband met de fotosynthese voorzien , maar ook een mechanisme dat het evenwicht tussen de interne C- en N-pools behoudt , door de overmaat koolstof of stikstof (in de cel geforceerd in zekere omstandigheden) te elimineren.

De mortaliteit die niet te wijten is aan predatie maakt het onderwerp uit van een bijzondere bespreking vooral wat betreft de eenvoudige manier waarmee er in de gebruikelijke modellen wordt mee rekening gehouden . De afhankelijkheid van de mortaliteit ten opzichte van het evenwicht van de interne C- en N-pools (dit laatste wordt als een gezondheidsindex beschouwd) is in het model geïntroduceerd . Er wordt eveneens een "stress" factor ingebracht (die in geval van externe perturbatie toeneemt) en die gelijktijdig op de functie k (op dezelfde voet als de andere milieu eisen) als op de functie m inwerkt.

C. HET KOMPARTIMENT ZOOPLANKTON

Met de basisgegevens waarvoor we beschikken en in functie van een geparametriseerde vergelijking voor het uitkomen van de nauplii, is het mogelijk geweest een multi-kohorte en multi-generatie model te konstrueren dat de dynamische ontwikkeling van de twee dominante copepode soorten simuleert.

Dit model beschrijft namelijk de groei en de transformaties van de voornaamste ontwikkelingsstadia (nauplii, copepodieten en volwassenen) in functie van het beschikbare voedsel.

Het toont aan dat de opeenvolging van de ontwikkelingsstadia zoals ze in situ waarneembaar wordt (opeenvolging van maxima/stadium), moeilijk in termen van generatietijd en mortaliteit te interpreteren is, terwijl deze opeenvolging van maxima in de praktijk juist gebruikt wordt om die grootheden te berekenen.

D. HET KOMPARTIMENT PELAGISCHE BAKTERIEN

Een inspanning wordt gedaan om de geobserveerde BOD_5 schommelingen te interpreteren in functie van de labiliteit van de produkten die tijdens de verschillende fasen van de groeicyclus van het fytoplankton gevormd worden. Een eenvoudig model van produktie-degradatie van een zekere categorie (middelmatig labiel) van organische stoffen illustreert deze bespreking.

E. HET KOMPARTIMENT BENTHISCHE BAKTERIEN

Het model van Billen, 1976 (nitrifikatie-denitrifikatie) is in het kort beschreven en wordt aangevuld door een eenvoudig ammonifikatie model.

F. HET GLOBAAL MODEL

Het onderzoek dat vooraf ging laat toe een globaal ecosysteem-model te konstrueren waarin alle verschillende submodellen, die elk een zeker kompartment beschrijven, zijn opgenomen.

We bekomen aldus een systeem dat 7 evolutie vergelijkingen (fytoplankton, Eurytemora, Acartia, NH_4^+ , NO_3^- , DOC; intracellulaire N/C verhouding) en 7 geparametriseerde vergelijkingen (Ulva, benthische Bacillariophyceae, zoobenthos, Polydora, Crepidula, NO_3^- flux en NH_4^+ flux uit het sediment) bevat.

De algemene structuur van het model is besproken terwijl de meeste subroutines het onderwerp uitmaken van een beschrijving en zekere testen.

De preliminaire resultaten van het model zijn besproken. De jaarlijkse variatie van de biomassa (niet klassiek patroon) en van de nutriënten wordt door het model goed weergegeven.

Uit het oogpunt van de fytoplankton dynamica, zijn de kompartimenten door de bacteriën gevormd (pelagisch en bentisch) de voornaamste interagerende variabelen.

Betere resultaten, betreffende de opeenvolging van maxima en minima, zouden nochtans kunnen bekomen worden, indien de specifieke dynamica van de verschillende soorten in het model zou geïntroduceerd worden. Door middel van het invoeren van fytoplanktonische subkompartimenten, op hypothetische basis, werden inderdaad opeenvolgingspatronen bekomen (§ IIIB.1.4.1.3.)

Op een nycthemerale schaal zijn de gesimuleerde schommelingen eveneens vergelijkbaar (fase en amplitude) met de in situ geobserveerde variaties: aangroei- en mortaliteitscyclus van het fytoplankton en consumptie-regeneratie cyclus van de nutriënten.

Een poging om het model aan de Noordzee omstandigheden aan te passen leidt tot een interessante waarneming: de evolutie van het fytoplankton wordt opnieuw korrekt voorspeld. Nochtans doet er zich een omkering voor van de verhouding: concentratie van opgelost nutriënt tot DOC, ten opzichte van de werkelijkheid. Dit interpreteren we als een gevolg van onze a priori keuze, het fytoplanktonische model als referentiemodel te

beschouwen (met als gevolg dat de proportioneel te belangrijke heterotrofe konsumptie aangepast wordt).

De bruikbaarheid van dit model als een instrument dat zowel exploratorisch als openbarend kan zijn werd hier duidelijk aangetoond.

Het spreekt vanzelf dat na de eerste fase , die de conceptie en de konstruktie van het model betrof , het laten werken in verschillende omstandigheden , het testen van de gemaakte vereenvoudigingen en hypothesen , sensibiliteitsanalysen en ajustatie van ingevoerde parameters , enz. , nog noodzakelijk te ondernemen stappen zijn.

I. Introduction

1. UN CONTEXTE NOUVEAU POUR UNE APPROCHE SYNECOLOGIQUE

Il n'est peut-être pas inutile de situer ce travail dans le contexte particulier - et dépassant l'aspect écologique - de ces dernières années. En effet, il nous semble important de savoir reconnaître le courant général qui nous a porté et qui nous paraît transcender largement les motivations spécifiques d'une thèse consacrée à l'étude des cycles biogéochimiques dans un écosystème aquatique.

Dans le domaine de l'écologie d'abord, l'évolution entamée vers la fin du siècle dernier, nous avait fait progressivement passer du stade typologique (descriptions des modes de variation géographique ou temporelle) au stade explicatif (besoin de comprendre comment les écosystèmes fonctionnent et notamment quelles sont les relations réciproques entre structure et fonctionnement). Cependant, une percée majeure ne s'est faite que dans les dernières années, au moment même où la crise de l'environnement posait des problèmes de gestion précis. L'idée de voir le monde comme un système dynamique et de traiter le problème de son fonctionnement à la façon des ingénieurs, a trouvé un aboutissement retentissant lors de la publication du rapport Meadows, produit à la demande du Club de Rome (1972)

Les moyens mêmes de traiter ce genre de problème sont issus d'une maturation récente des idées et des techniques qui s'est produite dans tous les secteurs de l'activité humaine en réponse à l'étouffement progressif et la perte de contrôle dans des réseaux de plus en plus denses d'interdépendance économique, politique et sociale (y compris les réseaux physiques que sont les autoroutes urbaines, les réseaux de distribution d'énergie, de fluides et d'information). Partout, l'idée de système s'est imposée au point que certains y ont vu un paradigme nouveau et une matière à théorie générale (von Bertalanffy, 1968). Parmi les produits les plus remarquables de cette maturation se trouvaient la cybernétique (Wiener, 1962) et les ordinateurs qui allaient servir à apporter des solutions aux problèmes

de gestion posés dans tous les domaines précités, dont l'écologie.

1.1. L'approche systémique

L'approche systémique s'appuie sur la cybernétique et sur la théorie des systèmes. On a défini un système comme un ensemble d'éléments en interaction dynamique, organisée en fonction d'un but (De Rosnay, 1975). Cette "finalité" constatée a posteriori, est orientée vers le maintien des équilibres du système (homéostasie) qui, dans le cas de systèmes biologiques, préserve le développement de la vie. En définitive, tout tourne autour du concept de stabilité, une des "propriétés émergentes" principales d'un système. Mais à cette stabilité dynamique, rendue possible grâce à des boucles de rétroaction négatives, il faut également opposer les mécanismes évolutifs, le changement, rendus possibles par les rétroactions positives.

On distingue dans tout système, des propriétés structurales et des propriétés fonctionnelles. On voit, en effet :

- 1) une organisation (la structure trophodynamique) essentiellement définie par des limites, des compartiments éventuellement fonctionnels (ex : une biomasse, une concentration chimique) et un réseau de communications.
- 2) un ensemble de processus comprenant essentiellement des débits le long du réseau de communication, des centres de décision (= vannes contrôlant les débits) et des boucles de rétroaction (feed-back) agissant sur les centres de décision.

Une des notions les plus importantes résultant de cette approche, est celle d'équilibre dynamique (à opposer à celle d'équilibre statique). Elle nous conduit à ne voir dans la biomasse d'un compartiment que le bilan intégré de flux d'input (assimilation) et d'output (pertes). Sans la connaissance de ces flux, la valeur observable de biomasse n'a pas de signification immédiatement utilisable, cette valeur pouvant résulter de nombreuses "histoires" très différentes.

Le concept d'équilibre dynamique (steady state) conduit, dès lors, à réviser considérablement certaines certitudes anciennes : il devient par exemple évident que les temps de recyclage de nutriments peuvent être beaucoup plus courts que ce que leur cycle d'apparition hivernale dans l'eau et de leur disparition printanière laissait supposer (manière de voir d'Harvey, 1935). Un autre exemple est l'erreur fréquente qui consiste à supposer que la production primaire est nulle quand la biomasse phytoplanctonique est stationnaire (illusion renforcée quand, de plus, elle est à un niveau modeste).

Le rapport masse/flux donne le temps de recyclage (temps de turn-over) au niveau du compartiment considéré. Cette notion est inséparable de celle de "rendement" qui est le rapport inverse : flux/masse (nous employons le terme de "productivité" pour le rapport flux/biomasse).

Ce rapport a les dimensions $ML^{-3}T^{-1}/ML^{-3} = T^{-1}$ d'une constante cinétique. C'est par des modifications des diverses constantes cinétiques que se traduisent les contraintes que l'environnement exerce sur les éléments du système. Une partie importante du travail consiste à trouver les lois "de régulation" selon lesquelles s'exercent ces contraintes.

On observe à ce propos que les systèmes écologiques comportent des particularités. Parmi celles-ci, la réponse non proportionnelle aux contraintes (non linéarité des interactions, génératrice (1) d'oscillations du système entier), les effets de seuil et les effets synergétiques font que les propriétés n'opèrent pas de manière additive. L'effet global est, dès lors, généralement difficilement compréhensible. C'est ce qui fait souligner par Odum (1971) les propriétés d'amplification des écosystèmes (une autre propriété émergente) : l'application d'une quantité minime d'énergie peut aiguiller les flux d'une voie vers l'autre. C'est ce que nous observons en Baie du Sud de la Mer du Nord, où la voie classique phytoplancton-zooplancton-

(1) condition favorable mais non nécessaire.

poissons cède la place à un "by-pass" phytoplancton-bactéries, probablement à la suite d'apports eutrophisants continus (Podamo, 1973).

Le détail du mécanisme n'est pas connu. On peut supposer que les conditions nouvelles ont favorisé un glissement vers les formes les plus minuscules du phytoplancton, inadéquates pour la nutrition du zooplancton.

A un tel niveau de complexité, le meilleur moyen d'étude d'un système paraît être le modèle mathématique et la simulation. A un niveau intermédiaire, nous plaçons le bilan, test de cohérence décisif pour notre approche expérimentale multidisciplinaire et pour les hypothèses qui sont à la base de la structure de système proposée. On s'attend notamment à ce que la somme des flux de respiration (mécanismes hétérotrophes) équilibre la somme des flux de production primaire (mécanismes autotrophes), sur une base annuelle. Dans la négative, et si nos mesures sont correctes (alternative à résoudre par un maximum de recoupements), il y a évolution du système (ex : vers l'eutrophisation si la production excède la consommation).

1.2. L'intégration des hypothèses en un modèle mathématique unique

- Après 1) l'identification et la quantification des compartiments principaux et des translocations qui les relient, et
2) la détermination des mécanismes de contrôle de ces translocations (impliquant des progrès substantiels dans l'étude des nombreux processus écophysologiques (1));

vient une troisième étape logique qui est la mise en forme de nos hypothèses en un système d'équations différentielles exprimant les taux de changement de matière dans les différentes parties de l'écosystème, tout en conservant la masse totale. Cette simulation mathématique permet d'animer le système précédemment identifié.

(1) "la difficulté actuelle n'est plus de résoudre une équation décrivant un phénomène, mais plutôt de découvrir une équation !" (Maynard Smith, 1974)

Cet effort tend à apporter des réponses à une série de questions importantes :

- y a-t-il correspondance avec les observations in situ ?
- n'avons-nous pas oublié un facteur important ?
- quels sont les effets de perturbation apportés au système ?
- auxquels de ses compartiments, le système est-il le plus sensible ?
- quel est l'état d'équilibre du système ?

Faire "tourner" un modèle constitue donc une démarche vers la validation - ou mieux - la falsification(1) d'une théorie que l'on a concernant le système réel. Mais s'agit-il bien d'une théorie ? Reddingius(1970) observe que la mise en forme dans un modèle de toutes les hypothèses que l'on peut avoir concernant le système réel obéit en effet, à des contraintes qui n'existent pas dans une théorie. Dans les deux cas, il s'agit bien d'une image mentale de phénomènes naturels, mais dans le cas du modèle, il a souvent fallu introduire plus de rigueur que voulu dans certaines propositions et/ou omettre ou simplifier certaines autres, trop compliquées et cela dans le but pratique de permettre à la "chose" (op.cit.) de fonctionner.

Nous voyons cette lacune comme la dernière chute dans la cascade de pertes d'information qui se produisent entre la réalité et le modèle (1) entre la réalité et nos médiocres capteurs

- 2) entre ces capteurs et la conception du système
- 3) entre cette conception et sa description mathématique)

Nous ne tombons donc pas dans l'illusion que le modèle est la réalité, mais restons convaincus que la valeur heuristique de l'exercice justifie l'effort. Dans cette conception, le modèle est avant tout un outil exploratoire (avec ses qualités et ses limitations et

(1) "Although the output of the model can be tested against existing field observations and experimental results, the aim is to determine where the model breaks down and use it to suggest further field or experimental work" (Steele, 1974)

problèmes), un microscope (1), grâce auquel on peut expérimenter sur le système sans le détruire, et non un but en soi, ni une potion magique. Si là se trouvent bien les sources du malentendu qui oppose les écomodélistes ardents aux expérimentateurs prudents, on peut aussi en trouver les prolongements dans les polémiques actuelles :

- 1°) dans un cadre très large, on peut citer le "technocrate" Meadows lorsqu'il répond aux critiques qui lui sont faites : "les modèles sont encore imparfaits, mais il n'y a en face d'eux que des "modèles mentaux" construits à partir d'éléments parcellaires et de démarches intuitives. C'est sur de tels modèles mentaux que s'appuient généralement les grandes décisions politiques" (cité in Clark & Cole, 1975)
- 2°) dans un cadre plus restreint (les modèles écologiques), il faut également bien admettre que jusqu'à récemment, l'initiative ne s'est pas trouvée du côté des biologistes mais bien chez les chimistes, les ingénieurs et les physiciens. Il en est résulté des sursimplifications qui ont été amèrement ressenties. Nous reconnaissons là une motivation importante à notre engagement dans la voie de la modélisation.

Il existe plusieurs catégories de modèles parmi lesquels nous reconnaissons plus nettement, aux deux extrémités d'une gamme :

- 1) les modèles théoriques : ex : relations proie-prédateur (Volterra, 1926), génération de patchiness en mer (Dubois, Closset 1975), distribution de tailles dans les écosystèmes (Platt, 1976), etc...
- 2) les modèles "réductionnistes" : c'est notre approche, ainsi que celle d'assez nombreux autres modèles tendant vers un maximum de réalisme en suivant aussi près que possible les processus biologiques et physiques. Il faut évidemment rechercher un compromis (notamment en simplifiant les compartiments) entre schématisation et raffinement afin que le fardeau numérique des nombreuses équations à traiter ne rende l'entreprise sans issue. Les progrès

(1) Dans la tradition pionnière du microscope et du télescope, le "macroscope" se présente comme l'instrument (conceptuel) qui, après l'infiniment petit et l'infiniment loin, permet de dévoiler l'infiniment complexe. De Rosnay (1975) semble avoir emprunté l'idée à Odum (1971) qui écrivait : "synecological considerations are fruitful but difficult and typically foreign to most traditionally trained biologists(...) To understand the complexities of natural systems requires looking through a macroscope".

dans cette voie ont été lents depuis Riley (1936). Les événements marquants ont été l'introduction de régulations non linéaires (hyperbole de Michaëlis-Menten, formule d'Ivlev-Parsons). La lenteur des progrès dans l'étude des translocations et mécanismes régulateurs de respiration, excrétion, mortalité naturelle, etc..., a déjà été regrettée plus haut. Il devrait cependant aller de soi que les carences des modèles eux-mêmes induisent de telles recherches. Nous y voyons ici encore, le résultat d'une longue déconnexion entre biologistes et modélisateurs.

Entre ces deux catégories de modèles visant à expliquer, au moins autant que prédire, se situent peut-être les modèles "écotechniques" (1) dont la prédictivité est le seul motif.

Pour en revenir aux modèles réductionnistes, la question a souvent été posée de savoir si les propriétés émergentes d'un système complexe peuvent être simulées de façon mécanistique en rassemblant les meilleures données disponibles en un modèle dynamique. Beaucoup d'écologistes et modélistes expérimentés pressentent que la réponse est "non" (ex : Patten (1972); Odum (1973) in Nixon & Kremer, 1974) et que ceux qui empruntent cette voie sont condamnés à ne jamais pouvoir rassembler les éléments du système en un tout cohérent. D'autres (Dugdale (1970) Di Toro & al. (1975) O'Brien & Wroblewski (1976) Walsh & al. (1976) etc...) semblent produire l'évidence du contraire.

Peut-être pourra-t-on quand même échapper au système d'alternatives définitives proposé par Levins (1966) :

- 1) un modèle, à la fois réaliste et précis ne peut avoir de portée générale (= les modèles "a posteriori" basés sur des données empiriques, et quantitatifs par essence: ex : les modèles réductionnistes).
- 2) un modèle à la fois général et précis ne saurait être réaliste.
- 3) un modèle à la fois général et réaliste ne saurait être précis (= les modèles "a priori" dérivés de manière déductive à partir de

(1) terme emprunté à N. Roggen

prémises, ex : les modèles théoriques).

Enfin, la classification de Nihoul (1977), qui distingue les différents modèles iconiques (dont les modèles analogiques) des modèles mathématiques, recoupe la nôtre perpendiculairement. Sa définition des principes qui conduisent à la modélisation mathématique d'un système est directement inspirée des principes de base de l'approche systémique (voir plus haut) et a gouverné l'élaboration de notre propre modèle et servi à préciser notre plan de travail.

2. LA RECHERCHE ENTAMEE AU BASSIN DE CHASSE D'OSTENDE

2.1. Le travail d'équipe du Lab. v. Ekologie & Systematiek

La conception d'un Bassin de Chasse comme unité fonctionnelle, structurable en compartiments fonctionnels entre lesquels se font toutes sortes d'échanges, mais devant obéir au principe de conservation de la matière, a inspiré les priorités de recherche (contrariant ainsi la tentation d'accumuler les "data" superflues (1) au détriment de la définition des problèmes et des hypothèses). Dans ces priorités, on a évidemment retrouvé la nécessité d'établir - en première étape - la nature des compartiments et des translocations de matière qui les relient et de les quantifier et - en deuxième étape - la nécessité d'établir la nature des mécanismes de contrôle des translocations, c'est-à-dire, de progresser dans l'étude de processus écophysiologiques, encore toujours bien mal connus.

De fait, la structure trophodynamique que les études et inventaires précédents permettaient d'anticiper, s'est précisée avec les travaux sur l'activité bactérienne dans l'eau (C. Joiris et collab.)

(1) cf. Mc Fadyen (1974) : "the aimless and disoriented ecological survey is a bottomless pit for precious time, effort and enthusiasm".

cf Rigler (1975) : "(a scientific advance) is not the patient accumulation of facts. The supply of potential facts is infinite and (...) we already have an embarrassingly large accumulation of facts".

et dans le sédiment (G. Billen), sur l'activité zooplanctonique (N. Daro, O. Cromboom) et sur les activités phytoplanctonique et phytobenthique (nous-même, F. Billiet et collaborateurs).

Dans certains cas, la difficulté principale a résidé dans la mesure même de ces activités. Dans d'autres, elle se trouvait plutôt au niveau du contrôle des activités.

Malgré ces états d'avancement variés, l'idée de système s'est concrétisée et un modèle de circulation de carbone et d'azote faisant le bilan des activités productrices et consommatrices a pu être proposé et discuté (Podamo (1974, 1976), Billen (1976)).

2.2. Vers un modèle de simulation mathématique

Dans ce travail, nous avons voulu développer notre contribution particulière (la production du phytoplancton et du phytobenthos et ses mécanismes de régulation) en conservant la perspective du système écologique. Ceci nous a également progressivement amené à tenter de prolonger l'analyse commencée en équipe, non seulement en développant l'acquis d'un point de vue formel (ce qui a notamment imposé que pour les besoins d'une identification du système cohérente, nous ayons refait de brefs résumés et parfois approfondi des parties que nous n'avions pas investiguées personnellement) mais aussi en le poussant vers son terme logique : la modélisation.

2.3. Plan du travail

1. Nous regroupons une série d'étapes de formulation dans ce que nous appelons - par convention - "identification du système".
 - (a) En premier lieu, nous nous sommes attachés à définir le système, c'est-à-dire, à en reconnaître les limites (démarcation dans l'espace physique), ce qui sans le cas du Bassin allait de soi, et à identifier les imports et exports.
 - (b) Dans l'étape suivante, nous spécifions les variables et

les translocations essentielles et les quantifications. Le choix de ces variables détermine l'envergure de l'espace des variables d'état où nous faisons ainsi émerger notre système. Cette étape - où s'inscrit le travail collectif qui a mené aux premiers bilans - n'est, en fait, que le premier pas dans la description du modèle mathématique proprement dit.

2. La partie "régulations et modèles" contient
 - (a) les autres spécifications qui interviennent dans la description du modèle mathématique (spécifications des paramètres de commande, des équations d'évolution, des contraintes, etc...)
 - (b) le développement d'un modèle numérique, version mathématique tendant à la résolution d'un système d'équation différentielles.
 - (c) la simulation et les tests d'évaluation, ainsi que les conclusions qu'on peut en déduire quant aux propriétés du système.

II. Identification

du système

IIA Démarcation dans l'espace physique, imports-exports et structure anticipée du système

1. DEMARCATION DANS L'ESPACE PHYSIQUE

Le Bassin de Chasse est une lagune artificielle, isolée de l'arrière-port d'Ostende, par des vannes. En outre, trois vannes le séparent d'un petit canal (Noord Eede) se jetant dans le canal Ostende-Bruges (fig. 1).

Son histoire et sa topographie sont bien commentées par Leloup (1965) et Polk (1962). Rappelons que la forme générale est + celle d'une ellipse, orientée E-O, avec un grand diamètre de 1500m et un petit diamètre de 800m. La superficie est de 86 ha. Sauf au voisinage des grandes vannes où la profondeur peut atteindre 11 mètres, on a une profondeur fluctuant généralement entre 1 et 1.5 mètres. On a pris 1.5m comme valeur de profondeur moyenne pour plusieurs calculs. Le volume d'eau total serait donc d'environ 1.3 millions de m³. Les berges sont en maçonnerie sur tout le pourtour.

Le système est donc très concrètement délimité dans l'espace physique.

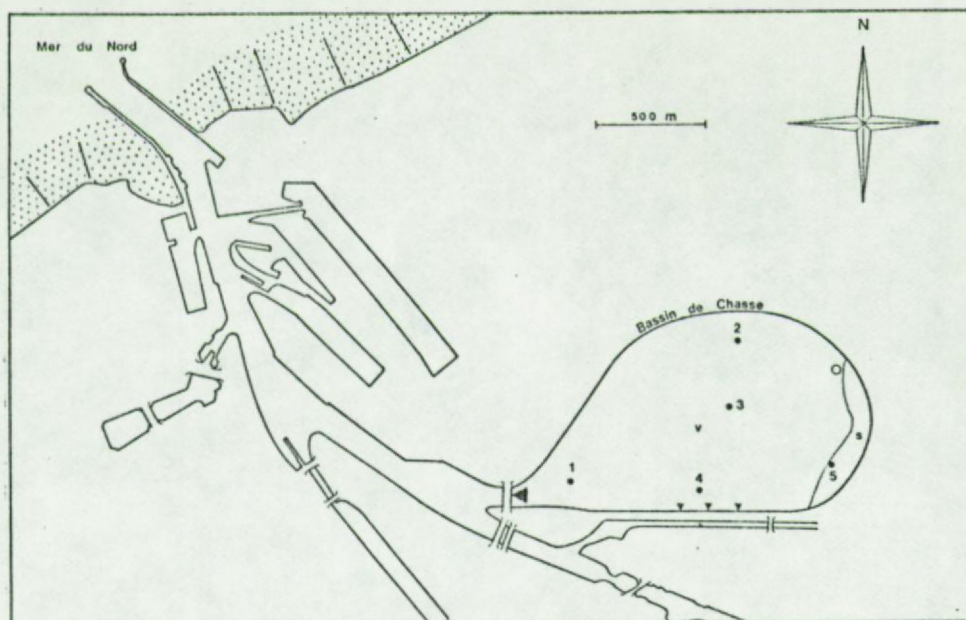


Fig.1. Le Bassin de Chasse et le port d'Ostende.

légende: de 1 à 5 : les cinq stations de prélèvement

◄ ▼ : écluses et éclusettes

s ▼ : respectivement zones sableuse et vaseuse

o : station d'étude du macrophytobenthos

2. IMPORTS - EXPORTS

Il existe néanmoins des échanges avec le monde extérieur. Citons :

- les échanges par les vannes (matières dissoutes et suspendues)
- les échanges par l'interface eau-air (essentiellement eau d'évaporation, eau de pluie)
- les pompages d'E.B.E.S. (10 m^3 /heure en moyenne)
- les échanges par l'interface eau-fond (pertes vers une nappe aquifère, (voir § II.G.1.)
- les échanges dus à la pêche, à l'ostréiculture, aux oiseaux.

Nous considèrerons surtout les deux premiers types d'échanges qui paraissent être les plus importants.

La pratique normale de l'ostréiculteur qui gère le Bassin est de l'isoler du port, de mars à août. D'août à mars, il procède à des vidanges pour diverses opérations (récolte des huîtres, dragages, réfections, mise en place d'huîtres, etc...). Lors d'une vidange, l'eau s'échappe par la base des vannes vers le port pendant le jusant. Au remplissage, elle vient avec le flot, par la base aussi. Lors de la période de fermeture du Bassin, des fuites et des infiltrations (très visibles) se produisent quand même, au gré des marées qui viennent battre contre les vannes. Nous n'avons pas su mesurer l'amplitude de variation de niveau occasionnée par ces mouvements. Nous les tenons pour négligeables, et cela d'autant plus que leurs effets restent probablement localisés.

Sur de plus longues périodes, on assiste à une chute continue et sensible de niveau qui peut nécessiter des remplissages partiels (par tranche de 10 à 15 cm, tous les mois au moins, surtout en 1973) (voir fig.2bis). Les raisons invoquées sont multiples : évaporation, fuite due à un manque d'étanchéité, pompage d'eau par E.B.E.S..

L'évaporation (ou plus précisément le bilan (évaporation-précipitations)) se traduit dans l'évolution de la salinité de l'eau (fig. 2) qui, sauf accident, tend à s'élever de manière continue (environ 1 à 2 ‰ par mois).

On calcule que par élévation de 1 ‰, 35 g d'eau sont perdus par kg, soit, pour la superficie totale, $4.5 \cdot 10^7$ kg ($\approx 4.5 \cdot 10^4 \text{ m}^3$) ce qui représente une baisse de niveau de 5 cm. On retrouve donc bien une bonne partie (5 à 10 cm) des 10 à 15 cm perdus entre deux remplissages partiels.

Nous aurons ainsi à tenir compte de deux effets majeurs ± prévisibles : 1) une diminution ± périodique (jusqu'à 10 ‰) de l'épaisseur de la colonne d'eau, qui influencera sensiblement les intégrations sur la profondeur.

2) le remplacement ± périodique de 10 % du volume d'eau par une eau aux caractéristiques différentes.

auxquels s'ajoutent ceux d'ouvertures intempestives dues aux inspirations du gérant et non aux possibilités de gestion qui résultaient des recherches faites par le Lab. v. Ekologie en Systematiek.

Nature des échanges avec le port d'Ostende

Outre la dynamique du Bassin de Chasse, il faudrait donc connaître celle du port d'Ostende pour pouvoir quantifier les imports de nutriments et de matières organiques dissoutes et particulaires.

Nous avons, par les travaux de Leloup et Van Meel (1965), quelques idées sur l'évolution des teneurs en nutriments, à la fois dans le port et dans le Bassin. On a remarqué que les fluctuations étaient notablement parallèles (chute de NO_3^- au printemps, notamment), de sorte qu'on pourrait probablement éliminer, sans trop de risques, cet aspect du calcul de flows.

Par contre, le port d'Ostende ne peut connaître une auto-épuration semblable à celle qui s'observe au Bassin, l'apport de matières organiques par plusieurs égouts et par les canaux y étant continu et important. Persoone et De Pauw (1968) citent pour les égouts, des débits de 8000 à 10000 m^3/jour , soit l'apport de 3 à 6 l/m^3 deux fois par jour (aux marées basses). Il s'ensuit que le déficit en oxygène dissous dans les eaux du port intérieur est important (20 à 50 % de la saturation).

La matière en suspension varie entre 75 à 150 mg/l (poids sec) dont la perte au feu est de 40 à 80 %. On en conclut à une teneur en POM de 70 mg/l (hypothèse moyenne) ou 120 mg/l (hypothèse maximale). Si on suppose une teneur en C de 50 %, on a 35 $\text{g C}/\text{m}^3$ (max. 60 $\text{g C}/\text{m}^3$).

En ce qui concerne la matière organique dissoute (DOM), la situation est encore peu claire. Nous disposons de chiffres de BOD_2 (Persoone et De Pauw, 1968) qui renseignent une consommation supérieure à 5 $\text{mg O}_2/\text{l}$ en deux jours (160 $\mu\text{M}/\text{l}$), soit une fraction biodégradable d'environ 2 $\text{g C}/\text{m}^3$.

3. STRUCTURE ANTICIPEE DU SYSTEME

Comme on l'a déjà souligné dans l'introduction, le système réel peut être notoirement plus complexe que l'image que nous nous en faisons, surtout en ce qui concerne les translocations. Les études d'inventaire qui ont précédé notre travail collectif, ainsi que la connaissance générale des écosystèmes marins, telle qu'elle nous est transmise par la littérature, font concevoir une organisation en compartiments fonctionnels :

- a) pour la zone pélagique : - nutriments dissous
 - phytoplancton (nanno-, micro-)
 - zooplancton (micro-, macro-)
 - bactérioplancton
 - POM détritique
 - DOM

et symétriquement :

- b) pour la zone benthique : - nutriments dissous
 (à laquelle nous rattachons l'Aufwuchs) - phytobenthos (micro-, macro-)
 - zoobenthos (micro-, méio-, macro-)
 - bactériobenthos
 - POM détritique
 - DOM

Poissons, oiseaux et prédateurs ou pollueurs humains, devraient également figurer dans cette structure. Ils n'ont pas été étudiés en raison de leur faible importance (essentiellement par présomption, sauf en ce qui concerne les poissons dont la faible abondance constitue un problème).

D'autre part, nos connaissances physiologiques permettent d'anticiper pour chaque être vivant, une série de flux - toujours les mêmes - d'entrée ou de sortie de matière. Ainsi, pour le cycle du C :

- a) inputs :-accroissement brut (par ingestion ou photosynthèse)
 -fixation anaplérotique de CO_2
 b) outputs:-respiration (+ photorespiration)
 -excrétions (liquides, solides) et mues
 -mortalité ("naturelle" ou par prédation)

II B. Phytoplancton et

flux associés

1. Nature, biomasse, variations spatiales et temporelles du phytoplancton

1.1. Observations des populations phytoplanctoniques

Avant 1971, le phytoplancton du Bassin de Chasse - quoique présumé abondant, si on en jugeait les concentrations en pigments chlorophylliens, régulièrement mesurées depuis 1960 - n'était connu que par les pêches faites au filet à plancton. Celles-ci ne ramenaient pratiquement que des Bacillariophycées dont l'abondance était peu en rapport avec ce que laissaient prévoir les pigments. Van Meel (1965) était conscient de ce fait et pensait à un ultraplancton de bactéries photosynthétiques.

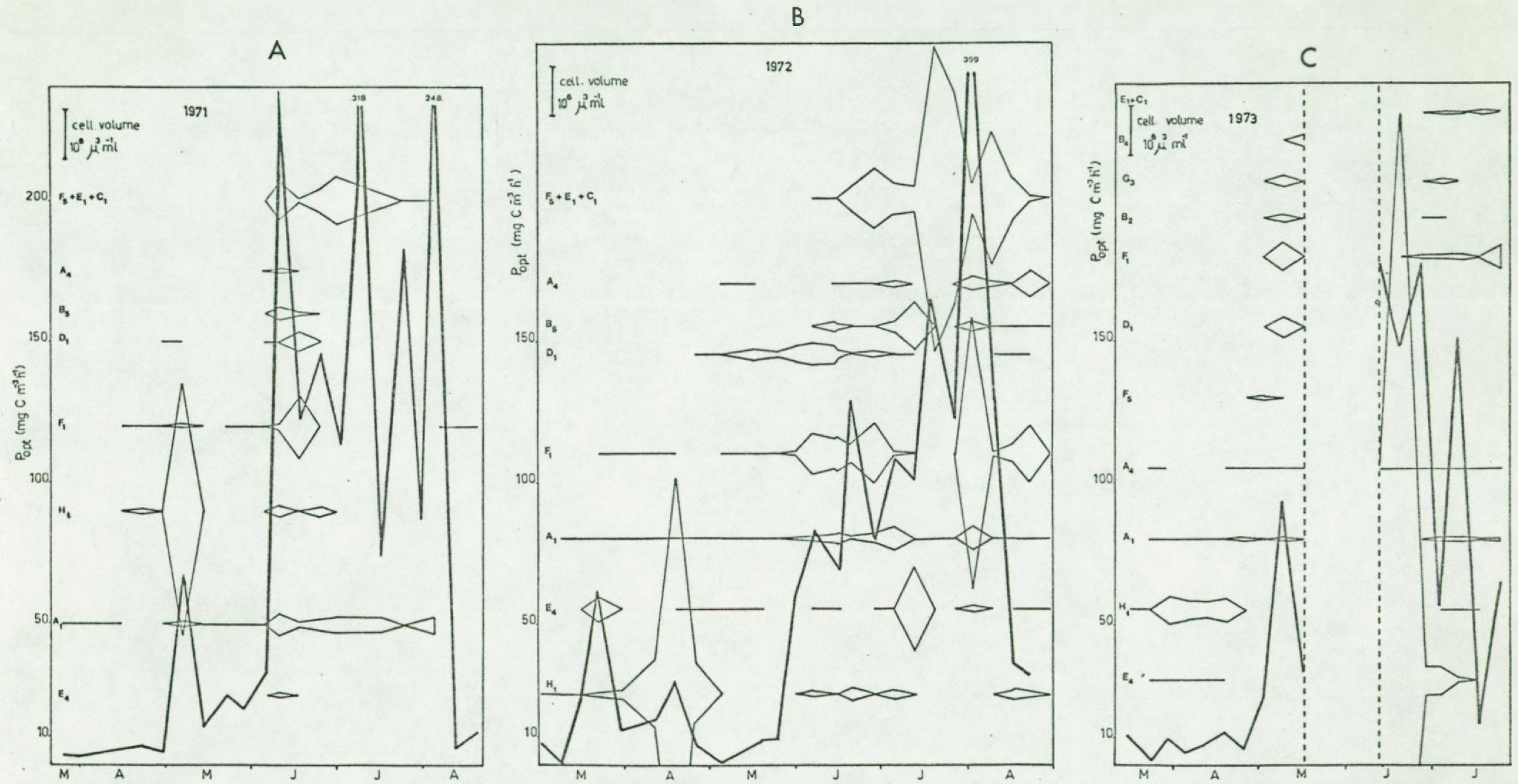


Fig. 3.A, B, C. Evolution saisonnière des standing crop (connus par les volumes cellulaires) des espèces phytoplanctoniques dominantes (identifiées par leur code, voir tabl. 1) pendant les années 1971 à 1973. En gras, la courbe saisonnière d'un paramètre global : la production primaire potentielle (sous lumière optimale).

Nous avons montré (Mommaerts, 1971; Mommaerts-Billiet, Mommaerts et Daro, 1974) la très grande prédominance d'un nanoplancton (définition de Dussart (1965) : de 2 à 20 μm) essentiellement composé de flagellates et dont environ une soixantaine d'espèces ont été distinguées et les plus fréquentes identifiées. Ces espèces se répartissent entre les différentes classes reprises à l'inventaire du tableau 1. De très petites Bacillariophyceae sont également abondantes à certains moments de l'année (*Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimd) ainsi que *Skeletonema costatum* Cleve, bien que cette dernière espèce ne puisse être considérée comme autochtone. La faible abondance des Bacillariophyceae planctoniques est attribuée à l'impossibilité d'une vie pélagique dans un biotope de faible profondeur où la sédimentation est très rapide.

L'établissement d'une flore complète du phytoplancton n'étant pas notre propos principal, notre inventaire est certainement incomplet : le Bassin de Chasse se révèle particulièrement riche en espèces nanoplanctoniques ardues à déterminer ou non décrites à ce jour.

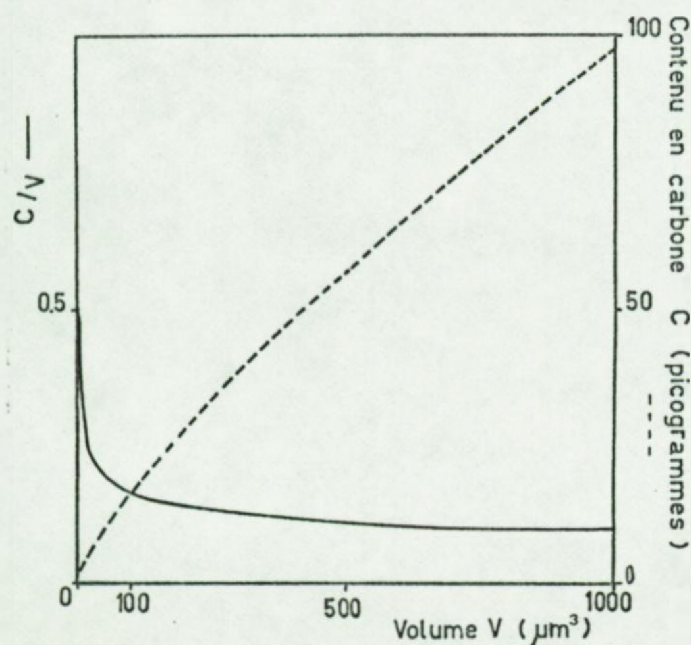


Fig.4. Relations biomasse carbonée-volume cellulaire, selon la formule de Mullin et al. (1966).

Deux techniques complémentaires ont été utilisées pour établir cette première liste. Une part importante des résultats sont dus à F. Billiet

- 1) observation directe sur des prélèvements frais et non fixés, révélatrice de l'abondance et surtout de la diversité du nanoplancton
- 2) comptages sur des échantillons fixés, de volume supérieur.

Les tableaux 2, 3, 4 et 5 permettent de comparer les résultats des deux techniques et de se faire une idée des limitations de chacune (voir Méthodes). Le filet à plancton ne ramène que des diatomées marines épisodiquement introduites par les vannes ou bien benthiques (1) et en nombre insignifiant.

1.2. Description de l'évolution saisonnière au départ des observations sur échantillons préservés

Le premier pic observé dans l'année est dû à la croissance d'une Euglenophycée, *Eutreptiella marina* de Cunha (~ 2000 cell/ml, le 6 mai 1971 et ~ 4000 cell/ml le 18 avril 1972). En 1973, ce pic est venu très tôt (début mars) dans l'année et a pratiquement échappé à l'observation. En 1974, on le note à nouveau à la mi-avril.

Ce pic est généralement suivi d'un creux - période pauvre en phytoplancton - pouvant durer près de un mois. En juin, on note le début d'une poussée phytoplanctonique estivale pendant laquelle se succèdent plusieurs populations dominantes (fig. 3, a, b, c). Le plus grand développement observé fut en juillet 1972, avec 179000 cell/ml (ce qui reste cependant bien inférieur aux "blooms" ou "red tides" : 10^6 à 10^7 cell/ml). On a également observé des développements épisodiques de la Bacillariophycée *Skeletonema costatum*. Ceux-ci surviennent chaque fois environ une semaine après que de l'eau du port ait été introduite mais ne persistent jamais longtemps. *Skeletonema* paraît donc être importée plutôt qu'authentiquement autochtone.

Le développement précoce de *Eutreptiella marina* est peut-être également explicable : en effet, on connaît les caractéristiques semi-hétérotrophes des Euglenophycées. L'apparition de cette population pourrait dès lors être mise en rapport avec le processus de transformation de la matière organique dissoute qui survient dès la fermeture des écluses et dont l'évolution de la communauté bactérienne hétérotrophe est le reflet (voir § II.F)

(1) remise en suspension temporaire lors de vents forts

La comparaison de plusieurs années successives montre que quoique mouvant, ce schéma se maintient jusque dans la phénologie des populations qu'on peut distinguer derrière les diverses formes particulières de séquence, marquées surtout par des modifications d'importance numérique relative.

Il est donc envisageable d' "identifier" chacune de ces populations dans le futur et de les traiter comme des compartiments séparés.

1.3. Conversion en biomasse carbonée sur base des comptages

Plusieurs chercheurs ont déterminé des relations entre volume cellulaire et biomasse carbonée. La relation est du type $\log C = a + b \times \log V$, ce qui implique que plus la cellule est grosse, moins la quantité relative de carbone est importante (disposition pariétale du protoplasme) (fig. 4).

Citons : Hagmeier (1961) :

$$\log C = 0.842 \log V - 0.849$$

Mullin, Sloan et Eppley (1966):

$$\log C = 0.76 \log V - 0.29$$

avec C = picogrammes et $V = \mu m^3$

Nous avons utilisé la formule de Mullin et al. pour la conversion en carbone des volumes mesurés pour les diverses espèces du Bassin de Chasse par F.Billiet. (tabl. 6)

Ces données ont permis de calculer les biomasses à partir des comptages (fig. 5, a, b, c).

Cette méthode d'évaluation de la biomasse carbonée sera utilement comparée avec la méthode basée sur le dosage des pigments chlorophylliens avant que les résultats ne soient discutés.

1.4. Dosage des pigments chlorophylliens

Il est généralement admis que la teneur en chlorophylle reste encore le meilleur index connu de biomasse phytoplanctonique. Cependant, on sait que la

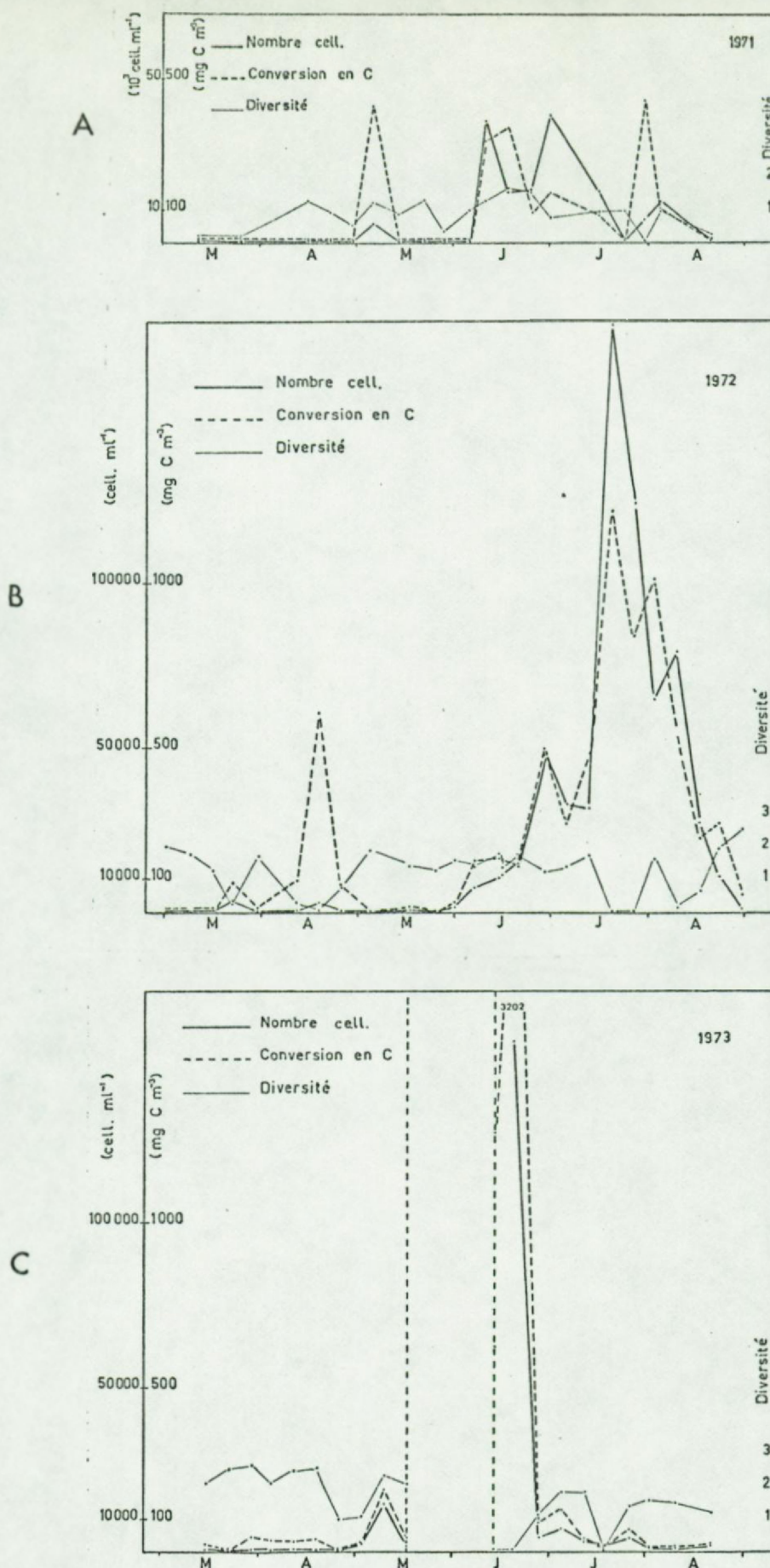


Fig.5.A,B,C. Evolution saisonnière des nombres de cellules et de la biomasse carbonée après conversion selon la relation de Mullin et al.(1966).La diversité spécifique (indice de Shannon et Weaver)figure également,à titre documentaire.

concentration en pigments est fortement variable selon l'état physiologique du phytoplancton, de sorte que le rapport C/Chl.a varie communément entre 30 (communauté peu limitée en nutriments) et 60 ou plus (communauté limitée en nutriments) pour les populations mélangées naturelles. (Strickland, 1966).

En Mer du Nord, Lancelot (comm. pers. - voir aussi Lancelot, 1972 et 1973) a déterminé ce facteur par corrélation et observé qu'il varie effectivement dans les limites prévues :

- "bloom" : $C = 32 \text{ Chl.a} + 395$ en moyenne
(mais C/Chl.a = 29 à la côte et 41 au large)
- "postbloom" : $C = 67 \text{ Chl.a} + 256$ en moyenne
(mais C/Chl.a = 60 à la côte et 120 au large)
- hiver : $C = 162 \text{ Chl.a} + 241$ (100 à la côte)
- moyenne annuelle : $C = 29.7 \text{ Chl.a} + 370$

On observe que le rapport C/Chl.a est toujours plus faible dans les eaux plus riches et surtout pendant la croissance printanière. On s'attend à ce genre de résultat au Bassin de Chasse.

De manière similaire, Lancelot a déterminé la relation azote/chlorophylle et trouve (zone côtière) :

"bloom" = 4.5

postbloom = 5.8

hiver = 16

En combinant les deux types de données, on a à la côte :

C/N bloom : 6.4

C/N postbloom: 10.2

C/N hiver : 6.3

Grâce aux mesures faites par O. Cromboom en 1976 (comm.pers.), on a un premier aperçu des proportions possibles entre matière carbonée, détritus et pigments au Bassin (fig. 6). La droite de régression de C sur Chl. a révèle l'existence d'un résidu détritique d'au moins 1000 mgC/m^3 (soit 3 à 4 fois plus qu'en Mer du Nord). Le rapport C/Chl.a moyen est de 62. Toutefois, la portée de ce calcul reste restreinte, étant donné la longue période, la dispersion des points et l'ignorance dans laquelle nous restons quant aux variations du résidu détritique.

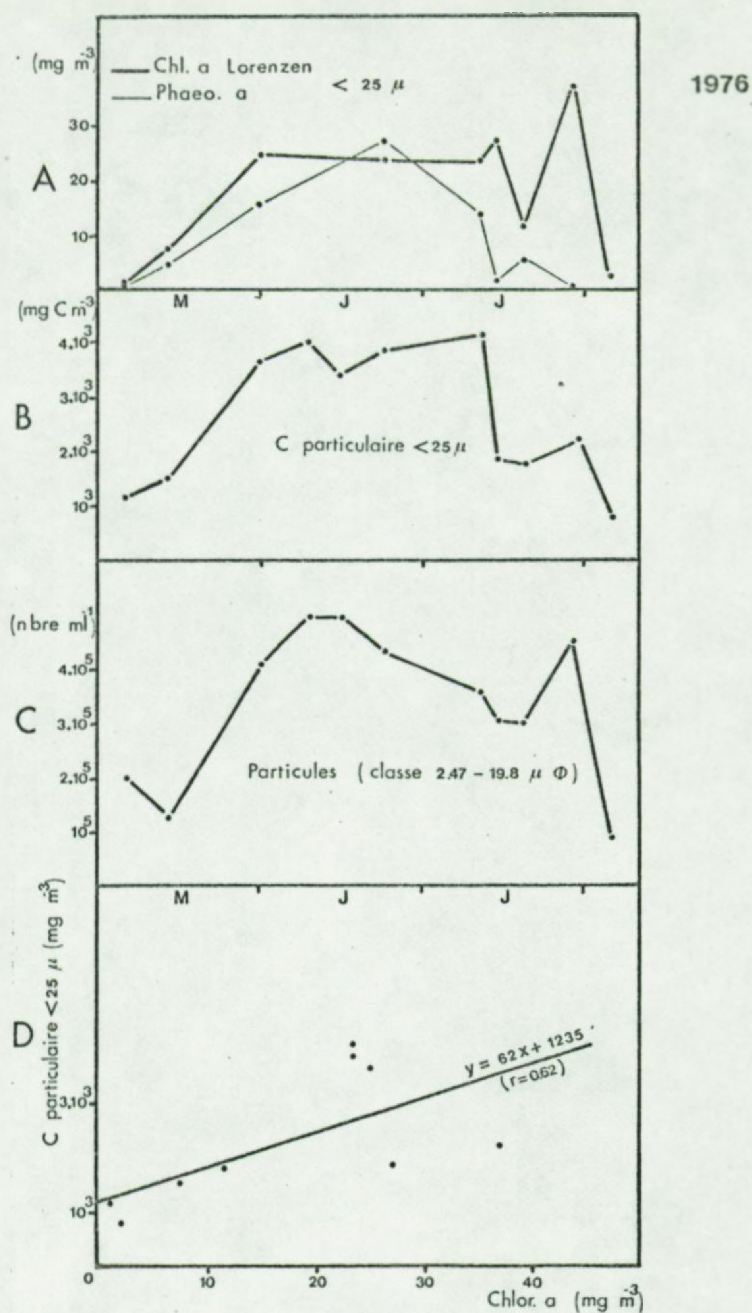
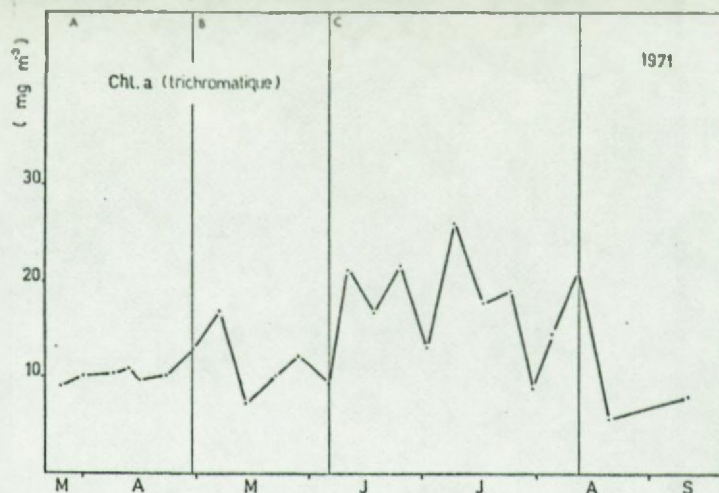


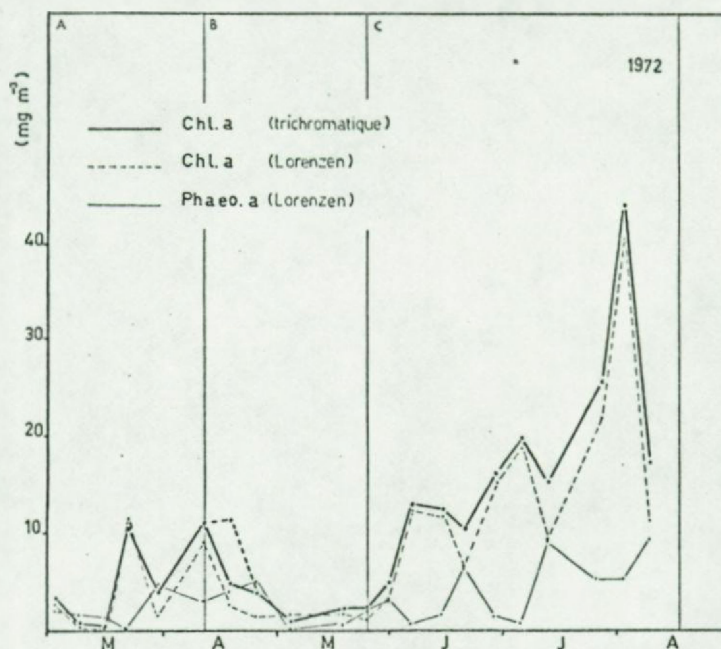
Fig.6 A,B,C,D. Evolution saisonnière des teneurs en chlorophylle a, carbone particulaire et particules au Bassin en 1976. (Cromboom, com.pers.)

Essai de corrélation carbone-chlorophylle a pour le Bassin en 1976.

A



B



C

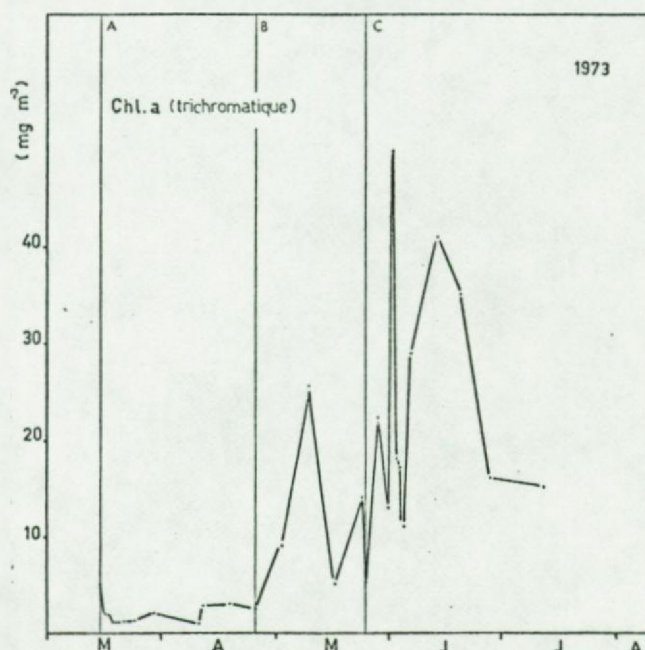


Fig.7 A,B,C.

Evolution saisonnière de la teneur en chlorophylle a au Bassin pendant les années 1971 à 1973, et des phaeopigments a en 1972. Découpage en périodes A, B et C fonctionnellement différentes.

Nous conservons donc provisoirement le rapport 40 ± 10 , choisi d'après les données de Strickland (1966), pour les conversions en biomasse carbonée.

Deux types de calcul ont été utilisés au Bassin de Chasse pour l'estimation de la chlorophylle a : méthode trichromatique et formule de Lorenzen (voir Méthodes). On a montré que la variabilité des résultats de cette dernière est grande, la phaeophytinisation se produisant de manière variable au cours du stockage et de l'analyse. Nous donnons donc les résultats obtenus par la méthode trichromatique seulement (sauf pour 1972), tenant compte d'un taux moyen de phaeophytine a de 20 % environ. (fig. 7, a, b, c)

Comparés avec les courbes de 1969 et 1970 (Daro, 1974)

ces résultats confirment le schéma déjà esquissé : le développement du phytoplancton est surtout estival. Il est précédé d'un pic plus printanier, pas toujours très évident. Le maximum de concentration chlorophyllienne enregistré au centre du Bassin est d'environ 40 mg/m^3 . (Du même ordre de grandeur que le maximum printanier dans la zone côtière en Mer du Nord.) La concentration moyenne estivale est d'environ 20 mg/m^3 . Les concentrations minimales sont de l'ordre de 1 mg/m^3 .

1.5. Comparaision avec les résultats obtenus à partir des comptages

Le tableau 7 montre qu'il y a une forte sous-estimation de la biomasse carbonée par la méthode de comptage et conversion en volumes. Les causes possibles d'erreur sont discutées au chapitre des méthodes. On y envisage notamment les pertes par détérioration lors de la fixation au lugol et la précision des comptages. Toujours est-il que les résultats acquis par la méthode d'Utermöhl ne paraissent utilisables qu'en certaines occasions seulement (fortes densités de population et cellules résistantes). Dans ces cas, on observe une biomasse telle qu'elle implique un rapport C/Chlor.a de 30, tout à fait vraisemblable au Bassin de Chasse.

1.6. Résultats moyens/période et conversion en biomasse carbonée

Les meilleurs chiffres de biomasse restent donc basés sur les teneurs en chlorophylle a.

Nous basant sur les observations de 1972 et 1973 et sur le découpage en périodes déjà mentionné plus haut, on obtient les valeurs moyennes suivantes :

Période A (période précédant le 1er bloom (33 jours en moyenne))

2 mg chlor.a /m ³

Période B (période de 1er bloom et intervalle précédant la croissance estivale (37 jours en moyenne))

6.5 mg chlor.a /m ³

Période C (période de production estivale (78 jours en moyenne))

18 mg chlor.a /m ³

Moyenne pour B + C (période d'activité biologique marquée)

12.3 mg chlor.a /m ³

La conversion en biomasse carbonée (facteur 40 ± 10)

donne : période A : 120 \pm 30 mg C/m²

" B : 390 \pm 98 " "

" C : 1080 \pm 270 " "

" (B+C): 735 \pm 184 " "

1.7. Conversion en azote

Comme pour le rapport C/Chlor.a, le rapport C/N a pu être établi en mer du Nord. Il varierait entre 6 et 10. Cependant, dans une mise au point récente, Benise (1974) suggère des rapports fréquemment plus bas (jusqu'à 3). En l'absence de mesures directes, nous nous rallions à la valeur (5 ± 2) . En n'oubliant pas que nous cumulons les erreurs relatives, la division des valeurs carbonées par ce rapport donne :

Période A	:	24	\pm	16	mg N/m ²
Période B	:	78	\pm	51	mg N/m ²
Période C	:	216	\pm	140	mg N/m ²
Période B + C	:	147	\pm	96	mg N/m ²

1.8. Assimilation chlorophyllienne à intensité lumineuse optimale (= p_{opt}) considérée comme index de biomasse.

Notre information sur les variations saisonnières peut être utilement complétée par les résultats de production potentielle. Il s'agit de la photosynthèse mesurée en conditions contrôlées (incubateur à température fixe et à lumière artificielle). On parlera de p_{vitro}, ou mieux, de p_{opt}, si la lumière dans l'incubateur est optimale. Le calcul de p_{opt} fait appel aux modèles de relation photosynthèse-lumière, développés dans le § III B.1. et aussi dans l'appendice méthodologique.

Le rapport avec la biomasse dépend évidemment de l'état physiologique du phytoplancton (voir § III B.1.). Mais par ailleurs, les variations normales du rapport p_{opt}/biomasse ne se font que dans un domaine relativement limité, de sorte que les variations de p_{opt} sont suffisamment indicatives de l'évolution temporelle et spatiale du phytoplancton. L'avantage de la méthode réside dans l'extrême sensibilité de la technique d'incorporation de ¹⁴CO₂.

Les fig. 8.a, b, c et d nous restituent l'image déjà connue de l'évolution saisonnière en 1971, 1972, 1973 et 1974.

On observe - grâce au découpage beaucoup plus fin dans le temps - que les variations d'un jour à l'autre, peuvent avoir la même ampli-

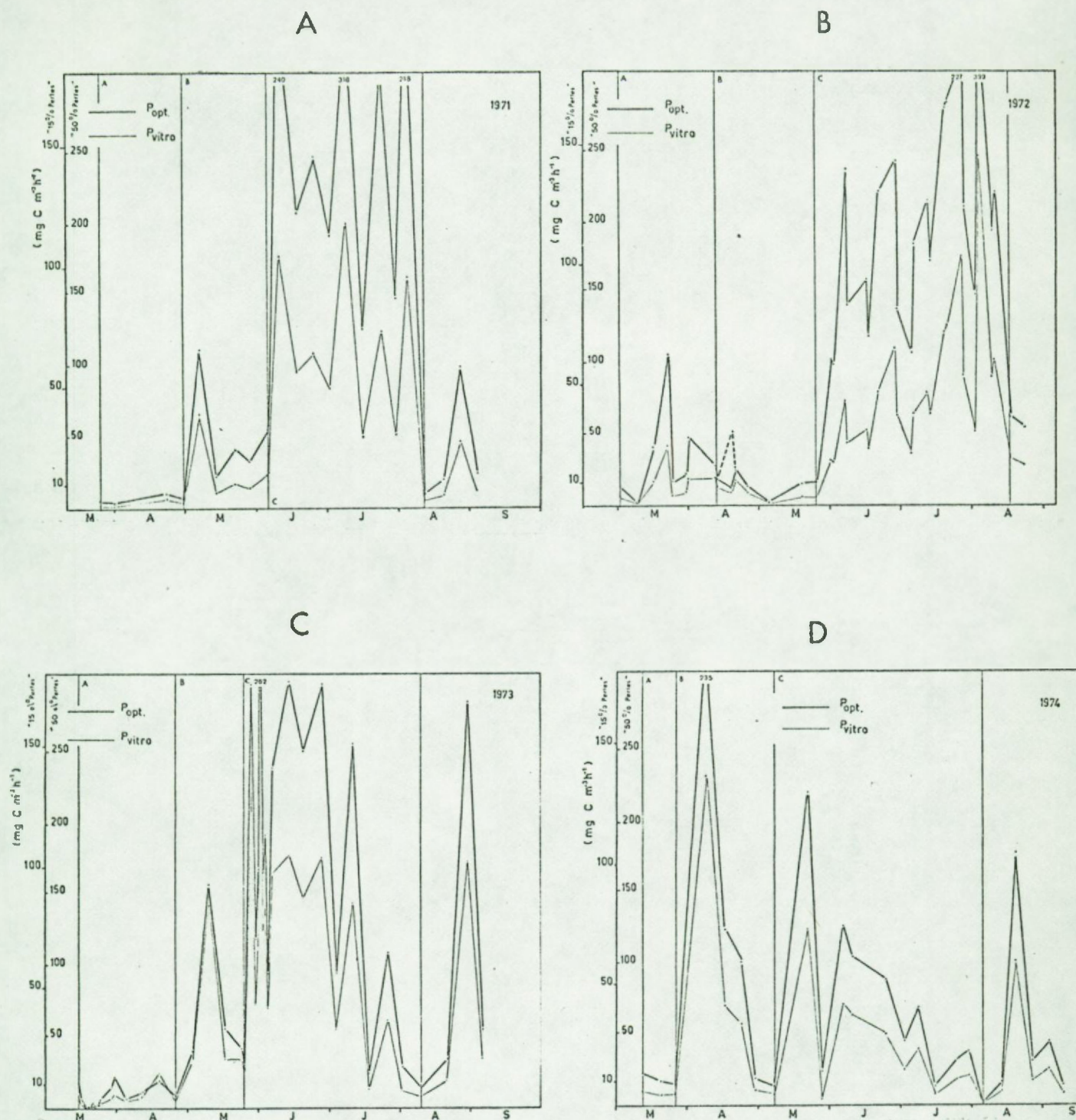


Fig. 8 A,B,C,D.

Evolution saisonnière de la production primaire potentielle (in vitro et recalculé pour lumière optimale) au Bassin pendant les années 1971 à 1974. Découpage en périodes A, B et C fonctionnellement différentes.

tude que les variations qu'on observe d'une semaine à l'autre. On en conclut qu'une extrême prudence doit présider à l'interprétation de courbes basées sur des résultats hebdomadaires et à fortiori mensuels (cf. la plupart des études écologiques).

Ceci nous conduit à examiner les variations du phytoplancton dans une tranche de 24 heures.

1.9. Variations nycthémérales

Les rythmes biologiques ont fait l'objet d'une vaste littérature. Nous voudrions pouvoir faire la part des rythmes endogènes vrais ("horloges biologiques") des rythmes engendrés par le jeu de la croissance et de la consommation. Nous pensons que certains rythmes réputés endogènes (rapport P/B, uptake de nutriment, excrétion, division, respiration) peuvent parfaitement s'expliquer si les mécanismes de régulation et les flux sont bien connus. En tout cas, de tels rythmes résultent très nettement des simulations tentées au § III.B.1.

1.9.1. Observations

Daro (1974) a observé pour la première fois ces fluctuations en termes de chlorophylle a (fig. 9).

Par la suite, les variations de production potentielle (fig. 10) se sont révélées similaires : on constate un facteur de variation de 2 à 5.6 x (moyenne = 4.3) entre la valeur la plus forte et la valeur la plus faible, soit autant que ce qui s'observe sur des périodes de plusieurs jours. Ainsi, une difficulté d'interprétation considérable surgit pour une courbe saisonnière où les points ne correspondraient pas à des prises faites à un moment fonctionnellement analogue de la journée.

Nos prises d'échantillons se sont toujours faites à peu près à la même heure (10 à 12 h.) Cela limite sans doute quelque peu l'effet de la variabilité nycthémérale. On remarque, en effet, la relative régularité du phénomène : un pic de production potentielle s'observe généralement dans l'après-midi, entre 12h et 18 h.

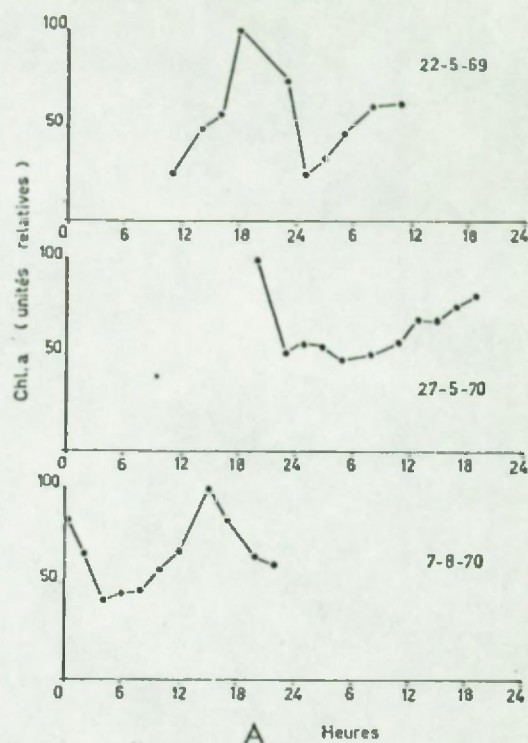
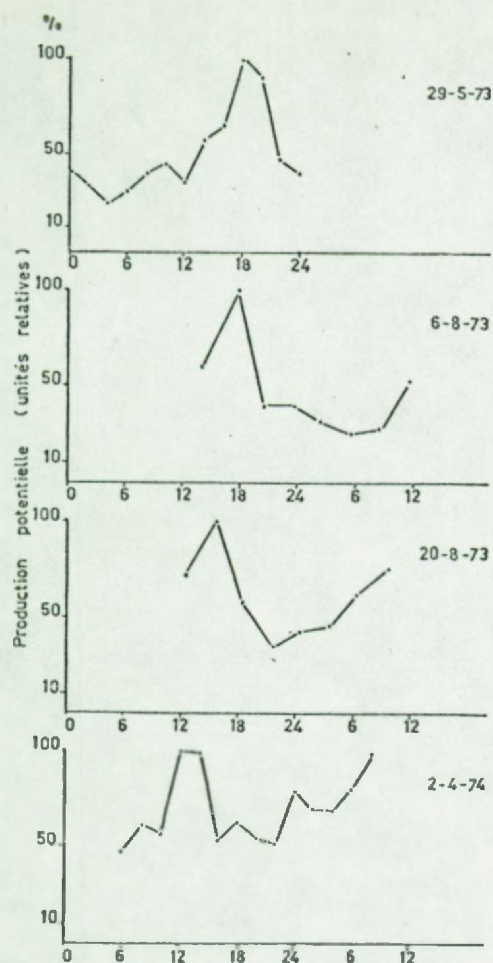


Fig. 9. Exemples de variation nycthémérale de la teneur en chlorophylle a au Bassin (d'après Daro, 1974)

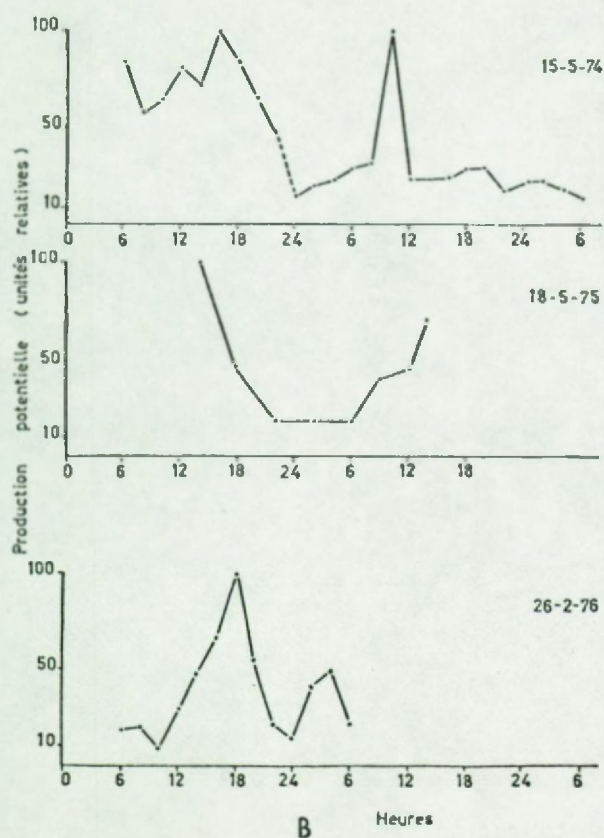


Fig. 10. Exemples de variation nycthémérale de la production primaire potentielle au Bassin de Chasse.

Enfin cette fluctuation a également été attestée par celle du nombre d'organismes le 29.5.73 (fig.11) et par le nombre des particules (mesures de distribution des particules entre 2.5 et 19.8 μm de diamètre, faites par O. Cromboom (comm.pers.) les 16 et 17 août 1976), bien corrélé avec des déterminations de chlorophylle a, de carbone particulaire et de BOD_5 (figs. 12 et 13).

1.9.2. Interprétation des variations nycthémérales observées

La variation simultanée des différents paramètres indique qu'il s'agit d'une variation de biomasse (et non uniquement d'une variation du rapport C/Chlor.a, par exemple)

Les hypothèses en présence sont :

- 1°) dynamique de croissance et mortalité
- 2°) migration verticale du phytoplancton
- 3°) advection due à un déplacement horizontal d'eau dans un Bassin hétérogène.

Arguments en faveur de l'hypothèse dynamique

- 1) apparition de phaeophytine a, consécutivement à la disparition de chlorophylle a (fig. 11 et 13).

Peut servir d'argument en faveur d'une mortalité nocturne.

(mais ne suffit pas, pris isolément, car la phaeophytinisation peut être intracellulaire et sans mortalité).

- 2) fluctuation du rapport BOD_5/POM

La BOD_5 (voir § II H.2.1.2.) est un index de la matière organique (POM et DOM) la plus aisément biodégradable. La POM (particulate organic matter) a été mesurée dans la fraction inférieure à 25 μm (représentant pratiquement 100 %).

Une augmentation du rapport BOD_5/POM indique une augmentation relative de DOM (dissolved organic matter).

On observe des valeurs plus élevées de 24h. à 6h (fig. 13).

Dans l'hypothèse d'une mortalité, cela explique où disparaît la matière organique (puisque'il y a diminution de la biomasse particulaire) : elle est transformée en DOM, ou est au moins

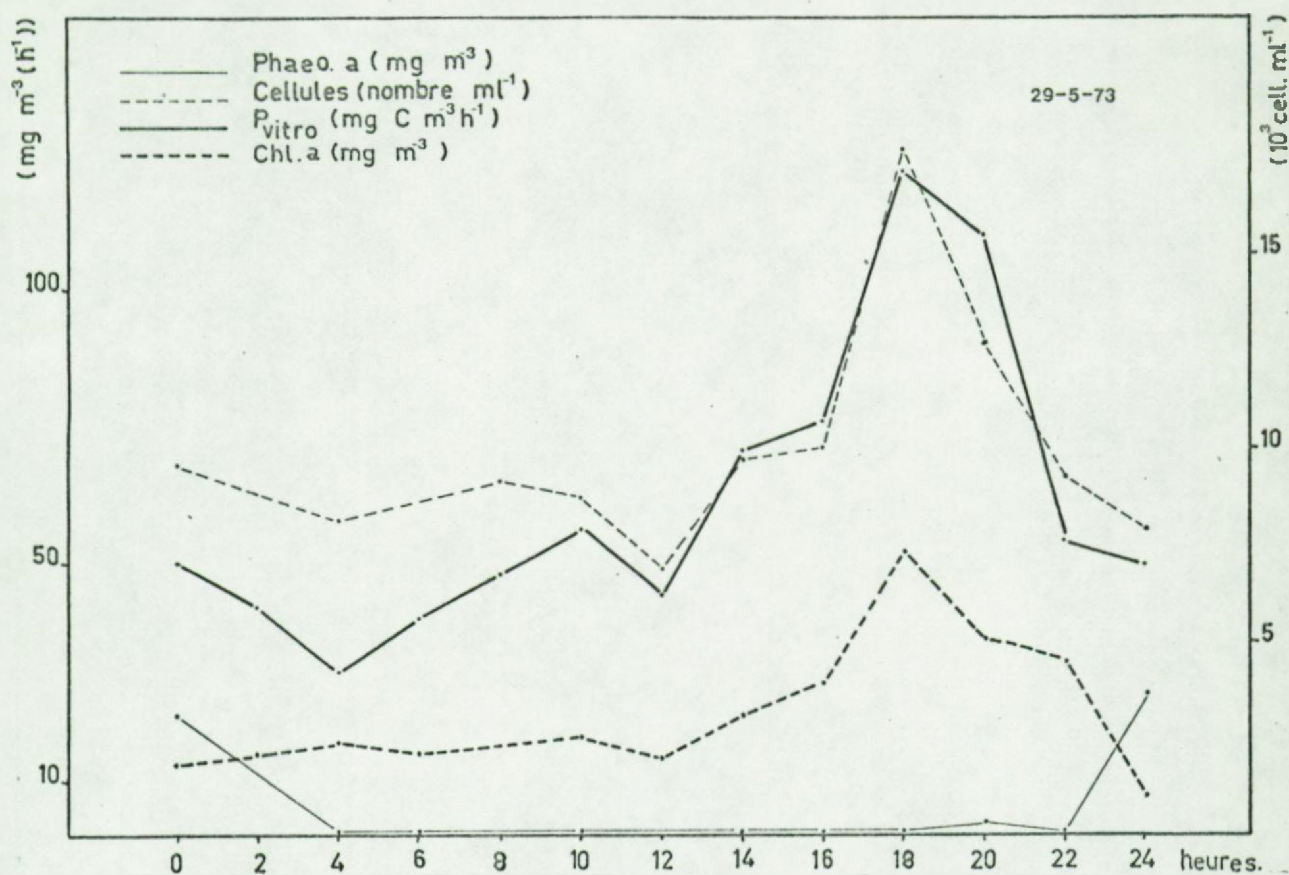


Fig.11. Variation nycthémérale de différents paramètres du phytoplancton, le 29 mai 1973, démontrant le fort couplage qui existe entre eux.

très finement fractionnée. On observe une autre augmentation au milieu de la journée (reste à interpréter).

3) évolution du nombre total et des proportions des différentes classes de particules

En fig. 12, on observe trois phases dans l'évolution des particules :

1ère phase : chute du nombre de particules. Cette chute concerne également les 2 catégories de taille principales (2.5 à 3.9 μm et 3.9 à 9.9 μm), car leur proportion reste constante. Cette phase est interprétée comme phase de mortalité.

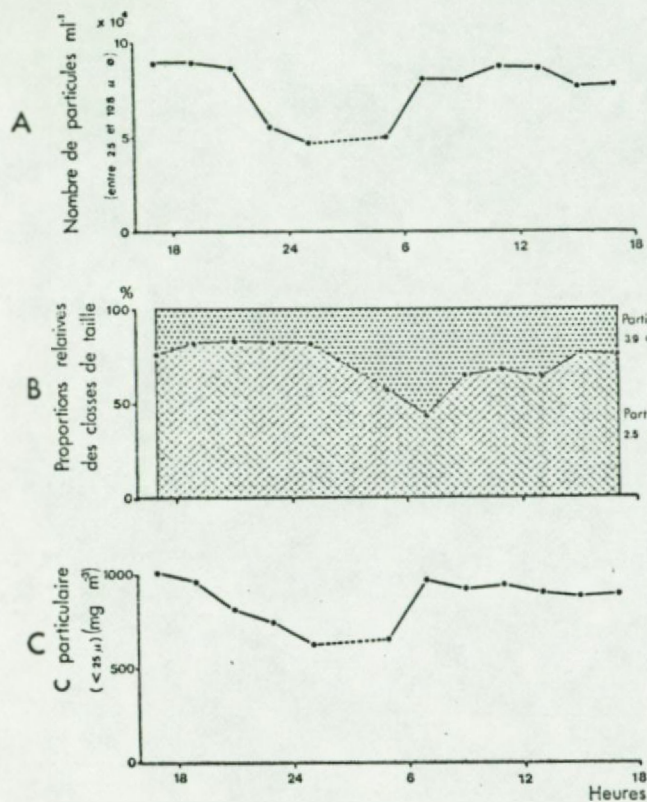
2ème phase : phase de restauration. La remontée des nombres (divisions) s'accompagne d'une diminution relative des petites particules. Tout se passe comme s'il y avait croissance en taille, en plus. On observe en tout cas une synthèse de chlorophylle a.

3ème phase : stabilité du nombre de particules, de POM et de chlorophylle a (mais libération de DOM). La remontée de la part relative des petites particules suggère que des divisions pourraient avoir lieu pendant cette phase. Nous sommes peut-être dans une phase d'équilibre stationnaire (mortalité (indiquée par libération de DOM) équilibrant la photosynthèse).

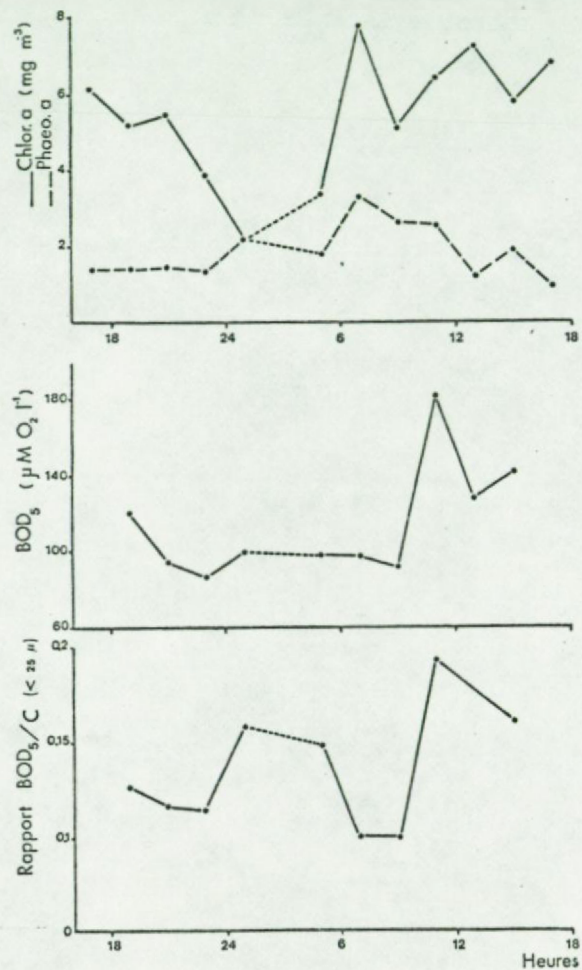
4) évolution du rapport C/ Chlorophylle a

Après avoir estimé la part d'un back-ground de matière organique non liée au phytoplancton, (voir régression, fig. 14, a), on peut calculer les fluctuations du rapport C/Chlor.a tout au long de la journée (fig. 14b). On observe une dépression nocturne maximale à 5h. du matin et. impliquant une synthèse chlorophyllienne (phase 2).

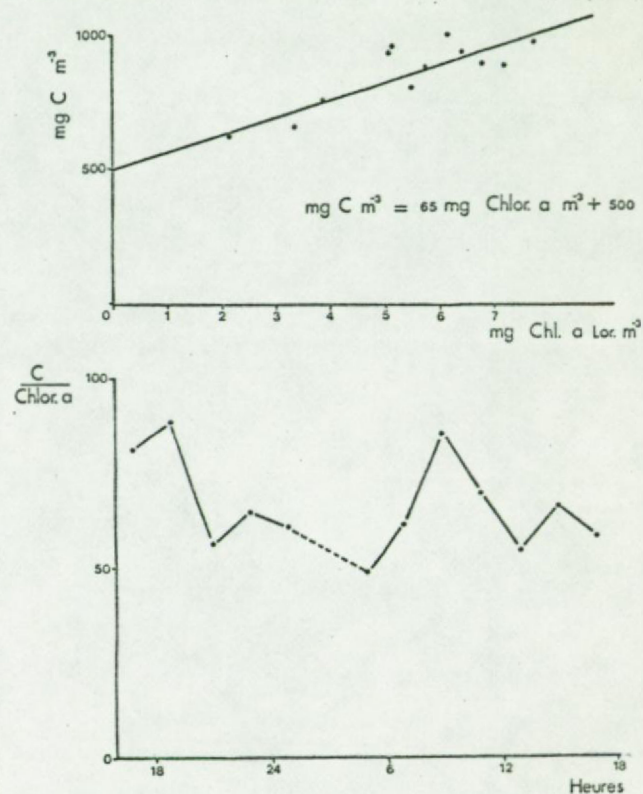
Au milieu de la journée, le rapport C/Chlor.a fluctue à l'inverse de la chlorophylle a (fig. 13), indication possible de mouvements de synthèse et de destruction caractérisant un état quasi-stationnaire (3e phase).



12



13



14

Variation nycthémérale de plusieurs paramètres, le 16-17 août 1976
(d'après les chiffres de O. Cromboom, comm. pers.)

Fig. 12. Nombres et distribution de particules et teneur en carbone particulaire

Fig. 13. Pigments, BOD_5 et rapport BOD_5/C particulaire

Fig. 14. Relation C-Chlorophylle et calcul conséquent du rapport $\text{C}/\text{Chl. a}$

Discussion

L'existence d'un important rythme nycthéméral apparaît comme devant être une des caractéristiques les plus importantes et les plus riches en signification de l'écologie du Bassin de Chasse d'Ostende.

L'hypothèse dynamique a de nombreux arguments en sa faveur, arguments renforcés a contrario par les observations concernant les deux autres hypothèses (migration et advection) et faites aux §§ II.B.1.10 et II.B.1.11.

Plus tard, d'autres observations viendront confirmer l'hypothèse dynamique - et notamment celle de mortalité - (voir §§ II.B.7. et II.H.2.). Le fait que certains rythmes soient en désaccord avec les observations usuelles, sera également discuté au § III.B.1.

L'interprétation de la dépression nocturne et de la restauration qui suit, reste à compléter. Il est important de déterminer s'il s'agit: 1° de l'effet de la pression de broutage par le zooplancton ou 2° d'un mécanisme physiologique du phytoplancton

1.10. Hétérogénéité verticale et migrations du phytoplancton

La distribution verticale est faiblement hétérogène. Le 28.5.70 et le 7.8.70, Daro (1974) mettait en évidence un léger gradient vertical de la teneur en chlorophylle qui semblait se maintenir tout au long de la journée (périodes de 24 heures d'observation, temps calme). Il ne semble donc pas y avoir de déplacements verticaux massifs. Si l'on fait la synthèse de ses observations, on observe en moyenne 99 % en surface et 86 % à -1 m, par rapport au maximum dans la colonne d'eau.

Au cours de l'année 1972, les incorporations de $^{14}\text{CO}_2$ ont été mesurées in vitro sur des échantillons pris à 0, 0.5 et 1 mètre au point central (hebdomadairement, entre 10 et 12h.). Bien qu'il faille théoriquement être prudent dans l'interprétation des résultats de distribution verticale acquis à l'aide de cette méthode (voir § III.B.1.), on a observé la distribution moyenne des % (en % du max.

dans la colonne d'eau) suivante :	0m	95.2 %
	0.5m	95.3 %
	1.0m	82.7 %

(voir aussi la fig. 57)

Ces résultats confirment donc ceux de Daro et montrant la légère tendance que manifeste le phytoplancton à se maintenir près de la surface.

L'analyse d'un cycle de 24 heures (29.5.73) donne à penser que c'est un déplacement actif (il faut rappeler que la très grande majorité des algues du plancton sont des flagellates nannoplanctoniques(1)) des organismes qui tend à accumuler le phytoplancton vers la surface pendant les heures d'éclairement (phototropisme positif). En effet, la fig. 15 montre que pendant les heures nocturnes, on trouve sensiblement les mêmes quantités en surface et au fond (période I). Pendant les heures d'éclairement, le gradient se forme et se maintient (période II) jusqu'au milieu de la journée. A ce moment, le vent s'étant levé, on assiste à une homogénéisation que prolonge à nouveau la nuit (période III). Remarquons incidemment que cette variation des distributions n'est pas synchrone avec les variations de production observées ce jour-là et qu'elle ne peut donc pas servir à les expliquer.

Une montée du phytoplancton vers la surface peut théoriquement - et pour une certaine gamme d'éclairements - entraîner un accroissement de la production par m^2 .

Si cette stratification ne se détruisait pas la nuit (phototropisme supprimé, mouvements homogénéisateurs de l'eau), on aurait là un mécanisme générateur de bloom de surface, puisque la croissance plus rapide en surface amplifierait la concentration due au phototropisme. On n'a cependant jamais observé cela au Bassin de Chasse.

(1) Throndsen (1973) a mesuré des vitesses de déplacement individuel allant de 75 à 370 $\mu m/sec$ sur un échantillonnage de 12 espèces communes.

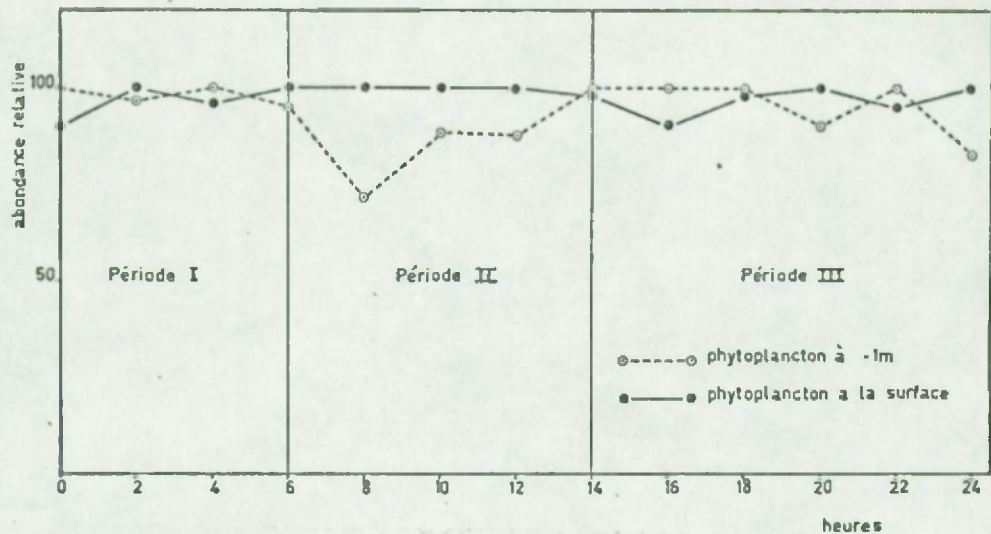


Fig.15. Mouvements relatifs de l'activité phytoplanctonique (reflétant l'abondance) en surface et à - 1m, au cours du cycle d'observation du 29 mai 1973 (à chaque instant, la plus élevée des deux valeurs est prise comme 100%).

1.11. Hétérogénéité horizontale

La question de l'hétérogénéité horizontale s'est souvent posée dans les études faites au Bassin de Chasse d'Ostende. En effet, ce système fermé n'échappe pas totalement à l'influence locale des eaux du port ou de la Noord Eede, l'étanchéité des vannes qui l'isolent n'étant pas parfaite. D'autre part, la superficie du Bassin est très grande (86 hectares)(1)l'échantillonnage se faisant principalement) au point central (point 3), le problème était de savoir dans quelle mesure les conclusions faites à propos de résultats acquis en ce point pouvaient s'étendre à l'ensemble du Bassin.

Dès 1972, nous avons étendu les mesures hebdomadaires de production primaire à des points supplémentaires (fig. 1) et procédé à des transects.

Les résultats de mesures systématiques de production primaire potentielle et de dosages de chlorophylle *a*, faites aux 5 points apparaissent dans les tableaux 8 à 12. Des calculs de moyenne ont été faits pour les années 1972 et 1973 : en 1972, on observe qu'au point de prélèvement habituel (point 3), la valeur de production primaire potentielle représente en moyenne 64 % de la valeur la plus élevée (point 1) mais 86 % de la moyenne obtenue pour les cinq points. Seul le point 2, montre des taux de production encore plus faible. En termes de chlorophylle *a*, ces pourcentages sont respectivement 47 % et 75 %, ce qui pourrait indiquer des différences de métabolisme (c'est-à-dire de rapport production/chlorophylle) selon les points de prélèvement. En 1973, la situation est différente, à ces deux points de vue : 1°) les différences entre points sont plus atténuées

2°) le rapport production/chlorophylle est quasi constant.

Valeurs des rapports production/chlorophylle moyens :

point 1 :	2.31 en 1972	et 3.51 en 1973
point 2 :	3.53 en "	et 3.42 en "
point 3 :	3.16 en "	et 3.54 en "
point 4 :	2.72 en "	et 3.56 en "
point 5 :	2.79 en "	et 2.82 en "

(1) Remarque : Le vent pourrait également être déterminant (cf. certains effets sur la distribution du zooplancton, Polk comm.pers?)

Nous croyons que les différences entre points sont un artefact. En effet, les valeurs de p_{vitro} de 1972, diffèrent plus de p_{opt} qu'en 1973, en raison d'une différence de niveau lumineux dans l'incubateur (c'est-à-dire se regroupent dans la pente initiale de la relation photosynthèse-lumière).

Il n'empêche que la singularité des points 1 et 4 (plus le point 5 qui se trouve souvent dans la zone d'influence du point 4) qui se trouvent à proximité d'écluses et éclusettes, est très marquée : plus fortes biomasses et productions potentielles en 1971, 1972 et 1973.

Pour exprimer l'hétérogénéité du Bassin en fonction de chaque groupe de cinq valeurs, nous avons défini un indice simple qui n'est autre que l'écart-type calculé en % de la moyenne. Les tableaux 9 et 10 nous montrent une succession de situations d'homogénéité et d'hétérogénéité. Nous restons toujours bien au-dessus de la limite de 5 à 10 % (voir "méthodes") qui a été calculée sur des échantillonnages répétés au même endroit et qui intègre l'hétérogénéité du point de prélèvement même et les erreurs de la technique de mesure. Observons que l'indice n'a guère de sens dans le cas des très faibles valeurs, que l'on rencontre surtout en hiver.

L'hétérogénéité presque systématiquement plus grande en termes de chlorophylle a fait partie de l'artefact évoqué plus haut.

Bien qu'on suppose que l'homogénéisation soit favorisée par le vent et l'hétérogénéisation, par le temps calme, on n'a absolument pas pu mettre en relation l'indice d'hétérogénéité et la vitesse du vent.

Cependant des changements rapides sont observés. Ainsi, nous avons eu l'occasion de prélever aux cinq points, à 24h. d'intervalle (le 14.6.1972 et le 15.6. 1972). La première série nous donne une moyenne de $49 \text{ mg C/m}^3/\text{h}$ avec un indice d'hétérogénéité de 55 %. Le lendemain, la moyenne tombe à 28 mg et l'indice à 33 %. Le processus d'homogénéisation a donc agi en l'espace de quelques heures.

Incidentement, on voit que le niveau de production observé en situation homogène se situe au niveau mesuré au point 3 en situation hétérogène. Ceci est une première indication sur le haut degré de représentativité du point 3, c'est-à-dire sur l'étendue de la zone possédant les caractéristiques du point 3.

Le transect du 20.4.72 (fig. 16), fait selon la ligne reliant les stations 1-3-5, fait très bien apparaître le profil en cuvette de la courbe de production potentielle. Les transects plus voisins de la rive (1-4-5 et 1-2) font apparaître une production nettement plus élevée et nettement liée aux caractéristiques locales (vannes au point 4). On remarque aussi que les différences peuvent être très importantes entre deux points immédiatement voisins (ex: échantillons 38 et 1 aux grandes vanes ou 30 et 29 aux petites vanes) de sorte que la globalisation est à faire avec plus de précaution encore puisque l'échantillonnage ne s'accompagne pas d'une précision géographique absolue et que la valeur mesurée en un point marginal n'est pas forcément représentative de la zone où il se trouve. Les transects du 20.4.1972, correspondant à une situation définie comme hétérogène si l'on se base sur les résultats des seuls 5 points (63 %). Si l'on considère l'ensemble des points mesurés, l'hétérogénéité tombe à 47 %.

Il y a donc surestimation de l'hétérogénéité quand on ne considère que les cinq points habituels. De même, les transects du 15.6.72 (fig. 17) renforcent l'impression d'homogénéité acquise sur la base des cinq points (33 %) puisque l'ensemble des mesures fait tomber l'indice à 20 %.

Autres paramètres de biomasse phytoplanctonique, patchiness au niveau des populations.

Si la teneur en pigments photosynthétiques montre une distribution relativement conforme à celle de la production potentielle, il n'en va plus de même en ce qui concerne les comptages. Le tableau 13 montre des hétérogénéités très différentes pour ce paramètre, comparé aux pigments, par exemple. Le rapport chlorophylle/nombres est d'ailleurs fortement variable d'un point à l'autre (tableau 14).

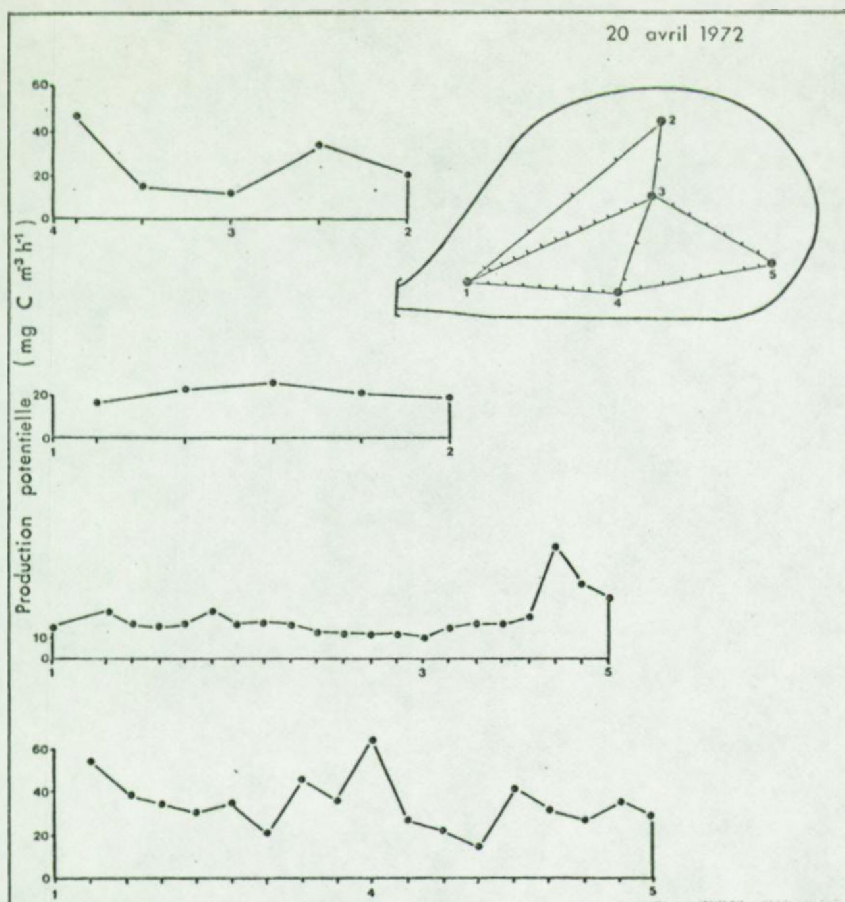
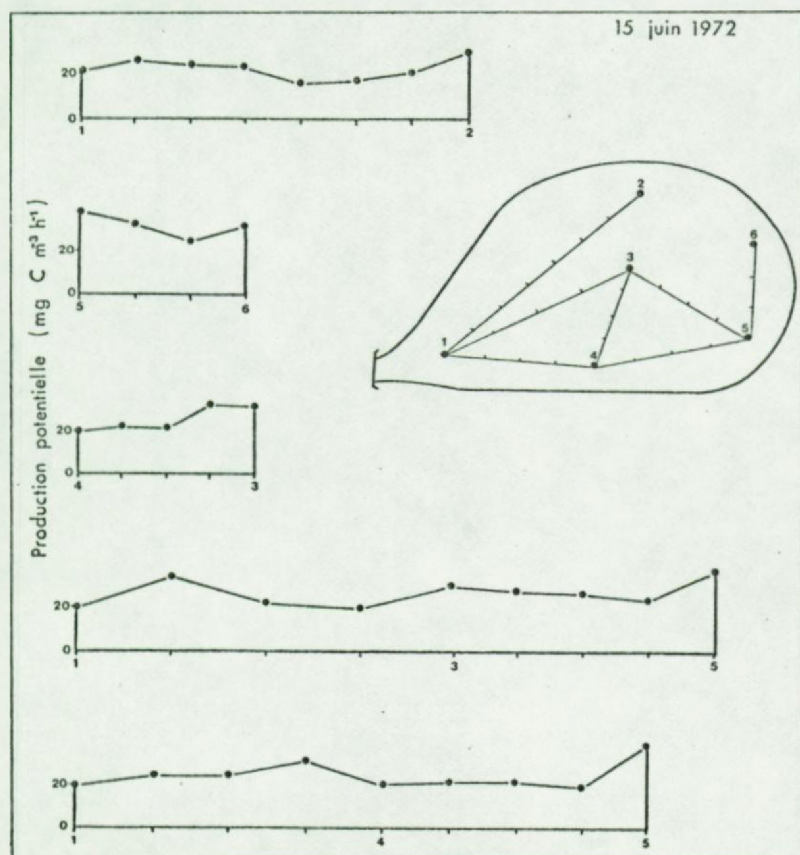


Fig.16 et 17.

Transects de
production primaire
potentielle réalisés
le 20-4-72
et le 15-6-72.



Ceci est dû à une hétérogénéité au niveau des populations (ex. en tableaux 15, 16). Cette "patchiness", masquée au niveau de la communauté définie par des paramètres globaux et mouvante, est importante dans ses conséquences. Elle nous introduit à la complexité réelle du système : l'étude des mécanismes d'hétérogénéisation au niveau des populations impliquerait la connaissance de nombreux termes :

- taux de croissance spécifiques versus taux de diffusion
- interactions, compétitions, grazing

D'autre part, cette hétérogénéité peut être cause de très grandes difficultés dans une modélisation de l'évolution de la biomasse, même si les lois d'interaction sont connues pour chacune des espèces dominantes.

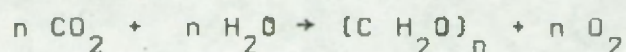
2. Flux de production primaire brute

2.1. Définitions

"Definitions are purely arbitrary things" a souligné Lotka (1956). Les concepts de production, productivité, indice de productivité, rendement photosynthétique, efficience etc... sont utilisés de diverses façons par les auteurs. Une des attitudes les plus répandues et recommandée par Westlake (1965) consiste à appeler "production" la quantité de matière produite tandis qu'on réserve le terme de "productivité" au rapport production / temps.

Jacques (1970) revoit ces définitions et conclut avec bon sens à un usage calqué sur les significations qui sont données à ces termes en économie et dans la vie courante : "il est rare d'exprimer la quantité de matière produite sans indiquer l'intervalle de temps et la surface (ou le volume) considérés(...). Il faudrait réserver le terme de production à ces expressions P/t , de dimensions $ML^{-2}(-3)T^{-1}$. La productivité, qui est alors la capacité de produire, est un rendement, rapport entre la production et un élément du système producteur (par exemple, la biomasse)".

Nous entendrons par "flux de production primaire brute", le flux d'input de carbone, associé à la photosynthèse seule.



On distingue ainsi ce flux d'autres flux d'input (fixation à l'obscurité, hétérotrophie).

A la définition de production brute s'oppose celle de production nette, qui n'est pas le reflet d'une activité biologique particulière ni à proprement parler, un flux. Sa définition la plus fréquente est :

sensu stricto : production nette = production brute - respiration
 sensu lato : production nette = production brute - respiration -
 excrétion.

Tandis que l'accroissement net est l'accroissement résultant, après déduction de toutes les pertes possibles (respiration, excrétion, mortalité naturelle, grazing).

Si les concepts de "net" et "brut" sont aisés dans le cas du cycle du carbone, il n'en va pas de même pour d'autres éléments majeurs. Ainsi, pour l'azote inorganique, dont l'uptake n'est pas directement couplé à la photosynthèse. Nous considérons provisoirement et pour la commodité des calculs, que - en bilan - l'uptake est proportionnel à la production nette carbonée (sensu stricto) de telle manière que le rapport C/N de la matière vivante reste égal à 5.

2.2. Calcul de production brute carbonée, au point 3, pour les années 1971 à 1974

Ce calcul fait largement appel à un modèle mathématique décrit au § III.B.115 et au chapitre des méthodes.

Les données utiles ont été rassemblées hebdomadairement. Ce sont :

- production potentielle
- paramètres et constantes de la relation photosynthèse-lumière
- irradiance, transparence et température de l'eau.

Le processus de calcul comporte une double démarche :

- 1°) convertir les valeurs de production potentielle d'incubateur (p_{vitro}) en valeurs de production optimale in situ (p_{opt}), en tenant compte des différences de lumière et de température (voir fig. 8). L'unité est le $mg\ C/m^3/h$.
 - 2°) calculer les productions brutes journalières ($mg\ C/m^2/j$) à partir des valeurs de p_{opt} et d'éclairement.
- L'intégration s'est faite sur 1.50m de profondeur, en calculant pour chaque heure du cycle diurne, la différence des intégrales.

$$P = \left(\int_0^{\infty} p_z \, dz \right) - \left(\int_{-1.5}^{\infty} p_z \, dz \right)$$

Ces intégrations se sont faites avec un p_{opt} variable selon la simulation du § III.B.1.1.5 (quoique cette façon de faire ne modifie pas fortement le résultat) et selon deux modalités d'éclairement (éclairement réel du jour et éclairement moyen prédit par la simulation du § III.B.1.1.4). Encore une fois, les différences d'éclairement n'entraînent pas une variation importante de la production journalière (fig. 18a). Les figures sont corrigées pour une perte (perte + excrétion : voir Méthodes) supposée égale à 15 %. La marge supérieure (perte de 50 %) implique une multiplication de ces chiffres de production par 1.7.

Analyse des courbes saisonnières (fig. 18a,b,c,d) et découpage en périodes.

L'évolution déjà notée en termes de biomasse ou de production potentielle se retrouve nettement dans la courbe de production brute intégrée ($mg\ C/m^2/jour$).

- Période A : période de faible activité biologique du phytoplancton. En moyenne, 33 jours entre la fermeture des vannes (mars) et la première manifestation de croissance.
- Période B : caractérisée par la dynamique du premier bloom printanier (croissance, disparition et creux précédant la croissance estivale).

1971 : pic le 6 mai (36 jours en tout)
 1972 : pic le 18 avril. Le pic du 21 mars est exceptionnel (42 jours en tout)
 1973 : pic le 9 mai (28 jours en tout)
 1974 : pic le 8 avril (42 jours en tout)

Période C : la troisième période est caractérisée par des valeurs de production élevées. Elle se poursuit pendant les mois de mai, juin, juillet et août (78 jours en moyenne). Un terme y est mis par les vidanges totales du Bassin (ostréiculture) dès la mi-août. Le profil en dents de scie de la courbe de production pendant cette période est à mettre en rapport avec plusieurs facteurs potentiels :

- 1) évolution des populations phytoplanctoniques
- 2) variation diurne de p_{opt}
- 3) effets perturbateurs de remplissages partiels.

On a vu en 1971 et 1972 que, à la plupart des pics de cette période C, correspondaient des populations phytoplanctoniques déterminées. La dynamique naturelle du phytoplancton serait donc responsable du remplacement des populations tous les quinze jours environ, marqué par un creux dans la courbe de production.

Cependant, on a aussi observé que des prélèvements faits à 24 h. de distance, montraient des écarts du même ordre de grandeur que ceux observés d'une semaine à l'autre (tableau 17). Le facteur moyen de variation est 1.9. Ce facteur est bien contenu dans le taux moyen de variation maximale de 4, observé au cours de plusieurs cycles nycthémeraux. Ces variations ne seraient donc pas toujours significatives et leur interprétation devient aléatoire.

Il peut toutefois se surimposer l'effet (généralement : mortalité) d'ajoutes d'eau intempestives du port d'Ostende. C'est là qu'il faut rechercher l'origine des creux les plus marqués. (fig.2 bis).

En définitive, il est malaisé d'interpréter correctement chaque variation enregistrée dans une grille qui - pour serrée qu'elle paraisse - est encore très insuffisante. Dès lors, seul compte l'ordre de grandeur de la production (mis en évidence dans les calculs de moyenne flottante, fig. 19).

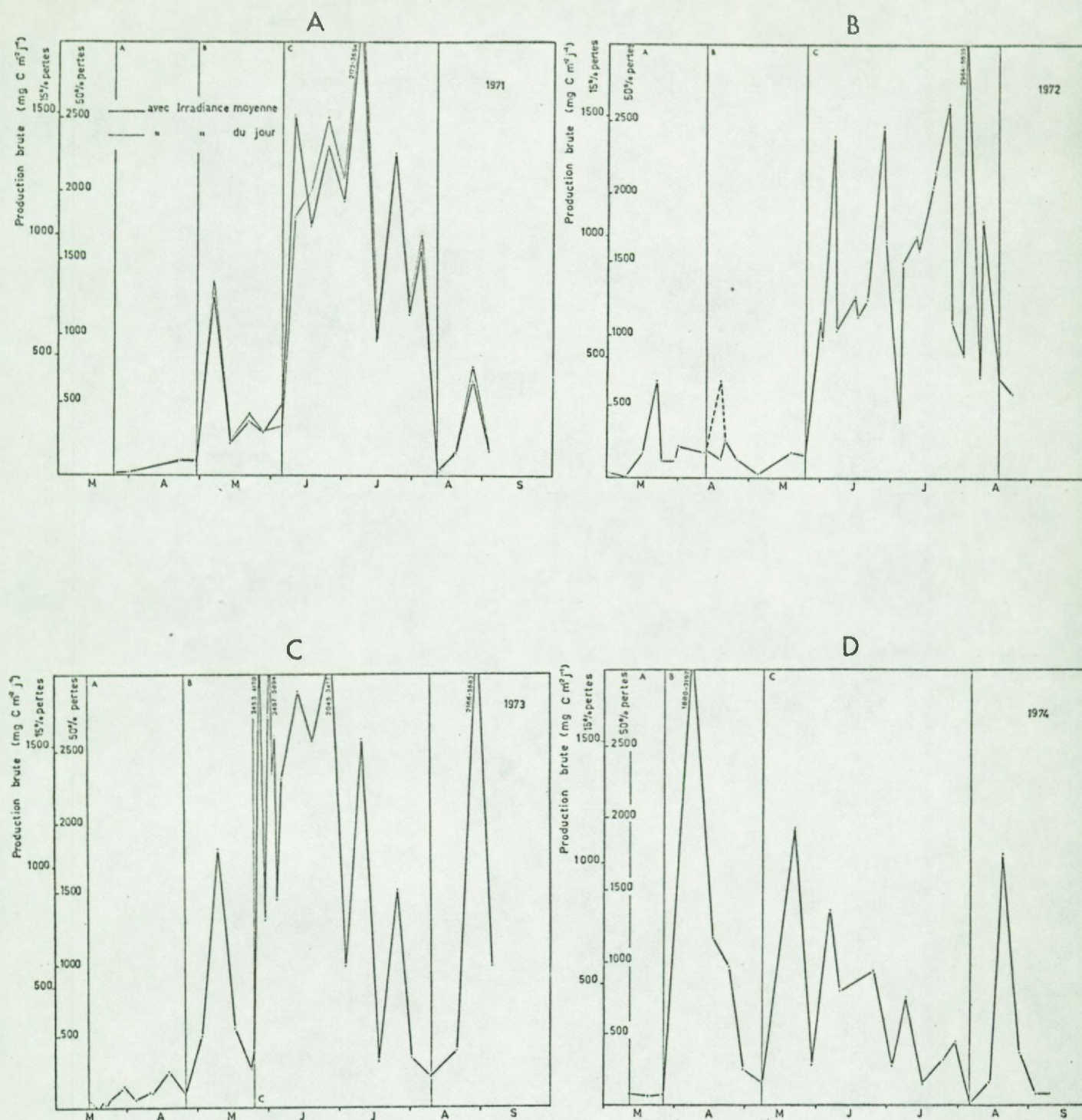


Fig. 18 A,B,C,D.

Evolution saisonnière de la production primaire brute intégrée (sur la profondeur et par jour) au Bassin, pour les années 1971 à 1974. Les deux échelles correspondent aux hypothèses extrêmes sur une erreur systématique attachée à la méthode classique de filtration.

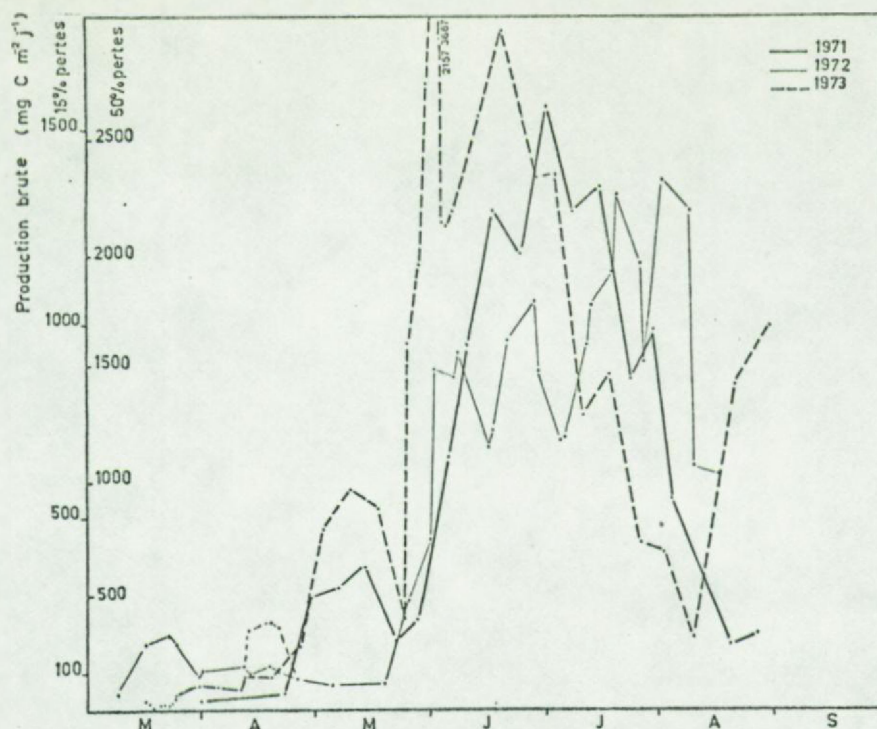


Fig.19. Evolution saisonnière de la production primaire brute intégrée pour 1971, 1972 et 1973. Lissage calculé avec moyenne flottante (3 points).

2.3. Extension à l'ensemble du Bassin

Les déterminations de biomasse ont révélé une hétérogénéité horizontale telle que la périphérie et plus particulièrement la périphérie sud (points 1, 4 et 5) soient plus riches.

La transparence de l'eau montre évidemment des variations de sens opposé - puisque la biomasse phytoplanctonique est une composante importante de la turbidité (voir § III.B.1.1.4) - de telle sorte que les différences de production journalière/m² sont atténuées. Elles persistent de façon significative comme le montre le tableau 18.

Un bilan aussi correct que possible devra tenir compte de ce fait. Il est cependant vrai que sa portée est limitée dans la mesure où la zone que représente le point 3 est très étendue.

3. Fixation anaplérotique

3.1. Nature de la fixation à l'obscurité et résultats expérimentaux

En pourcentage de la fixation à la lumière, les taux de fixation à l'obscurité observés dans la nature, varient normalement de 1 à 3 % en pleine mer pour une incubation de 4 heures (Steemann Nielsen, 1975). Dans les eaux côtières et/ou polluées, on a observé 20 % et plus de fixation à l'obscurité (Jones et al., 1958 in Strickland, 1966).

Mais, d'autre part, Morris et al. (1971) trouvent que dans les eaux oligotrophes, cette fois, il n'est également pas rare de mesurer des fixations à l'obscurité de 50 à 100 % ! Nous pensons cependant qu'il s'agit là d'un des artefacts résultant de la présence de molécules organiques marquées dans la solution radioactive de $^{14}\text{CO}_2$, dont une partie reste dans les membranes filtrantes.

Nous-même, avons observé au Bassin de Chasse, en Mer du Nord, des taux variant entre 1 % et 30 %, la fréquence la plus grande se situant à environ 3 % (fig. 20).

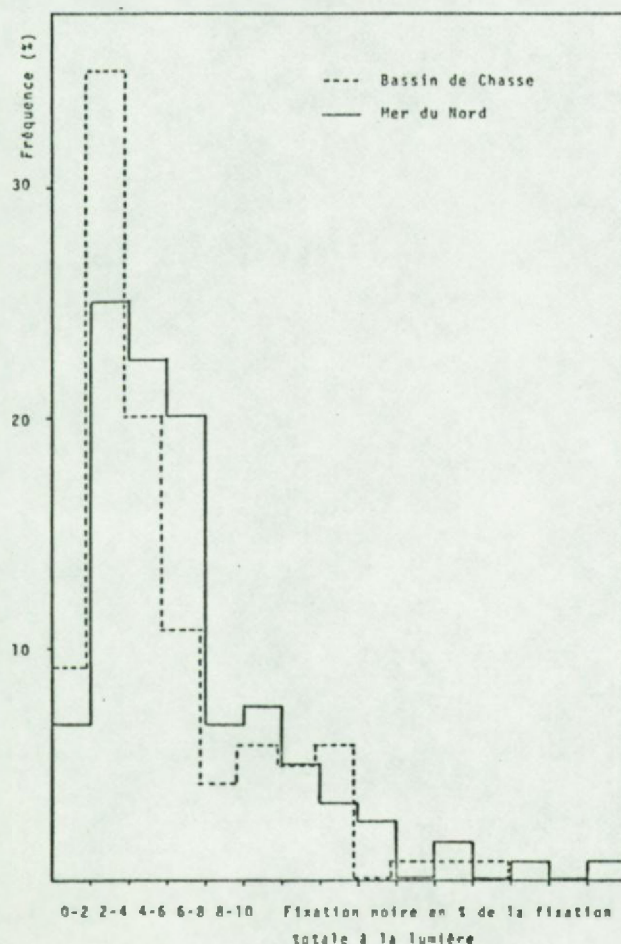


Fig.20. Distribution de fréquences du pourcentage d'assimilation de CO_2 à l'obscurité au Bassin de Chasse et en Mer du Nord.

Le phénomène est indubitablement un mécanisme biologique puisque l'adjonction d'une petite quantité de formol bloque toute fixation dans l'échantillon où seule une valeur de bruit de fond est encore mesurée.

Le mécanisme de fixation à l'obscurité est connu depuis quelques années. Il s'agit d'une réaction anaplérotique, inopérante à la lumière (Holm-Hansen, 1962), généralement une carboxylation de pyruvate ou de phosphoénolpyruvate (PEP) produisant de l'oxaloacétate (réaction de Wood-Werkman, voie Hatch-Slack) dans la mesure où des précurseurs d'oxaloacétate sont détournés du cycle de Krebs pour entrer dans des biosynthèses.

3.2. Rapports entre fixation anaplérotique et autres métabolismes

Romanenko (1964) étudiant les bactéries aquatiques, suppose un rapport constant entre la fixation de $^{14}\text{CO}_2$ à l'obscurité et l'assimilation hétérotrophe totale. Il trouve un chiffre de 6 % pour une série de cultures et d'échantillons naturels. Plus récemment, Overbeck et Daley (1972), tempèrent cette conclusion en attirant l'attention sur la variabilité du taux de fixation chez les bactéries (de 1 à 12 %). [Rem. Joiris (1977) trouve 3.5 % en moyenne pour le port d'Ostende]. Si ce rapport existe aussi chez le phytoplancton, on peut calculer que la respiration représentant quelques 10 % de la photosynthèse maximale (voir plus loin), la fixation à l'obscurité serait égale à ~0.5%. Ceci est confirmé par Holm-Hansen (in Lewin, 1962) qui cite une valeur de près de 1 % du maximum à la lumière comme fixation à l'obscurité. Brown, Fager et Gaffron (1949) in Steeman Nielsen, 1960) donnent la fixation à l'obscurité comme négligeable, par rapport à la fixation à la lumière optimale.

Dès lors, on pourrait attribuer aux hétérotrophes, les valeurs de fixation excédant ~ 0.5 % de la fixation à la lumière constatée dans un échantillon naturel.

3.3. Rôle des bactéries dans la fixation anaplérotique et la respiration globales

Remarquons d'abord que le zooplancton n'intervient pas dans les expériences décrites ici, car il est statistiquement absent des échantillons (50 ml) ou alors éliminé par une préfiltration. Par ailleurs, sa respiration globale est très faible, aux concentrations naturelles (voir § II.D.3.2.).

Une série de mesures ont été faites au Bassin de Chasse en 1973, où on a déterminé séparément, la fixation à la lumière, à l'obscurité et la radioactivité d'un échantillon incubé sans $^{14}\text{CO}_2$ (radioactivité naturelle de l'échantillon + bruit de fond + contaminations éventuelles (1) (tableau 19). On compare les valeurs de fixation nette à l'obscurité avec celles calculées pour le phytoplancton (0.5 % de p_{opt} brut). On constate que la part des bactéries dans le processus de fixation anaplérotique est largement dominante (~ 90 %) sauf quand la biomasse phytoplanctonique est exceptionnellement élevée.

Ces résultats sont donc en accord, dans la majorité des cas, avec l'hypothèse de Sorokin (1973), qui utilise la fixation de $^{14}\text{CO}_2$ à l'obscurité comme mesure directe du métabolisme bactérien dans les écosystèmes aquatiques (voir § II.F.). Pour compléter cette série, des mesures de consommation in situ d' O_2 (méthode de Winkler) ont également été faites (tableau 20). On a converti les chiffres de respiration globale à l'obscurité en $\text{mg C/m}^3/\text{h}$, en tenant compte d'un quotient $\text{O}_2/\text{CO}_2 = 1.25$. La respiration phytoplanctonique est déduite de la photosynthèse ($R = 10 \% p_{\text{max}}$).

On observe que les valeurs de respiration globale mesurées par la méthode de Winkler, sont - sauf exceptions - du même ordre de grandeur que les valeurs déduites des chiffres de fixation de CO_2 à l'obscurité. Cependant, on observe parfois des valeurs extrêmes de l'ordre de $100 \text{ mg C/m}^3/\text{h}$ ou plus, alors qu'on ne devrait pas s'attendre à plus de 30 mg. Nous pensons que ces chiffres exceptionnels de respiration sont dûs aux conditions expérimentales : la fixation ana-

(1) cette valeur est la même que celle qu'on obtient en empoisonnant un échantillon au formol, préalablement à une incubation avec du $^{14}\text{CO}_2$.

plérotique a été mesurée sur un temps court (2 h.) tandis que la respiration a été mesurée in situ avec une incubation plus longue (5 h.) qui permettrait éventuellement un développement bactérien intense sur les parois des flacons.

Vers une validation expérimentale de la part réduite du phytoplancton dans la fixation anaplérotique globale.

En Mer du Nord, la mesure séparée de la fixation à l'obscurité pour l'échantillon total (flagellates + diatomées) et l'échantillon préfiltré sur 45 μm (flagellates) fournit une occasion de mesure directe de la fixation anaplérotique par une fraction pure du phytoplancton. Le tableau 20 montre que - malgré une assez forte variabilité (nous sommes proches du back-ground) - il n'y a pas de tendance nette dans le sens d'une plus petite fixation dans l'échantillon "nanno". Autrement dit, les agents de fixation anaplérotique passent intégralement un réseau à maille de 45 microns de côté. On peut en conclure qu'aucune fixation mesurable n'est attribuable aux diatomées. Or, au mois d'août 1971, les diatomées ont atteint un développement unique en quatre années d'observation suivies (Mommerts, 1972), ce qui nous plaçait dans les meilleures conditions possibles pour ce test. Par extension, on déduit que le rôle du phytoplancton entier est très modeste par rapport à celui des bactéries. Ceci nous rapproche des conclusions déjà tirées pour le Bassin de Chasse en se servant de l'hypothèse d'une fixation de 0.5 % de la fixation à la lumière.

Cependant, les 10 % (ou plus) attribués au phytoplancton doivent encore être justifiés et explicités. La réponse est à rechercher dans les différences de métabolisme entre flagellates nanoplanctoniques et diatomées.

3.4. Conclusion

Le flux d'input par voie anaplérotique au niveau du phytoplancton est très faible comparé à celui de l'assimilation chlorophyllienne (en fait, négligeable au regard des erreurs de mesures et de calcul).

Les fixations à l'obscurité, parfois importantes qui ont été mesurées se rapportent essentiellement aux bactéries pélagiques, dans la grande majorité des cas.

La pratique courante de soustraire la valeur de fixation à l'obscurité de celle à la lumière, n'est pas encore entièrement justifiée, dans la mesure où ce mécanisme est inopérant à la lumière.

4. Hétérotrophie partielle

Il est maintenant généralement admis qu'il y a très peu d'autotrophes purs dans le phytoplancton (voir notamment Provasoli et al. (1957)). Il faut cependant distinguer entre l'utilisation de certains composés particuliers nécessaires au fonctionnement de la cellule, comme par exemple, la vitamine B 12 (auxotrophie) et la nutrition directe (hétérotrophie) sur des substances organiques particulières (phagotrophie) ou dissoutes. Ces deux derniers points retiennent notre attention puisqu'ils peuvent avoir une incidence sur les bilans massiques que nous entreprenons de dresser.

De nombreuses études qualitatives ont été faites et on sait que des algues planctoniques peuvent croître sur glucose, acetate, lactate, glycerol, etc...

Ainsi, Endo et al. (1974) ont isolé une chlorelle ayant un taux de croissance spécifique de 0.3 hr^{-1} en condition autotrophe, de 0.28 hr^{-1} en condition hétérotrophe et de 0.45 hr^{-1} en condition mixotrophe. Wheeler et al. (1974) ont démontré la capacité d'utiliser des amino-acides comme source d'azote pour 25 espèces, même aux concentrations naturelles, pour autant qu'il y ait eu carence azotée auparavant. Dans ces conditions, l'uptake atteindrait un niveau tel qu'un doublement cellulaire/10 jours serait assuré. Quoique significatif, cet apport reste faible. D'autre part, Sloan et Strickland (1966) ont montré sur 4 espèces phytoplanctoniques que le prélèvement hétérotrophe de matières carbonées représente moins que la fixation anaplérotique de CO_2 . Les études cinétiques d'uptake hétérotrophique

global (bactéries + phytoplancton)(Parsons et Strickland, 1962; Wright et Hobbie, 1965) démontrent l'existence d'un double mécanisme: à concentration de substrat faible, la cinétique de Michaëlis-Menten prévaut tandis qu'à concentration élevée, il y a diffusion. Dans la nature, les concentrations seraient de l'ordre de 5 à 10 mg/m³ (équivalent acétate ou glucose) si l'on en juge des paramètres cinétiques (concentration 10 fois inférieure à celle qui assure une vitesse d'uptake maximale). La diffusion n'opérerait qu'à partir d'une concentration encore une fois 10 fois supérieure, soit environ 1 g/m³. Il semblerait que l'hétérotrophie du phytoplancton soit surtout du type diffusion (quoique certains auteurs aient montré des exceptions pour le phytoplancton côtier, cf. Hellebust, 1970) et que l'uptake hétérotrophique des bactéries obéisse aux lois cinétiques. Ces dernières maintiendraient le niveau du substrat trop bas pour que la diffusion puisse opérer. Il n'y aurait donc guère d'hétérotrophie chez le phytoplancton. Le fait que 80 % de l'activité hétérotrophe passe au travers d'un filtre de 8 microns paraît en être une confirmation pour Williams (1970).

A cela, on peut rétorquer :

- 1°) qu'au Bassin de Chasse, beaucoup de nannoflagellates ont moins de 8 µm.
- 2°) qu'il est très possible que la matière organique dissoute atteigne des niveaux importants à certaines périodes et notamment au début de l'année. L'hétérotrophie partielle est vraisemblablement très réelle chez *Eutreptiella marina* qui prolifère à cette époque. Il en résulterait une sous-estimation de la production réelle si on ne se réfère qu'à l'assimilation autotrophe. Il en résulterait également une sous-estimation de l'assimilation azotée. Nous ne pouvons malheureusement pas quantifier ce processus de manière directe et indépendante, à l'heure actuelle.

5. Respiration et photorespiration

La relative pauvreté des études consacrées à la respiration du phytoplancton contraste avec la vague d'études descriptives de production primaire. Il paraît évident que l'engouement pour la méthode au $^{14}\text{CO}_2$ est responsable de cet état de choses.

Or, l'utilité des chiffres de production primaire dépend de la validité des hypothèses, explicites ou implicites, émises quant aux pertes respiratoires.

La découverte assez récente de la photorespiration élargit le problème, mais annonce également des solutions.

5.1. Respiration phytoplanctonique : revue du problème de l'estimation

Il n'y a pas de technique simple qui permette de mesurer directement la respiration du phytoplancton dans un échantillon comprenant également des bactéries, du zooplancton, des détritiques organiques, etc.

La méthode des flacons clairs et sombres (mesure de production et/ou de consommation d' O_2) permet de mesurer la respiration globale dans l'obscurité et la production nette de l'échantillon global à la lumière. La seule valeur se rapportant spécifiquement au phytoplancton dans une telle expérience est la valeur de production brute, calculée à partir des valeurs globales de production nette et de respiration. La supposition d'un taux égal de respiration tant à l'obscurité qu'à la lumière est cependant une hypothèse fort discutée.

D'autre part, la nature de la production phytoplanctonique (brute, nette ou entre les deux) mesurée par la technique d'incorporation de $^{14}\text{CO}_2$ a été controversée depuis les premières applications, précisément en raison de l'incertitude quant aux pertes respiratoires ou autres.

Steemann Nielsen a proposé d'utiliser les résultats d'expériences d'incorporation de $^{14}\text{CO}_2$ à différentes intensités lumineuses

pour calculer le taux de respiration du phytoplancton. Il tient cependant compte de ce que :

- 1°) le $^{14}\text{CO}_2$ incorporé par le phytoplancton n'est pas respiré ou perdu d'une manière significative dans les premières heures de l'incubation. Il s'ensuit que le CO_2 respiratoire recyclé dans le cycle de Calvin pendant l'incubation n'est pas radioactif.
- 2°) seulement quelques 60 % du CO_2 respiratoire sont réassimilés (Steemann Nielsen, 1955). (Rem. Ryther (1956) affirme que tout le CO_2 respiratoire est réassimilé).

De sorte qu'à partir du diagramme photosynthèse-lumière, obtenu expérimentalement, on pourrait extrapoler la courbe pour calculer la respiration (fig. 21). Steemann Nielsen et Hansen (1959) ont observé un rapport p_{max} brute/respiration généralement compris entre 5 et 15 (= de 6 à 20 %) pour le phytoplancton marin (fig. 22). Il s'ensuit notamment que dans une période de 24 heures, la respiration dans la couche euphotique représenterait à peu près 40 % de la photosynthèse totale (Yentsch, in Lawin, 1962).

Ces chiffres de respiration sont controversés. Plusieurs auteurs (Bunt, 1965; Gundersen et al., 1975; Moshkina, 1961) affirment que la respiration est plus importante que celle qui est déduite par extrapolation de la courbe photosynthèse-lumière. Ainsi, Gundersen et al. (1975) fait le bilan des activités hétérotrophes et autotrophes dans la colonne d'eau et calcule une respiration phytoplanctonique journalière valant 68 % de la production brute/m² (1).

D'autres travaux font état d'une diminution nocturne de la respiration de l'écosystème. On ne peut isoler la respiration phytoplanctonique de celle des autres organismes. Cependant, on peut

(1) Rem: dans un bilan, une sous-estimation de la photosynthèse (cas fréquent) conduit logiquement à une surestimation de la respiration.

observer que la respiration à l'obscurité est nettement plus importante après une période d'éclairement que juste avant (Verduin, 1957; Brackett et al. 1953; Odum et al. 1973). Certains auteurs travaillant sur cultures observent une faible respiration aux plus faibles illuminations (ex. Winokur (1948) : $R = 10\% p_{\max}$ à 6000 lux et $2 - 2.5\%$ à 700 lux; ou Hunding (1975), qui cite une respiration de 5% au lieu de 10% pour des cellules circulant en zone aphotique). Cette dernière référence s'accorde bien au calcul que nous avons fait pour la Mer du Nord (Mommaerts, 1977) où l'application d'un chiffre de respiration constant de $10\% p_{\max}$ conduit à une production nette/m²/jour nulle (hypothèse incompatible avec nos observations).

La clé du problème pourrait être la photorespiration, capable de doubler ou même de tripler le taux de respiration si certaines conditions (éclairage, teneur en O_2) sont réunies (Poskuta, 1968). Plusieurs auteurs ont démontré l'existence d'une photorespiration chez les algues phytoplanctoniques (Cheng et Colman, 1974; Paul et Volcani, 1974), qui utilisent la voie en " C_3 " pour leur synthèse.

D'autre part, Beyer et al. (1963) proposent un modèle analogue rendant compte du phénomène (analogue à la charge et à la décharge d'un condensateur) de respiration augmentant le jour avec l'accumulation des métabolites et diminuant la nuit avec leur consommation.

5.2. Résultats du Bassin de Chasse

La plupart des courbes photosynthèse-lumière (voir § III B.1.) qui sont extrapolables (c'est-à-dire qui comportent assez de points dans la pente initiale) tendent plutôt à passer dans

la région de l'origine et impliquent une valeur de respiration faible, plutôt compatible avec l'hypothèse de Steemann Nielsen (c'est-à-dire avec valeur à l'origine ne dépassant guère 10 % p_{\max}). L'erreur sur la mesure de transparence induit une variabilité qui empêche d'atteindre à une grande précision par cette méthode.

5.3. Conclusion

Nous ne disposons pas encore de tous les éléments qui permettraient d'estimer avec suffisamment de précision les pertes respiratoires journalières. Nous n'avons pas d'évidence suffisante pour contredire les chiffres de respiration avancés par Steemann Nielsen, bien que ceux-ci soient controversés. L'existence d'une fluctuation nycthémérale - éventuellement à mettre en rapport avec une photorespiration diurne qui se superposerait à la respiration - semble admise. C'est en nous basant - par hypothèse - sur une fluctuation qui attribue 10 % de p_{\max} le jour et 3 %, la nuit, que nous aboutissons à l'estimation d'une respiration journalière/m² valant 30 % de la production primaire brute.

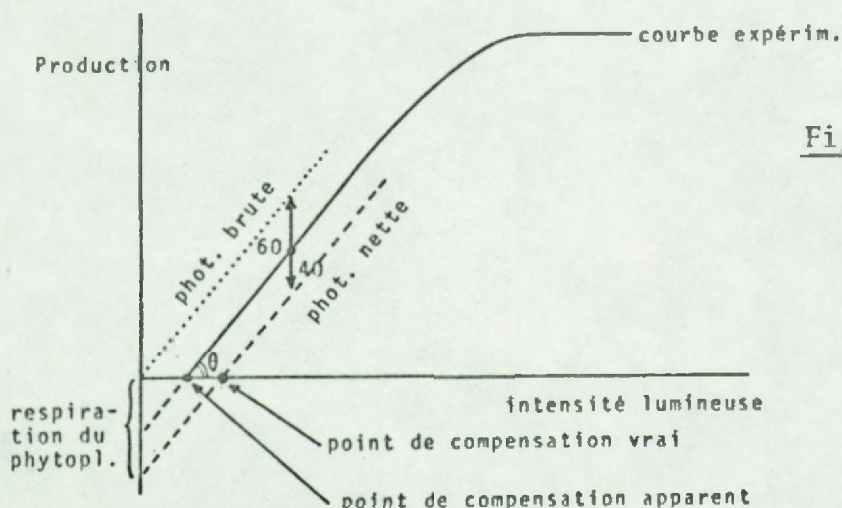


Fig.21. Relation production-lumière. Signification de la courbe expérimentale en regard des processus net et brut.

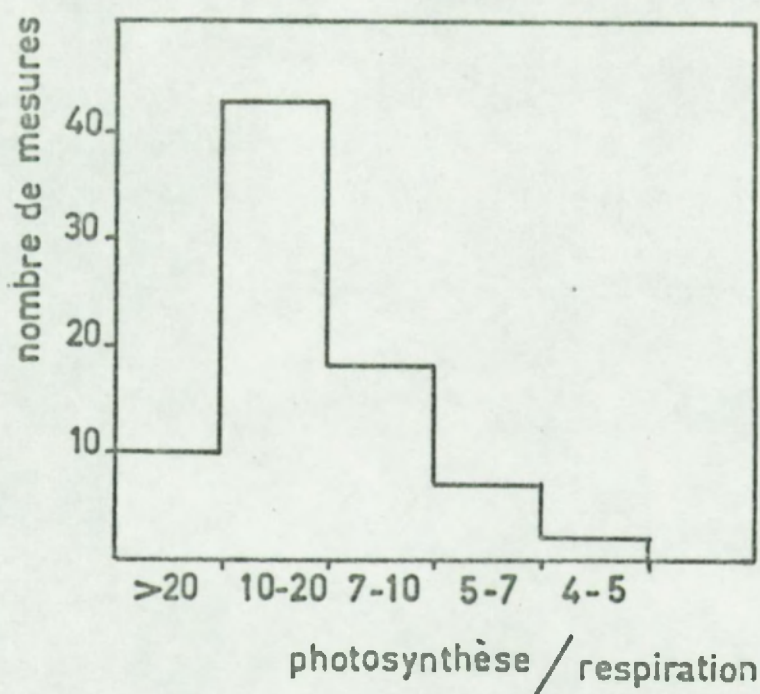


Fig.22. Distribution de fréquences du rapport photosynthèse en lumière optimale/respiration (repris de Yentsch, 1962.)

6. Excrétion (exsudation) de matière organique dissoute

Le problème de l'excrétion de matière organique dissoute est probablement le plus touffu qui soit, après celui de la respiration. Il lui est d'ailleurs probablement lié. En effet, l'acide glycolique

apparaît comme intermédiaire dans un cas et comme produit d'excrétion dans l'autre.

Ce problème est lui-même associé à celui de l'assimilation hétérotrophe dans les écosystèmes marins.

Il est connu, notamment depuis les travaux de Fogg (1952, 1971), que le phytoplancton est responsable de la libération d'une partie des composés organiques dissous que l'on trouve normalement dans l'eau. Parmi les diverses catégories de composés (carbohydrates, composés azotés, lipides et substances complexes (ex: acides humiques) existants, ceux qui sont libérés par le phytoplancton comprennent un peu d'acides aminés mais surtout des acides du type acide glycolique, du glycerol, des carbohydrates et polysaccharides (Fogg, 1966, Watt, 1966).

L'acide glycolique retient particulièrement l'attention. En effet, c'est la substance la plus abondamment trouvée (Fogg, Nalewajko et Watt, 1965), et pouvant représenter jusqu'à 92 % du total excrété (Watt, 1966). Sa concentration en mer varie en même temps que celle du phytoplancton, le maximum observé avoisinant 80 µg/l (Shah et Wright, 1976) dans le Gulf of Maine, U.S.A.

La nature du composé dominant (acide glycolique) et son abondance dans l'eau, parlent en faveur de l'hypothèse d'une excrétion. Il a cependant fallu faire la part d'erreurs méthodologiques graves, révélées par Arthur et Rigler (1967), Schindler et al. (1972) et telles que les premières estimations - fort généreuses - ont été fortement réduites depuis (voir méthodes).

Berman et Holm-Hansen (1974) citent 6 à 12 % du carbone assimilé qui sont excrétés dans les eaux eutrophes. Nous-mêmes avons déterminé des valeurs de cet ordre de grandeur dans le Fladen Ground en 1976, en utilisant une technique douce de filtration par gravité.

Par contre, le pourcentage varierait de 17 à 27 dans les eaux oligotrophes.

Ces chiffres recoupent à peu près ceux de Fogg (1974) :

- 1 % dans les eaux riches de l'antarctique
- 7 % dans les estuaires fertiles
- 21 % sur le plateau continental
- 44 % dans la mer des Sargasses
- 95 % dans les eaux superficielles de lacs oligotrophes

et ceux de Williams et Yentsch (1976) : de 0 à 23 % (mais la moyenne vaut 7%).

L'explication globale du mécanisme, proposée par Fogg est que la photosynthèse est obligatoirement déterminée par la lumière tandis que la croissance est limitée par les éléments nutritifs. Si les éléments nutritifs font défaut, le surplus de carbohydrates produits par la photosynthèse est, soit mis en réserve (amidon, lipides) soit évacué (excrétion). Ceci expliquerait le taux élevé d'excrétion en conditions oligotrophes.

La façon dont la limitation en nutriments induirait la photorespiration (ou du moins l'excrétion de l'acide glycolique plutôt que son oxydation et la synthèse d'acides aminés) nous est inconnue.

L'importance écologique des excrétions phytoplanctoniques est certainement multiple :

- 1) la matière organique dissoute (DOM) pourrait, en effet, être une source d'énergie pour les micro-organismes hétérotrophes. Cette hypothèse, formulée par Wright (1970) a été confirmée par Nalewajko et Lean (1972) et Tanaka, Nakanishi et Kadota (1974), ces derniers fournissant des paramètres cinétiques. Cependant, la part relative de la DOM excrétée dans le métabolisme hétérotrophe total, dépend fort des conditions locales. Signalons ici que l'excrétion de DOM et son assimilation (avec un temps de turn-over très bref) par les bactéries, sont à l'origine d'une erreur méthodologique dans les expériences d'incubation avec $^{14}\text{CO}_2$ (voir appendice méthodologique)
- 2) Des effets stimulants ou inhibiteurs, vis-à-vis du phytoplancton lui-même sont connus. Cet aspect est discuté dans la partie consacrée aux régulations, à propos du problème de la mortalité non due au grazing.

En conclusion , il nous faudrait disposer également d'un modèle d'excrétion - à la fois proportionnelle à la lumière et fonction du statut nutritionnel -.

Dans cette première partie, qui vise surtout à la construction d'un bilan annuel, nous retiendrons simplement le chiffre moyen de 7% d'excrétion, très vraisemblable pour un milieu eutrophe comme le Bassin de Chasse.

Si on admet l'explication proposée par Fogg (excrétion = trop-plein de carbohydrates), il n'y a pas d'équivalent azoté à l'excrétion du phytoplancton. Cette hypothèse paraît cependant surtout vraisemblable pour une situation oligotrophe.

7 Mortalité

7.1. Evidence d'une mortalité du phytoplancton

Qu'elle soit naturelle ou due à la prédation, la mortalité du phytoplancton est cause d'un flux de matière très important. Ce flux est mis en évidence en comparant les variations de biomasse observables et les productions nettes calculées. Les fig. 23 et 24 montrent les phénomènes respectivement à l'échelle nycthémérale (l'exemple du 29.5.73) et à l'échelle saisonnière (l'exemple de 1973).

Le cycle nycthéméral explique le cycle saisonnier : une très importante mortalité nocturne (généralement entre 18 et 24 h.) réduit chaque jour une quantité de biomasse analogue à la quantité produite pendant la journée. La fig. 23 permet de comparer les variations de biomasse (1) aux productions nettes mesurées.

A l'échelle saisonnière, on note que les variations de biomasse (accroissement net calculé comme dérivée de la courbe de biomasse) sont négligeables par rapport à la production nette : la quasi-

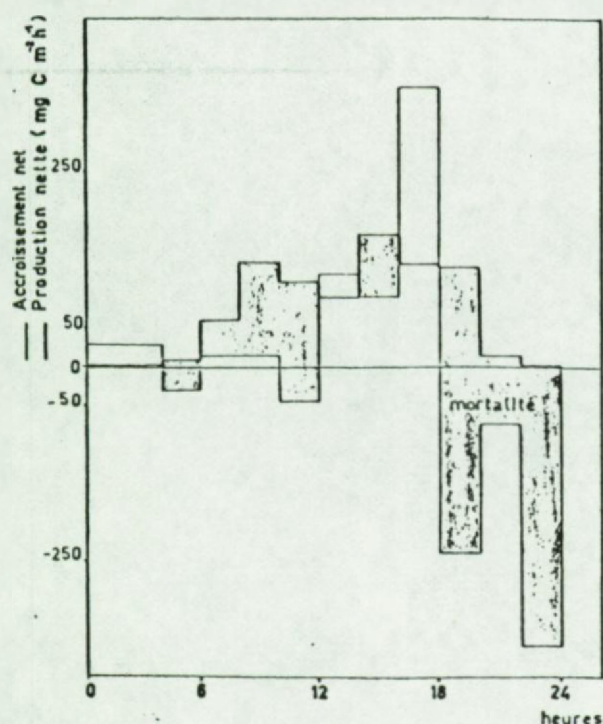


Fig.39. Variation nycthémérale de la production primaire nette et de l'accroissement net (selon la teneur en chlorophylle a). Déduction d'une mortalité phytoplanctonique.

(1) Ce graphique montre, par ailleurs, la difficulté qu'il y a à utiliser la teneur en chlorophylle a comme index de biomasse. En effet, le décalage existant entre assimilation et synthèse de chlorophylle (tableau 21) se traduit par un effet d'"importation" de biomasse, entre 14 et 18 h. (voir aussi §II.B.1.9.2.). La démonstration d'une mortalité en serait affaiblie, n'étaient-ce les diminutions de nombre de cellules et les apparitions de phaeophytine et de DOM.

totalité du flux de production nette alimente les compartiments consommateurs du système (fig. 24). En été, la biomasse ne variant guère, il y a stationnarité pendant un ou deux mois.

La mortalité du phytoplancton n'est que peu fréquemment réalisée ou discutée dans cette optique. Citons Banoub et Williams (1973) qui, dans le cas de la Manche, s'interrogent sur le sort du phytoplancton dont la production mesurée pendant la première moitié de l'année est de 100 g C/m^2 , mais dont l'accroissement net observable de biomasse n'atteint que 15 g C/m^2 .

En Mer du Nord également (fig. 25), la mortalité est importante sauf pendant une période relativement brève (bloom).

7.2. Mortalité "naturelle" (autolyse)

L'hypothèse d'une mortalité ayant d'autres causes que le grazing ou la disparition par sédimentation n'est généralement pas envisagée dans la littérature. Cependant les mortalités que nous calculons ne sont pas toujours en rapport avec l'activité du zooplancton (voir aussi Daro, 1974). Jassby et Goldman (1974) en font également l'observation et critiquent le "dogme régnant" de la mortalité par grazing.

Si l'existence d'une telle mortalité naturelle ressort surtout de bilans, une preuve plus directe peut être administrée à l'occasion d'observations de changements survenant in situ (modification du rapport cellules mortes/cellules vivantes, par ex. (Lund et al. 1963)).

Les facteurs possibles d'autolyse sont à ranger en deux catégories : 1) parasitisme par virus, bactéries ou champignons
2) stress physiologique, sénescence.

La deuxième catégorie est la plus vraisemblable dans notre cas à variations nycthémérales. Nous devons probablement chercher dans la direction de l'effet toxique des excréments ou de l'effet de l'autorespiration.

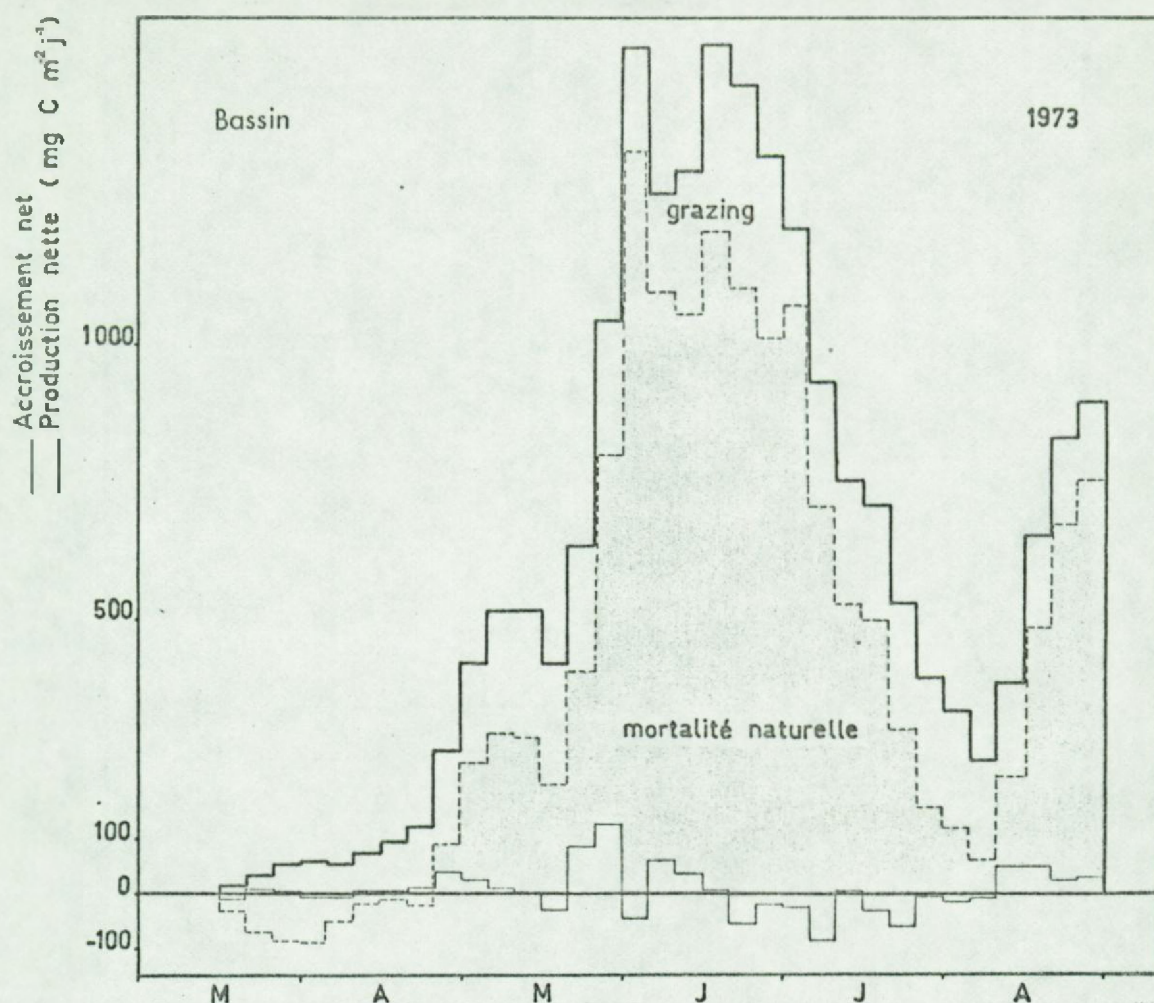


Fig.24. Variation saisonnière de la production primaire nette et de l'accroissement net (selon teneur en chlorophylle a). Déduction d'une mortalité phytoplanktonique. La part due au grazing étant estimée par ailleurs, on calcule une mortalité naturelle.

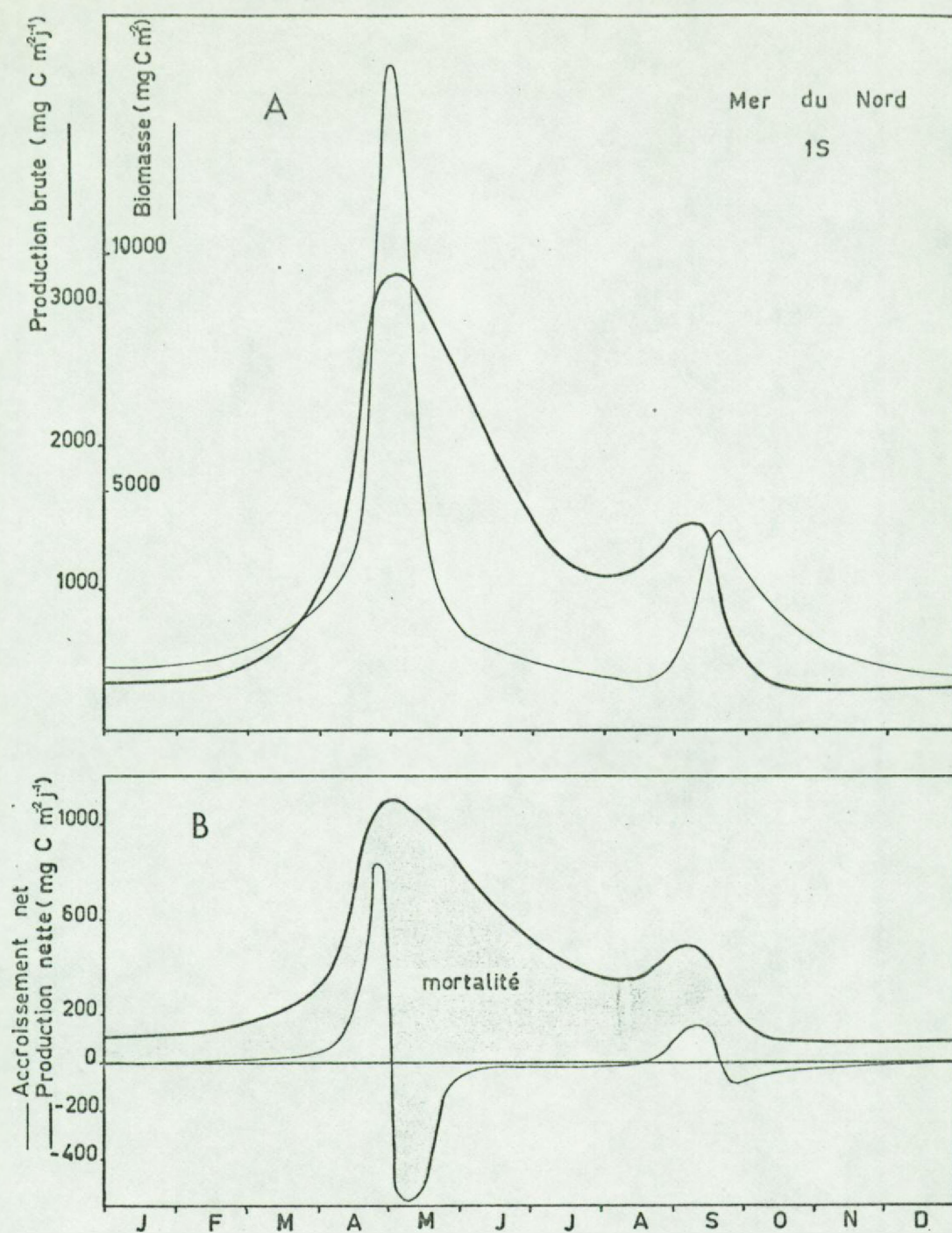


Fig.25.

A. Evolution saisonnière de la biomasse phytoplanctonique (Lancelot, 1977) et de la production primaire nette.

B. Evolution saisonnière de l'accroissement net et de la production nette. Déduction d'une mortalité phytoplanctonique.

Enfin, comme l'excrétion semble plus réduite qu'on ne le pensait, on voit comment l'autolyse du phytoplancton peut s'y substituer dans les bilans (qui impliquent un flux important de DOM entre phytoplancton et bactéries pélagiques).

7.3. Mortalité par grazing

La quantification globale (basée sur les nombres et les biomasses des individus) du grazing est tentée au § II.D., de sorte qu'on a pu faire la part probable de la mortalité par grazing dans la mortalité totale (fig. 24) au Bassin de Chasse. Cette part est d'environ 25 %. Elle a été calculée en tenant compte du fait que le grazing ne représente qu'une fraction (ici, estimée à 50 %) de l'ingestion.

A l'heure actuelle, plusieurs travaux sont en cours au Lab. Ekologie en Syst., pour mesurer expérimentalement le grazing sur le phytoplancton. Deux types d'expériences sont en cours :

- 1) expériences où l'on compare des variations de biomasse phytoplanctonique dans un volume d'eau débarrassé de zooplancton et dans un volume avec zooplancton.
- 2) cinétiques d'incorporation de $^{14}\text{CO}_2$ en présence ou absence de zooplancton.

7.3.1. Etude théorique des changements de biomasse phytoplanctonique dans des expériences de grazing.

Dans les expériences du premier type, on tente de déduire le grazing des grandeurs B_0 : biomasse initiale

B_t^{Z+P} : biomasse finale dans l'expérience avec zooplancton

B_t^P : biomasse finale dans le témoin avec phytoplancton seul.

Les modalités de l'expérience peuvent notamment varier par :

- a) la durée de l'expérience
- b) le moment de l'expérience (jour ou nuit)
- c) les concentrations (zooplancton en concentration naturelle ou plus concentré)

d) le paramètre qui sera utilisé pour la mesure de biomasse phyto-planctonique : on a essayé successivement :

- chlorophylle a
- comptage des cellules (Utermöhl)
- production potentielle
- comptages au Coulter-counter

C'est cette dernière méthode qui est à l'étude actuellement (Cromboom, comm. pers.)

Les traitements théoriques peuvent varier. Cet aspect de la question est généralement fort négligé dans la littérature ou même absent. On n'imagine, par exemple, généralement pas que le phyto-plancton puisse croître dans le temps de l'expérience.

Distinguons :

1°) expériences sans témoin :

Formule utilisée : $g = (B_t^{Z+P} - B_0)/t$

avec g = grazing par unité de temps (ex: mg C/m³/h)

On suppose implicitement que le phytoplancton ne croît pas et que la ration alimentaire du zooplancton est constante :

(Equation différentielle implicite : $\frac{dB}{dt} = -g$)

2°) expériences avec témoin :

1er cas :

Formule utilisée : $g = (B_t^P - B_t^{Z+P})/t$

On suppose implicitement qu'il y a une croissance linéaire du phytoplancton et que la ration alimentaire du zooplancton est constante :

(Equation différentielle implicite : $\frac{dB}{dt} = a - g$)

2ème cas :

On peut plutôt considérer que la croissance du phytoplancton est exponentielle et la ration alimentaire constante :

$$\frac{dB}{dt} = k B^{Z+P} - g$$

où k = taux de croissance déduit de $B_t^P = B_0 e^{kt}$

qui se résout en :

$$B^{Z+P} = ((kB_0 - g)e^{kt} + g)/k$$

d'où :

$$g = \frac{k(B_0 e^{kt} - B^{Z+P})}{e^{kt} - 1}$$

3ème cas :

On sait que la ration alimentaire est constante si la quantité de phytoplancton est suffisante (= saturante), mais on peut envisager le cas inverse où le phytoplancton est limitant : beaucoup de modèles (voir partie "régulations") prévoient une liaison entre grazing et biomasse phytoplanctonique à ces faibles concentrations. On pourrait alors écrire :

$$\frac{dB}{dt} = (k - m)B^{Z+P}$$

où m = taux de mortalité par grazing
et on peut sortir m du couple d'équations :

$$B_t^P = B_0 e^{kt}$$

$$B_t^{Z+P} = B_0 e^{(k-m)t}$$

$$d'où m = (\ln B_t^P - \ln B_t^{Z+P})/t$$

$$\text{et } g_t = mB_t$$

4ème cas

On peut enfin envisager une équation valable pour toutes les situations. On suppose que m obéit à une loi du type (hyperbole de Michaëlis-Menten)

$$m = \frac{a B}{b + B}$$

de sorte que :

$$\begin{aligned} \frac{dB}{dt} &= kB - \frac{a B^2}{b + B} \\ &= \frac{kbB + (k - a)B^2}{b + B} \end{aligned}$$

On peut démontrer que la solution de :

$$\int_0^t \frac{(b + B) dB}{kbB + (k - a) B^2} = \int_0^t dt$$

est :

$$\left(\left\{ \frac{1}{2(k-a)} \ln \left((k-a)B^2 + kbB \right) \right\} + \left\{ \left(\frac{1}{k} - \frac{1}{2(k-a)} \right) \ln \left(\frac{B}{(k-a)B + kb} \right) \right\} \right)_{B_0}^{B_t} = (t)_0^t$$

qui se simplifie en :

$$\left(\frac{1}{k} \left(\ln B + \frac{a}{k-a} \ln \left((k-a)B + kb \right) \right) \right)_{B_0}^{B_t} = (t)_0^t$$

et

$$B_t \left((k-a)B_t + kb \right)^{\frac{a}{k-a}} = e^{kt} \cdot B_0 \left((k-a)B_0 + kb \right)^{\frac{a}{k-a}}$$

soit un problème du type : $y(ay + b)^n = f(x)$, difficile à résoudre.

5ème cas

Bien que le cadre théorique paraisse être en place, des résultats expérimentaux probants nous font encore défaut, dès qu'il s'agit du Bassin de Chasse et de concentrations naturelles. De longues séries d'expériences ont avorté parce que la croissance du phyto-plancton était stimulée en présence de zooplancton, de sorte que :

$$B_t^{Z+P} > B_t^P$$

Cela tient probablement à l'effet des excréments azotés du zooplancton sur la croissance du phytoplancton. Cet effet se manifeste si les incubations sont longues (12 heures). Mais il faut des temps longs si on veut détecter des variations de biomasse.

On peut remédier à cet effet, si on ménage une homogénéisation des concentrations chimiques en permettant une diffusion du compartiment (Z + P) vers le compartiment (P). Nous recherchons des techniques permettant une diffusion suffisamment rapide ou des analyses de particules suffisamment sensibles que pour diminuer considérablement les temps d'incubation.

Nous n'avons pas fait de traitement mathématique de ce problème. Un modèle numérique de simulation semblerait d'ailleurs plus approprié à ce niveau de complexité.

7.3.2. Cinétiques d'incorporation de $^{14}\text{CO}_2$.

Ces expériences, en pouvant être de courte durée, nous mettent à l'abri des effets de stimulation sélective qui sont l'inconvénient principal du type d'expérience précédent. On peut aussi négliger la croissance phytoplanctonique normale et la liaison du grazing à la biomasse.

On peut suivre :

- a) les effets de la mortalité du phytoplancton en surveillant comment progresse le marquage radioactif du phytoplancton au cours du temps.
- b) l'incorporation de matériau radioactif dans le zooplancton (ce qui revient à étudier l'élément complémentaire dans la même expérience de grazing). Ce dernier type d'expérience est à l'étude pour l'instant (Daro, comm. person.). Il est plus orienté vers le problème de l'alimentation du zooplancton et le sort immédiat du matériau ingéré (ex: les pertes par excréation ou évacuation de faecal pellets). Ces problèmes particuliers font que le premier type d'expérience convient mieux quand il s'agit de mesurer la mortalité du phytoplancton.

7.3.2.1. Traitement théorique de l'effet du grazing sur le marquage du phytoplancton :

Dans l'expérience sans zooplancton, l'activité spécifique du phytoplancton augmente linéairement en fonction du temps :

$$a^P = \frac{cpm^P}{B^P} = r^P t$$

où : a^P = activité spécifique du phytoplancton

cpm^P = radioactivité du phytoplancton

B^P = biomasse du phytoplancton

r^P = taux de marquage ($= k \times a^E$ = productivité x activité spécifique de l'eau)

t = temps

$$d'où : cpm^P = r^P B^P t$$

En ce qui concerne le zooplancton, on a de manière analogue :

$$a^Z = \frac{cpm^Z}{B^Z} = r^Z t$$

$$d'où : cpm^Z = r^Z B^Z t$$

ou, en remplaçant r^Z par ($g \times a^P$ = grazing spécifique x activité spécifique du phytoplancton) :

$$cpm^Z = g B^Z a^P t$$

$$cpm^Z = G a^P t$$

Pour connaître l'évolution du marquage du phytoplancton et du zooplancton dans l'expérience de grazing avec $^{14}CO_2$ dans l'eau, il suffit de différencier et d'intégrer :

1) le marquage du phytoplancton en présence de zooplancton vaut :

$$\begin{aligned} \frac{d \ cpm^P}{dt} &= r^P B^P - G a^P \\ &= r^P B^P - G r^P t \end{aligned}$$

dont la solution est :

$$\begin{aligned} \text{cpm}^P_Z &= r^P B^P t - \frac{G r^P t^2}{2} \\ &= \text{cpm}^P - \frac{G r^P t^2}{2} \end{aligned}$$

d'où :

$$G = (\text{cpm}^P - \text{cpm}^P_Z) \frac{2}{r^P t^2}$$

qu'on peut encore convertir en :

$$G = (p^P - p^P_Z) \frac{1}{k} \cdot \frac{2}{t^2}$$

où
 p = production
 k = productivité

2) le marquage du zooplancton est :

$$\frac{d \text{cpm}^Z}{dt} = G r^P t$$

et

$$\text{cpm}^Z = \frac{G r^P t^2}{2}$$

d'où on peut également tirer G :

$$G = \text{cpm}^Z \frac{2}{r^P t^2}$$

7.3.2.2. Quelques résultats expérimentaux (1)

En 1971, nous avons régulièrement traité les échantillons hebdomadaires de manière à obtenir une fraction ne contenant que le phytoplancton plus petit que $50 \mu\text{m}$ (le nanoplancton) que l'on compare avec l'échantillon complet qui contient du zooplancton et rarement du microplancton en plus.

Ces échantillons et fractions ont été incubés en présence de $^{14}\text{CO}_2$, de sorte que les valeurs p_t^P et p_t^Z soient connues.

(1) antérieurs aux travaux actuels de Dero et fondés uniquement sur l'observation du phytoplancton.

La biomasse B est connue par les déterminations de chlorophylle a.

Les résultats de grazing en $\text{mg C/m}^3/\text{h}$ figurent au tableau 22. Il est intéressant de comparer ces chiffres aux données directes que l'on a sur le zooplancton.

- On observe :
- 1) qu'une différence significative est obtenue dans une expérience n'incluant ni filtration ni microplancton. La méthode semble donc correcte.
 - 2) Il faut être prudent dans l'interprétation de la différence puisque théoriquement, l'échantillon total peut contenir du microplancton sur lequel peut d'ailleurs aussi s'exercer du grazing. Cependant, dans la pratique, le microplancton est absent sauf en début d'année, ce qui est en accord avec les observations de différences positives à cette époque.
 - 3) Les effets de grazing se manifestent très nettement au moment de l'apparition printanière du méroplancton et des copépodes (cependant, par la suite, d'autres apparitions n'ont plus eu cet effet ou bien une mortalité est mesurée sans que le zooplancton soit abondant).
 - 4) Les chiffres de grazing calculés par notre méthode sont plus élevés que ceux déduits par divers calculs pour le zooplancton.

Les ordres de grandeur sont toutefois comparables, ainsi qu'il ressort du tableau 23.

Nous concluerons en disant qu'il nous paraît exister là un champ expérimental intéressant mais encore incomplètement débroussaillé : on ne peut dire quelle est la meilleure des deux approches dans l'état actuel de nos travaux.

8. Image partielle du système : le compartiment phytoplancton et les flux qui le traversent

Le tableau 24 résume l'information synthétique que nous avons des différents flux (valeurs moyennes) aux diverses périodes de végétation du Bassin de Chasse. Le découpage en périodes s'est fait selon les critères exposés au § II.B.1.

On a regroupé les périodes B et C pour calculer les flux journaliers moyens qui seront pris en considération dans un essai de bilan global. La période A est provisoirement exclue de ce bilan, en raison de difficultés discutées au § II.H.2.1.2.1..

De sorte qu'on retiendra comme typiques les valeurs suivantes (hypothèse d'une perte de 50 % à la filtration; voir aussi méthodes)

production brute :	1243 mg C/m ² /jour
respiration :	373 mg C/m ² /jour
excrétion :	87 mg C/m ² /jour
production nette :	783 mg C/m ² /jour
(sensu lato)	

La production nette se répartit en croissance, mortalité "naturelle" et mortalité par prédation (les pertes par sédimentation ou advection sont considérées comme négligeables). En bilan, la production nette équivaut à la mortalité totale. Bien que ce problème n'ait pas été discuté de manière approfondie, il ressort de la fig. 24 et du § II.D. que 22 % sont pris par grazing (169 mg C/m²/j) et 78 % disparaissent en mortalité "naturelle" (soit 614 mg C/m²/j). La discussion de ces problèmes se fait plus particulièrement à l'occasion du bilan global (§ II.H.).

II C. Phytobenthos

et flux associés

1. INTRODUCTION

Le phytobenthos du Bassin de Chasse est très mal connu, surtout du point de vue quantitatif et du point de vue des flux, qui nous intéressent cependant plus particulièrement. Cela tient aux difficultés pratiques d'échantillonnage et de mesures in situ sur une communauté à distribution hétérogène

Nous reconnaissons trois catégories de phytobenthos :

- 1°) Une végétation algale macrophytique où *Ulva lactuca* est de très loin la population dominante. Dans une étude plus ancienne van der Ben (comm. pers.) a également inventorié plusieurs autres espèces.
- 2°) Une végétation algale microphytique où dominent les Bacillariophycées. Somers (1972) en a fait l'inventaire minutieux mais n'a pas abordé le point de vue quantitatif. Il note également une diminution du nombre d'espèces depuis le travail de Leloup et Van Meel (1965).
- 3°) Un périphyton limité aux berges et aux pieux fichés en divers endroits du Bassin et dont l'importance quantitative est limitée. On note la dominance d'*Enteromorpha* Sp. près de la surface. Des Rhodophycées sont aussi présentes. Les Bacillariophycées abondent également dans ce microcosme où les balanes et les polydores constituent la faune dominante.

2. LA POPULATION A ULVA LACTUCA.

2.1. Biomasse

De 1971 à 1976, époque des observations suivies, la quantité d'Ulves n'a cessé de s'accroître d'année en année, témoignant une évolution inquiétante du Bassin qui, à notre avis, résulte d'une

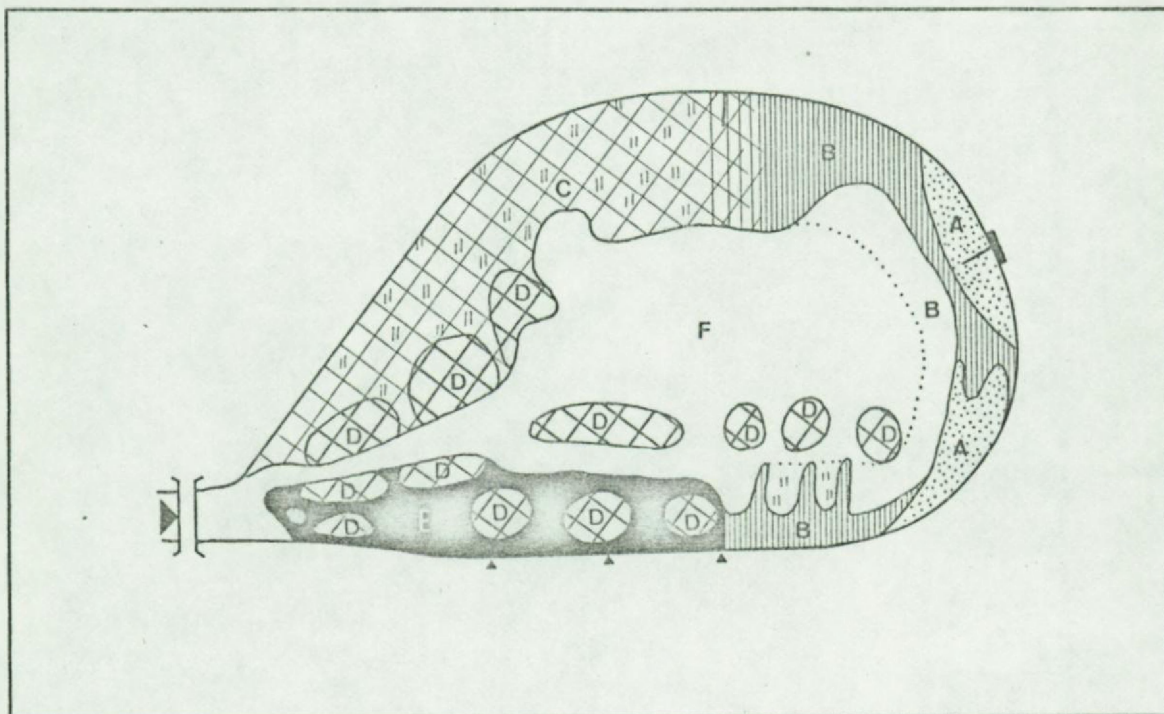


Fig.26. Carte de répartition des Ulves et du sédiment lors de l'assec (mars 1973)

- A : zone sableuse nue (arénicoles)
- B : zone à Ulves en peuplement dense
- C : zone à Ulves en peuplement lâche
- D : sédiment clair riche en coquillages
- D : sédiment clair riche en coquillages mais sans Ulves
- E : zone vaseuse (sédiment fin et foncé)
- F : zone recouverte d'eau en permanence

mauvaise gestion du biotope, car ignorante ou peu soucieuse des réalités écologiques.

Dès 1975, au moins la moitié de la production huîtreière est étouffée par les ulves, ce qui indique un accroissement catastrophique.

En 1973, lors de l'assec précédant la mise sous eau, nous avons dressé la carte de répartition des ulves (fig.26). La zone la plus riche était située à l'endroit marqué d'une croix sur la carte. On y trouvait les abondances suivantes (qui ne sont que des indications basées sur chaque fois la récolte d'un quadrat de 2500 cm²) en zone de recouvrement homogène :

- 11.4.73 1200 g poids frais essoré /m² (307 g sec)
thalles brunâtres et coriaces
- 24.5.73 1200 g poids frais essoré /m² (131 g sec)
thalles portant environ 50 % de croissance récente
(thalle fin et vert clair)
- 19.6.73 3400 g poids frais essoré /m² (722 g sec)
thalles portant environ 50 % de croissance récente.
Apparition de découpes dans les thalles, signe de grazing.
- 3.7.73 2100 g poids frais essoré /m² (393 g sec)
thalles portant environ 50 % de croissance récente et dentelés.
- 25.7.73 Les ulves se détachent du fond. Elle sont très grandes et de croissance récente.

Par la suite, au mois d'août, les ulves se détachent massivement du fond et vont pourrir là où le vent les pousse. Une partie des thalles reste fixée au fond et passe l'hiver et les assecs.

Ainsi se trouve résumé grossièrement le cycle des ulves au Bassin de Chasse. On note que la croissance débute effectivement en mai et que le grazing est effectif un mois plus tard.

La conversion en biomasse carbonée moyenne/m² se fonde sur ces estimations. Nous basant sur l'évolution observée, on en conclut à une biomasse moyenne de 1750 g de poids frais essoré/m² dans la zone échantillonnée (près du bord), soit 330 g poids sec (~130 g C/m²). Cette zone fait partie d'un gradient allant de la berge à près de 200 mètres vers le centre du Bassin, de sorte que la biomasse carbonée/m² dans cette zone annulaire serait de 25 g C en moyenne. Pour le bassin entier, ce chiffre tomberait à 12 g C/m², ce qui n'est, bien entendu, qu'un ordre de grandeur.

2.2. Production primaire

Deux méthodes s'offrent à nous :

- 1) si on admet que les pertes par grazing sont négligeables (elles le sont dans la première période de croissance) ainsi que celles par excrétion, l'augmentation de biomasse par unité de temps est une mesure de la production nette.
- 2) des expériences in situ, utilisant des cloches en plexi-glass noires et blanches, ont été tentées pour mesurer les échanges gazeux d'oxygène dûs à la photosynthèse des ulves.

2.2.1. Accroissement net déduit des variations de biomasse

Pour une augmentation de biomasse de 100 à 500 g poids sec/m² dans la zone dense (soit 3.57 à 17.8g C/m² moyen) observée en 60 jours on calcule un taux de production nette de 0.0268 j⁻¹ si on prend l'hypothèse d'une croissance exponentielle. Le chiffre de production varierait donc de 95 à 476 mg C/m² jour.

2.2.2. Détermination in situ de la production primaire brute des ulves + microphytes benthiques inclus dans les enceintes expérimentales.

Nous possédons des déterminations de production brute pour trois dates (voir méthodes).

Les chiffres, convertis en mg C/m², sont :

19.6.73 (de 13h.45 à 19h.30): 500 mg C/m² x ~ 2 = 1000 mg C/m²/jour
 3.7.73 (de 15h.15 à 19h.15): 571 mg C/m² x ~ 3 = 1700 mg C/m²/jour
 25.7.73 (de 13h.15 à 19h.15): 1330 mg C/m² x ~ 2 = 2700 mg C/m²/jour

Ils ne sont, bien entendu, qu'indicatifs au même titre que les déterminations de biomasse.

Si nous considérons $1500 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ comme un chiffre moyen dans la zone dense et pendant les 2 mois de croissance intense, la contribution des Ulva + microphytes par m^2 moyen du Bassin, serait de $133 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$.

Ce chiffre, bien que brut, est déjà 2 fois plus petit que l'accroissement net déterminé au paragraphe précédent. Si on en déduit respiration et excrétion, il est 5 fois trop petit.

3. LA COMMUNAUTE A BACILLARIOPHYCEES BENTHIQUES

Contrairement à une première impression (Podamo, 1976), les diatomées sont nombreuses partout et notamment dans la zone centrale dégagée d'Ulves. Les mesures de production primaire in situ (qui pouvaient prétendre les inclure dans la zone du bord) ne tiennent pas du tout compte de cette zone centrale.

Le 26.2.76, on a observé au point 3, une population très dominante de *Navicula peregrina* (Ehr.) Kütz. Les chiffres étaient de 5×10^9 cellules/m² de sédiment, soit (en tenant compte d'un volume cellulaire moyen de $1875 \mu^3$ et appliquant la formule de Mullin et al. (1966)), une biomasse de 870 mg C/m². Cette population est probablement concentrée dans le premier centimètre de sédiment, puisque cette couche a des propriétés très différentes de la couche sous-jacente.

Une mesure de production primaire a été faite à la même date en utilisant des fractions resuspendues dans de l'eau du Bassin et incubées à différentes profondeurs pour étudier la relation photosynthèse-lumière (voir méthodes).

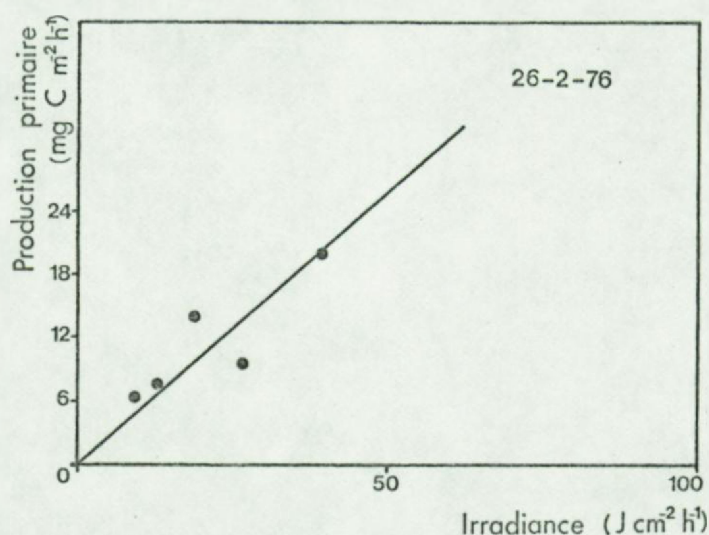


Fig.27. Relation photosynthèse-lumière pour la communauté à Bacillariophycées benthiques dominantes au Bassin.

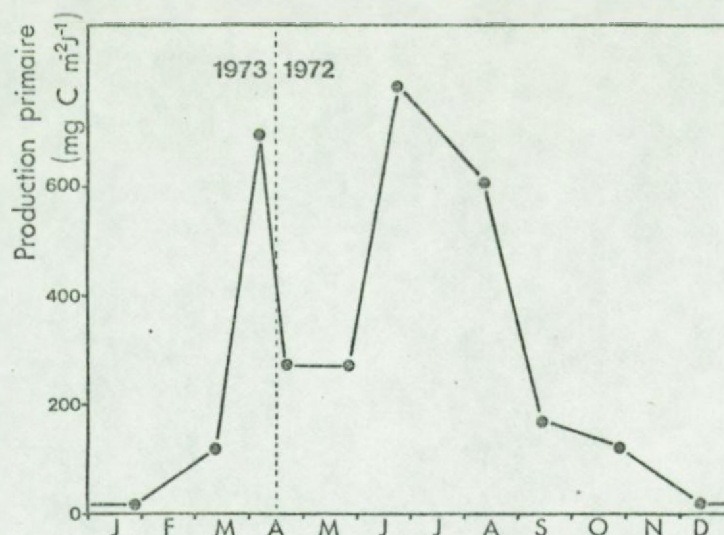


Fig.28. Evolution saisonnière de la production de la microflore benthique dans le Waddenzee (repris de Cadée et Hegeman, 1974).

Selon une approche qui sera détaillée pour le phytoplancton dans la partie "régulation", on a établi une relation (fig. 27) permettant l'extrapolation à la journée ou à l'année, si les caractéristiques physiologiques sont suffisamment constantes. Pour l'expérience du 26.2.76, on calcule ainsi une production de $30 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$. C'est un ordre de grandeur parfaitement compatible avec les chiffres publiés par Cadée et Hegeman (1974) pour la Waddenzee, biotope présentant suffisamment d'analogies avec le Bassin de Chasse. L'étude de Cadée et Hegeman (fig. 28) montre en plus, que les chiffres estivaux peuvent atteindre jusqu'à $800 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ et que $200 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ semblent être une estimation minimale de chiffre annuel moyen. Matheke et Horner (1974) arrivent également à la conclusion que les algues microbenthiques contribuent de manière importante à la production primaire et citent des études récentes où ce fait est reconnu.

Nous admettons donc qu'il y a une lacune importante dans notre étude de production primaire. Nous avançons, comme ordre de grandeur probable, un chiffre de production moyen de $200 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$.

4. GLOBALISATION ET ESTIMATION DES AUTRES FLUX

Pour conclure ce chapitre, nous pouvons globaliser la contribution du phytobenthos à la production primaire du Bassin de Chasse. Si nous considérons qu'un tiers de la superficie est recouverte d'ulves et que les deux autres tiers sont livrés aux diatomées, on calcule que la production brute journalière moyenne par m^2 moyen, pourrait avoisiner $500 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$.

Cette estimation pêcherait plutôt par défaut que par excès.

Nous pensons que la respiration est proportionnellement plus grande que pour le phytoplancton puisque le phytobenthos est plus proche de la profondeur de compensation. Elle serait donc comprise entre 30 et 100 % de la production brute.

Quant à l'excrétion, nous maintenons le chiffre de 7% qui avait déjà été choisi pour le phytoplancton (chiffre assez cohérent avec ceux de Kleiber (1975)).

II D. Zooplancton

et flux associés

1. NATURE ET CYCLE SAISONNIER DES POPULATIONS ZOOPLANCTONIQUES

Les populations zooplanctoniques du Bassin de Chasse sont étudiées de longue date. Citons Leloup et Miller (1940), Leloup et Polk (1962, 1963, 1967), Polk (1963, 1965, 1966), Daro (1973, 1974), Daro et Soroa Bofill (1972), Podamo (1974, 1976), Hauspie (1970), Van den Daele (1972), Palmer (1975).

L'image qui se dégage (Daro, 1974) est celle d'une communauté où quatre espèces essentiellement herbivores, représentent 90% de la biomasse totale du zooplancton (1).

Ce sont : 2 copépodes calanoïdes : *Eurytemora americana* (Williams)
Acartia bifilosa (Giesbrecht)
2 espèces méroplanctoniques : *Polydora ciliata* (Johnston)
Crepidula fornicata (L.)

Eurytemora apparaît à la fin d'avril et se maintient jusqu'à fin juin, après quoi, il est remplacé par *Acartia* qui se maintient jusqu'à la fin d'août.

(1) Le microzooplancton à ciliés et flagellates hétérotrophes est très peu abondant (évidence lors des comptages par la méthode d'Utermöhl), sauf dans les tout premiers jours après la fermeture des écluses (lorsque la matière organique dissoute est abondante) où on note la présence de *Oxyrrhis* sp. (gymnodinien) et d'un gros cilié détritivore conique (probablement *Strombidium* sp.)

Les larves de *Polydora* apparaissent à 3 ou 4 reprises (générations successives) tandis que celle de *Crepidula* se voient en mai ou juin. Les temps de développement sont courts : 3 semaines pour le passage du nauplius à l'adulte pour les copépodes, et 12 à 14 jours respectivement pour les stades planctoniques de *Crepidula* et *Polydora*. Les fig. 29 et 30 sont données à titre d'exemple pour illustrer l'évolution du zooplancton en 1971 (d'après Daro, 1974). La comparaison des graphiques d'abondance zooplanctoniques avec ceux d'abondance phytoplanktonique ne montre pas de lien évident

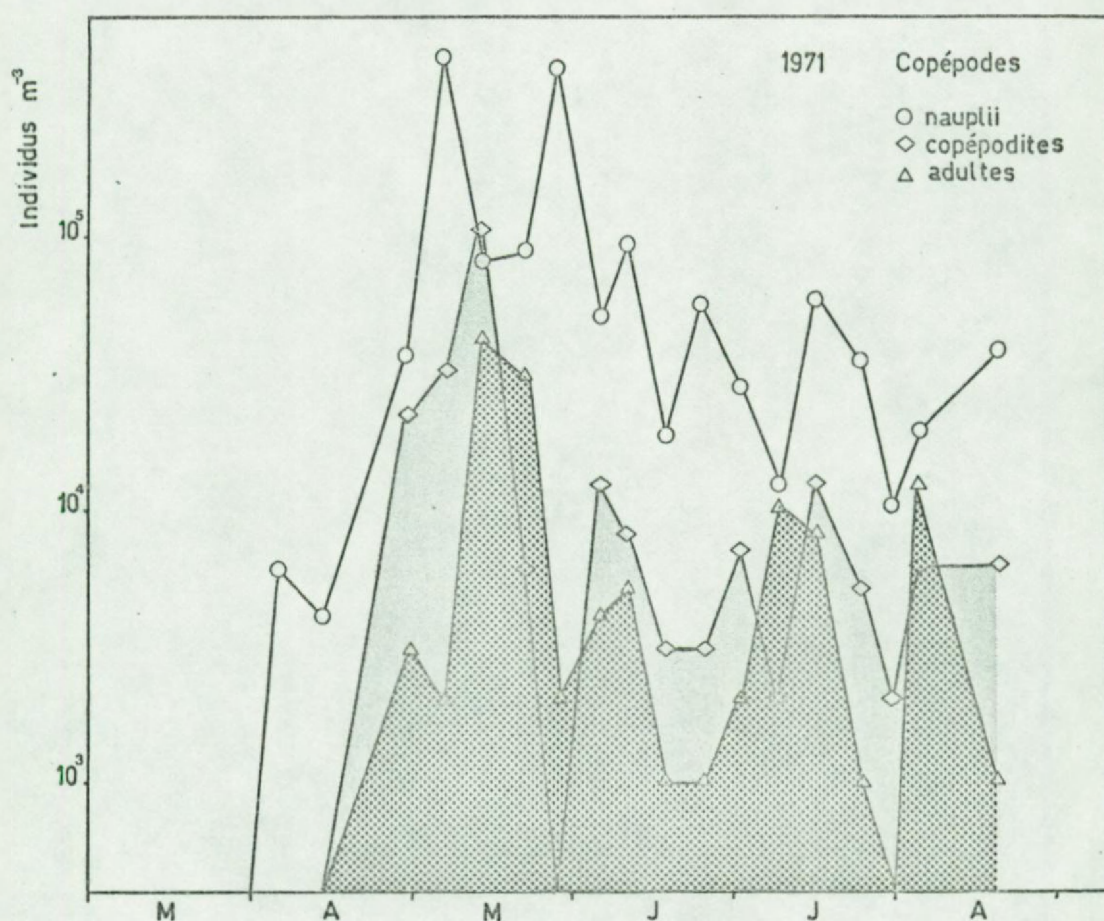


Fig.29. Evolution saisonnière du zooplancton à Copépodes au Bassin de Chasse en 1971(d'après Daro, 1974)

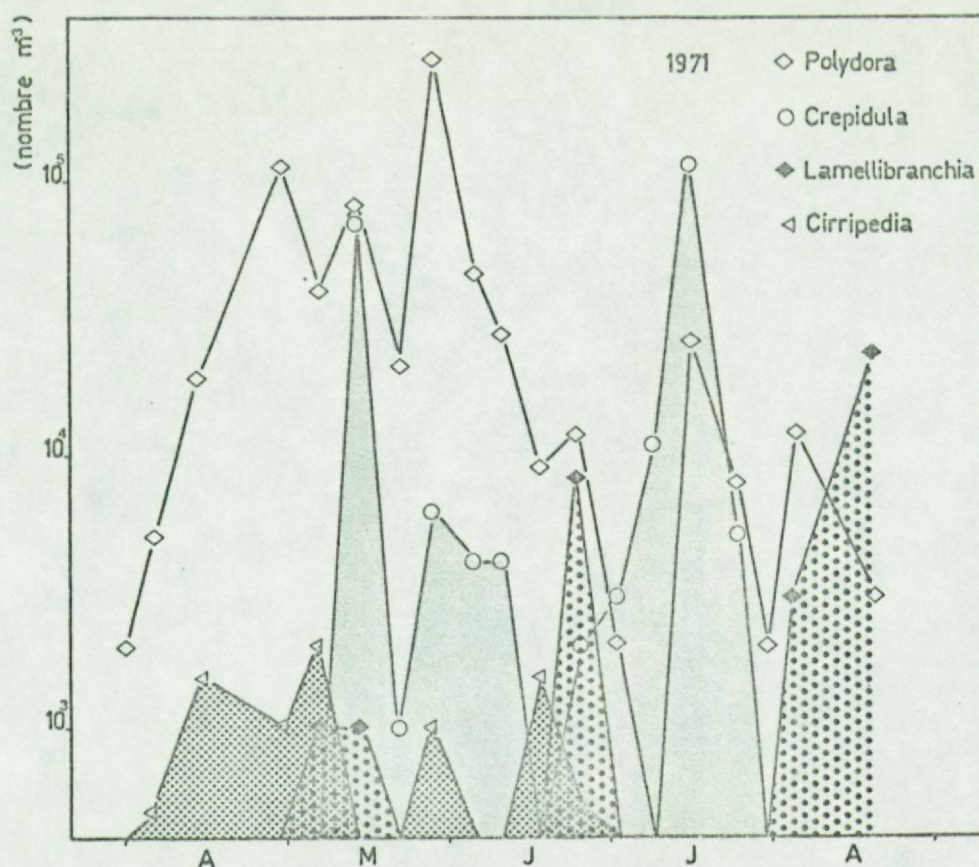


Fig.30. Evolution saisonnière du méroplancton au Bassin de Chasse en 1971(d'après Daro 1974)

entre ces deux grandeurs. Cette absence de corrélation indique que ce problème est plus complexe qu'une simple interaction proie-prédateur.

2. CONVERSION EN BIOMASSE CARBONÉE

Daro (1974) a mesuré les poids frais des différents organismes à leurs divers stades. Le tableau 23 reprend (parfois en faisant une moyenne) les principaux chiffres de biomasse/individu. La conversion en mg C/individu utilise la formule de Mullin (1969) :

$$\text{mg C} = (\text{mg frais} \times 0.4)/5$$

Les résultats du calcul de biomasse global pour les années 1971, 1972, 1973 et 1974 apparaissent en fig. 31.

Les biomasses moyennes suivantes (intégration et moyenne) peuvent s'en déduire :

1971 :	189 mg C/m ²	} en moyenne
1972 :	248 mg C/m ²	
1973 :	252 mg C/m ²	
1974 :	408 mg C/m ²	
		274 mg C/m ²

Si on admet que $\frac{C}{N} = 4$, on a les biomasses en azote :

1971 :	47 mg N/m ²	} en moyenne
1972 :	62 mg N/m ²	
1973 :	63 mg N/m ²	
1974 :	102 mg N/m ²	
		68 mg N/m ²

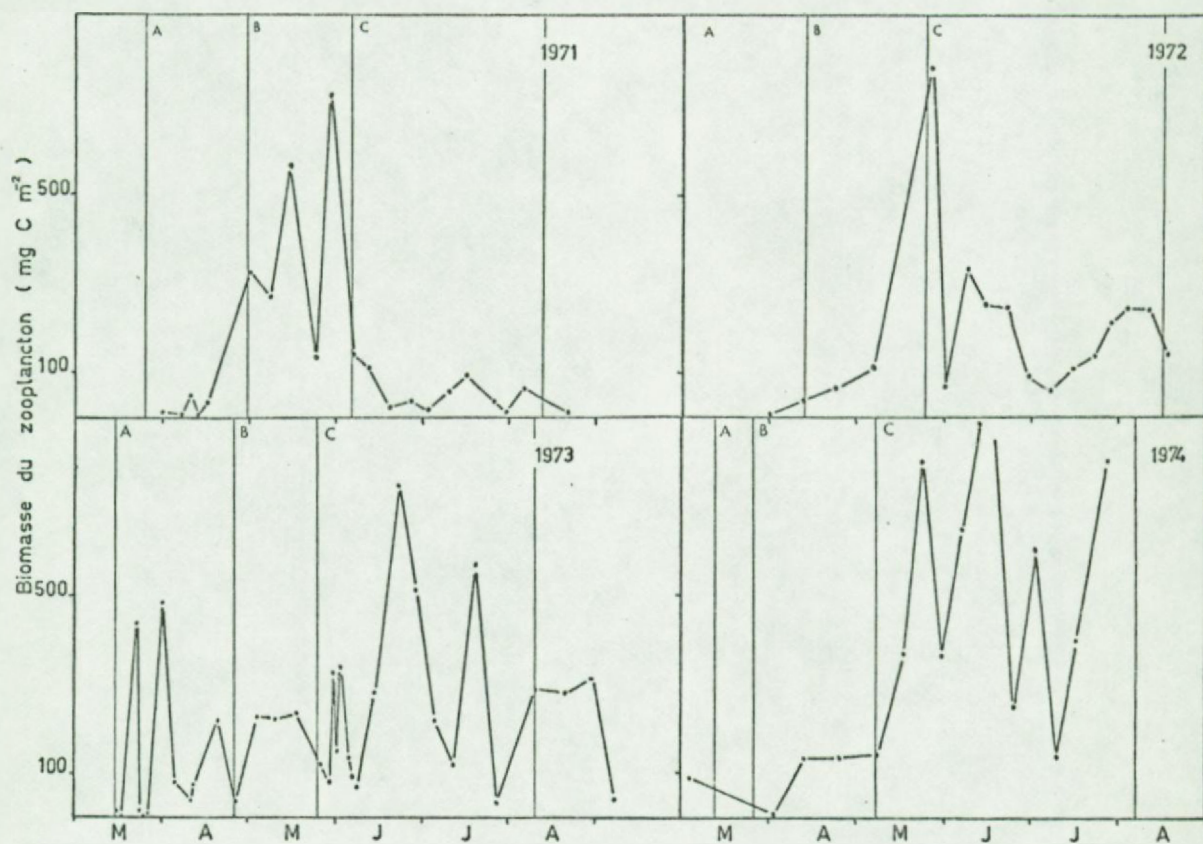


Fig.31. Evolution saisonnière de la biomasse zooplanctonique au Bassin de Chasse pour les années 1971 à 1974(d'après Daro, 1974)

3. LES DIFFERENTS FLUX TRAVERSANT LE COMPARTIMENT ZOOPLANCTON

Le mode de formulation employé par les zoologistes fait apparaître les flux d'une manière quelque peu différente de celle que nous utilisons :

$$\begin{aligned} \text{Ingestion (C)} &= \text{production (P)} + \text{respiration (T)} + \text{excrétions (E+F)} \\ &= \text{assimilation (A)} + \text{excrétions (E + F)} \end{aligned}$$

où

C est équivalent à kB : flux d'input brut

T est équivalent à rB : flux d'output

(E + F) est équivalent à eB : flux d'output

P est équivalent à $(k-r-e)B$: accroissement net ne tenant pas compte de la mortalité

A est équivalent à $(k-e)B$

Les travaux de bioénergétique se réfèrent plus volontiers aux grandeurs P et A qui sont des grandeurs complexes qu'aux flux authentiques. Ainsi, des constantes fréquemment utilisées sont :

a) K_1 = "gross growth efficiency" = $\frac{P}{C}$ (Ivlev, 1938)
qui varie entre 0.10 et 0.35

b) K_2 = "net growth efficiency" = $\frac{P}{A}$ (Ivlev, 1939)

Cette dernière a également une valeur assez constante (entre 0.25 et 0.40) de sorte que si la respiration est connue, on peut calculer la production :

$$K_2 = \frac{P}{P + T}$$

d'où
$$P = T \frac{K_2}{1 - K_2}$$

c) l'efficacité d'assimilation = $\frac{A}{C}$, pour laquelle des valeurs allant de 0.75 à 0.85 ont été trouvées par plusieurs auteurs (Soldatova et al. (1969), Corner (1961), Mullin (1969), Marshall et Orr (1972) pour les copépodes) quoique Richman (1958) et Conover (1962) trouvent des valeurs beaucoup plus petites (0.15 - 0.30)

En combinant ces efficacités, on obtient les marges suivantes :

1) Si l'efficacité d'assimilation est comprise entre 0.75 et 0.85

$$\begin{array}{rccccccc} C & = & P & + & T & + & (E + F) \\ 100 & & 10 - 35 & & 45 - 75 & & 15 - 20 \end{array}$$

2) Si l'efficacité d'assimilation est comprise entre 0.15 et 0.30

$$100 = 4 - 12 \quad 3 - 26 \quad 70 - 85$$

Dans la première hypothèse, K_2 et K_1 sont cohérents. Dans la seconde, K_1 est trois fois plus petit que sa valeur habituellement reconnue de 0.1 à 0.35.

3.1. Ingestion, assimilation et production

Le flux d'ingestion, dont le grazing (à notre sens: broutage sur le phytoplancton) n'est qu'une partie, est généralement calculé en fonction du poids des animaux. Plusieurs auteurs ont déterminé par des expériences de laboratoire ou par calcul, les rations alimentaires journalières (en % du poids d'animal), de plusieurs stades et espèces d'organismes. Les chiffres sont fort variables selon le stade de développement. Citons à titre d'exemple Paffenhoffer (1971) qui trouve des valeurs journalières de 292 à 481 % du poids pour le nauplius V et de 28 à 85 % seulement pour l'adulte de *Calanus helgolandicus*.

Un concept particulier aux travaux de physiologie animale est le concept d'assimilation. Plusieurs auteurs se réfèrent à cette grandeur quand ils donnent le "daily food requirement" pour plusieurs espèces. Ainsi, Petipa, Pavlova et Mironov (1970) trouvent des "requirements" de 140 % pour les nauplii, 100 % pour les copepodites et 45 % pour les adultes de copépodes en Mer Noire. La conversion en ingestion implique la connaissance supplémentaire de l'efficacité d'assimilation (voir plus haut). Les valeurs suivantes ont été retenues pour les calculs d'ingestion (Podemo, 1976):

Nauplii	175 % / jour	} copépodes
Copepodites	125 % / jour	
Adultes	56 % / jour	

Polydora ciliata 173 - 120 - 92 - 43 et 33 %
respectivement pour 5 classes d'âge

Crepidula fornicata 50 %

Daro (comm. pers.) pense que ces chiffres pourraient cependant être plus faibles au printemps et plus élevés en été.

Les valeurs moyennes journalières calculées à partir de ces données (Podamo, 1976) sont :

1971	:	189 mg C/m ² /jour
1972	:	240 mg C/m ² /jour
1973	:	227 mg C/m ² /jour
1974	:	441 mg C/m ² /jour
moyenne	:	274 mg C/m ² /jour

Une autre méthode fait appel aux résultats de production et au coefficient K_1 . En effet, $C = P/K_1$. La production a été calculée sur base des courbes de développement du zooplancton (voir Podamo, 1974) de sorte que les chiffres de 1971 et 1972 sont respectivement 21.5 mg C/m²/j. et 14.5 mg C/m²/j.

Ces chiffres impliquent des valeurs de K_1 respectivement de 0.11 et 0.06, qui sont plutôt plus bas que ceux de la littérature (0.10 à 0.35) ou ceux de l'expérience (0.13 à 0.33 pour *Polydora ciliata*. La prudence s'impose donc dans la discussion de ces résultats (ingestion surestimée ou production sous-estimée ?)

3.2. Respiration

Des expériences de respiration ont été réalisées par Daro au Bassin. L'éventail des valeurs expérimentales va de 0.09 à 1.41 mg O₂/mg poids sec+jour. La valeur moyenne est 0.57 mg O₂/mg sec/jour (Podamo, 1976), ce que nous pouvons convertir en 0.07 mg C/mg C animal/jour à 1.12 mg C/mg C/jour (moyenne : 0.453 mg C/mg C/jour).

D'autres mesures faites au Bassin de Chasse, le 15.5.74 (Heyden, Moermans et Bossicart, 1974) donnent des chiffres variant entre 0.520 et 1.765 mg O₂/m³/h ce qui, considérant la biomasse zooplanctonique du jour (350 mg C/m²), représente 0.017 à 0.058 mg C/mg C/jour. Ces chiffres nous placent au bas de la gamme citée

plus haut.

D'autres valeurs, empruntées à la littérature et converties en unités comparables, sont discutées par Daro :

Raymont et Gauld (1951) : 0.036 à 0.083 mg C/mg C/jour pour
Calanus finmarchicus

Marshall et Orr (1972) : 0.057 à 0.354 pour des copépodites

Martin (1968) : 0.510 à 0.640 pour le zooplancton de l'Atlantique Nord.

Daro (1974) : 0.181 à 0.920 pour les larves de Polydora ciliata.

Enfin, signalons les corrélations d'Ikeda (1970) qui pour le plancton des zones tempérées donne :

$$R' = -0.309 W + 0.357$$

où $R' = \log (\mu\text{l O}_2/\text{mg poids sec/heure})$

$W = \log (\text{mg poids sec/animal})$

qui dans nos unités devient ($R' = \log(\mu\text{g C/mg poids sec/h})$)

$$R' = -0.309 W + 0.015$$

de sorte qu'on calcule pour les différentes catégories de zooplancton, des respirations spécifiques à comparer aux ingestions spécifiques (tableau 25). On voit que les respirations représentent 33 % à 72 % de l'ingestion selon les types d'organismes. La respiration spécifique varie selon la biomasse :

Copépodes	Nauplius	: 0.640 mg C/mg C/jour
	Copépodite	: 0.414 mg C/mg C/jour
	Adulte	: 0.202 mg C/mg C/jour
Polydora ciliata		: 0.355 mg C/mg C/jour
Crepidula fornicata		: 0.360 mg C/mg C/jour

Ces chiffres s'inscrivent parfaitement dans la gamme des valeurs citées plus haut.

A partir des biomasses moyennes, se calculent les respirations suivantes (basées sur 0.07, 0.453 et 1.12 mg C/mg C/jour, respectivement) :

<u>Année</u>	<u>min.</u>	<u>intermédiaire</u>	<u>max.</u>	
1971	13	85	212	mg C/m ² /jour
1972	17	112	278	
1973	17	114	282	
1974	28	185	457	
moyenne	19	125	307	

3.3. Excrétion

On distingue l'excrétion liquide (E) de l'excrétion solide, sous forme de "faecal pellets" (F).

Les excrétions azotées liquides calculées par Daro combinent les résultats d'expériences faites au laboratoire ou empruntées à la littérature :

Podamo (1976) : 17 à 27 $\mu\text{g N-NH}_4^+$ /mg poids sec /jour

Harris (1973) : 43 $\mu\text{g N}$ pour *Acartia clausii*.

Corner (1961) : 38 $\mu\text{g N}$ pour les nauplii

21.5 $\mu\text{g N}$ " " copépodites

10 $\mu\text{g N}$ " " adultes de *Calanus finmarchicus*

Butler (1970) : 13.5 $\mu\text{g N-NH}_4^+$ pour copépodites et adultes de
et al. *calanus finmarchicus*.

ce qui conduit à un choix des marges 10 à 25 $\mu\text{g N-NH}_4^+$ /mg poids sec/jour (25 à 62 $\mu\text{g N-NH}_4^+$ /mg C/jour) pour le calcul de l'excrétion azotée ammoniacale (Harris, 1973, considère que 75 % de l'excrétion azotée liquide sont de l' NH_4^+).

Citons cependant le travail plus récent de Jawed (1973), qui fournit une longue liste de résultats d'excrétion azotée d'où, en moyenne :

populations mélangées de copépodes :	4.34	$\mu\text{g N-NH}_4^+$ /mg sec/jour
zooplancton mélangé	: 4.07	" " " " "
<i>Calanus</i> sp.	: 7.09	" " " " "

Jawed écrit que ces valeurs sont en bon accord avec la littérature et cite : Corner et Newell (1967) : $3.78 \mu\text{g N-NH}_4^+/\text{mg sec/jour}$ pour *Calanus helgolandicus*

Martin (1968) : 3.50 pour un zooplancton de copépodes

Jawed (1969) : 2.10 pour des Euphausiacés

Taguchi et Ishii (1972) : 2.66 à 3.22 pour des *Calanus* spp.

Il y a donc désaccord entre le premier groupe d'estimations sur lesquelles se fonde Dero : $10 \text{ à } 25 \mu\text{g N-NH}_4^+/\text{mg sec/jour}$ et le deuxième groupe de valeurs citées par Jawed (1973) : environ $4 \mu\text{g N-NH}_4^+/\text{mg sec/jour}$ (= $10 \mu\text{g N/mg C/jour}$).

Nous avons, sur base des biomasses moyennes, calculé les excré-tions azotées journalières moyennes basées respectivement sur les chiffres d'excrétion suivants :

$10 \mu\text{g N-NH}_4^+/\text{mg C/jour}$ (valeurs selon Jawed, 1973)
 $25 \mu\text{g N-NH}_4^+/\text{mg C/jour}$ (limite inférieure selon Podamo, 1976)
 $62 \mu\text{g N-NH}_4^+/\text{mg C/jour}$ (limite supérieure selon Podamo, 1976)

<u>Année</u>	<u>min.</u>	<u>intermédiaire</u>	<u>max.</u>	
1971	1.9	4.7	11.7	$\text{mg N-NH}_4^+/\text{m}^2/\text{jour}$
1972	2.5	6.2	15.4	
1973	2.5	6.3	15.6	
1974	4.1	10.2	25.3	
moyenne	2.8	6.9	17.0	

4. IMAGE PARTIELLE DU SYSTEME : LE COMPARTIMENT ZOOPLANCTON ET LES FLUX QUI LE TRAVERSENT.

Compte tenu des rapports supposés entre les différentes grandeurs (1), l'image suivante semble probable ou peut constituer au moins une base de discussion :

$$C = P + T + E + F$$

en carbone :

$$100 = (10 \text{ à } 35) + (45 \text{ à } 75) + 0 ? + (15 \text{ à } 20)$$

en azote :

$$18 = (2.5 \text{ à } 8.75) + 0 + (5.80 \text{ à } 12.95) + (2.75 \text{ à } 3.65)$$

Si on compare cette image théorique avec l'exemple concret de 1971 (ingestion : $189 \text{ mg C/m}^2/\text{j}$, production : $21.5 \text{ mg C/m}^2/\text{j}$, respiration : $85 \text{ mg C/m}^2/\text{j}$.) exprimé en valeurs relatives, on a :

$$\text{en carbone : } 100 = 11 + 46 + 0 ? + 43 \text{ (par différence)}$$

$$\text{en azote : } 18 = 2.75 + 0 + (1 \text{ à } 6.2) + 8 \text{ (par conversion)}$$

Cet exemple montre que nous avons presque une image équilibrée. Il reste cependant encore des problèmes au point de vue de l'excrétion (y a-t-il une excrétion liquide carbonée ? L'excrétion azotée ammoniacale représente-t-elle la totalité de l'excrétion liquide azotée ? (voir Harris, 1973) Il y a en effet, l'urée et peut-être d'autres composés).

La part de l'ingestion qui constitue le grézing sur le phytoplancton vivant n'est pas connue. On connaît une sélectivité quant

(1) Les rapports C/N ne sont pas les mêmes dans le phytoplancton et le zooplancton (~ 5 contra 4). Dans les "faecal pellets", on trouverait selon Johannes et Satomi (1966) et Frankenberg et al. (1967), le même rapport C/N que dans la nourriture ingérée (donc ~ 5 si cette nourriture n'est composée que de phytoplancton vivant, mais plus si elle comporte des détritus).

à la taille des particules ingérées et qui se ferait selon des critères mécaniques (distance intersétulaire) plutôt que comportementaux (Boyd, 1976, Nival et Nival, 1976). L'efficacité de rétention varie selon les espèces et les stades de développement. Elle serait optimale dès 5 μm pour *Acartia clausi* (Nival et Nival, 1976) et les distances intersétulaires de plusieurs autres espèces (dans la gamme 5 à 15 μm , Boyd, 1976) laissent prévoir que le nanoplancton du Bassin de Chasse peut être effectivement ingéré.

Le problème est que le matériel détritique est très abondant dans le même spectre de dimensions : l'impression que nous avons ressentie lors de nos comptages par la méthode d'Utermöhl est celle d'une similarité des ordres de grandeur dans cette classe de tailles. Gerber et Marshall (1976) ont abordé ce problème et trouvé que 95 % du contenu stomacal d'un copépode calanoïde à Eniwetok Atoll sont d'origine détritique et seulement 2 % fluorescent dans le spectre de la chlorophylle. Une autre espèce à Narragansett Bay révèle les proportions de 34 % et 30 %. La fraction non fluorescente est caractérisée par sa nature amorphe ou granulaire, d'origine autre que le phytoplancton vivant (agglomérats organiques en voie de décomposition microbienne, comportant faecal pellets et débris biologiques variés, antérieurs à l'ingestion). Les débris reconnaissables (ex : frustules de diatomées) forment le reliquat.

Nous en concluons que les détritus peuvent constituer une fraction variable mais dans notre cas probablement appréciable de la diète du zooplancton "herbivore". En attendant les résultats des expériences en cours (1) nous admettons un ordre de grandeur de 50 % qui paraît raisonnable au vu des chiffres de Narragansett Bay et aussi de nos observations au microscope.

(1) Travaux d'O. Cromboom sur les distributions et la nature des particules en suspension.

II E. Zoobenthos

et flux associés

1. NATURE DES POPULATIONS DOMINANTES

Notre connaissance du zoobenthos non microscopique était jusqu'à récemment essentiellement faunistique (Leloup et Polk, 1967). On a cependant de nombreuses données sur les huîtres et les moules dont la croissance a été très étudiée (Leloup et Polk, 1963)

L'étude de Thielemans et Heip (1977) vient combler aujourd'hui notre manque d'information quantitative sur le méiobenthos et le macrobenthos. D'autre part, le travail fait en Mer du Nord (Van Damme et Heip, 1977) nous permet certaines extrapolations quant aux flux de matière.

Les organismes les plus évidents sont les polychètes avec surtout *Polydora ciliata*, en zone vaseuse et dont les larves apparaissent dans le plancton, et *Arenicola marina* qui est abondant dans la zone sableuse du Bassin.

Des mollusques gastéropodes sont abondants : il s'agit de *Crepidula fornicata* qui pose un problème à l'ostréiculture, de *Nassarius reticulatus* qu'on trouve abondamment parmi les ulves et de *Littorina littorea*.

Parmi les mollusques bivalves, il y a évidemment *Ostrea edulis* dont 1 million d'individus sont introduits annuellement.

C'est cependant le mélobenthos qui, comme dans des écosystèmes analogues (Mer du Nord, par ex.) représente la fraction dominante(1). Les copépodes harpacticides sont bien connus depuis le travail d'Hauspie (1970). Leur nombre est estimé à $300.000/m^2$ (~ 20% des taxa) par Thielemans et Heip (1977).

Ce sont cependant les nématodes qui sont les plus nombreux (~ 80 % des taxa) avec 1,5 million d'individus/ m^2 . Ce chiffre est analogue à celui observé en Mer du Nord.

(1) on ne considère pas ici le microbenthos dont l'activité est comprise dans les mesures globales faites sur le sédiment (§ II. B.G.)

2. BIOMASSE

1. La biomasse d'un nématode moyen étant d'environ $1.3 \mu\text{g}$ sec (moyenne des poids de plusieurs espèces et aussi ordre de grandeur pour la Mer du Nord), on calcule une biomasse carbonée d'environ 1 g C/m^2
2. Pour les harpacticides, se basant sur le poids sec de *Cannuella perplexa* ($4.45 \mu\text{g}$) une espèce dominante, on arrive à 0.67 g C/m^2 .
3. Pour les huîtres, 1°) considérant un poids sec moyen de 8.84 g
2°) admettant un rapport (poids avec coquille/poids sans coquille) = 7 et
3°) une teneur en C, de 67 % (Podamo, 1976), on calcule 1 g C/m^2

3. ACTIVITES METABOLIQUES

En ce qui concerne le méiobenthos, les valeurs les plus sûres, sont celles de respiration, à partir desquelles on peut déduire - en admettant la constance relative des coefficients K_1 et K_2 (voir § zooplancton) - la production et l'ingestion.

Ainsi, tenant compte d'une respiration annuelle de $12.5 \mu\text{l O}_2/\text{ind.}$ (dont les 3/4 en été) et d'un R.Q. de 0.75 (Van Damme et Heip, 1977), on calcule une respiration de $7 \text{ g C/m}^2/\text{an}$ ($30 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ en été) pour les nématodes.

Pour les harpacticides, la respiration annuelle serait de l'ordre de $30 \mu\text{l}/\text{ind.}$ Cela fait $3.6 \text{ g C/m}^2/\text{an}$ ($15 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ en été).

Avec un rapport $R/P = 1.7$ ($K_2 = 0.37$) on déduit une production de $17.6 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ pour les nématodes et de $9 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ pour les harpacticides. Enfin, si la production représente quelques 20% ($K_1 = 0.2$) de l'ingestion, on a une ingestion de $88 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ pour les nématodes et de $44 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ pour les harpacticides.

Les valeurs de production ainsi calculées sont beaucoup plus faibles que celle estimées au départ de la biomasse en admettant des rapports P/B de 9 et 15. Ce point est discuté par Van Damme et Heip qui, en suivant la deuxième méthode, aboutissent à des chiffres sensiblement égaux pour la production et la respiration, ce qui est assez improbable.

En ce qui concerne les huîtres, Daro raisonne autrement (Podamo, 1976) puisque la croissance de la coquille a servi de base. Le chiffre de production total d'un million d'huîtres est de 314 kg C (de chair) en sept mois, ce qui représente $1.75 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$. L'ingestion correspondante est de $8.75 \text{ mg C/m}^2/\text{j}$.

D'autre part, nous basant sur les travaux de Walne (1972), nous estimons qu'une huître (*Ostrea edulis*) de 7 cm filtre en moyenne 100 l/jour. Ce chiffre, déduit de nombreuses expériences en conditions variées, est basé sur la rétention effective des particules. Si on admet une teneur phytoplanctonique moyenne de 860 mg C/m^3 (= 575 mg C/m^3), on en conclut qu'un animal filtre 57 mg C/jour . Ou, en moyenne pour le Bassin, les huîtres prélèvent $67 \text{ mg C/m}^2/\text{j}$. (soit 7 fois plus que l'ingestion calculée plus haut, la différence se rapportant peut-être à l'écart entre particules filtrées et particules effectivement retenues).

4. IMAGE PARTIELLE DU SYSTEME

Les quelques données indicatives dont nous disposons se résument dans le tableau qui suit ($\text{mg C/m}^2/\text{j}$) :

ingestion = production + respiration + excréments (par différence)				
nématodes	:	88	=	17.6
harpacticides	:	44	=	9
huîtres	:	8.75	=	1.75
Total approxim:		140	=	28
				30
				15
				3
				48
				40.4
				20
				4
				64

Le méiobenthos étant dominant, le total calculé ci-dessus, pourrait être proche du total général pour le zoobenthos.

Le flux d'ingestion est plus petit que celui du zooplancton, quoique situé dans le même ordre de grandeur. Le broutage sur phytoplancton serait surtout le fait des huîtres mais aussi peut-être de certains harpacticides (cf. Betouhim-El & Kahan, 1972).

Il resterait cependant suffisamment faible pour n'avoir qu'une incidence négligeable sur le développement du phytoplancton.

II F. Bactérioplancton

et flux associés

1. INTRODUCTION.

Les bactéries pélagiques susceptibles de jouer un rôle dans l'écométabolisme du Bassin de Chasse sont essentiellement des hétérotrophes. Leur abondance et leur activité ont été investiguées par Joiris dès 1971. La fig. 32 donne les résultats des comptages faits en 1971. Cette série fournit probablement la meilleure image des variations saisonnières du nombre de bactéries hétérotrophes quand l'écosystème n'est pas perturbé par des apports exogènes de matière organique dissoute. La pente initiale reflète la consommation des matières organiques introduites du port au remplissage initial du Bassin.

La remontée des nombres en période estivale est remarquable. L'hypothèse d'une liaison avec la synthèse de matière organique par le phytoplancton a été discutée pour la première fois alors (Podamo, 1972). Par la suite, il est apparu clairement que les bactéries hétérotrophes jouent un rôle prépondérant dans le recyclage de la matière organique d'origine phytoplanctonique, à côté du zooplancton et - le cas échéant - à sa place. L'hypothèse d'une utilisation du flux d'excrétion phytoplanctonique est aujourd'hui largement admise.

Dans cette perspective, il importait surtout de quantifier le flux de matière passant par les bactéries hétérotrophes, c'est-à-dire de mesurer leur activité.

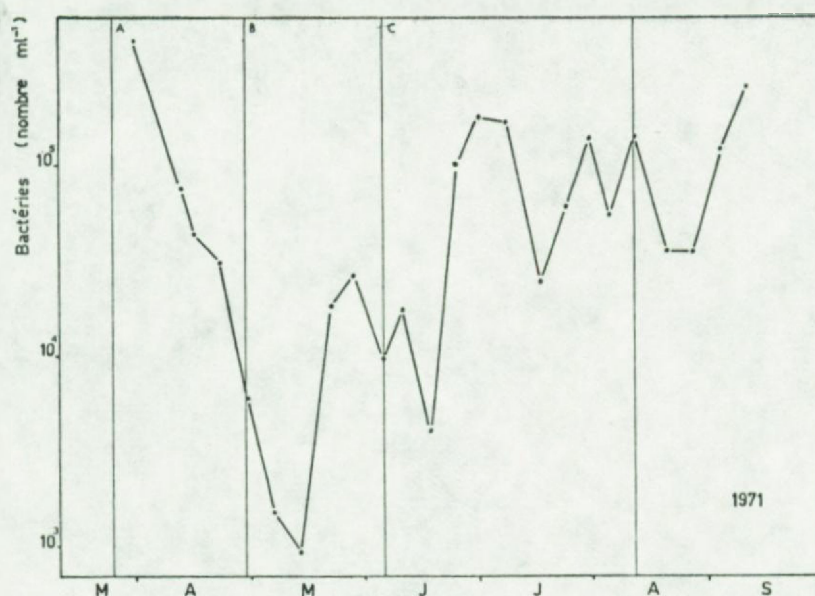


Fig.32. Evolution saisonnière des nombres de bactéries hétérotrophes pélagiques au Bassin en 1971(d'après Joiris 1973).

2. MESURES DE BIOMASSE ET DISTRIBUTION SPATIALE

Les résultats des comptages sur gélose ne peuvent être tout au plus pris que comme indice de biomasse. Des tests faits par Joiris aux 5 stations et à 3 profondeurs ont permis de conclure que l'homogénéité du Bassin est suffisante pour se servir des résultats du point central. La fig. 32 est représentative de l'abondance des bactéries au point 3.

3. MESURES D'ACTIVITE

Plusieurs techniques ont été utilisées :

- 1) détermination du taux initial de consommation d'oxygène dans une mesure de DBO_5 .
- 2) détermination de la fixation anaplérotique (voir § II.B.3.) avec un facteur de conversion de 20 à 30 (Romanenko, 1964; Sorokin, 1965). Dans le cas du port d'Ostende (29.3.1974), Joiris a trouvé un facteur 30 par intercalibration des deux méthodes.
- 3) incorporation de substrat marqué au ^{14}C . Cette méthode est en développement.

Il a été constaté que, encore plus que pour le phytoplancton, le lien entre biomasse (nombres de bactéries) et l'activité est très faible. C'est de la matière organique dissoute disponible que dépend essentiellement l'activité mesurée (Joiris, 1973).

Le chiffre moyen de respiration totale journalière est pour les périodes B + C : $1434 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ (d'après la consommation initiale d' O_2) et $874 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ (d'après la mesure de fixation anaplérotique).

Si on soustrait la respiration du phytoplancton (373 mg C) et celle du zooplancton (125 mg C), on trouve : 936 ou $376 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ (moyenne : 656 mg C).

Ce chiffre est du même ordre de grandeur que ceux publiés par Okutani et al. (1972): 25 à $1300 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$, ou Konovalova (1973): $300 \text{ mg C/m}^3/\text{jour}$.

3.1. Relation entre l'activité bactérienne et l'activité phytoplanctonique

Pour 1973 et 1974, nous avons calculé les fixations anapéro-tiques exclusivement bactériennes en soustrayant un back-ground global (comme en bloquant les réactions biologiques au formol) et la part de fixation due au phytoplancton (calculée sur base de la respiration probable). Ces données figurent au tableau 20 et dans la fig. 33. On observe que les pics de fixation succèdent aux pics de production primaire (ou plus précisément aux périodes de mortalité phytoplanctonique que sont les pentes négatives des pics). Cette observation avait déjà été faite à propos des nombres de bactéries (Jo Podamo, 1972). Il semble donc que, à l'échelle saisonnière, des accumulations de matière organique puissent se produire. Il existe, par contre, une excrétion et une mortalité quotidiennes dont l'essentiel des produits s'accumule puis est consommé dans le même cycle de 24 heures (voir § II.B.1.9.2. et § II.H.2.2.2).

On peut donc concevoir au moins deux ordres de grandeur au phénomène, l'échelle de temps étant donnée par la nature des composés organiques et/ou par les conditions ambiantes (ex: disponibilité en oxydants) :

1) composés labiles et/ou temps de turn-over bref (échelle: l'heure). Hall et al.(1972) donnent des temps de turn-over extrêmement brefs pour certains composés organiques dans le sédiment (0.23 h pour le glucose, 0.18 h pour l'acétate, 0.79 h pour la glycine). Kleiber (1975) calcule un temps de turn-over global de 0.30 h dans des expériences associant excrétion algale et activité hétérotrophe bactérienne. Sieburth (1969) émet l'hypothèse que l'excrétion du phytoplancton peut être fortement sous-estimée si elle est rapidement réassimilée par voie hétérotrophique.

2) composés à biodégradabilité limitée et/ou à temps de turn-over plus long (échelle : la journée ou plus). Au bas de cette gamme, citons les résultats de Andrews et Williams (1971) qui donnent pour le glucose et divers acides aminés, un temps de turn-over de moins d'un jour (printemps) à 2-5 jours (été) ou plus (hiver), en mer.

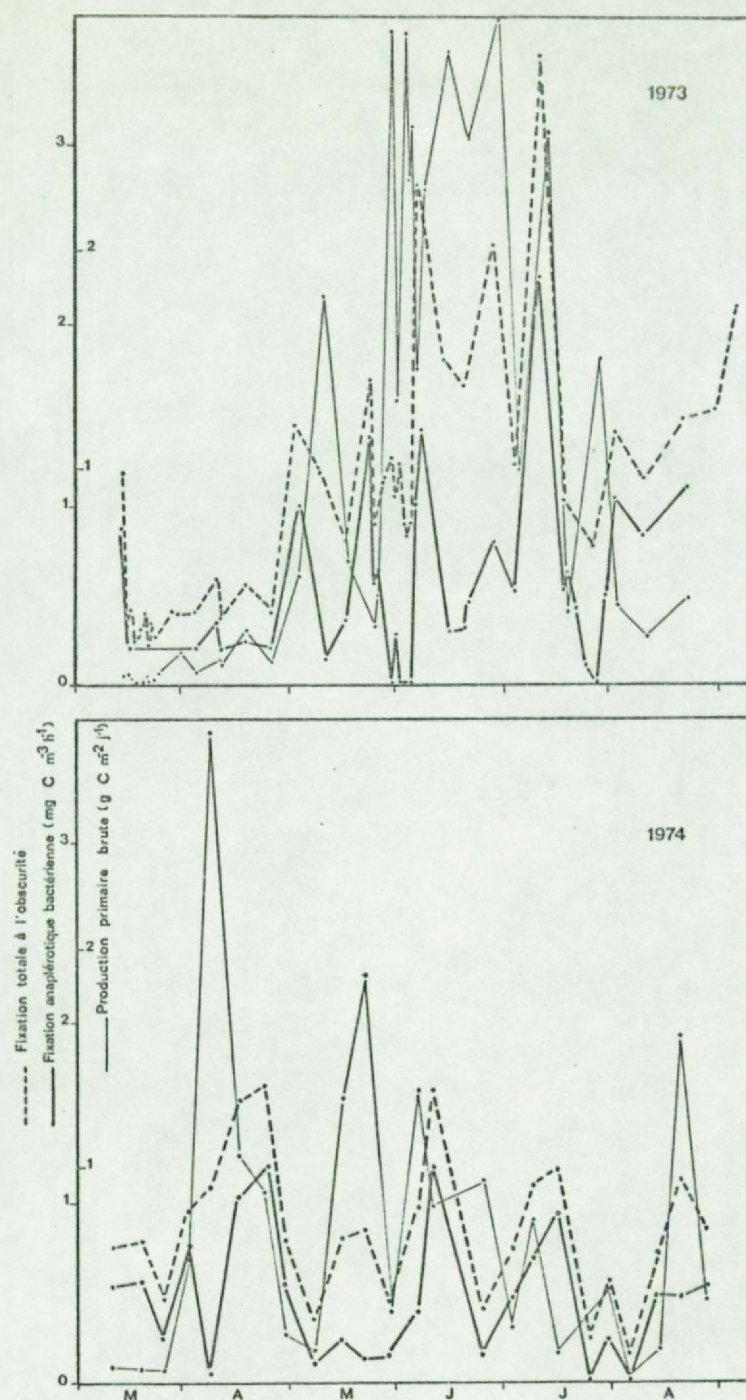


Fig.33. Calcul de la fixation anapérotrique bactérienne par soustraction des valeurs de fixation phytoplanctonique (une fraction de la production primaire brute) et de back-ground aux valeurs de fixation noire totale.

Banoub et Williams (1973), observant cependant la relative constance des concentrations en mer de ces molécules, en déduisent un flux annuel important qu'ils ajoutent à celui qu'ils déduisent des variations saisonnières observables pour la DOC moins labile.

Joiris (voir aussi le § F.4.) calcule un temps de turn-over de ~ 2 jours pour la matière organique au Bassin de Chasse. Il s'agit de la fraction mesurable par BOD_5 et de la respiration qui se fait sur cette fraction. Les composés labiles échappent peut-être pour une grande part à cette analyse dans la mesure où leur production (ex. excrétion algale) serait bloquée dans ce type d'expérience.

Si l'excrétion algale fait partie de la première catégorie de substances (temps de turn-over bref) on a non seulement une sous-estimation de l'excrétion mais également une sous-estimation de la production primaire. L'argument d'une telle sous-estimation est souvent invoqué pour expliquer les incohérences entre production et consommation observées en bilan.

On peut calculer les limites théoriques d'une telle sous-estimation :

$$\text{si } \frac{dB}{dt} = (k - xk)B$$

où B = biomasse phytoplanctonique

k = taux de production

xk = taux de perte (avec x = facteur de proportionnalité)

et que 1) le taux d'uptake hétérotrophe sur la matière excrétée

$$\text{vaut } \frac{xk}{T} \quad (T = \text{temps de turn-over})$$

2) le taux de production bactérienne (efficacité = 30 %)

$$\text{vaut } 0.3 \frac{xk}{T}$$

on trouvera à l'issue d'une expérience de production primaire :

$$1^{\circ}) \text{ dans l'échantillon total : } k' = k - 0.7 \frac{x}{T} k \quad (1)$$

$$2^{\circ}) \text{ dans le filtrat : } e' = xk - \frac{x}{T} k \quad (2)$$

$$3^{\circ}) \text{ sur le filtre : } k' - e' = k - xk + 0.3 \frac{x}{T} k \quad (3)$$

où k' est le taux de production apparent et e' est le taux d'excrétion apparent. On calcule aussi un coefficient de proportionnalité apparent : $x' = e'/k'$.

On voit (équation (2)) les limites pratiques du rapport $\frac{x}{T}$:

$$0 < \frac{x}{T} < x$$

où $\infty > T > 1$. Le temps de turn-over T peut évidemment être inférieur à 1 mais cela n'a pas de conséquence sur le résultat final, à savoir que tout l'excréta est consommé à partir de $T = 1$.

Le rapport $\frac{k}{k'}$, qui mesure le degré de sousestimation de la production primaire, se déduit de l'équation (1). Ses limites sont données par celles de $\frac{x}{T}$:

$$\frac{k}{k'} = \frac{1}{1 - 0.7 \frac{x}{T}}$$

$$\text{si } \frac{x}{T} = 0 \quad \text{on a } \frac{k}{k'} = 1$$

$$\text{si } \frac{x}{T} = x \quad \text{on a , selon la valeur de } x \text{ (} 0 < x < 1 \text{), une}$$

série de solutions telles que $1 < \frac{k}{k'} < 3.33$ (fig.34)

En fig. 34, on a également représenté une famille de courbes donnant les combinaisons possibles de x et T pouvant correspondre aux taux d'excrétion apparente x' :

$$\frac{e'}{k'} = x' = \frac{xk - \frac{x}{T} k}{k - 0.7 \frac{x}{T} k}$$

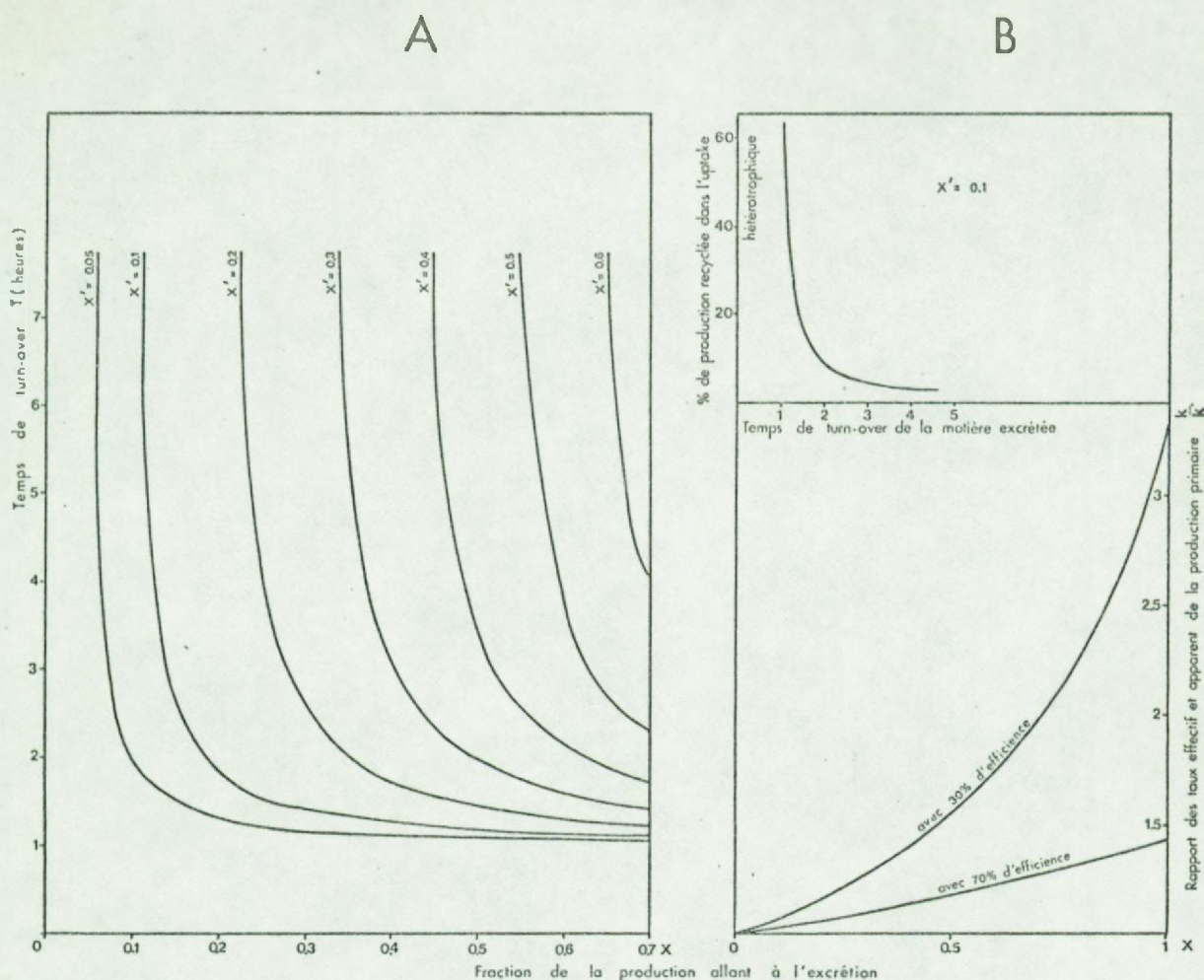


Fig. 34. A. Courbes d'iso-excrétion apparente (x') obtenues pour des combinaisons variées du temps de turn-over de la matière organique (T) et de la fraction excrétée réelle (x).

B. Fraction de la production primaire brute recyclée par uptake hétérotrophe, en fonction du temps de turn-over de la matière organique excrétée (courbe calculée pour un taux d'excrétion apparent de 10%).

C. Rapport des taux de production primaire brute réelle (k) et apparente (k') (c-à-d du degré de sous-estimation) en fonction de la fraction (x) excrétée. Les deux courbes correspondent à deux valeurs d'efficacité d'assimilation hétérotrophe.

$$= \frac{x - \frac{x}{T}}{1 - 0.7 \frac{x}{T}}$$

On voit qu'en théorie, la sous-estimation de production ne pourrait dépasser 3.33 fois. En pratique, elle doit être inférieure (toute la production n'est pas excrétée) et - du moins en ce qui concerne l'argument des pertes excrétoires - comprise dans la fourchette assignée par la mesure de photosynthèse déduite de la production brute d'O₂. Cette technique (voir méthodes) indique une perte maximale (excrétion et jus cellulaire) de 50 % (facteur de sous-estimation = 2) dont nous avons tenu compte dans le calcul de production.

En utilisant les mêmes équations, on peut - inversement - calculer une activité bactérienne liée à l'excrétion algale et non prise en compte dans les mesures de respiration. La fig. 34c construite pour une situation moyenne de x' : 0.1 (excrétion visible d'environ 10 %) donne les % de production primaire brute recyclés dans l'uptake hétérotrophique, en fonction des temps de turn-over de la matière excrétée. On voit qu'entre T = 1 et 2 h., on peut avoir une variation de l'uptake hétérotrophique allant de 60(1) à 10 % de la production primaire (soit pour 1243 mg C/m²/j : de 745 à 125 mg C/m²/j).

3.2. Production bactérienne

La littérature cite divers chiffres d'efficacité d'assimilation :

Williams, 1970	: 67 % pour le glucose
	: 78 % pour les acides aminés
Sorokin, 1970	: 45 % pour des hydrolysats algaux
Parsons et Saki, 1970	: 30 % pour milieu peptoné
Williams et Yentsch, 1976	: 80 % pour les acides aminés
	: 75 % pour le glucose
Herbland, 1975	: 20 à 40 % pendant la croissance
	et pour les composés naturels.

(1) 60 % correspondant à T = 1.1 et x = 0.65. On peut difficilement dépasser cette limite d'une excrétion réelle de 65 %.

Hobbie et Crawford, 1969 : 70 à 75 % pour la plupart de 19 composés organiques.

En conclusion, l'efficience semble moindre pour les composés naturels que pour le glucose ou les acides aminés.

On retiendra donc 30 % comme ordre de grandeur probable.

4. IMAGE PARTIELLE DU SYSTEME : LE COMPARTIMENT BACTERIES PLANC- TONIQUES ET LES FLUX QUI LE TRAVERSENT

Admettant un chiffre de respiration moyen de $656 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ et une efficience d'utilisation de la matière organique de 30 %, on peut calculer les flux moyens suivants :

Uptake	:	$937 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$	$(174 \text{ mg N/m}^2/\text{jour})$
Production	:	$281 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$	$(52 \text{ mg N/m}^2/\text{jour})$
Respiration	:	$656 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$	$(\text{excrétion de } 122 \text{ mg N/m}^2/\text{j})$

Le temps de turn-over de la matière organique serait dès lors :

$$2000 \text{ mg C(BOD)}/937 \approx 2 \text{ jours}$$

Un doute subsiste cependant quant à la matière organique probablement plus labile qui est libérée par excrétion algale. Le turn-over étant plus rapide, un flux important (peut-être entre 10 % et 60 % de la production primaire) peut échapper à notre analyse.

II G. Bactériobenthos

et flux associés

Le sédiment est le siège par excellence des processus de reminéralisation de la matière organique particulaire. La vitesse de recyclage limite la production primaire. Le sédiment joue donc un rôle de contrôle principal dans le système.

Les organismes visés à ce paragraphe sont essentiellement bactériens, mais l'activité hétérotrophe globale comprend aussi celle du microbenthos non bactérien.

1. METABOLISME DE L'AZOTE

Trois grands métabolismes sont à l'oeuvre (Billen, 1976) :

- 1) l'ammonification, importante pour la totalité de la superficie du Bassin.
- 2) la nitrification, essentiellement localisée à la zone sableuse (7 % de la superficie totale) et très active en été, mais également perceptible en zone vaseuse pendant l'hiver.
- 3) la dénitrification, à peu près constante dans la zone sableuse et perceptible en hiver dans la zone vaseuse.(1)

(1) Ces zones ont été définies pour la première fois en termes de matière organique par Dehaïrs (1972) :
zone vaseuse : 3.5 à 6 % de M.O.
zone sableuse : < 3 % de M.O.

Les quantités qui peuvent diffuser vers l'eau ou vers le sédiment résultent du jeu de ces trois métabolismes :

flux d' NH_4^+ vers l'eau = ammonification - nitrification

flux d' NO_3 vers l'eau (ou le sédiment) = nitrification - dénitrification.

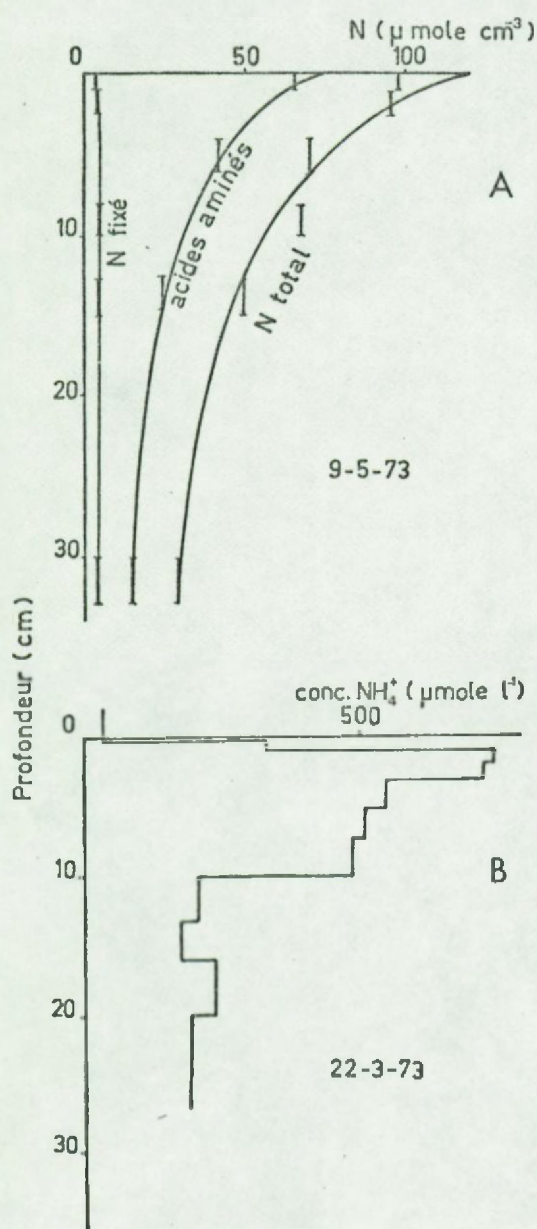


Fig.35.

A.Profils verticaux des concentrations de différentes formes d'azote(surtout organiques)dans le sédiment du Bassin de Chasse(d'après Billen, 1976.)

B.Profil vertical de la concentration en azote ammoniacal dans le sédiment du Bassin de Chasse(d'après Billen, 1976.)

1.1. Ammonification

L'activité hétérotrophe totale peut se déduire de mesures directes d'utilisation des divers oxydants possibles (dans l'ordre : O_2 , NO_3^- , SO_4^{2-}). Billen en déduit un taux de dégradation du carbone organique, qu'on peut convertir en ammonification en utilisant le rapport C/N = 5 (1).

Ce bilan se présente comme suit :

oxydant	utilisation	équivalent en C dégradé
O_2	45 mM/m ² /jour	540 mg C/m ² /jour
NO_3^-	3	47
SO_4^{2-}	20	480
		<hr/> Total 1067 mg C/m ² /jour

soit 390 g C/m²/an. Prenant un rapport C/N ~ 5, on calcule un flux moyen d'ammonification de 211 mg N/m²/jour, soit 77 g N-NH₄⁺/m²/an. Ce flux varie saisonnièrement ainsi qu'il ressort des mesures de consommation d'O₂. La courbe de la fig. 36 résulte d'un modèle décrit au § III E.

Ce flux se répartit en :

- 1) diffusion vers l'eau libre : ~ 122 mg N-NH₄⁺/m²/jour
- 2) diffusion vers une nappe phréatique : ~ 19 mg N-NH₄⁺/m²/jour
- 3) consommation par bactéries nitrifiantes : ~ 70 mg n-NH₄⁺/m²/jour
 - a) limitée aux quelques millimètres supérieurs et à l'hiver en zone vaseuse
 - b) très importante en zone sableuse
- 4) adsorption sur l'argile : 50 % du stock mais reste disponible pour l'activité biologique.

(1) un rapport C/N > 5 s'indique si la matière qui arrive au sédiment a déjà subi une dégradation partielle (ex. matière importée du port d'Ostende).

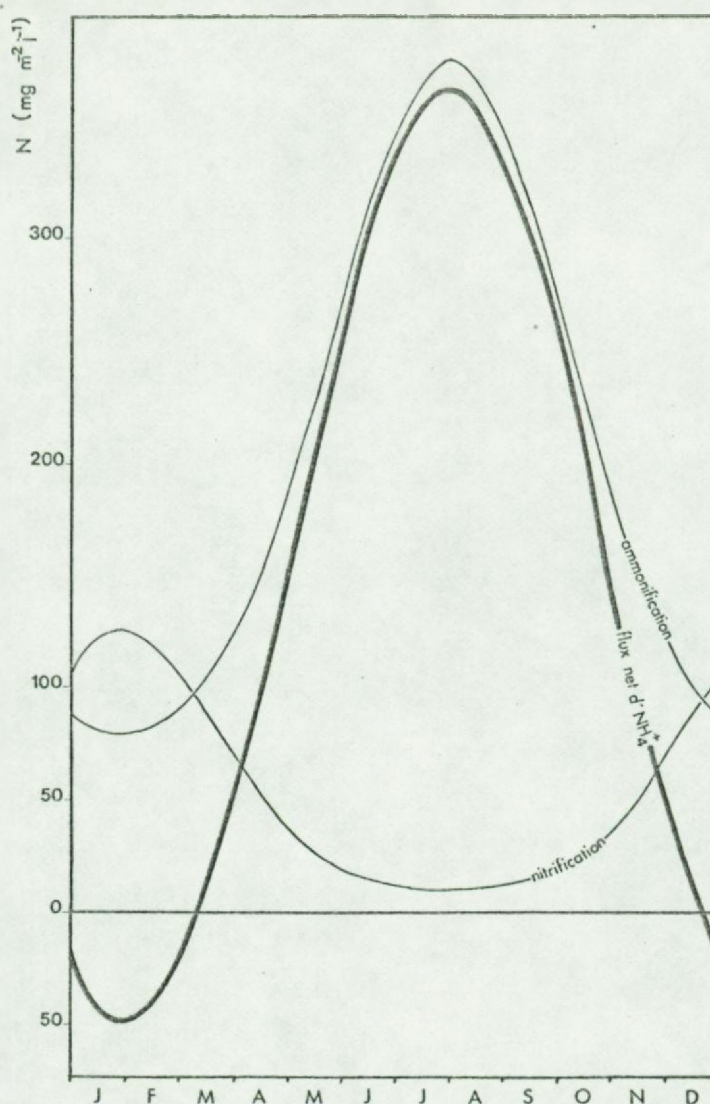


Fig.36.

Courbes saisonnières des flux d'ammonification (calculés en supposant une liaison exponentielle à la température) et de nitrification (selon le modèle Vanderborgh-Billen). On en déduit un flux net d' NH_4^+ .

1.2. Dénitrification

Billen constate une consommation active de NO_3^- par des bactéries dénitrifiantes. Painter (1970) mentionne que plusieurs groupes de bactéries hétérotrophes sont capables de produire du N_2 à partir de NO_3^- ou NO_2^- (ici aussi, il y a évaison d'azote).

On peut mesurer cette consommation expérimentalement en suivant la cinétique de disparition de NO_3^- ajouté à du sédiment fraîchement échantillonné. La concentration en NO_3^- est le facteur limitant dans ce processus.

Dans la zone vaseuse (fig. 37), on a récemment (Billen, 1976) mis en évidence un maximum de concentration en NO_3^- dans le premier centimètre de sédiment (lié à une activité nitrifiante insoupçonnée précédemment). La dénitrification est en balance avec ce processus. Selon le rapport des 2 activités et la concentration en NO_3^- de l'eau sus-jacente, il y aura alternativement diffusion vers l'eau et vers le sédiment.

Dans la zone sableuse, la nitrification l'emporte sur la dénitrification, de sorte qu'il n'y a pas de diffusion de NO_3^- vers le sédiment, mais au contraire un flux net de NO_3^- vers l'eau libre. Vanderborcht et Billen (1975) ont écrit un modèle à deux couches qui tenant compte à la fois de la diffusion et des deux métabolismes, rend compte des profils (fig. 37) observés. Le flux net d' NO_3^- s'en déduit aisément (voir § III C).

En zone vaseuse, le flux moyen de nitrate dû à la dénitrification est de $44 \text{ mg N/m}^2/\text{jour}$. En zone sableuse, il est de $100 \text{ mg N/m}^2/\text{jour}$.

La figure 38 rend compte de la variation saisonnière du phénomène dans les deux zones.

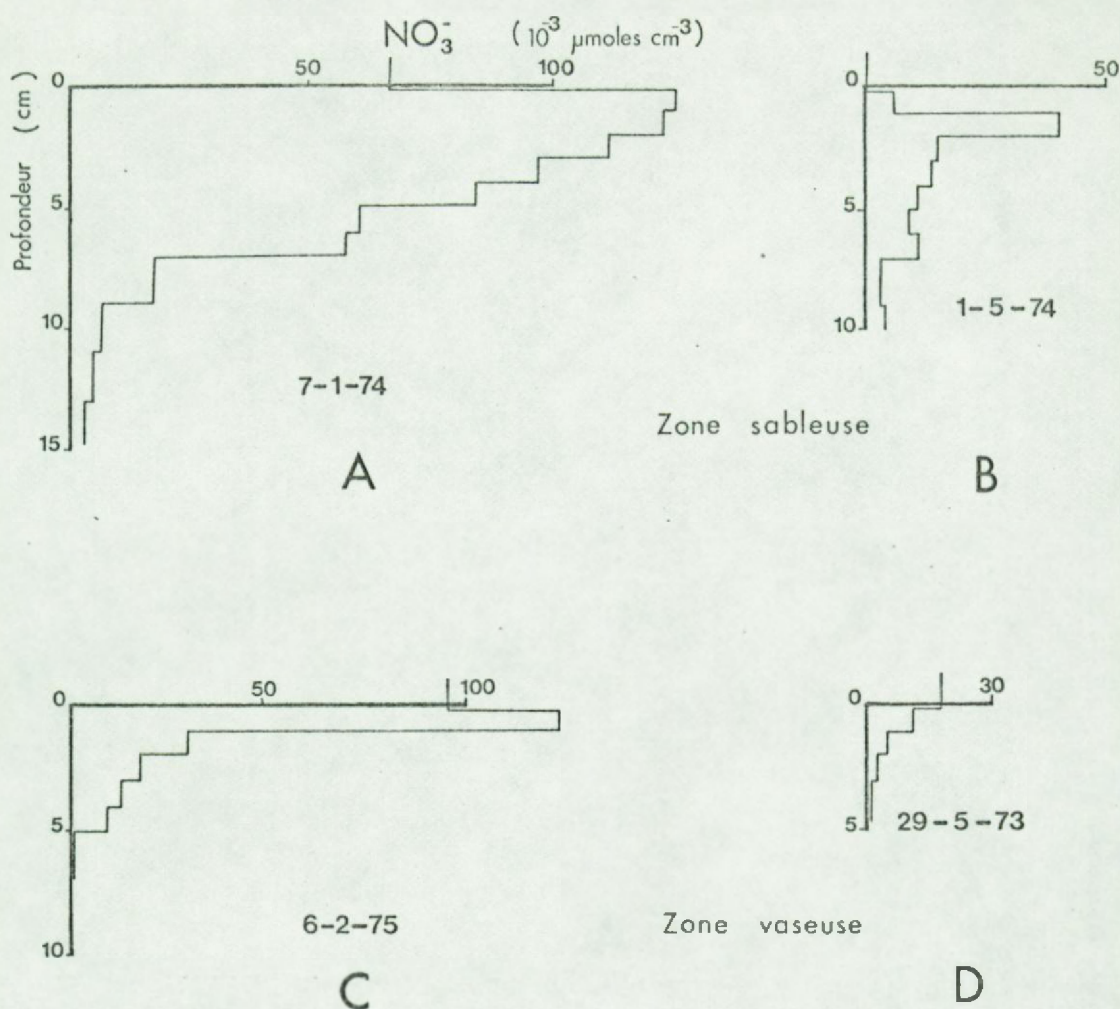


Fig. 37.A,B,C,D. Profils verticaux de concentration en nitrates dans le sédiment du Bassin pour les différentes zones et saisons (repris de Billen 1976).

1.3. Nitrification

Le profil de NO_3^- dans le sédiment (fig. 37) s'explique par l'existence d'une nitrification se produisant dans les premiers centimètres (1 à 5 cm). En effet, on y mesure un Eh > 200 à 250 mV, favorable à l'oxydation d' NH_4^+ en NO_3^- .

On peut en déduire une diffusion vers l'eau ou vers le sédiment (modèle à 2 couches).

L'activité nitrifiante est mesurable directement. En effet, les chemoautotrophes assimilent le CO_2 . On sait qu'une môle de bicarbonate est utilisée pour 5 môles de NH_4^+ oxydées en NO_3^- (Gundersen et Montain, 1973). Utilisant du $^{14}\text{CO}_2$, Billen a pu différencier cette assimilation de la fixation anaplérotique en mesurant d'une part, l'incorporation totale et d'autre part, l'incorporation avec fixation autotrophe inhibée par un agent spécifique.

La nitrification a lieu pendant toute l'année dans la zone sableuse. On constate de plus grandes activités en été qu'en hiver, mais la profondeur active est plus petite en été (~ 1cm) qu'en hiver (~ 10 cm), en raison de la fluctuation de l'activité hétérotrophe qui réduit la couche oxydante au centimètre superficiel et joue ainsi un rôle limiteur. La figure 38 donne les valeurs de nitrification, dénitrification et de flux résultant pour les deux zones.

Le flux moyen de nitrification vaut 52 mg N/m^2 /jour en zone vaseuse et 298 mg N/m^2 /jour en zone sableuse.

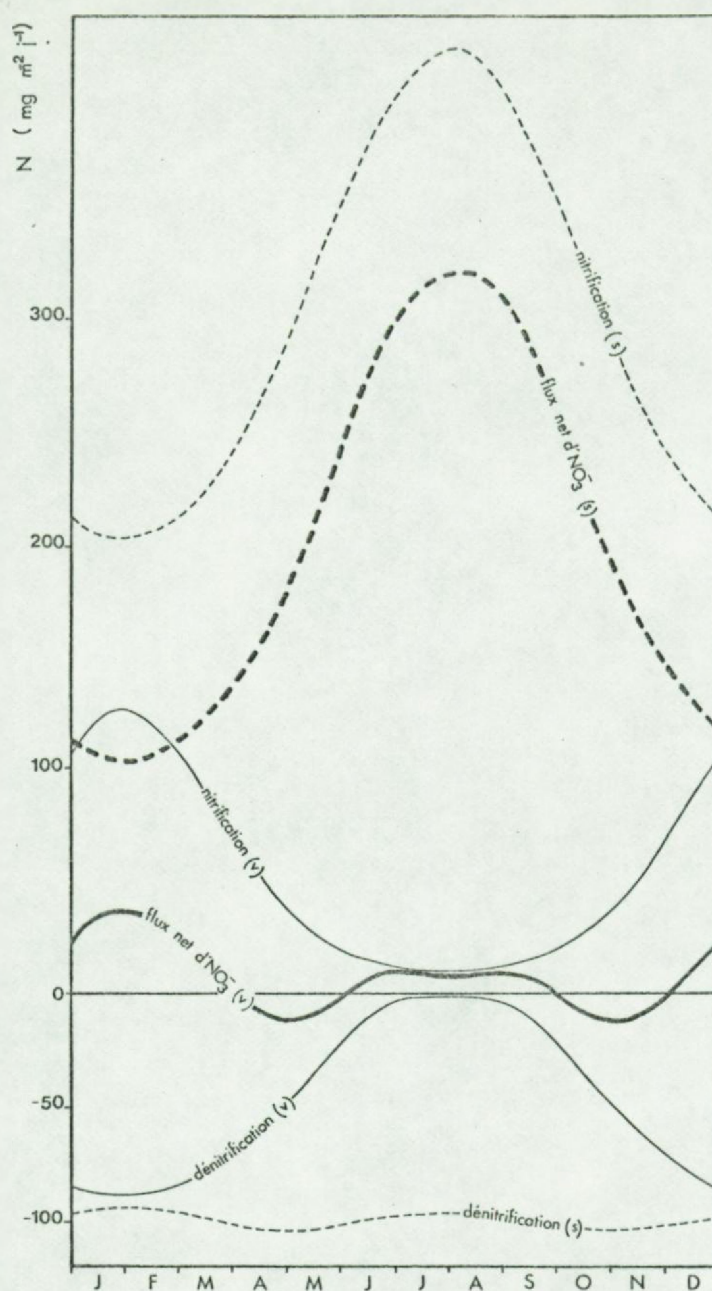


Fig.38.

Courbes saisonnières des flux de nitrification et dénitrification pour les zones sableuse (s) et vaseuse (v) du Bassin de Chasse. On en déduit les flux nets de NO_3^- (d'après Billen, 1976)

2. METABOLISME DU PHOSPHORE

Nous avons, grâce au travail de Dehairs (1972), un aperçu de l'activité régénératrice de PO_4^{3-} au niveau du sédiment. En effet, le profil de PO_4^{3-} dans l'eau interstitielle est connu pour la mi-avril (fig.39) et la diffusion à travers l'interface sédiment eau

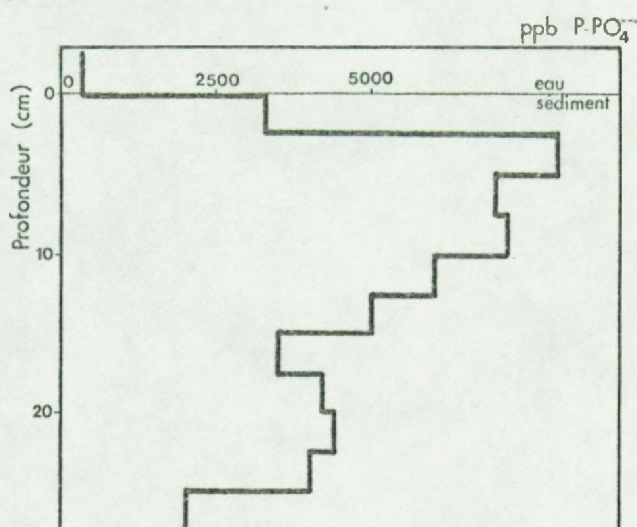


Fig.39. Profil vertical de la concentration en phosphates dans le sédiment du Bassin de Chasse(d'après Dehairs, 1972).

a été calculée. Si on tient compte d'un coefficient de diffusion de $10^{-4} \text{ cm}^2/\text{sec}$ et d'une porosité de 0.6 (voir § III C). au lieu des valeurs préconisées à l'époque (soit 10^{-5} et 0.85), on calcule un flux journalier de $97 \text{ mg P-PO}_4^{3-}/\text{m}^2/\text{jour}$ (au lieu de $13 \text{ mg}/\text{m}^2/\text{jour}$). On suppose que cette activité est liée à la température, de manière analogue à l'ammonification.

3. IMAGE PARTIELLE DU SYSTEME : LE COMPARTIMENT MICRO-ORGANISMES BENTHIQUES ET LES FLUX QUI LE TRAVERSENT.

Plutôt que de se limiter au transfert global de carbone (environ $1.1 \text{ g C/m}^2/\text{jour}$, temps de turn-over : 3.75 ans), on a détaillé les flux correspondants d'azote et de phosphore, qui se rapportent à des métabolismes très différents et qui sont très importants dans le système global (au contraire du CO_2 dissous, les nutriments contrôlent effectivement la dynamique du système).

Les stocks sont calculés à partir des profils intégrés en ce qui concerne les formes d'azote, ou des analyses de matière organique en ce qui concerne le carbone.

Les flux se répartissent entre un mouvement de matière organique particulaire vers le sédiment (non quantifié) et d'une régénération nette, dont le bilan en termes d'azote s'établit comme suit :

ammonification	:	211	mg	$\text{N/m}^2/\text{jour}$
nitrification	:	70	"	"
dénitrification	:	48	"	"

Flux de NO_3^- vers l'eau : $70 - 48 = 22 \text{ mg N/m}^2/\text{jour}$

Flux de NH_4^+ vers l'eau : $211 - 70 - 19 = 122 \text{ mg N/m}^2/\text{jour}$

Flux de NH_4^+ vers nappe souterraine : $19 \text{ mg N/m}^2/\text{jour}$

Enfin, nous disposons d'une approximation du flux de régénération de PO_4^{3-} , soit $97 \text{ mg P/m}^2/\text{jour}$ en avril.

IIH. Tests de cohérence,

bilan général et discussion

1. INTRODUCTION

Nous examinerons ici deux types de test :

- 1) vérification de la cohérence entre fluctuations observées dans certains compartiments et flux d'input-output mesurés directement.

Les compartiments chimiques sont particulièrement indiqués pour cette vérification. La dérivée dC/dt à leur courbe de concentration doit être égale à la somme des flux.

On examinera successivement le cas de certains nutriments majeurs de la BOD et de l'oxygène dissous. Les échelles de temps sont l'échelle nyctémérale et l'échelle saisonnière.

On s'attend à ce que les fluctuations soient de sens opposé pour :

- a) les nutriments : flux d'uptake (associé à la production) versus flux de régénération (associé à la respiration)
- b) l'oxygène et : flux de production versus la BOD flux de respiration.

- 2) bilan général sur base annuelle

S'il n'y a ni eutrophisation ni oligotrophisation marquées, la somme des flux de production doit équivaloir à la somme des flux de consommation (respirations). De plus, à l'intérieur du système, une série de flux doivent être cohérents.

2. RECHERCHE DE COHERENCE ENTRE LES FLUCTUATIONS DES COMPARTIMENTS CHIMIQUES ET LES FLUX MESURES

2.1. Echelle de temps : la saison

2.1.1. Variation des différents compartiments chimiques

Les éléments qui ont retenu notre attention sont ceux qui sont classiquement considérés comme susceptibles de limiter la croissance phytoplanctonique : l'azote et le phosphore (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ , PO_4^{3-}). La silice n'a pas retenu notre attention, le phytoplancton du Bassin ne comportant que peu de diatomées. La BOD_5 est une indication du pool de matière organique biodégradable (dissoute et particulaire), faisant pendant au pool des nutriments inorganiques dissous.

2.1.1.1. Les nitrates (+ nitrites)

Les nitrates obéissent à un cycle annuel de régénération-consommation (1)(fig.40) où la phase de consommation (période de fermeture du Bassin) a retenu plus particulièrement notre attention: dès avant la fermeture des vannes, la concentration en NO_3^- et NO_2^- tombe rapidement dans des eaux qui, à ce moment, sont communes au port d'Ostende et au Bassin. Après la fermeture, le processus se ralentit légèrement, quoique encore très rapide. Au début de mai ou juin (selon les années), la consommation est quasiment achevée.

Dès la fin juillet (1971) ou août(1974), la teneur en NO_3^- de l'eau augmente à nouveau, signe de l'interruption des activités d'uptake (disparition du phytoplancton liée aux manoeuvres des vannes).

(1) phase de consommation nette : uptake par le phytoplancton et phytobenthos plus grand que le flux net venant du sédiment (ou s'y ajoutant quand le flux est inversé) et des excréctions en milieu pélagique.

phase de régénération nette : flux net venant du sédiment et excréctions plus grands que l'uptake.

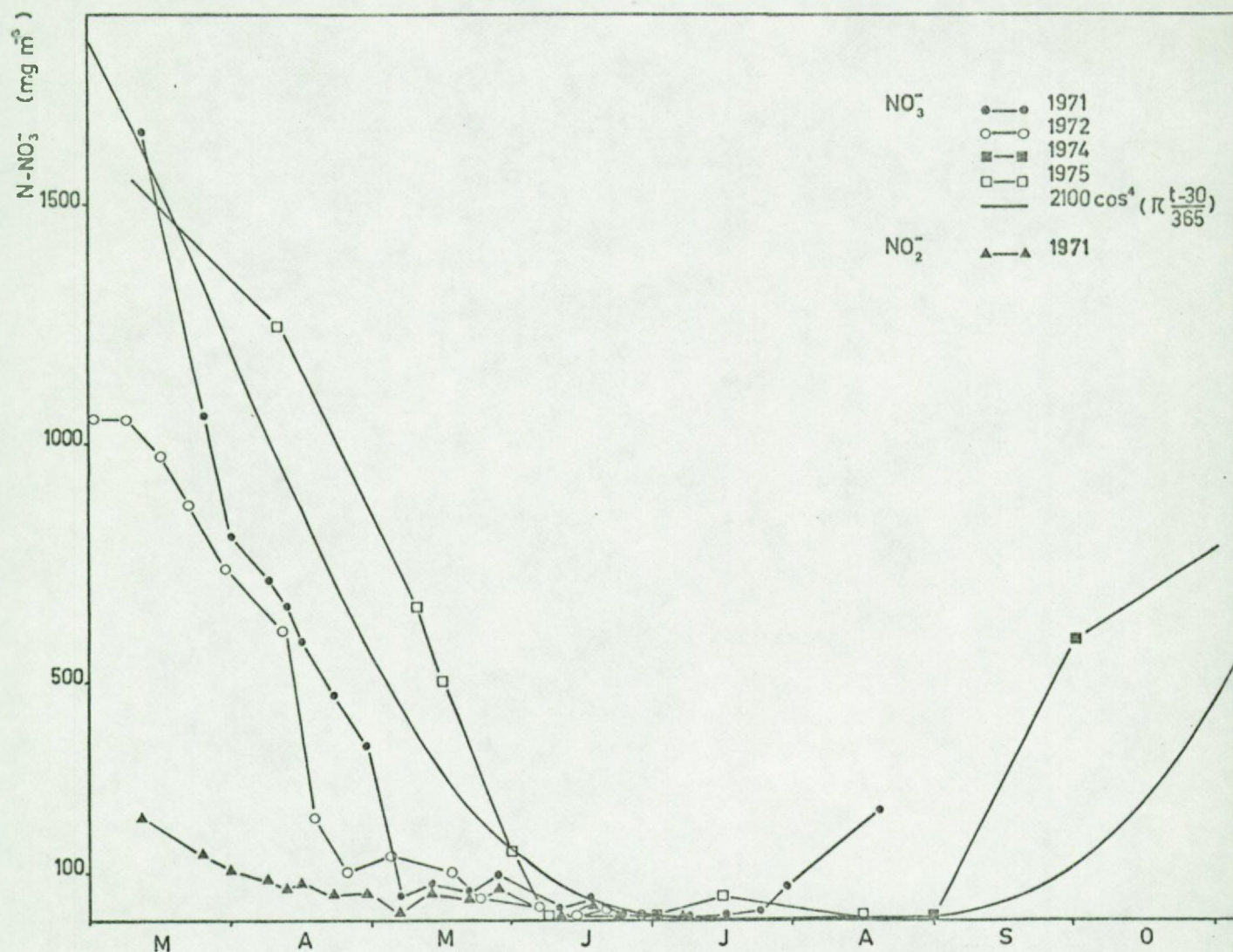


Fig.40 .

Courbes saisonnières de concentration en nitrates et nitrites au Bassin de Chasse(4 courbes expérimentales et une courbe simulée d'après Billen, 1976).

Le tableau 26 donne un aperçu de la distribution spatiale de NO_3^- dans le Bassin en 1971 (voir aussi les transects, § II.B.1.1.1.), et de l'hétérogénéité caractérisée par un indice généralement élevé: il y a plus de nitrates à proximité des grandes et petites vannes. Est-ce dû à des infiltrations ou une dynamique différente dans ces parages (caractérisés par un envasement plus abondant, une production plus élevée, etc..) ? On ne peut le dire avec certitude. La théorie de l'infiltration n'est pas forcément la meilleure, car on sait que les eaux du port d'Ostende connaissent une dénitrification parallèle à celles du Bassin (Leloup et Van Meel (1965)).

2.1.1.2. L'ammoniaque

Les mêmes considérations s'appliquent à NH_4^+ avec la différence qu'il existe un flux puissant d'ammonification au niveau du sédiment pendant presque toute l'année et particulièrement en été. Il n'est donc pas surprenant d'observer des "bouffées" d' NH_4^+ pendant la période de végétation, probablement chaque fois que l'uptake est défaillant. La comparaison des courbes annuelles d' NH_4^+ avec celles de production primaire permet de confirmer, en gros, cette hypothèse (fig. 41).

Le tableau 27 renseigne la distribution des concentrations aux 5 points du Bassin en 1973.

2.1.1.3. Les phosphates

La fig. 42 montre que la teneur en phosphates s'élève au cours de l'année. Cette élévation est toutefois progressive au contraire des fluctuations de l'ammoniaque. De plus, le tableau 28 révèle l'extraordinaire homogénéité de distribution des phosphates dans le Bassin, contrastant avec celle des autres nutriments.

Le phosphore étant théoriquement prélevé dans un rapport C/P élevé (=106, par atome), les variations qu'impriment les changements de photosynthèse sont très atténuées. L'augmentation quasi-continue de la teneur en PO_4^{3-} indique un flux de minéralisation supérieur à celui de consommation par les autotrophes.

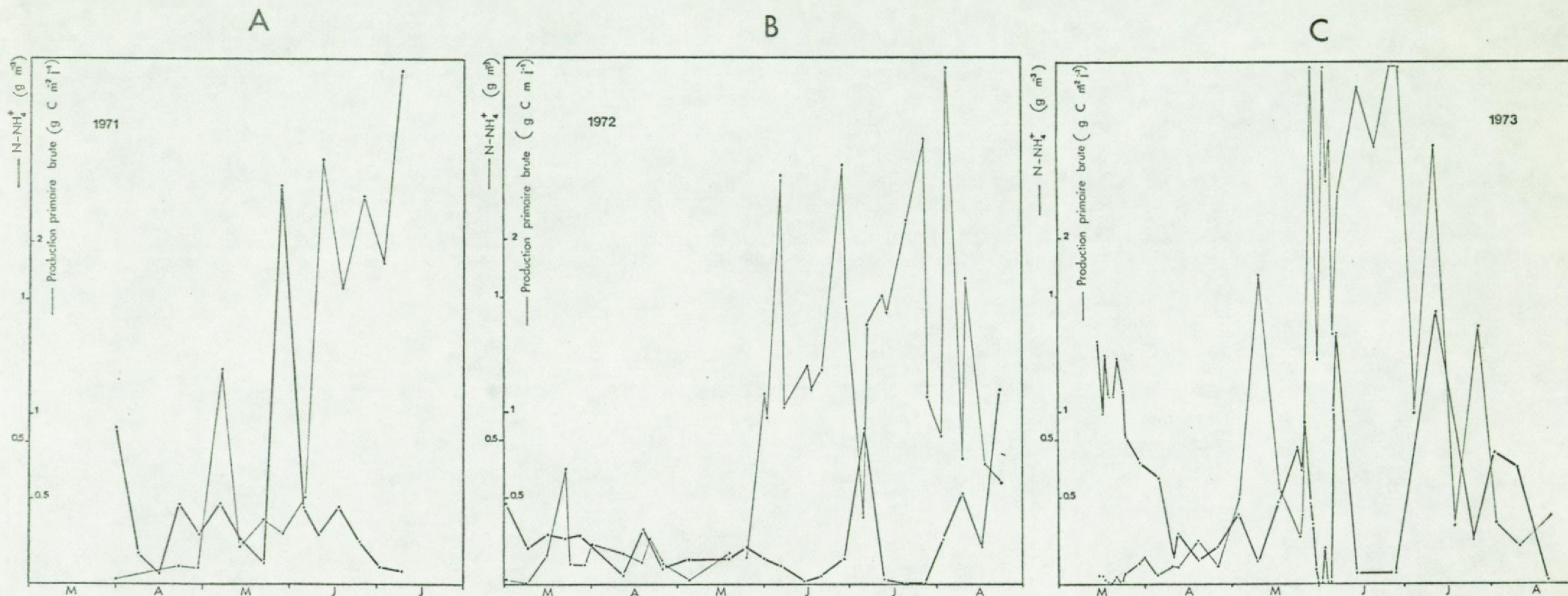


Fig. 41. A, B, C.

Courbes saisonnières de concentration en azote ammoniacal au Bassin de Chasse. Ces courbes sont mises en regard des courbes de production primaire afin de faire apparaître certaines corrélations.

2.1.1.4. La B O D₅

En 1974, des mesures de BOD₅ ont été faites régulièrement au Bassin (Jo Podamo, 1974). Cette mesure indirecte d'une fraction moyennement labile de la matière organique, révèle d'importantes fluctuations entre 10 et 260 $\mu\text{M}/\ell$ O₂ (soit 100 à 2650 mg C/m³, en tenant compte d'un quotient respiratoire de 1/1.2 dans la transformation). Les pointes de BOD₅ suivent en gros les pointes de production primaire, ce qui indique qu'il y aurait des accumulations transientes de cette catégorie de matière organique (fig.43). Cette interprétation a également été donnée pour les pics de fixation anaplérotique succédant à ceux de production primaire (§ II .F.3.1).

2.1.2. Comparaison des flux

2.1.2.1. Métabolisme de l'azote

- 1°) graphique dérivé au départ des variations de
NO₃⁻ et NH₄⁺ en 1973 (fig. 44)

On remarque que si les temps de prélèvement sont suffisamment rapprochés, le caractère extrême des variations du flux d'NH₄⁺ devient évident. A contrario, cela permet de formuler une critique qui se vérifiera tout au long des pages qui suivent : les pentes constantes des lignes qui réunissent les points hebdomadaires d'une courbe saisonnière ne donnent que des moyennes hebdomadaires pour des flux éventuellement très différents.

On a la confirmation que le rythme d'une semaine imposé dans notre travail n'est pas encore suffisant bien qu'il représente un progrès par rapport à la pratique courante (tous les 15 jours ou tous les mois).

- 2°) somme des flux connus de manière indépendante (fig.45)

Les manières dont sont calculés ces flux sont décrites tout au long des chapitres qui précèdent.

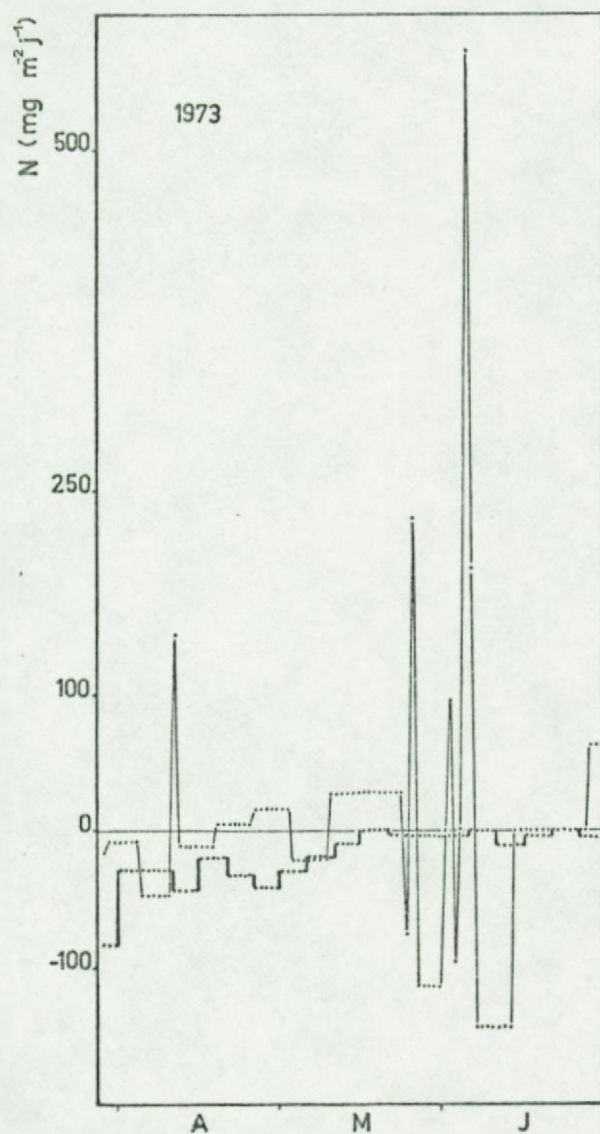


Fig.44. Flux net d'azote inorganique dans l'eau du Bassin de Chasse (graphiques dérivés des courbes de concentration d' NO_3^- et NH_4^+)

3°) confrontation des flux nets (fig.45b)

On observe (1) :

1°) des similitudes (encourageantes, compte tenu de l'effet cumulatif de plusieurs erreurs possibles (2))

Ce sont : a) même ordre de grandeur

b) même phase en période d'activité phytoplanctonique.

2°) certaines grandes différences d'amplitude dans un sens ou dans l'autre.

a) cas où la Σ des flux indique une consommation supérieure à celle qui est déduite de la variation du nutriment dissous.

Il peut s'agir : - d'une surestimation de l'uptake (une modification du rapport C/N dans l'uptake pourrait expliquer cette surestimation) et/ou
- d'une sous-estimation d'un processus de régénération

b) cas où la Σ des flux indique une consommation inférieure à celle qui est déduite de la variation du nutriment dissous.

Il peut s'agir : - de la sous-estimation d'une consommation (dénitrification dans l'eau libre ?; divergence du rapport C/N dans l'uptake ?) et/ou
- d'une surestimation de la régénération

(1) on s'est limité à la période avril-juin, car en 1973, le mois de juillet a été perturbé par une vidange prématurée et totale du Bassin.

(2) erreurs sur les mesures indépendantes, dues à l'hétérogénéité du Bassin, dues à des remplissages partiels, erreur sur le graphique dérivé (voir § précédent).

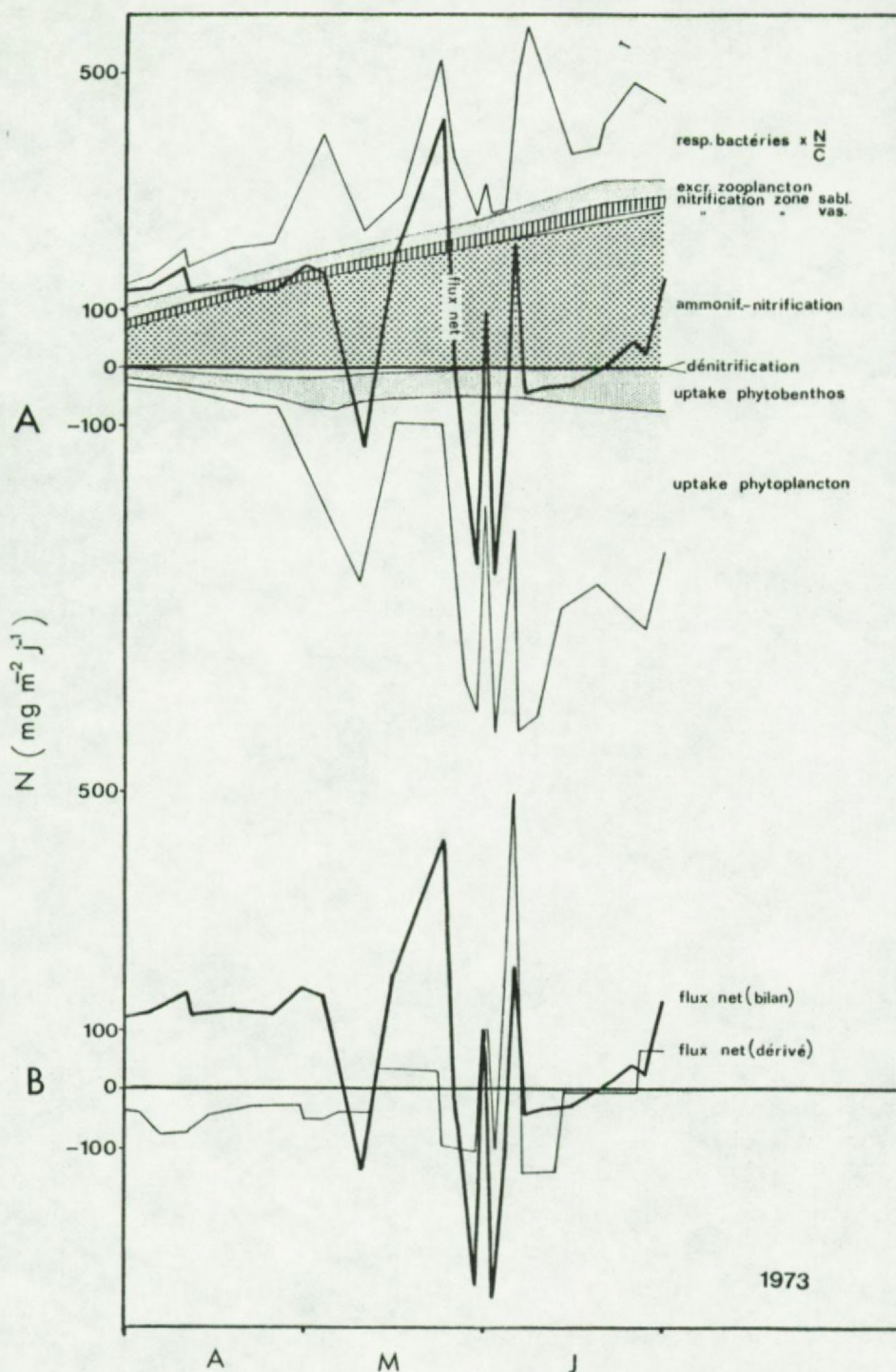


Fig.45 .A. Bilan des flux de production et de consommation biologique d'azote inorganique au Bassin de Chasse en 1973.Calcul d'un flux net.

B. Comparaison du flux net calculé dans le bilan et du flux dérivé de la courbe de concentration dans l'eau.

Le flux de régénération par le sédiment étant présumé assez égal dans le temps et étant une composante principale dans le bilan, l'erreur sur le rapport C/N appliqué au calcul de l'uptake par le phytoplancton et le phytobenthos est une cause plus probable d'incohérences observées.

Si on applique un raisonnement complémentaire à celui suivi jusqu'à présent, on peut déterminer l'uptake probable en faisant la différence entre le flux net déduit des variations de nutriments dissous et la somme des flux de régénération.

Le rapport de la production primaire nette à l'uptake ainsi calculé donne le rapport C/N des activités d'assimilation (fig.46). On observe effectivement des variations autour du rapport 5 (ce qui indique quand même que nos mesures et la valeur de C/N basée sur la littérature semblent se tenir).

La période d'avril pose cependant un problème particulier : il n'y a guère de production phytoplanctonique et ce n'est probablement pas un très bas rapport C/N des assimilations (il faudrait qu'il soit de l'ordre de 0.5) qui peut expliquer que la Σ des flux mesurés soit positive et très supérieure au flux net observable.

Le traitement séparé des cas du NO_3^- et du NH_4^+ (fig.47 et 48) révèle que le flux manquant (consommation sous-estimée ?) est d'environ $30 \text{ mg N/m}^2/\text{jour}$ pour NO_3^- et d'environ $150 \text{ mg N/m}^2/\text{jour}$ pour NH_4^+ (~ 180 en moyenne pour les 2 ions).

Un flux d'N de $180 \text{ mg N/m}^2/\text{jour}$ implique une production primaire brute de $1300 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$, ce qui est difficilement croyable à cette époque de l'année (on l'estime à 285).

En conclusion, le système nous paraît assez cohérent pendant la période de végétation. Les différences observées sont explicables. En particulier, les variations du rapport des assimilations

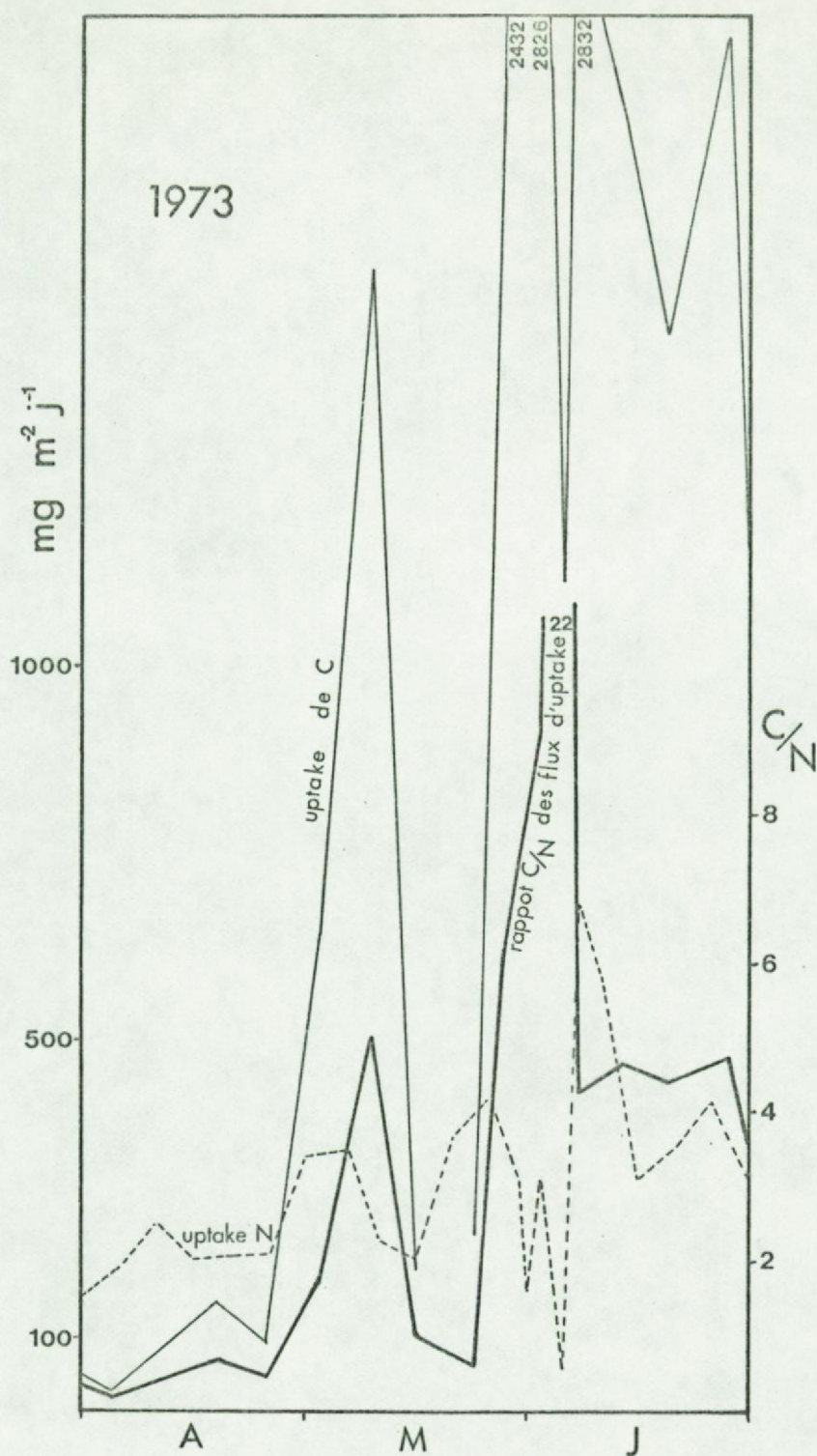


Fig.46. Rapport présumé des flux d'uptake de C (production nette) et d'azote inorganique, se basant sur le flux net dérivé et l'hypothèse d'une estimation exacte des flux de consommation biologique.

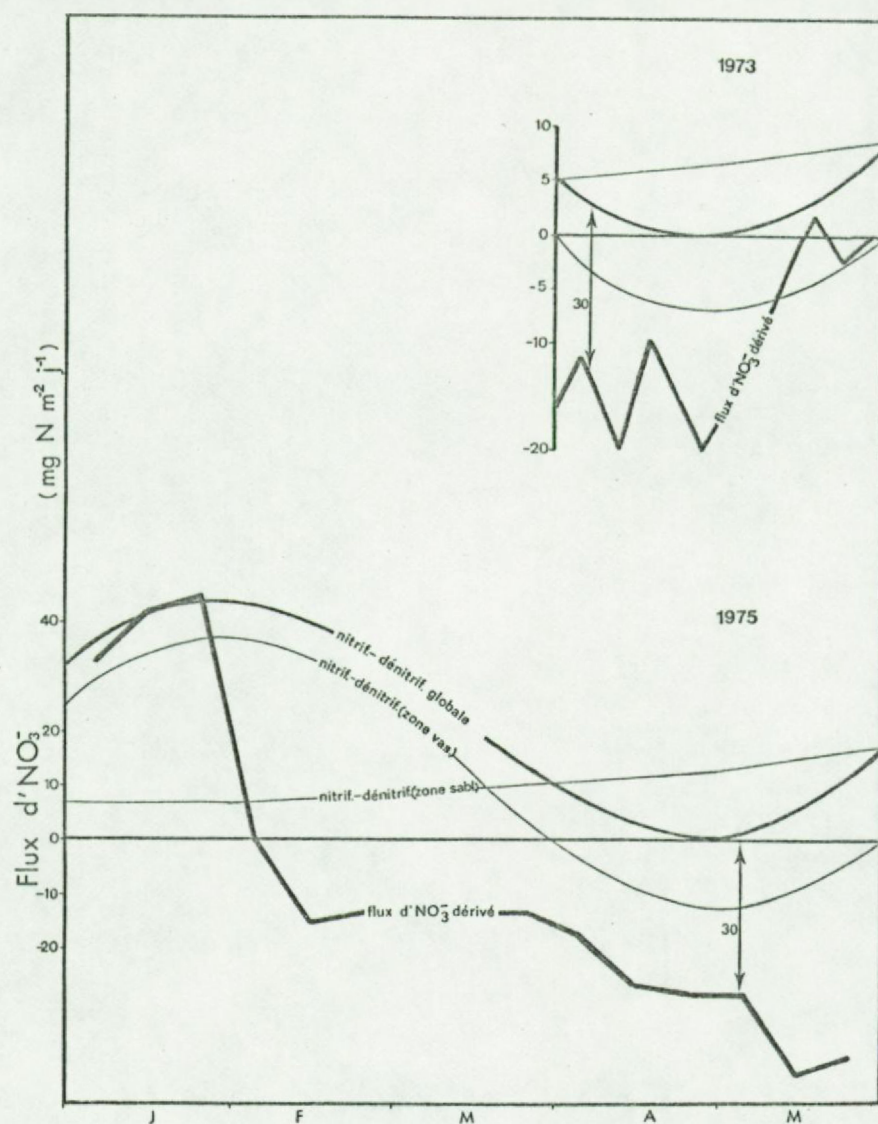


Fig.47. Bilan des flux d' NO_3^- pendant la période qui précède le pic de croissance printanière du phytoplancton, mettant en évidence une incohérence (écart d'environ $30 \text{ mg N m}^{-2} \text{ j}^{-1}$)

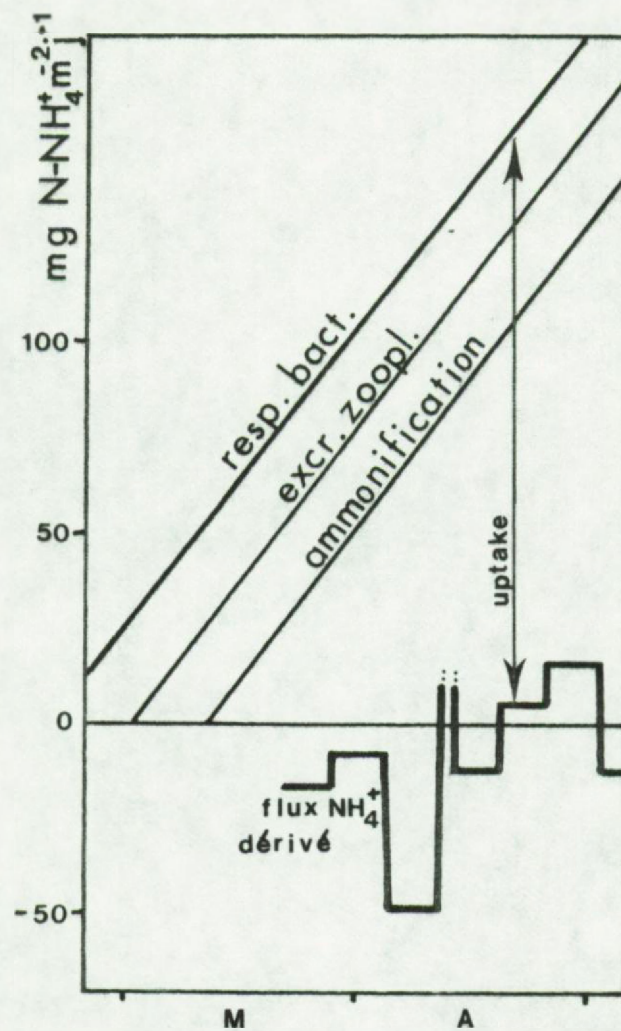


Fig.48. Bilan des flux d' NH_4^+ pendant la période qui précède le pic de croissance printanière du phytoplancton, impliquant un uptake d'environ $150 \text{ mg N m}^{-2} \text{ j}^{-1}$.

carbonée et azotée pourraient rendre compte de ces différences. Par contre, dans la période qui précède le premier pic de printemps (période A), on explique difficilement la consommation de l'azote, et du NH_4^+ en particulier.

Il peut s'agir d'erreurs d'estimation des flux ou bien de l'existence d'un métabolisme qui échappe à notre analyse (peut-être un système nitrification-dénitrification en phase pélagique(1))

Si d'autre part, on admet que les variations nycthémérales d' NH_4^+ sont intenses à cette période, et que le graphique dérivé est très imparfait, cela ne supprime pas le problème d'une consommation journalière tout aussi importante à expliquer.

2.1.2.2. Métabolisme du phosphore

Etant donné le peu de résultats, il convient d'être particulièrement prudent. On constate que les flux estimés de régénération (flux moyen compris entre 25 et 150 $\text{mg P/m}^2/\text{jour}$, selon les deux évaluations discutées au § II.G.2.) et de consommation (flux moyen d'uptake par le phytoplancton et le phytobenthos, évalué à 27 $\text{mgP/m}^2/\text{jour}$ (2)) sont, au niveau des ordres de grandeur, compatibles avec un flux net positif et modéré qui explique la montée progressive de la teneur de l'eau en PO_4^{3-} .

2.1.2.3. Flux de matière organique (BOD_5)

La signification de la BOD_5 en tant qu'indice de matière organique biodégradable et d'origine essentiellement phytoplanctonique a été abordée au § II F. Le graphique dérivé (fig.49b) est construit sur des intervalles malheureusement trop grands en avril-mai. Par la suite, la situation est meilleure : de juin à août, on distingue quatre alternances de flux négatif et positif.

(1) Gundersen (comm. personnelle) estime que de nombreux processus peuvent se dérouler au niveau des particules de matière organique en suspension, qui seraient autant de microenvironnements caractérisés par des gradients (aérobiose à la surface, anaérobiose vers le centre).

(2) rapport C/P = 41 (par poids) sur base de la production nette.

Le flux déduit de la différence des flux mesurés de respiration et de production primaire nette (fig. 49 a) évolue de façon généralement analogue (certains déphasages peuvent être imputés à la résolution temporelle qui est insuffisante en ce qui concerne les mesures de BOD_5).

En gros, le résultat nous paraît cependant assez positif et suggère que nos mesures sont cohérentes.

D'autre part, si la mesure de BOD_5 est prise, non plus comme indice de matière organique, mais comme mesure directe (conversion approximative : $1 \mu M O_2/l = 10 mg C/m^3$), on voit que sa fluctuation représente une fraction généralement comprise entre 10% et 60% du flux net déduit des mesures de respiration bactérienne et de production primaire nette. Le complément représente logiquement la fluctuation de cette proportion de biomasse et de matière organique (POM détritique notamment) moins labiles, qui ne peuvent être oxydées dans le temps d'une mesure de BOD_5 . Cette observation rappelle celles de Andrew & Williams (1971) et Banoub & Williams (1973) qui ne constatent de variation saisonnière que pour la fraction peu labile (qui peut donc s'accumuler) et, par contre, une concentration \pm constante pour les petites molécules labiles (glucose, acides aminés, etc...) dont les taux de dégradation sont à mesurer indépendamment et à rajouter au taux net observable in situ.

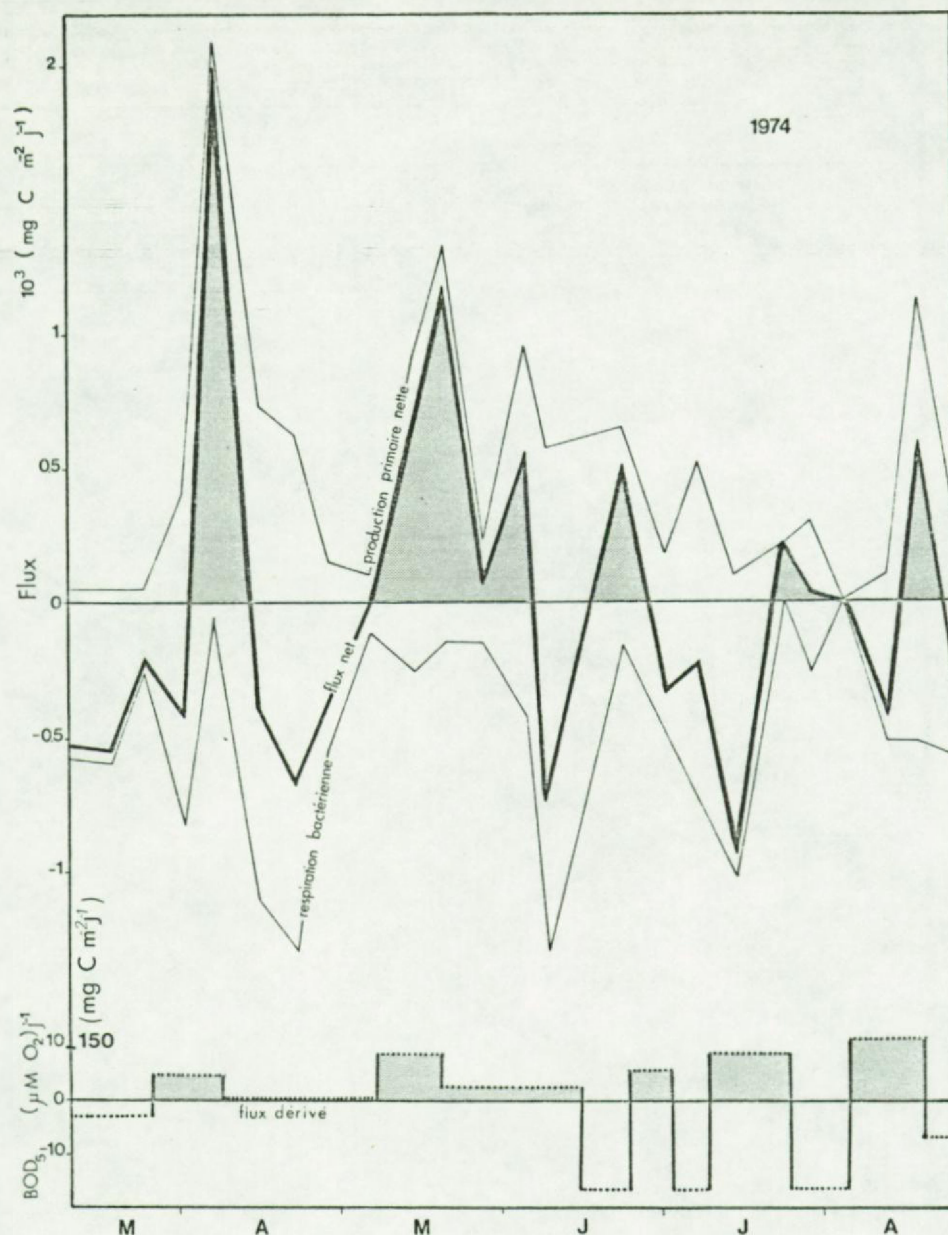


Fig.49. Bilan des activités autotrophes et hétérotrophes en phase pélagique au Bassin. Calcul d'un flux net de production ou de consommation de la matière organique. Comparaison avec le flux dérivé de la courbe saisonnière de BOD_5 .

2.2. Echelle de temps : la journée

2.2.1. Métabolisme de l'azote

On a observé au cours de plusieurs cycles de 24 h., une variation nycthémérale importante des nutriments azotés. L' NH_4^+ varie à l'inverse de l'activité du phytoplancton, ce qui fait présumer du rôle de celui-ci dans la diminution diurne de la concentration en azote.

Le cycle du 18.5.75 a été particulièrement bien suivi à ce point de vue. Le comportement de NO_3^- a également été étudié.

Les flux dérivés (fig.50b) ont été calculés et sommés au départ des courbes expérimentales (fig.50a) de concentration en azote inorganique.

Les flux mesurés ou estimés indépendamment pour les différents compartiments ont de même été sommés et le flux résultant net calculé (fig.51a).

La comparaison des deux résultats (fig.51b) suscite des commentaires analogues à ceux faits pour le cas des variations saisonnières :

- 1°) on observe une similitude d'allure (consommation le jour et régénération, la nuit) pour les deux courbes.
- 2°) cependant un processus de consommation - qui a une ampleur maximale pendant la matinée - est sous-estimé ($\sim 30 \text{ mg N/m}^2/\text{h}$).

Une modification importante du rapport C/N des assimilations ne change pas beaucoup les choses. En fait, la photosynthèse ne semble pas impliquée, puisque le processus est effectif avant le lever du jour. De plus, il peut difficilement s'agir d'une sous-estimation de photosynthèse car celle-ci est largement cohérente avec les fluctuations d'oxygène dissous dans l'eau (voir paragraphe suivant).

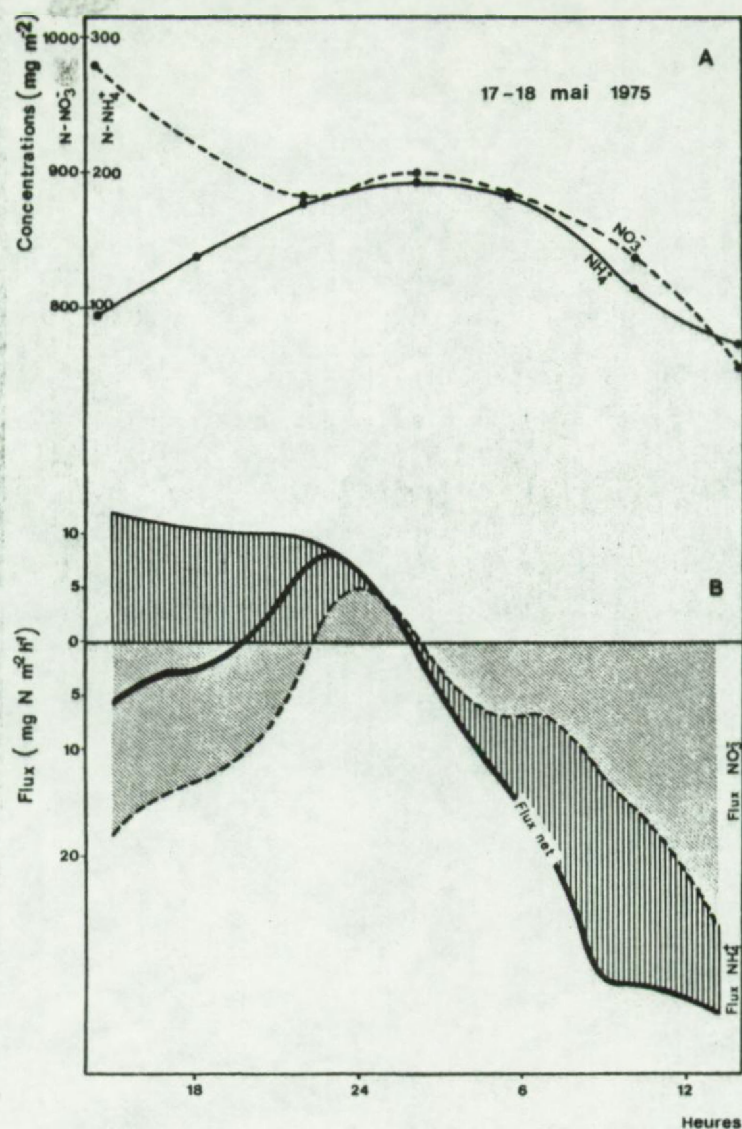


Fig.50.

- A. Variation nyctémérale des concentrations en nitrate et en ammoniacque, le 17-18 mai 1975.
 B. Flux dérivés et flux net d'azote inorganique.

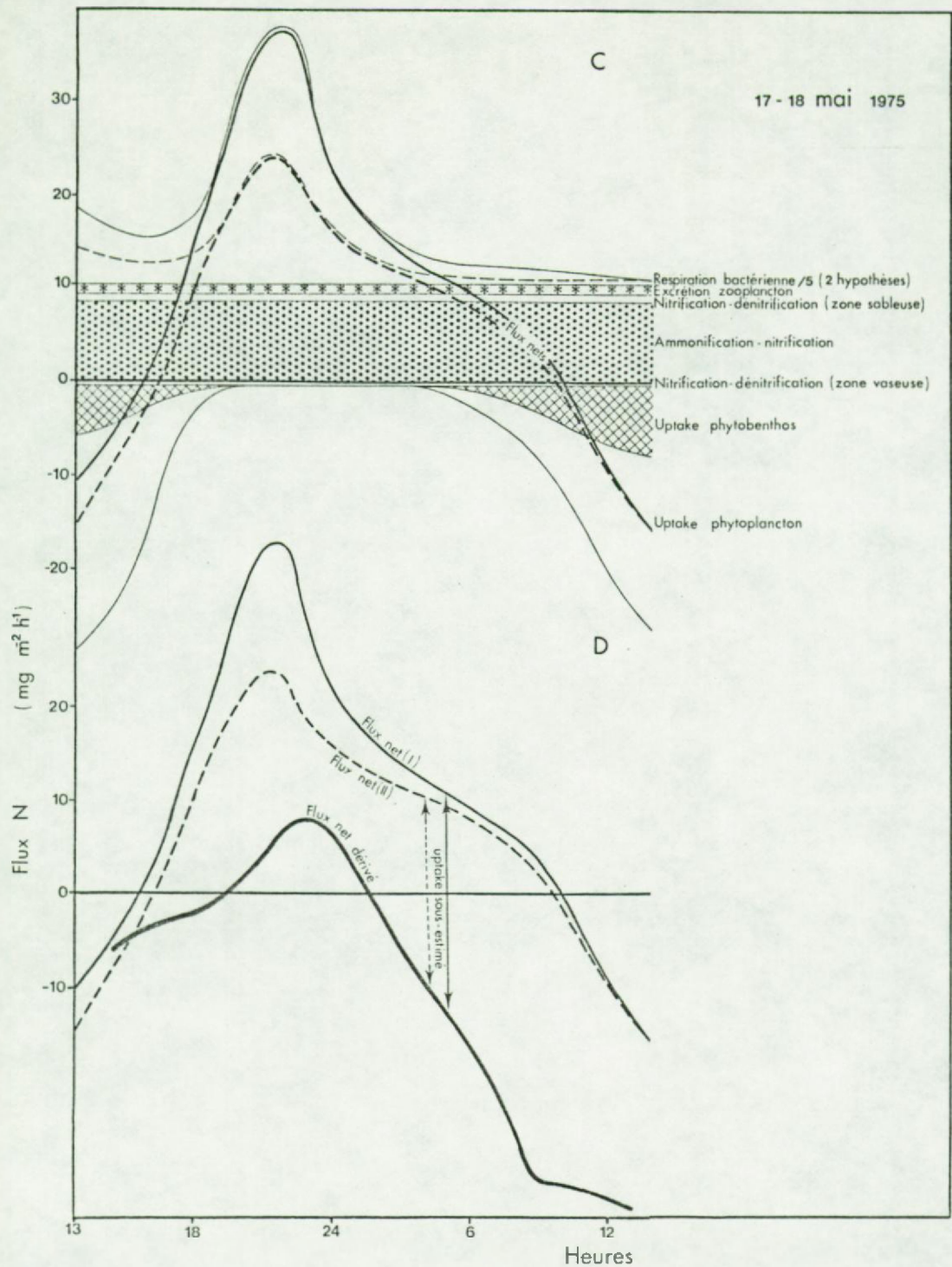


Fig. 50.

C. Bilan nyctéméral des flux de production et de consommation d'azote inorganique. Calcul d'un flux net.

D. Comparaison des flux nets obtenus par les deux méthodes, mettant en évidence une incohérence (écart d'environ $20-30 \text{ mg N m}^{-2} \text{h}^{-1}$).

Nous ne disposons pas d'assez de points de comparaison pour pousser plus avant la discussion de ces résultats. Un certain degré de cohérence est atteint, mais les processus en cause - à découpler pour le NO_3^- et l' NH_4^+ - semblent être nettement plus complexes que ce que nos hypothèses actuelles laissent prévoir.

2.2.2. Bilan d'oxygène

A la même date (17-18 mai 1975) ont été mesurés ou estimés les flux suivants :

- respiration du sédiment
- respiration du plancton
- respiration du phytobenthos d'ulves
- diffusion à travers l'interface eau-atmosphère
- photosynthèse

Les méthodes et résultats de cette expérience ont déjà été publiés (Podamo, 1976).

On a suivi la concentration en oxygène de l'eau au cours du temps (fig.51a) La dérivation de ce graphique donne l'évolution du flux net pendant la journée (fig.51c).

Comparé au flux net calculé en additionnant tous les flux partiels (fig.51b) le flux dérivé est suffisamment proche pour que nous considérions que les mesures et estimations sont cohérentes dans l'ensemble (fig. 51c).

Cependant, en fin d'après-midi, la consommation d'oxygène prédite est notablement plus forte que ne l'implique la variation de l'oxygène dissous. Il est vrai que les possibilités d'erreur restent grandes. En particulier, le coefficient de diffusion pour l'échange eau-atmosphère est difficile à estimer de manière suffisamment précise. D'autre part, les valeurs de fixation anaplérotique impliquent des respirations moitié moins grandes et sont peut-être mieux appropriées.

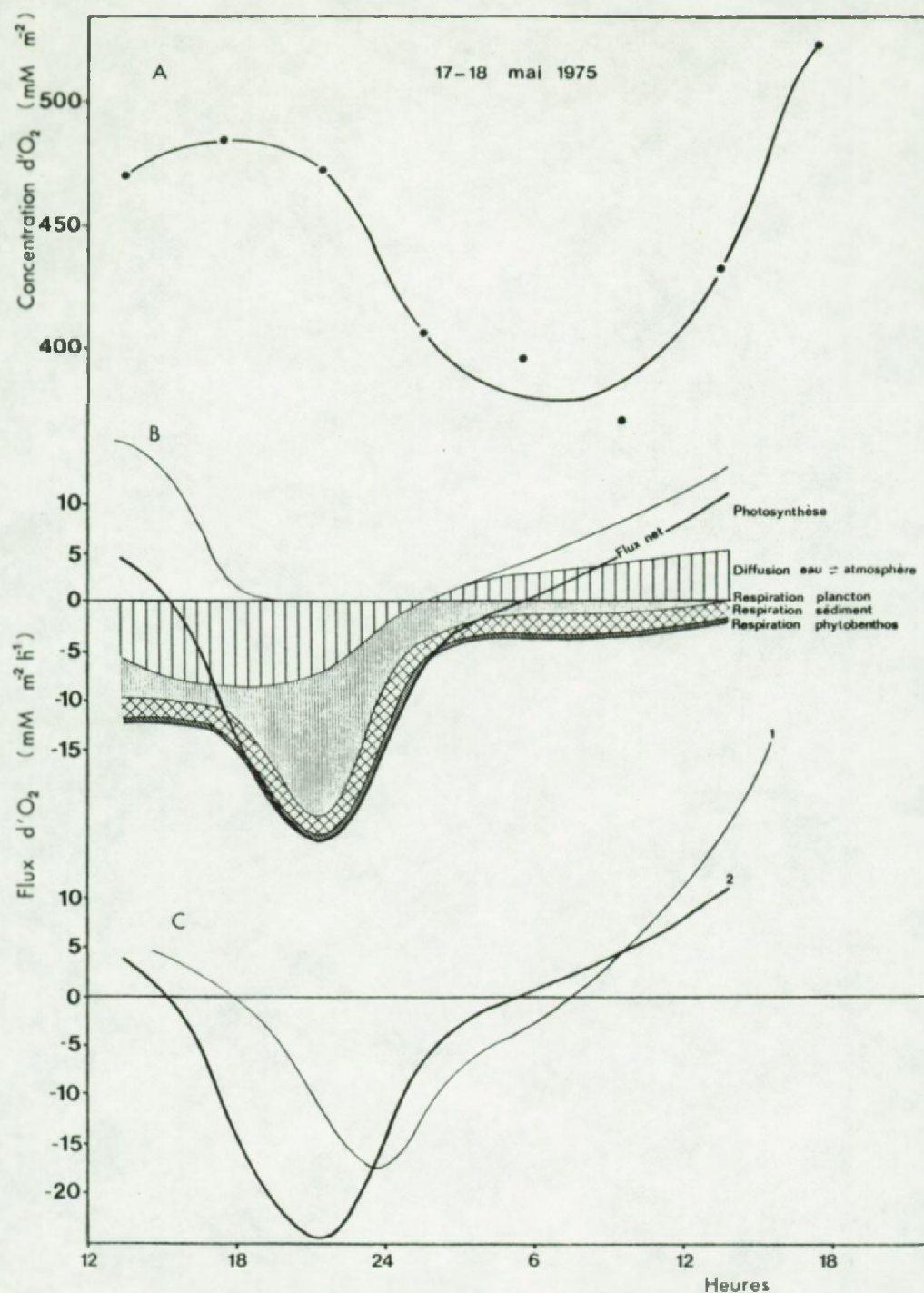


Fig. 51.

- A. Variation nyctémérale de la concentration en oxygène dissous, le 17-18 mai 1975
- B. Bilan nyctéméral des flux de production et consommation d'oxygène. Calcul d'un flux net.
- C. Comparaison du flux net dérivé et du flux net calculé par bilan.

2.3. Conclusion des études de cohérence

Que ce soit pour l'azote inorganique, les phosphates, la BOD ou l'oxygène dissous, les résultats tendent en général à converger. Dans chaque cas, la technique de comparaison utilisée a révélé des problèmes dont beaucoup pourraient être résolus par une meilleure connaissance de la régulation des constantes importantes (ex: rapport C/N). C'est ce perfectionnement qui fait l'objet des recherches évoquées dans la partie III.

Compte tenu des marges d'erreurs dues à la relative grossièreté de nos méthodes expérimentales, il semble que cette convergence des résultats soit le signe que l'identification du système Bassin est fort proche de la complétion.

Nous retenons cependant certains aspects obscurs, liés au métabolisme de NH_4^+ :

- 1) très fortes variations nycthémérales en début d'année, impliquant des consommations et des régénérations dépassant les possibilités connues du sédiment et des végétaux.
- 2) forte sous-estimation de la consommation en début d'année (jusque fin avril)
- 3) problèmes à l'échelle nycthémérale, si on se base sur les données d'un seul cycle d'observation.

3. BILAN GENERAL.

Avec toutes les images partielles du système, acquises dans les chapitres précédents, on peut tenter de construire une image globale.

Un découpage fin montre normalement une alternance de situations d'autotrophie ou d'hétérotrophie dominantes (voir l'évolution du flux de BOD_5), mais sur une longue période (l'année), autotrophie et hétérotrophie doivent s'équilibrer à moins que le système ne soit en évolution :

- 1) vers l'eutrophisation si $\int \text{production} > \int \text{consommation}$
- 2) vers l'oligotrophisation si $\int \text{consommation} > \int \text{production}$

Le groupe des chercheurs étudiant le Bassin a tenté d'affiner ce bilan depuis 1974 (Jo Podamo 1974, 1976). La mise du Bassin en assec ou bien en communication avec le port pendant l'automne et hiver, représente cependant un écueil pour l'établissement d'un bilan annuel complet.

Les premiers bilans n'ont donc été faits que sur la période de 4 mois qui est caractérisée par des activités biologiques maximales. On ne peut donc en tirer de conclusion définitive sur l'eutrophisation éventuelle du Bassin.

3.1. Cycle du carbone

La figure 52 permet de bien mettre en évidence la symétrie du système du carbone :

1°) D'une part, on a le retour aux pools de matière organique inerte

$$\begin{array}{r} 1453 \text{ mg C/m}^2/\text{jour} \quad (\text{à la POM}) \\ + \quad 122 \text{ mg C/m}^2/\text{jour} \quad (\text{à la DOM}) \\ \hline 1575 \text{ mg C/m}^2/\text{jour} \end{array}$$

qui doivent alimenter les compartiments minéralisateurs dont on estime les activités à :

$$\begin{array}{r} 937 \text{ mg C/m}^2/\text{jour} \quad (\text{bact. planctoniques}) \\ + \quad 1524 \text{ mg C/m}^2/\text{jour} \quad (\text{bact. benthiques}) \\ \hline 2461 \text{ mg C/m}^2/\text{jour} \end{array}$$

On constate un déficit de $2461 - 1575 = 886 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$

2°) D'autre part, la somme des uptakes s'élève à :

$$\begin{array}{rcl}
 & 1243 \text{ mg C/m}^2/\text{jour} & (\text{production phytoplancton}) \\
 + & 500 \text{ mg C/m}^2/\text{jour} & (\text{production phytobenthos}) \\
 \hline
 & 1743 \text{ mg C/m}^2/\text{jour} &
 \end{array}$$

alors que le CO_2 retournant au pool se chiffre à $2519 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$.

On constate un déficit de $2519 - 1743 = 776 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$. La différence entre 886 et $776 = 110 \text{ mg C/m}^2/\text{jour}$ résulte de l'accroissement des stocks phyto- et zoobenthiques ($108 + 2$).

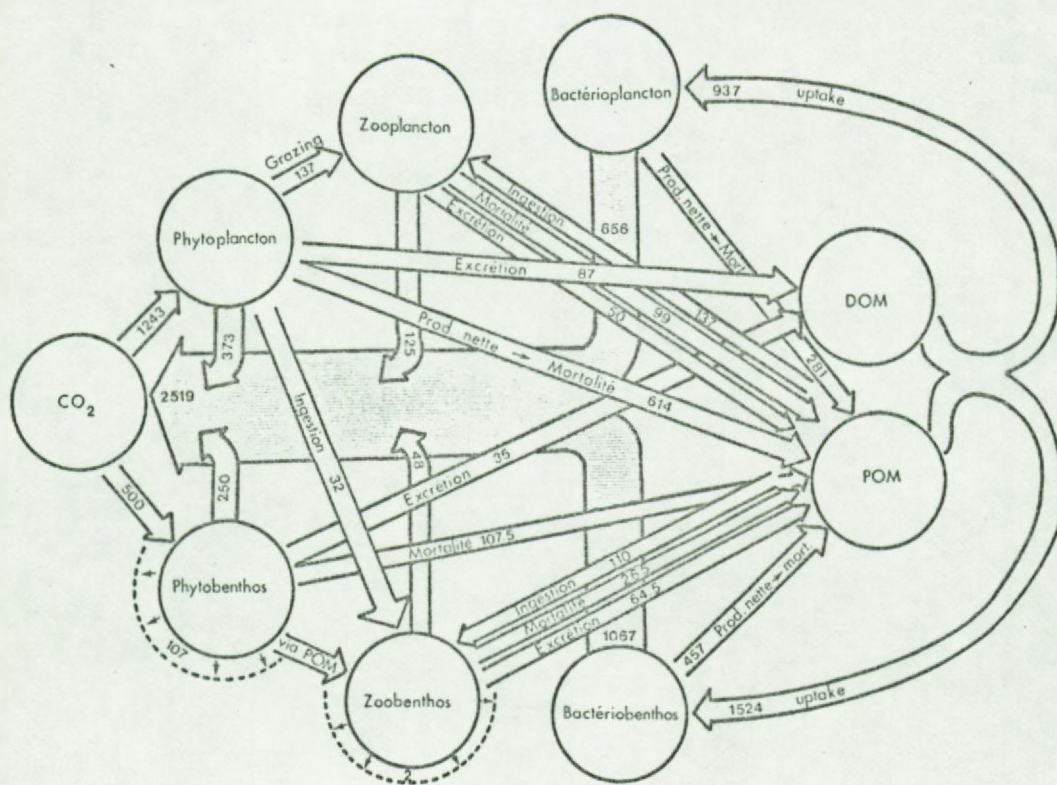


Fig.52. Bilan saisonnier(avril à juillet)pour le cycle du carbone au Bassin de Chasse.

3.2. Cycle de l'azote

Si le cycle de la matière nous est le mieux connu par les flux de carbone dans la phase pélagique, il n'en va pas de même au niveau du sédiment où les mécanismes de restitution de l'azote à l'écosystème ont été plus particulièrement étudiés.

La nécessité de choisir une référence de base unique - carbone ou azote - pose donc des problèmes de conversion difficiles, qui ne seront résolus que lorsque les lois de variation du rapport C/N seront connues.

Pour le développement de leur modèle de circulation de la matière en Baie Sud de la Mer du Nord, Pichot et Runfola (1976) ont choisi l'azote comme unité de base. Les raisons supplémentaires qui font choisir l'azote sont qu'il est selon toute vraisemblance un élément limitant de la production primaire tant en mer du Nord qu'au Bassin de Chasse (voir chapitre III). En outre, l'azote est un meilleur indicateur du turnover de la matière organique.

La fig. 53 donne une version simplifiée du cycle de l'azote, calculée en supposant un rapport C/N moyen de 5 dans la biomasse végétale (la conversion se fait donc par rapport au flux de production nette et non de production brute).

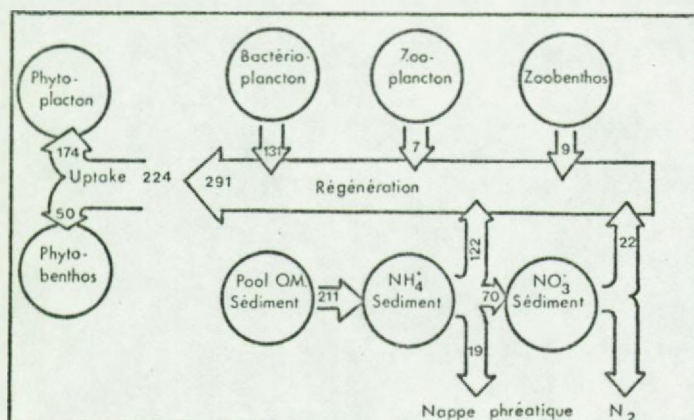


Fig.53. Bilan saisonnier (avril à juillet) simplifié pour le cycle de l'azote au Bassin de Chasse.

On retrouve évidemment la même difficulté que dans le cas du carbone. En termes d'azote, on observe un retour au pool inorganique qui dépasse la consommation de $291 - 224 = 67 \text{ mg N/m}^2/\text{jour}$. Si on avait inclue la période (A) dans le bilan, l'apport du port d'Ostende (1500 mg N/m^3 à la fermeture des vannes) eût encore augmenté le déséquilibre du budget.

3.3. Discussion

3.3.1. Contradictions dans le bilan

Si nos mesures sont correctes, on est forcé d'admettre une importation de matière organique aux dépens du port d'Ostende (à moins d'admettre une oligotrophisation!)

Autrement il y a controverse sur la validité des mesures de production primaire (qui pourraient être sous-estimées) versus les mesures d'activité bactérienne (qui pourraient être surestimées).

3.3.1.1. Hypothèse de l'importation

On calcule qu'une importation de DOM + POM de $886 \text{ mg C/m}^2/\text{j}$ (ou 67 mg N) représente un apport de 106 g C en quatre mois ($319 \text{ g C/m}^2/\text{an}$). Cet apport ne doit pas obligatoirement se faire pendant les quatre mois du bilan.

On a vu dans la partie II.A.2. qu'un remplissage partiel affectant 10 % du volume d'eau apporterait 12 g C/m^2 . Il suffirait de 10 remplissages partiels (ou de 1 à 2 vidanges totales) pour atteindre le minimum requis de 106 g C .

Il est alors évident que -même si 12 g C/m^2 sont une valeur fort surestimée - les manoeuvres de vidange hivernales et les remplissages partiels sont suffisants pour importer la matière organique qui fait défaut dans le bilan. Selon toute probabilité il n'y a pas déficit mais bien saturation avec envasement et eutrophisation.

3.3.1.2. Mesures de production primaire versus mesures de respiration.

L'écart - toujours dans le même sens - entre production primaire et activité hétérotrophe a été cité par plusieurs auteurs et souligné encore récemment par Joiris (1976). Il semble que ce soit surtout en pleine mer que les incohérences entre production

et consommation sont les plus grandes (facteur 10 en Mer du Nord(1)) en contradiction flagrante avec le bilan d'oxygène qui met une surproduction en évidence !). Joiris passe en revue les différentes méthodes d'estimation de la respiration planctonique et souligne leur cohérence, tout en admettant que les calculs d'extrapolation à la colonne d'eau entière et à la journée puissent être sources d'erreurs. Il conclut cependant à l'impossibilité de trouver des arguments indiquant une surestimation.

Inversément, nous observons que :

- 1) au Bassin de Chassen où il est plus facile de faire un bilan, le rapport respiration/production tombe à 1.4 (pour une partie de l'année seulement, il est vrai) en employant exactement les mêmes méthodes.
- 2) les analyses de cohérence tendent plutôt à montrer que, au moins sur une base journalière, ni la production primaire, ni l'activité hétérotrophe ne sont respectivement sous-estimée ou surestimée.

Nous pensons qu'il y a trois origines principales aux écarts observés :

1. Comme le souligne Cory (1976), la méthode d'Odum (1956) qui déduit les flux nets à partir des variations de teneur en O_2 en

(1) Siaburth (1977) annonce des rapports respiration/production encore plus importants.

eau libre, est supérieure à la méthode au ^{14}C et aux expériences avec des bouteilles transparentes et sombres. Nous pensons cependant que cela n'est vrai que dans la mesure où les mesures avec bouteilles sont trop espacées dans le temps (mesures hebdomadaires ou mensuelles). Ce fait est souligné par Kelly et al. (1974) et ressort de tous les travaux où la fréquence de mesure a été augmentée (ex. Rodhe et al. (1958)) et notamment des nôtres au Bassin de Chasse où - dans des conditions très favorables (mesures toutes les deux heures, système peu profond et fermé) - on tend vers une cohérence satisfaisante entre mesures indirectes et mesures directes de flux.

Ceci montre deux choses :

- a) nos méthodes directes ne sont peut-être pas si mauvaises à l'heure actuelle.
- b) on ne peut ignorer les importantes fluctuations nycthémérales de photosynthèse, de biomasse et de respiration, sous peine de faute grossière dans les estimations de métabolisme.

Ce deuxième point représente à lui seul une importante conclusion méthodologique de notre travail.

- 2. Si nos méthodes directes ne sont peut-être pas si mauvaises à l'heure actuelle, elles restent cependant perfectibles :
 - a) la mesure de production brute par le dosage de l'oxygène a servi d'index, en vertu duquel d'importantes corrections pour pertes excrétoires et mécaniques ont pu être apportées, ce qui a permis aux résultats de photosynthèse d'être cohérents avec ceux du bilan quotidien d' O_2 dissous.

Cependant, l'incertitude sur l'égalité des métabolismes respiratoires à la lumière et à l'obscurité (avec effet de photorespiration notamment) est grande. On peut supposer que les résultats de production brute pèchent par défaut.

D'autre part, l'effet de photo-inhibition est peut-être fortement exagéré à l'heure actuelle (voir chap. III.), ce qui

permet également d'anticiper des réévaluations des chiffres de production primaire.

- b) la mesure de production par la méthode $^{14}\text{CO}_2$ pêche par de nombreux aspects. Parmi ceux-ci, l'interaction excrétion-uptake hétérotrophe entraîne une sous-estimation de la production (qui a été corrigée puisque la mesure à l' O_2 sert d'index) mais aussi une sous-estimation potentielle de l'activité bactérienne (ce fait joue évidemment dans le sens d'une plus grande divergence entre production et consommation).

Enfin, les techniques de mesure de vitesse initiale de consommation d' O_2 et de fixation anaplérotique ne donnent pas encore des résultats parfaitement cohérents, la deuxième impliquant une respiration bactérienne nettement plus faible. Comme pour la technique de mesure de production primaire - également basée sur des mesures d'échanges gazeux ou de fixation de $^{14}\text{CO}_2$ - des progrès restent sans doute à faire, notamment en fonction de ce qu'on apprendra sur la régulation de la respiration.

3. Les bilans sont beaucoup plus difficiles dans le cas de systèmes ouverts où les échanges aux frontières sont difficiles à quantifier. Les erreurs y sont donc forcément plus grandes.

3.3.2. Implications du bilan quant au fonctionnement de l'écosystème Bassin de Chasse. Comparaison avec la Mer du Nord.

3.3.2.1. Constantes cinétiques moyennes et temps de turn-over du Carbone.

Pour chaque compartiment, on peut calculer les constantes cinétiques moyennes correspondant aux processus de

- 1°) production brute (ou ingestion) : k
- 2°) respiration : r
- 3°) excrétion : e
- 4°) mortalité autre que par prédation : m

$$\frac{dB}{dt} = (k - r - e - m)B$$

et leurs inverses, c'est-à-dire, les temps de turn-over en jours
(si $dt = \Delta t = 1$ jour)

Phytoplankton

$$\frac{\Delta B}{\Delta t} = (1.69 - 0.51 - 0.12 - 0.83) 735$$

temps de T.O. (A) : $1/1.69 = 0.59$ jour (14 heures)

(B) : $1/(1.69 - 0.51 - 0.12) = 1.06$ jour (25 heures)

Phytobenthos

$$\frac{\Delta B}{\Delta t} = (0.019 - 0.009 - 0.001) 26000$$

temps de T.O. (A) : $1/0.019 = 52$ jours

(B) : $1/(0.019 - 0.009 - 0.001) = 116$ jours

Le très long temps de T.O. des ulves pèse évidemment dans ce calcul qui, s'il pouvait être découpé en microphytobenthos et macrophytobenthos, révélerait des temps respectivement plus brefs et plus longs.

Zooplankton

$$\frac{\Delta B}{\Delta t} = (1 - 0.46 - 0.18 - 0.36) 274$$

temps de T.O. (A) : $1/1 = 1$ jour

(B) : $1/(1 - 0.46 - 0.18) = 2.78$ jours

Zoobenthos

$$\frac{\Delta B}{\Delta t} = (0.05 - 0.02 - 0.02 - ?) 2670$$

temps de T.O. (A) : $1/0.05 = 19$ jours

(B) : $1/(0.05 - 0.02 - 0.02) = 95$ jours

Bactéries planctoniques

$$\frac{\Delta B}{\Delta t} = (94 - 65 - ?) 10$$

temps de T.O. (A) : $1/94 = 0.011$ jour (16 minutes)

(B) : $1/(94 - 65) = 0.034$ jour (49 minutes)

Les temps de turn-over (B) sont à rapprocher (avec prudence) de temps de génération, moyennant multiplication par le facteur 0.693 (c'est-à-dire, le logarithme népérien de 2).

La différence qu'on observe entre la phase pélagique (temps de turn-over brefs) et la phase benthique (temps de turn-over longs), en ce qui concerne les pools actifs, s'accroît en ce qui concerne les pools de matière organique (entre 1 et 2 jours pour la M.O. pélagique et plus de 3 ans pour la M.O. benthique).

Cette différence a déjà été discutée par Jo Podamo (1976) et Billen (1976). Les conséquences pratiques sont que pour les pools pélagiques, de petites différences entre flux d'input et flux d'output peuvent entraîner d'importantes variations des stocks. Cette variabilité - observable dans la nature comme une évolution en dents de scie des concentrations en nutriments, en chlorophylle, en BOD_5 , etc... - est également telle qu'il est illusoire d'attendre que les séquences se reproduisent de manière identique d'une année à l'autre. Il y a évidemment une plus grande sensibilité aux perturbations d'origine extérieure.

Au contraire, dans le cas du benthos où les flux sont faibles par rapport aux stocks (il y a stockage maximal) les variations sont fortement amorties et la sensibilité aux perturbations est atténuée. Comme le benthos est un pôle obligé dans le recyclage de la matière, il tend à stabiliser l'écosystème.

Si le retour se fait, en plus grande partie, par la colonne d'eau, comme c'est le cas en Mer du Nord, l'écosystème perd en partie le bénéfice de cet effet de stabilisation.

3.3.3.2. Comparaison avec la Mer du Nord (voir aussi Billen, 1976)

La figure 54 permet, en ce qui concerne le cycle de l'azote, une comparaison entre la zone non côtière de la Baie Sud de la Mer du Nord (zone 2) et le Bassin de Chasse. Les flux sont donnés en mg N/m^2 ou mg N/m^3 par an (1) pour les deux écosystèmes.

On observe que :

- 1°) par m^2 , les ordres de grandeur sont comparables pour le Bassin et la Mer. Les plus grands écarts s'observent justement pour les flux de reminéralisation de telle manière qu'on a :

	Mer	Bassin
retour par le fond :	39 % (3 %)	70 % (49 %)
retour par l'eau :	61 % (97 %)	30 % (51 %)

(entre parenthèses : estimations fondées sur mesures directes, autrement : estimations fondées sur flux de recyclage pélagique déduit par différence entre la production primaire et la régénération benthique).

Les plus grands chiffres de reminéralisation pélagique qui s'observent en mer s'expliquent par les temps de sédimentation plus longs qui laissent aux organismes hétérotrophes une meilleure possibilité de recycler la matière organique.

- 2°) les flux par m^3 sont très différents. Les très grands flux observés au Bassin de Chasse, permettent effectivement la création d'importants pools transients, même à l'échelle nycthémerale. En mer du Nord, outre la différence des flux, le plus faible rendement général :

$$\left(\frac{P/\text{m}^3}{B/\text{m}^3} / \text{jour} = 0.21 \text{ en mer contre } 0.95 \text{ au Bassin} \right), \text{ dû notamment}$$

au rapport $\frac{\text{profondeur éclairée}}{\text{profondeur mélangée}}$ défavorable, fait que les pools

(1) base annuelle pour la mer; base semi-annuelle pour le Bassin

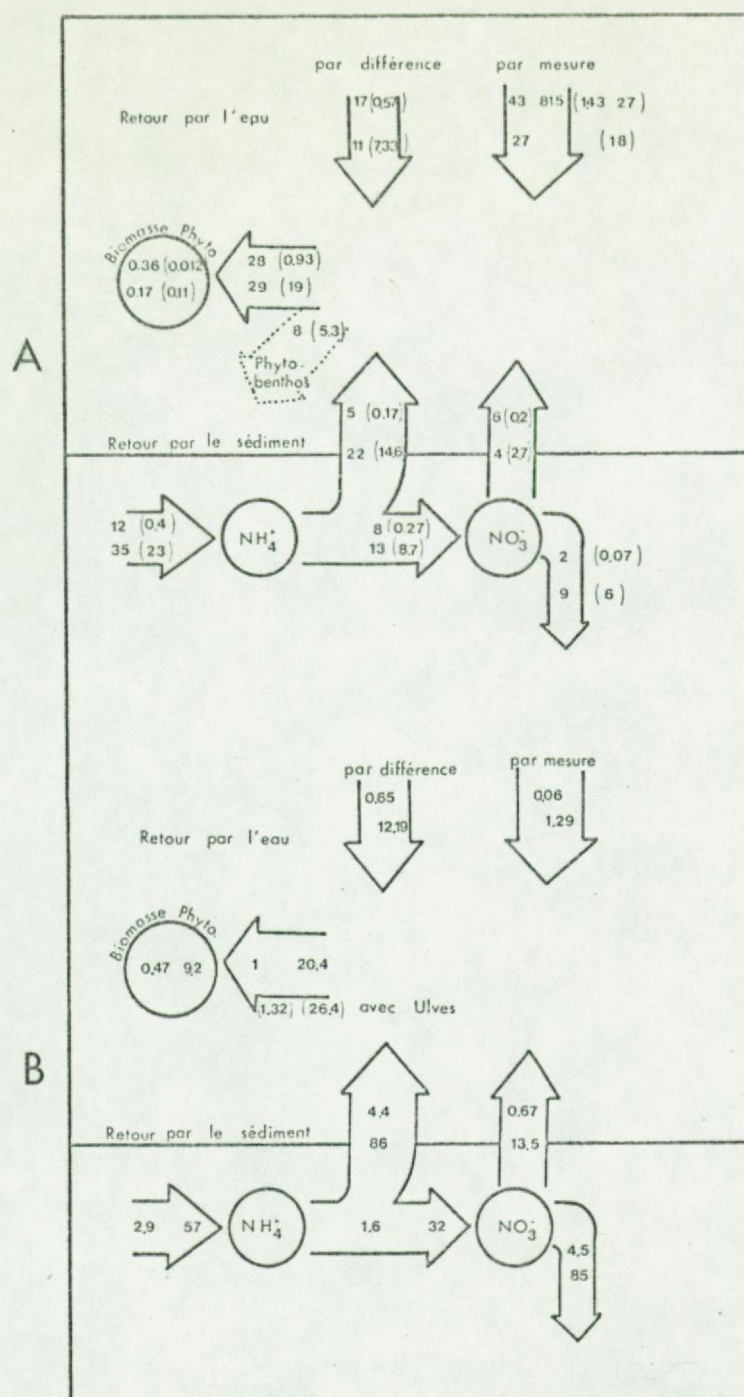


Fig.54. Comparaison du Bassin de Chasse et de la Mer du Nord (large) quant aux contributions respectives du sédiment et de la colonne d'eau à la régénération d'azote inorganique.

A. Flux contribués par les différents compartiments
 chiffre. supérieur: mer $\text{gN/m}^2/(\text{an})$
 chiffre inférieur: Bassin $\text{gN/m}^2/(\text{4 mois})$
 entre parenthèses: idem mais par m^3

B: Rapport flux Bassin/flux mer
 chiffre supérieur(ou 1^{er}): par m^2
 chiffre inférieur(ou 2^e): par m^3

n'atteignent jamais à de telles concentrations. L'intérêt d'une stabilisation par le sédiment est alors également secondaire.

Probablement en relation avec ces faits ou leurs conséquences, (1) on observe que, du large vers la côte (et vers un système côtier fermé), l'importance relative du recyclage par les détritiphages augmente et celle du recyclage par les biophages diminue :

Le rapport	$\frac{\text{ingestion par le zoopl.}}{\text{prod. primaire nette}}$	=	<u>0.80</u> dans le nord de la Mer du Nord (2)
			(d'après Steele (1974)).
(efficience d'utilisation)			<u>0.45</u> en Baie Sud de la Mer du Nord
			<u>0.35</u> au Bassin de Chasse.

Cet effet se superpose à la reconnaissance plus générale du rôle longtemps sous-estimé des micro-organismes dans le recyclage marin, ce qui conduit aujourd'hui au rejet (Pomeroy, 1974) du "paradigme" ancien (opposant les milieux marins aux milieux terrestres) qui ne prévoyait pas d'autre recyclage pélagique que par le zooplancton (Johannes, 1968) et pas d'autre cause de mortalité phytoplanctonique que le grazing.

-
- (1) a) le temps de sédimentation plus bref augmente probablement la difficulté des biophages (ex: zooplancton) de jouer un rôle plus effectif.
- b) les différences entre mécanismes régulateurs font qu'il peut y avoir des déphasages néfastes entre apparitions de phytoplancton (soumis au jeu d'équilibre des flux) et de zooplancton (régulation plus régulière par facteurs climatiques et rythmes intrinsèques),
- c) augmentation relative du nombre d'espèces algales non intéressantes (parce que trop petites ?) pour le zooplancton, en cas d'eutrophisation,
- (2) production primaire brute : $90 \text{ g C/m}^2/\text{an}$, d'où production nette (sensu lato) : $54 \text{ g C/m}^2/\text{an}$
- production zooplanctonique : $70 \text{ g C/m}^2/\text{an}$, d'où ingestion ($K_1 = 40 \%$) : $42 \text{ g C/m}^2/\text{an}$.

3.3.2.3. Implications quant aux possibilités de régulation

Du point de vue de la régulation de l'écosystème Bassin de Chasse et de sa capacité d'homéostasie, on voit que deux mécanismes ont des effets qui se renforcent :

- 1) les plus grands flux (et les plus grands pools transients qui en découlent) nous mènent vers les domaines où la régulation n'existe plus (par saturation de l'effet de concentration sur le mécanisme de consommation). On peut, dès lors, prévoir des "emballements" (par ex. de consommation d'un nutriment) tels que l'effet stabilisateur d'une rétroaction ne soit plus efficace quand sa plage d'action est atteinte.
- 2) la prédominance des détritivores (qui n'ont pas d'action sur le taux de production de leur nourriture) élimine un mécanisme de régulation très important et diminue encore la somme totale des couplages et rétroactions qui font la stabilité de l'écosystème.

Une évolution temporelle plus heurtée en résulte nécessairement pour les compartiments pélagiques.

L'étude plus approfondie des mécanismes de régulation et leur insertion dans un modèle global, font l'objet du chapitre qui suit.

Academiejaar 1977 - 1978

Systeembenadering van een gesloten
marien milieu, met de nadruk op
de rol van het fytoplankton.

J. P. Mommaerts

Proefschrift ingediend tot het bekomen van de graad van
Doctor in de Wetenschappen (groep Plantkunde)

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

Deel III-IV en bijlagen

Promotor :

Prof. Dr. P. Polk

III. Régulations et modèles

III A. Introduction

On a vu dans le chapitre II que l'écosystème Bassin de Chasse est suffisamment homogène, tant horizontalement que verticalement et qu'on peut donc le traiter comme une "boîte" unique (lumped system) dont les variables mesurées au point central sont représentatives.

Notre travail d'équipe a conduit à un schéma des relations existant entre les variables qui sont supposées représenter le plus adéquatement l'état de l'écosystème. De plus, des valeurs moyennes ont été établies pour chaque flux et chaque variable d'état.

On a ainsi obtenu par intégration un pseudo-état stationnaire (situation théorique, car jamais réalisée dans la nature).

Afin d'animer ce modèle, il convient d'écrire les équations de conservation qui déterminent l'évolution saisonnière des variables d'état. Ces équations doivent intégrer l'effet des interactions réglant les flux de production et de consommation qui déterminent précisément la taille des compartiments.

La recherche des lois de régulation consiste donc essentiellement à déterminer les fonctions ou fonctionnelles que sont les coefficients k , r , e , m dans l'expression

$$\frac{dB}{dt} = (k - r - e - m)B$$

que nous proposons pour chaque compartiment biologique. Le choix de cette expression trouve sa justification dans le fait que les constantes cinétiques contenues dans la parenthèse, se rapportent toutes à des processus intracellulaires et qu'on peut pour cette raison les concevoir comme des taux de formation ou de perte exprimés par rapport à la biomasse.

IIIB. Régulations au niveau

du compartiment phytoplancton

1. Régulation de la photosynthèse (production brute)

Le taux de production brute, k , dont la valeur - intégrée sur la profondeur et la journée - varie pratiquement entre 0.5 et 2.5 (moyenne = 1.29), dépend à la fois de la nature des populations phytoplanctoniques et de multiples effets d'environnement (fig. 55).

En premier lieu, nous nous attacherons à reconnaître les effets généraux de la lumière, de la température et des nutriments, par-delà les spécificités liées à la nature des différentes populations.

Ensuite, nous essayerons de reconnaître ces spécificités dans les variations résiduelles qui s'inscrivent dans les enveloppes déterminées à l'étape précédente.

Dans les considérations générales, k se comprendra comme le rapport production brute (en C)/biomasse (en C). Il faut le distinguer du rapport

$$k' = \text{production brute (en C)/chlorophylle a}$$

choisi comme index expérimental et qui se prête mieux à l'analyse, car il a une signification biologique plus précise.

Le passage de l'un à l'autre nécessite une connaissance des mécanismes réglant le rapport C/chlor.a, un problème inséparable des thèmes de recherche énoncés plus haut.

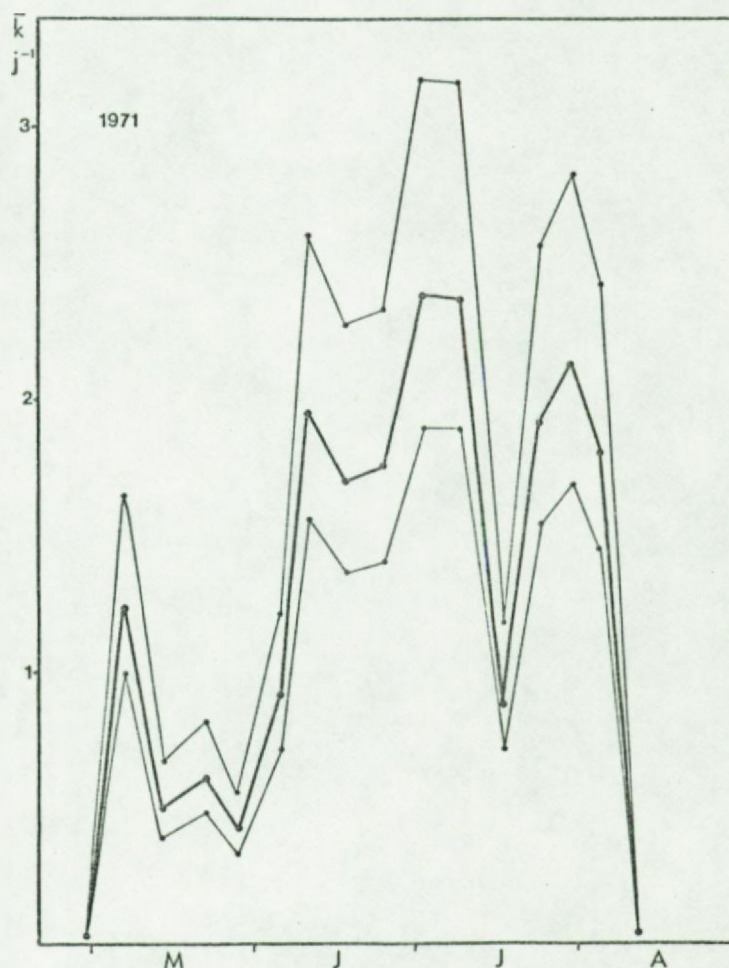


Fig.55. Evolution saisonnière du taux de production brute journalière (rapport P/B) au Bassin de Chasse. Les courbes enveloppes correspondent aux hypothèses extrêmes quant au rapport C/chlorophylle utilisé pour le calcul de la biomasse carbonée.

Hypothèse de la multiplication des fonctions

L'hypothèse d'une régulation de la photosynthèse par plusieurs contraintes agissant simultanément repose le problème du facteur limitant. Il faut remonter à l'époque de Liebig et Baule-Mitscherlich pour voir les deux conceptions s'affronter déjà : l'hypothèse du facteur limitant unique défendue par Liebig a peut-être, alors déjà, éclipsé la théorie d'un effet synergétique défendue par Baule (in Verduin, 1964) :

$$E = E_{\max} (1 - e^{-0.7x/h}) (1 - e^{-0.7y/h}) (1 - e^{-0.7z/h})$$

où E = vitesse d'un processus/h

E_{\max} = vitesse quand les facteurs x, y, z sont optimaux.

Aujourd'hui, pour pouvoir intégrer les facteurs de régulation dans les simulations de photosynthèse, les modélisateurs sont forcés de faire un choix entre l'une ou l'autre théorie.

On remarque que les options se partagent inégalement entre l'hypothèse multiplicative des fonctions :

$$k = k_{\max} f(x_1) f(x_2) \dots f(x_n)$$

$$\text{avec} \quad 0 < f(x_i) < 1$$

et la loi du minimum :

$$k = k_{\max} \cdot \min \left[f(x_1) f(x_2) \dots f(x_n) \right]$$

Le concept multiplicatif a été réintroduit par Chen (1970) et est utilisé par une majorité d'auteurs (ex: Di Toro et al.(1975); Kelly (1976); Jamart et al.(1977); Parsons & Takahashi (1973), etc..)

La fonction minimum est utilisée par Nixon & Kremer (1974); Larsen et al.(1974); Walsh & Howe(1976); Belgaev et al.(1975).

Certaines formes de pondération sont parfois également employées:

a) pures : $1/k$

$$1/k = k_{\max} / N \sum_{i=1}^N (1/f(x_i)) \quad \text{ex: Bloomfield et al.(1974)}$$

b) en combinaison avec le modèle multiplicatif :

$$k = k_{\max} \cdot f(x_i) \cdot f(x_j) \cdot \left(\frac{f(x_k) + f(x_l) + f(x_m)}{3} \right)$$

où i, j se rapportent à des facteurs physiques et k, l, m ,
à des nutriments (ex: Patten et al.(1975))

Il est surprenant de constater que dans aucun de ces exemples, le choix n'a fait l'objet d'une discussion approfondie. Les tenants de la loi du minimum avancent seulement parfois que leur choix est motivé par le fait que les fonctions étant asymptotiques (donc toujours < 1 , même en conditions favorables), leur multiplication amplifie la sous-estimation (et ce d'autant plus que les fonctions sont nombreuses).

La justification de l'une ou l'autre hypothèse doit faire appel à la connaissance des processus biochimiques qui interviennent dans la photosynthèse. Si les processus sont \pm indépendants (parallèles), la multiplication peut se justifier. Par contre, si les réactions sont compétitives (ou consécutives), l'étape la plus limitante conditionne le processus. Comme le souligne Kelly (1976), il y a cependant très peu de recherches qui éclairent ce point en ce qui concerne l'interaction lumière-température-nutriment avec la photosynthèse du phytoplancton.

D'un point de vue macroscopique, nous notons cependant que plusieurs travaux contiennent l'indication d'une relation multiplicative en ce qui concerne l'effet synergétique d'un facteur physique (la lumière ou la température) et d'un nutriment (1) (ex: Ichimura (1967); Fuhs et al.(1972) ou encore l'exemple classique où la relation photosynthèse-lumière est fonction de différentes concentrations en CO_2). Dans chaque cas, on obtient une famille de courbes ayant une origine commune mais qui restent non jointives. Cette dernière condition est indispensable à la justification de l'hypothèse de la multiplication. En effet, dans ce cas, chaque famille de courbes peut en engendrer plusieurs autres par projection dans d'autres plans d'un espace comportant autant de dimensions qu'il y a de facteurs limitants. (fig.56)

(1) on comprend que les phénomènes de compétition puissent être réduits dans ce cas et importants dans le cas de l'interaction de plusieurs nutriments (c'est une justification possible au modèle combiné de Patten et al. 1975).

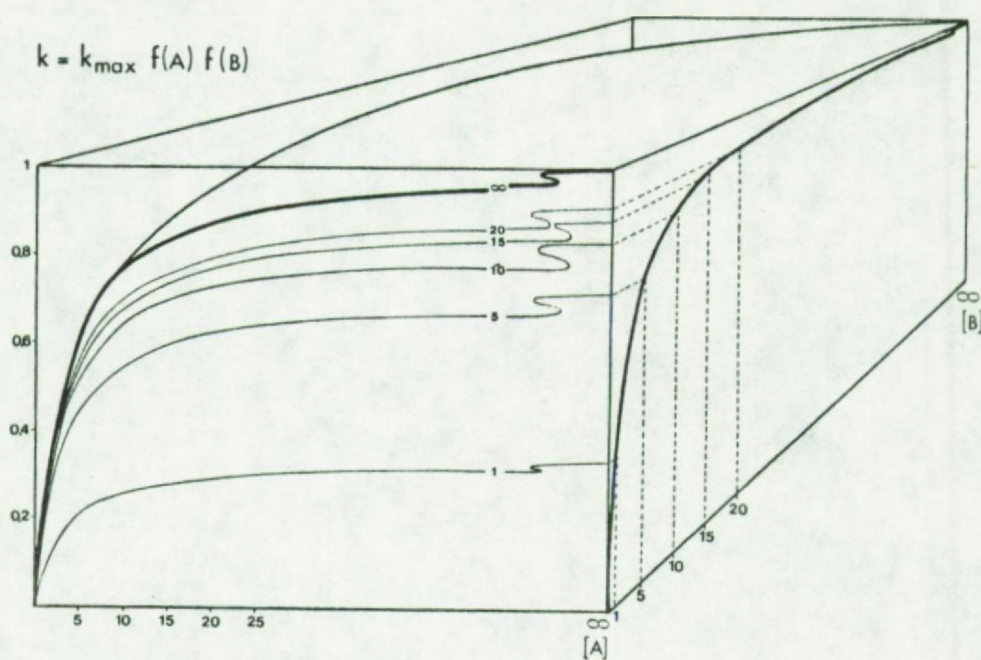


Fig.56.

Dans le cas d'une multiplicativité des fonctions, chaque famille de courbes cinétiques doit être la projection de toutes les autres dans le plan de l'espace qu'elle occupe. Dans l'exemple théorique ci-dessus, on a un système à 2 éléments limitants.

1.1. énergie lumineuse

1.1.1. Nature de l'interaction

Au départ du profil expérimental *in situ* (fig. 57) on peut retrouver la forme hyperbolique de la relation photosynthèse- lumière, connue depuis longtemps. On y reconnaît les deux étapes fondamentales du processus (fig. 21) :

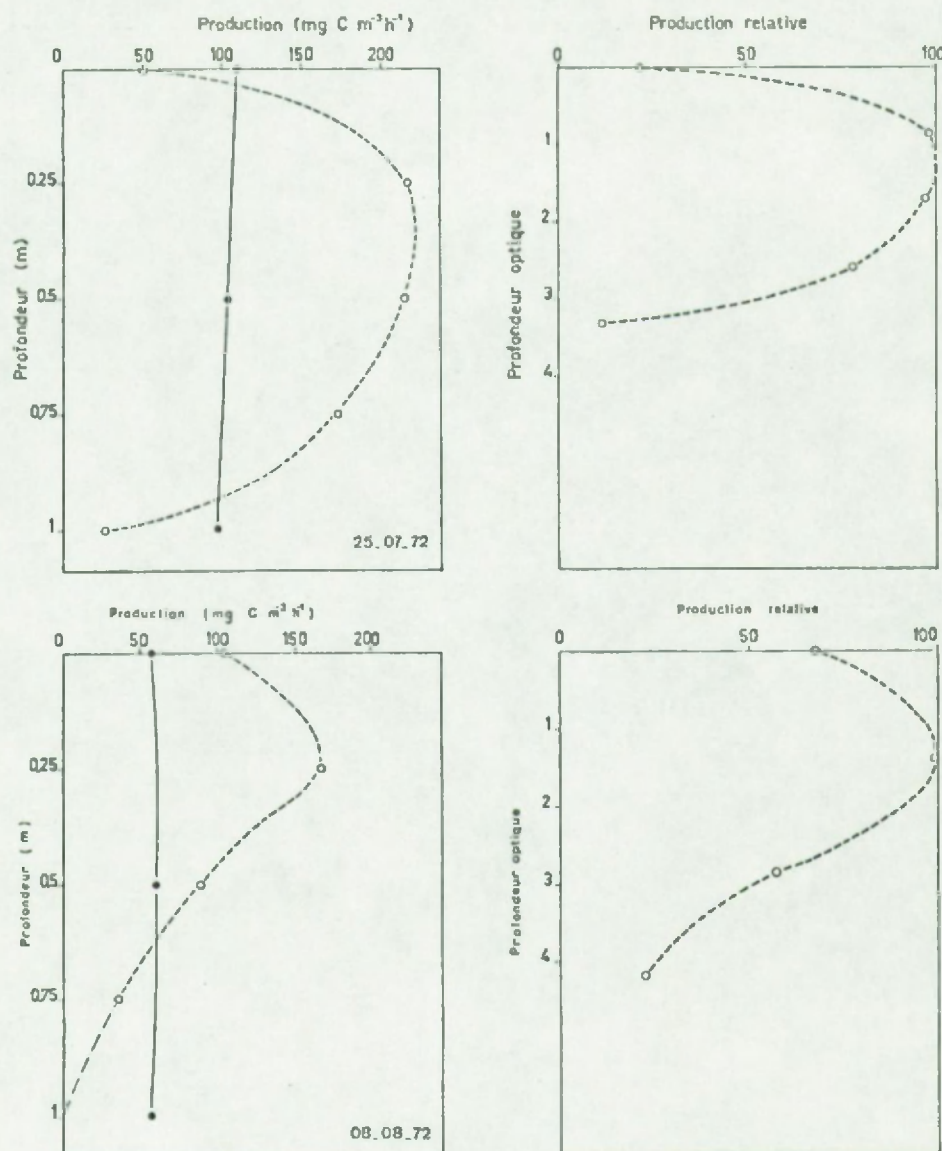


Fig.57.A,B. Exemples de profils expérimentaux de production *in situ* et *in vitro* correspondante.
à gauche:Coordonnées ordinaires
à droite:Coordonnées normalisées.Dans l'échelle de profondeur optique chaque unité correspond à une profondeur où l'intensité lumineuse est deux fois plus petite qu'à la précédente.

- 1) taux de photosynthèse déterminé par l'intensité lumineuse :
si les enzymes qui permettent les synthèses ultérieures ne sont pas limitants, on a une mesure de l'intensité du processus photochimique (pente α) dépendant des pigments principaux et accessoires et du système de transport d'électrons. Cette intensité est présumée être moins dépendante de facteurs du milieu (température, nutriments) et plus de la nature des espèces qui composent le phytoplancton (cf. le travail pionnier de Ryther (1956) qui a déterminé des α en ordre croissant pour les dino-flagellates, les diatomées et les flagellates verts).
- 2) zone de saturation lumineuse (plateau k_{\max}): on a ici l'évidence d'une réaction non photochimique (dark reaction), identifiée par Blackman (1905), et contrôlée par les substrats et enzymes du cycle de Calvin. L'effet de variations de température et de nutriments se marquera normalement plus dans k_{\max} .

La constante I_K est dès lors une mesure du rapport des deux types de réaction:

$$I_K = \frac{k_{\max}}{\alpha} = k_{\max} / \operatorname{tg} \theta$$

Des phénomènes adaptatifs ont été montrés (Steemann Nielsen et Hansen, 1959; Ryther et Menzel, 1959; Ichimura, 1960). Ces phénomènes se traduisent par une modification du rapport, telle que les organismes longtemps exposés aux hautes intensités lumineuses ont un I_K plus élevé ("sun forms") que ceux qui ont reçu peu de lumière ("shade forms"). Cette adaptation s'observe notamment sur le gradient de lumière dans la colonne d'eau, mais aussi au cours de l'année.

L'augmentation de I_K qu'on attribue généralement à une diminution de α (encore que cela ne soit pas toujours évident, puisque beaucoup d'auteurs (1) ne montrent que des courbes normalisées) peut résulter de modifications morphologiques (disposition des chloroplastes) ou plus simplement de changements de composition taxonomique (dans le quel cas, il n'y aurait pas d'adaptation). La situation paraît donc peu claire.

(1) ex. Ryther (1956)

La qualité de la lumière détermine évidemment aussi le taux de photosynthèse. On sait que pour la plupart des algues (sauf les Cyanophycées et les Rhodophycées), l'énergie (quanta) absorbée aux plus petites longueurs d'ondes est transférée à la chlorophylle a avec une efficacité pratiquement égale à celle du transfert direct. Il s'ensuit que le spectre d'action correspond pratiquement au spectre d'absorption de la lumière par les cellules. Comme celui-ci présente généralement un minimum prononcé dans le domaine du vert, le spectre de transmission dans la colonne d'eau devrait être étudié. Cet aspect est minimisé par plusieurs auteurs qui pensent que l'adaptation chromatique est importante et qu'il suffit, en pratique, de connaître l'énergie totale entre 3800 et 7200 Å (Stanbury, 1931).

Mais comme pour l'aspect quantitatif du problème, la question d'une adaptation chromatique reste cependant controversée. Wallen et Geen (1971), notamment, ont fourni une certaine évidence. Ils ont également montré - et ceci peut être très important - que les produits de synthèse varient selon la lumière (la lumière bleue stimule l'incorporation des atomes de ^{14}C dans les acides aminés et les protéines, alors que la lumière rouge stimule la formation de carbohydrates).

La photoinhibition

Cette altération de la courbe photosynthèse-lumière, constatée aux plus hautes intensités lumineuses, n'est pas comprise comme un mécanisme biochimique mais comme une détérioration de la chlorophylle (bleaching). Les conditions expérimentales en font peut-être un arte fact, puisque la bouteille maintient en surface des cellules qui autrement circuleraient. D'autre part, le verre des bouteilles protège des U.V. Ces deux effets jouent en sens inverse et rendent l'interprétation des résultats difficile.

1.1.2. Modèle de l'interaction

1.1.2.1. Les différents modèles

Les \bar{k} tels qu'ils sont exprimés sur base journalière (voir § III.B.1) résultent d'un calcul de double intégration de la production primaire sur la profondeur ($z=0$ à $-\infty$ en mer et $z = 0$ à $-1.5m$ au Bassin de Chasse) et sur le temps (du lever t_1 au coucher t_2 du soleil)

$$\sum p = \int_{t_1}^{t_2} \int_0^{\infty} (p_z \cdot d_z) dt$$

et $\bar{k} = \frac{\sum p}{B}$

Si les paramètres de la relation photosynthèse-lumière sont bien connus, ce calcul n'implique que la connaissance de quelques valeurs expérimentales seulement.

Cette approche n'a cependant pas été la plus fréquente chez les chercheurs qui ont la quantification de la production primaire comme objectif principal. En effet, la méthode empirique (incubations in situ sur toute la profondeur de la couche euphotique et répétées dans la journée, si possible) prévaut toujours, avec ses avantages (grande sûreté du résultat) et ses inconvénients (lourdeur expérimentale et coût).

Souvent, en raison des inconvénients, le schéma expérimental est par trop simplifié et le traitement des résultats peut varier très fort et prêter le flanc à la critique.

Ainsi, Sournia (1973) dans sa revue de tous les travaux réalisés sur la production primaire en Méditerranée, entre 1956 et 1973, relève systématiquement les techniques opératoires et les modes de calcul : il observe que la moitié des auteurs qui fournissent des indications à ce sujet, incubent pendant une demi-journée et multiplient le résultat par 2. L'autre moitié multiplie un chiffre de production horaire (obtenu de diverses manières) par

le nombre d'heures de jour ou par un nombre approché. Dans cette revue, un travail cependant (Magazzu et Andreoli, 1972) vise à plus de précision : ces auteurs multiplient le résultat de leur incubation par le rapport des intégrales d'énergie lumineuse correspondant au jour solaire total et aux heures d'exposition. Nous avons nous-mêmes utilisé, un temps, cette méthode en Mer du Nord (Mommaerts, 1973).

Toujours dans le domaine empirique, certains auteurs (l'école de Ryther notamment, Robinson, comm. pers.) préconisent des incubations in situ de 24 heures. Les inconvénients excessifs d'un si long confinement en bouteille n'ont, semble-t-il, pas constitué un argument suffisant pour faire abandonner cette méthode.

Méthodes semi-empiriques : un pas vers la modélisation

Contrastant avec ce type d'approche, les approches de Sorokin (ex. 1960) et de Steemann Nielsen (ex. 1954) se rapprochent des modèles analytiques en pondérant le profil pur (la courbe photosynthèse-lumière) par des valeurs reflétant l'abondance du phytoplancton à diverses profondeurs.

Sorokin "extraît" la courbe photosynthèse-lumière en incubant in situ, à différentes profondeurs, des sous-échantillons d'une prise en surface $K_t = p_I / p_{I_0}$ où p_I = production sous intensité I
 p_{I_0} = " " " " " de surface

Il "extraît" aussi un profil d'hétérogénéité verticale en incubant sous lumière identique des échantillons provenant de diverses profondeurs (K_r). Le profil de photosynthèse est donc :

$$K_s = K_t \times K_r$$

qu'il suffit d'intégrer graphiquement. Cette façon de faire ignore les phénomènes d'adaptation.

Le modèle de Steemann Nielsen est beaucoup plus grossier dans sa pondération (l'auteur se contente de 3 valeurs a, b et c de production à lumière optimale (analogues aux K_r de Sorokin), pour les profondeurs où on trouve 100 %, 10% et 1 % de lumière incidente) ainsi que dans son approche de la fonction photosynthèse-lumière (les coefficients de a, b et c).

Pourtant, il va plus loin que celui de Sorokin en tentant de fournir une valeur intégrée pour la journée.

La formule est :

$$\left(\frac{2a + 2b + c}{5} \right) \frac{d}{2} \cdot e$$

où d = profondeur de couche euphotique

e = nombre d'heures entre lever et coucher du soleil

a,b,c = les productions optimales pour des échantillons prélevés aux profondeurs où on trouve respectivement 100 %, 10 % et 1% de l'irradiance de surface.

Cette formulation appropriée aux eaux océaniques tropicales a également fourni des valeurs approchées satisfaisantes en Mer du Nord (Mommaerts, 1973).

Les modèles analytiques de la relation photosynthèse-lumière

Les équations que proposent divers auteurs sont le plus souvent empiriques. Comme le soulignent Jassby et Platt (1976), leur mérite est de décrire le phénomène avec un nombre minimal de paramètres. Si ceux-ci sont bien choisis (c'est-à-dire mutuellement indépendants et ayant un sens physique), la valeur heuristique des modèles de simulation qui contiennent ces équations est augmentée.

Remarque préliminaire :

Une variété de formules ont été proposées depuis celle de Baly (1935) jusqu'à nos jours. Presque toutes font apparaître le taux maximal de production p_{\max} (ou k_{\max} si on l'exprime par unité de biomasse) et une constante de saturation I_K , définie par l'intersection des tangentes à la partie linéaire et au plateau de la

relation photosynthèse-lumière.

I_K , défini pour la première fois par Talling (1957) a été compris comme une mesure de l'adaptation au régime lumineux (voir § III B.1.1.1.), c'est-à-dire un paramètre dans les variations duquel pourraient s'exprimer les contraintes de l'environnement. Le caractère composite de I_K semble avoir échappé à plusieurs modélisateurs.

En effet, si un même I_K peut résulter de toute une famille de combinaisons $k_{\max} - \alpha$, I_K ne reflètera une contrainte du milieu que de manière indirecte, et c'est dans les variations de α et de k_{\max} qu'il faudra rechercher les effets des variations d'espèce, de température et de nutriments.

Revue des différentes formes analytiques en usage :

Les diverses formes proposées pour la relation photosynthèse-lumière ont déjà été revues par plusieurs auteurs (Strickland, 1966, Vollenweider, 1965, Jassby et Platt, 1976). A propos de la plus ancienne, Strickland cite Rabinowitch (1951) qui "montre que tous les modèles théoriques du rôle de la lumière dans la photosynthèse - c'est-à-dire d'un contrôle du régime de photosynthèse par des réactions enzymatiques et des processus de diffusion qui ne peuvent éventuellement pas suivre le régime de la photolyse primaire - aboutissent à la formulation de courbes hyperboliques..." Nous exprimant en unités relatives ($f = k/k_{\max}$), on peut écrire l'équation d'une hyperbole rectangulaire simple :

$$K.I. = \frac{f}{1 - f}$$

où K = constante

I = intensité lumineuse

Ceci est une autre forme de la formule de Baly (1935)

$$k = k_{\max} \frac{I}{K + I}$$

inspirée de l'hyperbole de Michaëlis. Une comparaison critique

des diverses équations existantes (Jassby et Platt, 1976) révèle que cette formule est probablement l'un des plus mauvais choix qui puissent se faire. Or cette formule, fort à la mode, est particulièrement tentante pour le modélisateur.

Le modèle de Smith (1936) - également hyperbolique -

$$K.I. = \frac{f}{\sqrt{1 - f^2}}$$

correspond beaucoup mieux aux données expérimentales. Il a inspiré plusieurs auteurs. Sa formulation originale est (en remplaçant p par k et p_{\max} par k_{\max})

$$k = k_{\max} \times \frac{a I}{\sqrt{1 + (aI)^2}}$$

où a = coefficient ($=K$)

Cette fonction est telle que pour aI petit (jusqu'à $I = 1/2a$), k dépend linéairement de I . Aux hautes intensités lumineuses, k tend asymptotiquement vers k_{\max} . Cette fonction ne rend malheureusement pas compte de l'effet de photo-inhibition de la photosynthèse.

Sur base de la fonction de Smith, Talling (1957) a proposé la première solution au problème de l'intégration sur la profondeur

$$\int k_z d_z = \frac{k_{\max}}{\eta} \times \ln(2 I'_0 / I_K)$$

où $\int k_z d_z$ = la surface d'un rectangle de côtés = k_{\max} et $I_K/2$
 η = coefficient d'extinction moyen pour la bande
 400 - 700 nm

I'_0 = irradiance en surface (réflexions déduites)

I_K = $1/a$ = intensité lumineuse définie par l'intersection des tangentes aux deux parties de la courbe photosynthèse-lumière.

L'intégrale de Talling néglige l'effet de photo-inhibition et n'est pas applicable quand $I'_0 < I_K$.

Enfin, parmi les modèles qui ne considèrent que la partie non photo-inhibée de la courbe photosynthèse-lumière, citons le dernier en date à notre connaissance (Jassby et Platt, 1976).

$$k = k_{\max} \tanh (I/I_K)$$

qui selon ses auteurs, qui se fondent sur une analyse statistique comparée, est - suivi de près par celui de Smith - le plus réaliste des modèles.

Cependant, les modèles qui retiennent plus particulièrement notre attention, tiennent compte de la photo-inhibition. Il s'agit particulièrement des modèles de Steele (1962) et de Vollenweider (1965).

Le modèle de Steele

$$k = aI \cdot k_{\max} \cdot e^{1-aI}$$

présente des désavantages dûs au couplage entre la partie linéaire et la partie inhibée de la courbe par le même facteur a . Cet inconvénient ressort très bien de la fig. 58 où l'on voit comment les courbes varient dans ces deux aspects pour des variations limitées à la seule constante a .

Dès lors, il n'est pas étonnant que Jassby et Platt (1976) en arrivent à conclure que ce modèle est de loin le moins bon de tous ceux qu'ils ont testés. Il est remarquable que - avec l'autre modèle aux résultats les plus médiocres (l'hyperbole de Michaëlis) - le modèle de Steele reste le plus populaire parmi les modélisateurs.

Le modèle de Vollenweider propose une extension de l'équation de Smith en y adjoignant une fonction rendant compte de l'effet de photo-inhibition :

$$k = k_{\max} \times \frac{aI}{\sqrt{1 + (aI)^2}} \times \frac{1}{(\sqrt{1 + (\beta I)^2})^n}$$

où n et β sont les coefficients modulant l'effet de photo-inhibition.

ou encore, en faisant : $a = \frac{1}{I_K}$:

$$k = k_{\max} \times \frac{I/I_K}{\sqrt{1 + (I/I_K)^2}} \times \frac{1}{(\sqrt{1 + (\beta I)^2})^n}$$

et $I_K = \frac{k_{\max}}{\alpha}$ d'où

$$k = k_{\max} \times \frac{\alpha I}{\sqrt{k_{\max}^2 + (\alpha I)^2}} \times \frac{1}{(\sqrt{1 + (\beta I)^2})^n}$$

1.1.2.2. Aspects du modèle de Vollenweider

Selon les valeurs données à β et n , on obtient une famille de courbes (fig. 59).

Pour un même k_{\max} , on peut trouver toute une gamme de productions optimales (k_{opt}) et de constantes de saturation (I'_K) (= les valeurs actuellement observables in situ) et de photo-inhibition.

La fig. 60 montre les allures possibles d'une relation où k_{opt} et I'_K sont fixés mais où les constantes de photo-inhibition sont variables.

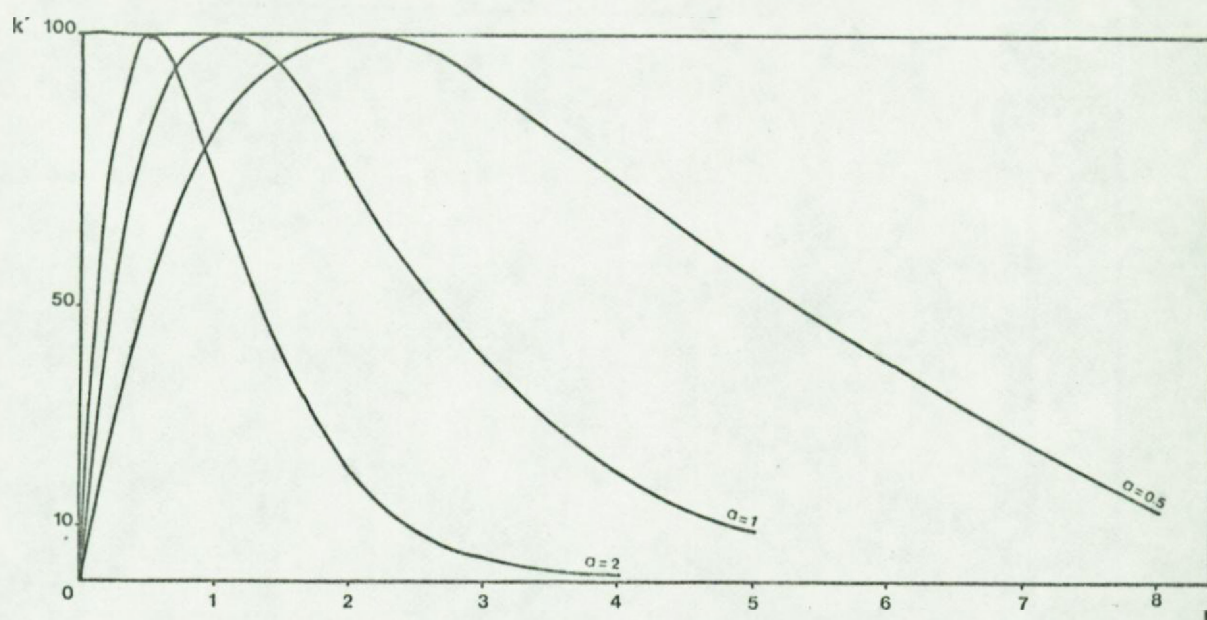
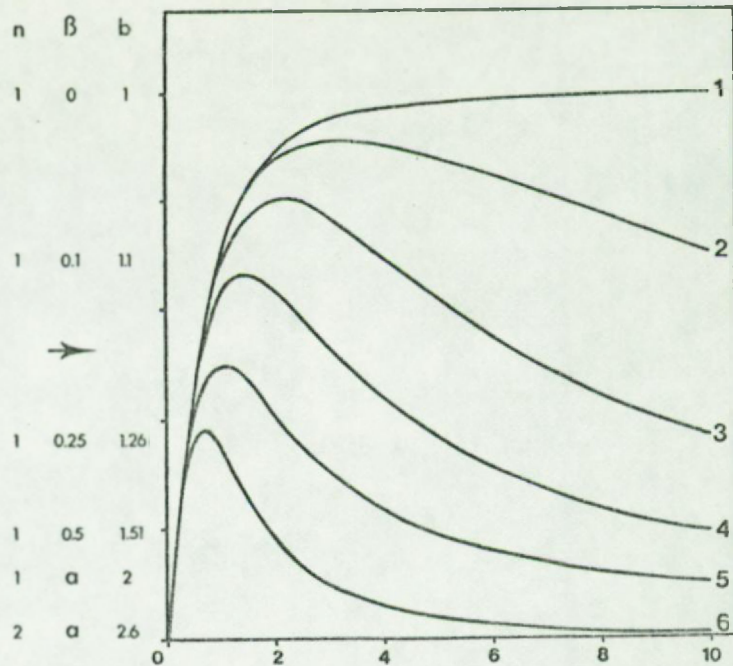
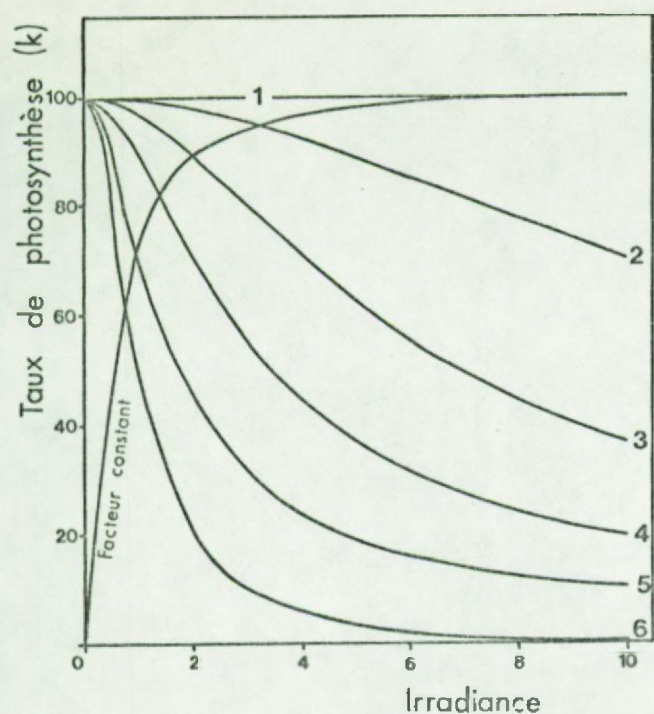


Fig.58. Courbes photosynthèse-lumière théoriques obtenues en variant la constante a dans le modèle de Steele. On observe que la modification d'un seul paramètre change plusieurs caractéristiques de la relation.

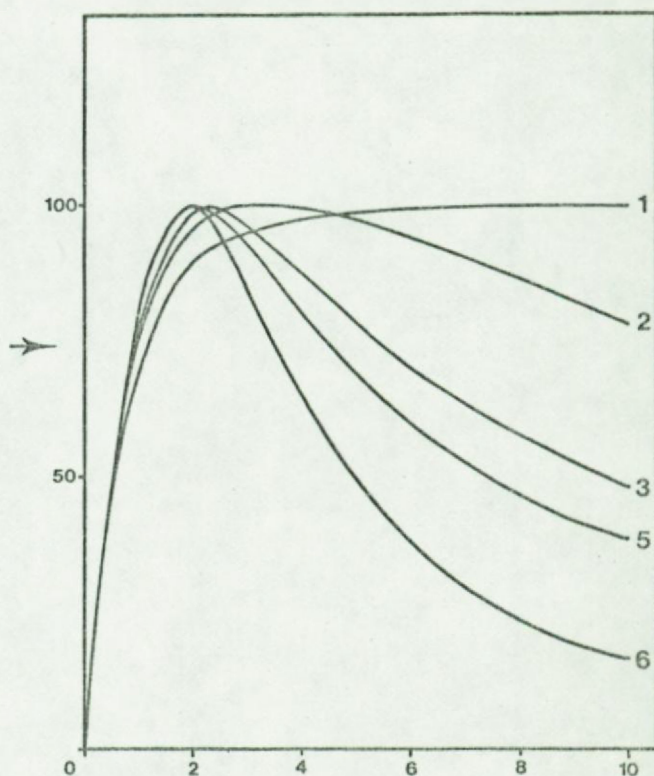
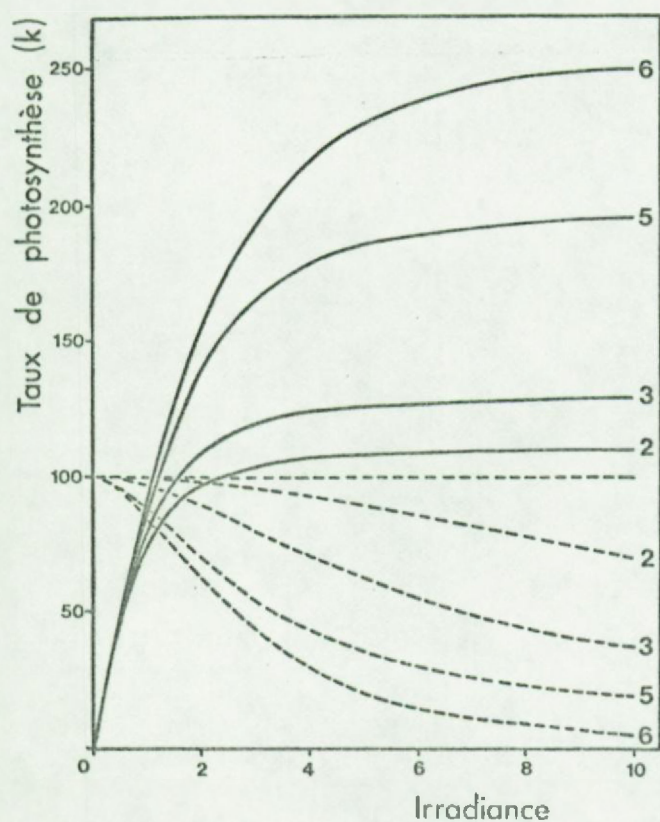
Fig.59. Famille de courbes du modèle de Vollenweider construite pour des combinaisons particulières de n, β et b (voir texte), avec k_{\max} et I_k constants et k_{opt} et I_k déterminé par le modèle. On voit comment cette famille (à droite) résulte de la multiplication d'une fonction variable de photoinhibition et d'une fonction constante de photosynthèse pure (à gauche). →

Fig.60. Même chose que fig.59. En imposant cette fois des valeurs constantes à k_{opt} et I_k , on peut obtenir une famille de courbes mieux appropriées à la simulation de profils expérimentaux (à droite). Cette famille résulte cependant d'une multiplication où la fonction de photosynthèse pure est artificiellement variable (à gauche). →



59

$$k = k_{\max} \cdot \frac{I/I_k}{\sqrt{1 + (I/I_k)^2}} \cdot \frac{1}{(\sqrt{1 + (\beta I)^2})^n}$$



60

$$k = b \cdot k_{\text{opt}} \cdot \frac{I/bI'_k}{\sqrt{1 + (I/bI'_k)^2}} \cdot \frac{1}{(\sqrt{1 + (\beta I)^2})^n}$$

De plus, certaines valeurs de β et n sont telles que des solutions analytiques existent pour l'intégration sur la profondeur.

1) Analyse de trois solutions particulières

a) Cas_sans_photo-inhibition ($n = 1$ et $\beta = 0$)

On revient à la formule de Smith dont l'intégration sur la profondeur est donnée par

$$\int_0^{\infty} k_Z dz = \frac{k_{\max}}{\eta} \cdot \ln(R + (1 + R^2)^{1/2})$$

si on fait $\frac{I'_0}{I_K} = \frac{\alpha I'_0}{k_{\max}} = R$

b) Cas_avec_photo-inhibition ($n = 1$ et $\beta = a$)

On a, en tenant compte des valeurs observables I'_K et k_{opt} (telles que $k_{\max}/k_{\text{opt}} = I_K/I'_K = b = 2$) :

$$k = k_{\text{opt}} \frac{r'}{1 + (\frac{r'}{2})^2} = k_{\text{opt}} \cdot f_1(I)$$

avec $r' = I/I'_K = \frac{\alpha I}{k_{\text{opt}}}$

dont la solution analytique est

$$\int_0^{\infty} k_Z dz = \frac{k_{\text{opt}}}{\eta} \cdot 2 \arctg\left(\frac{R'}{2}\right) = \frac{k_{\text{opt}}}{\eta} \cdot F_1(I'_0)$$

si on fait $\frac{I'_0}{I'_K} = \frac{\alpha I'_0}{k_{\text{opt}}} = R'$

c) Cas_avec_photo-inhibition ($n = 2$ et $\beta = a$)

On a, tenant compte des valeurs observables I'_K et k_{opt}

(telles que $k_{\max}/k_{\text{opt}} = I_K/I'_K = b = 2.6$) :

$$k = k_{\text{opt}} \frac{r'}{(1 + (\frac{r'}{2.6})^2)^{3/2}} = k_{\text{opt}} \cdot f_2(I)$$

dont la solution analytique est

$$\int_0^{\infty} k_Z dZ = \frac{k_{\text{opt}}}{\eta} \frac{R'}{(1 + (\frac{R'}{2.6})^2)^{1/2}} = \frac{k_{\text{opt}}}{\eta} \cdot F_2(I'_0)$$

Les autres cas sont à intégrer numériquement, au computer digital. Partout, la détermination préalable de β et n s'impose. Sur la base du modèle de Vollenweider, Fee (1969) propose un programme sophistiqué pour le calcul d'intégration à partir des données expérimentales.

2) Effets sur la production journalière

a) Intégration sur la journée

Admettant que I'_0 parcourt, au cours du temps, les valeurs prédites par la relation

$$I'_0 = I'_{0\max} \times 1/2 \left(\cos \frac{2\pi \lambda}{t} \right) \text{ (voir III.B.1.1.4.1.)}$$

et que k_{opt} , I'_K , β et n ne varient pas, l'intégrale de production instantanée en fonction de la profondeur, prendra une série de valeurs dont la somme représente la production journalière.

Selon les caractéristiques du biotope (η , profondeur, I'_0) et de la communauté phytoplanctonique (I'_K , β , n), la courbe journalière de production aura une allure typique.

1°) Biotope à profondeur > couche euphotique (ex: Mer du Nord)

La photosynthèse du phytoplancton peut se faire dans la gamme complète des intensités lumineuses comprises entre I'_0 et 0. On observe une allure rectangulaire à sinusoïdale pour la fluctuation journalière de la production intégrée (fig. 61). En effet, la fonction $F(I'_0) = f_n(R')$ est de forme hyperbolique avec un plateau ($F_2(I'_0) = 2.6$ pour $R' > 5$).

Ceci veut dire que plus I'_K est petit par rapport à I'_0 , plus R' a de chances de dépasser 5 et plus importante est la fraction du jour où la production est maximisée.

Tout ceci est possible parce que l'écosystème a une profondeur importante et que la zone de production primaire peut s'étendre indéfiniment vers le bas si les conditions d'éclairement l'imposent (il y a déplacement vertical d'un profil immuable).

2°) Biotope à profondeur < couche euphotique potentielle
(ex: le Bassin de Chasse d'Ostende)

Dans ce cas, qui nous intéresse tout particulièrement, le déplacement vertical du profil de photosynthèse peut soustraire la plus grande part du potentiel productif au domaine utile (fig. 62). Ceci peut limiter fortement la production/m² aux heures d'éclairement maximal, de sorte que la courbe journalière est bimodale, avec une dépression de midi plus ou moins accentuée selon la valeur d' I'_K (fig. 61).

On peut prédire ici que, dans une certaine gamme d'éclairements et de transparences, les espèces à I'_K grand et résistantes à la photo-inhibition seraient avantagées dans ce type d'écosystème.

3°) Généralisation pour une série de conditions (fig. 63)

Le chiffre de production intégrée/jour dépend en première analyse de l'éclairement fourni et d' I'_K . On a calculé pour les deux types de biotopes, une série de blocs-diagrammes représentatifs des situations possibles en diverses périodes de

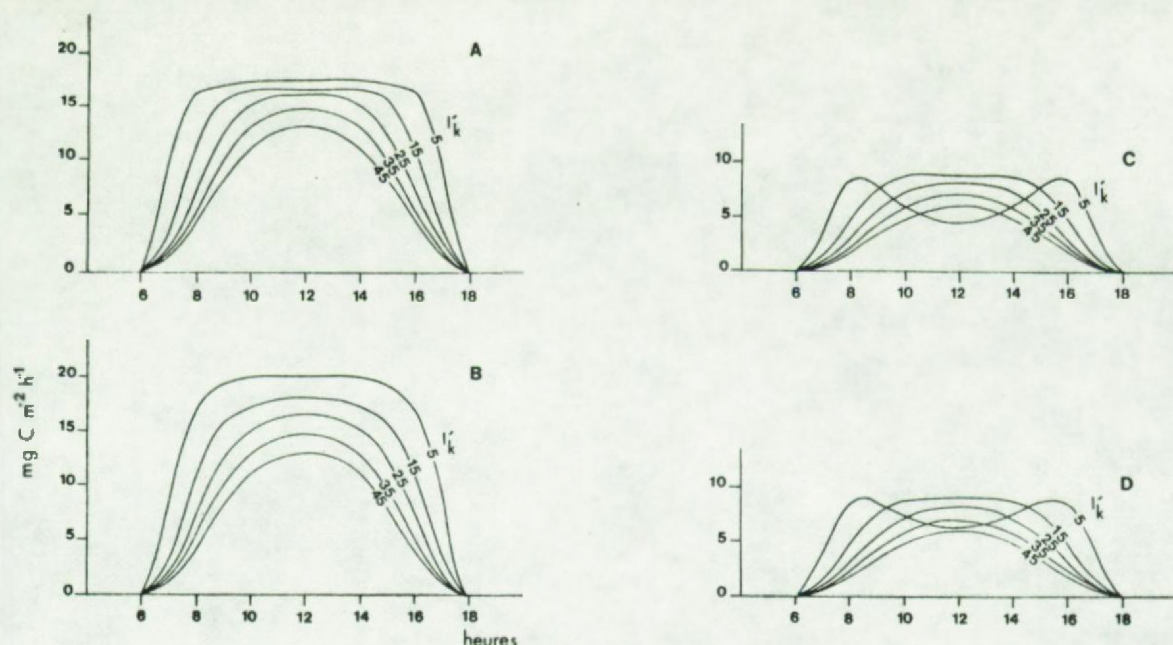


Fig.61. Cycle nyctéméral de production primaire simulé avec le modèle de Vollenweider pour diverses valeurs de I_k et en différentes conditions:

A. profondeur illimitée, $n=2, b=2.6$

B. " " " $n=1, b=2$

C. " de 1.5m $n=2, b=2.6$

D. " " " $n=1, b=2$

avec partout: $\lambda = 12, I_{0max}=60, p_{opt} = 10, \eta = 1.5$

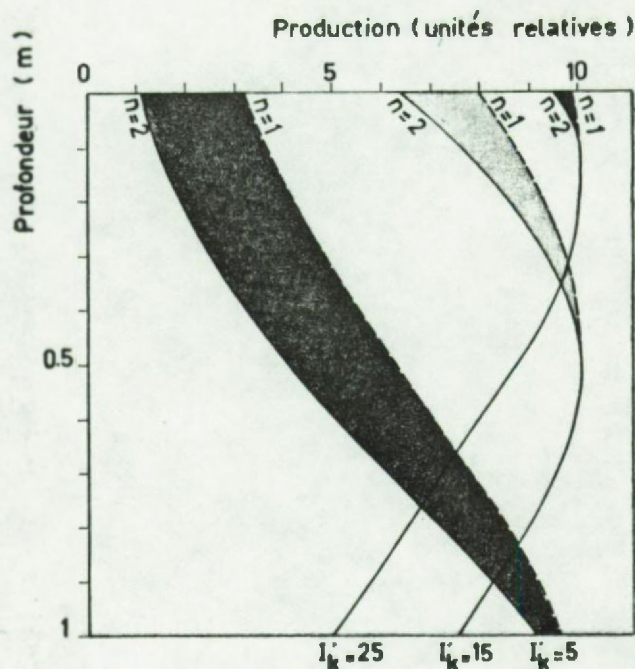


Fig.62. Profils de photosynthèse dans le premier mètre sous la surface établis pour trois valeurs de la constante de saturation I_k ($I_k=5$ cf Mer du Nord; $I_k=25$ cf Bassin). Dans chaque cas, on détermine la diminution d'efficacité photosynthétique que provoque une modification du paramètre n (qui règle le degré de photoinhibition dans le modèle de Vollenweider).

l'année. Chaque bloc correspond à une valeur d'éclairement (intensité lumineuse et longueur du jour) caractéristique d'une période donnée sous notre latitude, et donne l'éventail des valeurs de production journalière déterminé par toutes les combinaisons utiles d' I'_K et de η (le coefficient d'extinction de l'eau). Dans cette représentation, on mesure le rapport

$$P \text{ jour}^{-1} / p_{\text{opt}} \text{ h}^{-1} \quad (\text{ou } \bar{K} \text{ jour}^{-1} / k_{\text{opt}} \text{ h}^{-1})$$

On observe que la surface correspondant au biotope profond se confond avec celle correspondant au biotope de 1m, pour les transparences faibles (η élevé). En effet, dans ces conditions, l'entièreté du profil de production peut se réaliser dans le premier mètre.

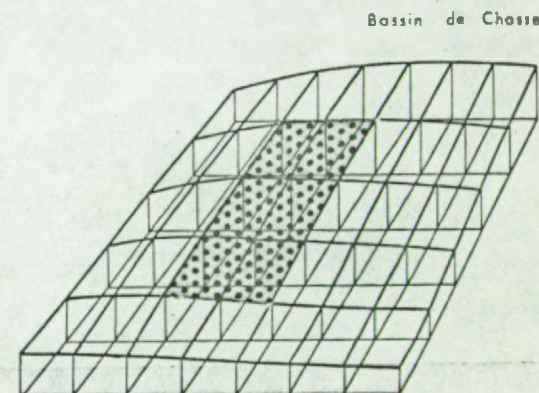
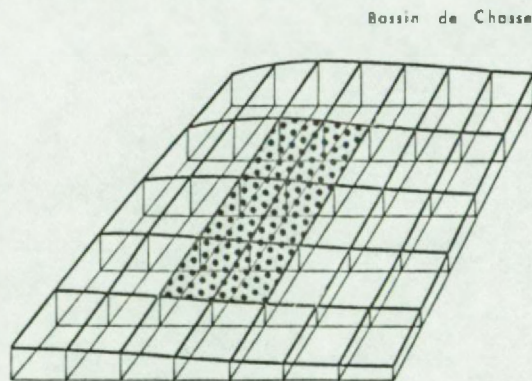
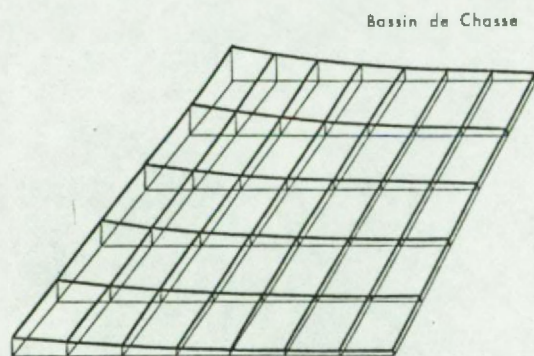
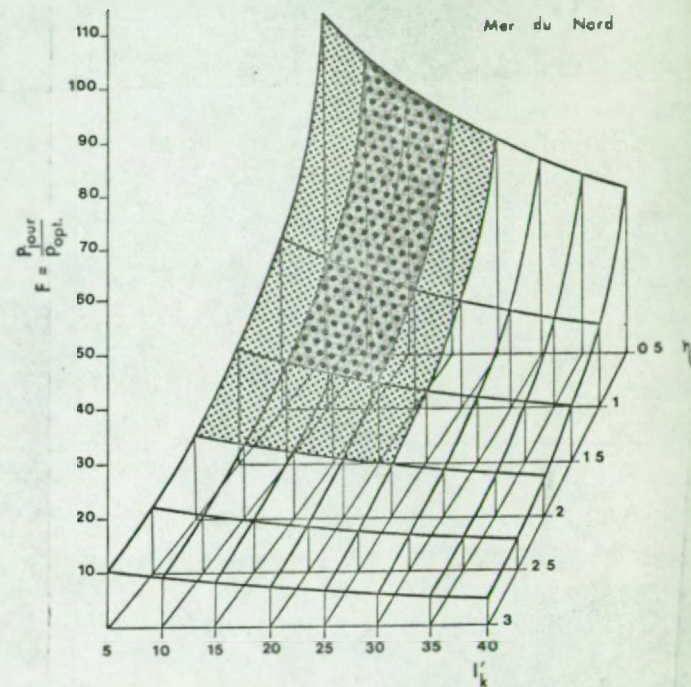
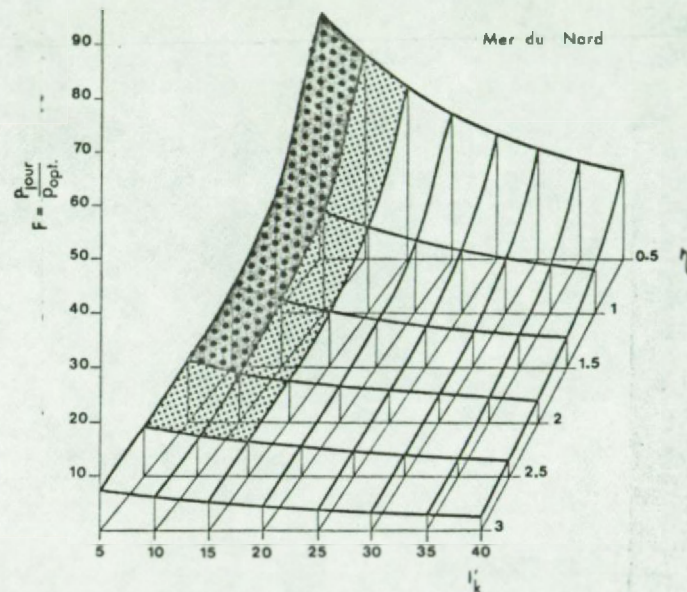
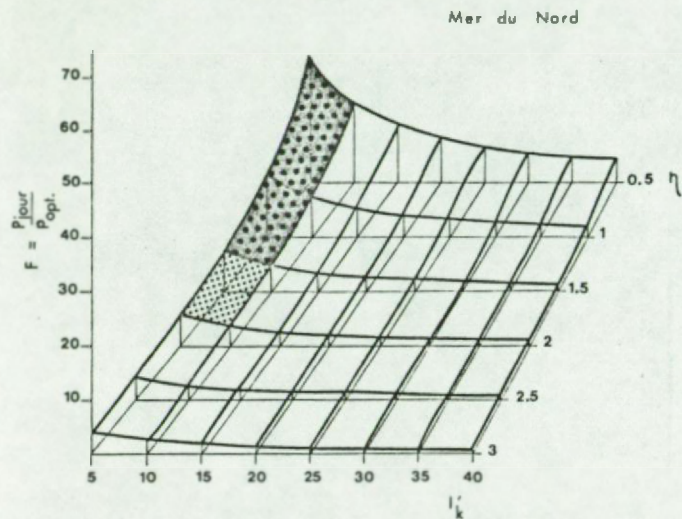
La combinaison $I'_K - \eta$, optimale toute l'année dans le cas du biotope profond, ne l'est pas du tout pour le biotope peu profond dès le mois de mars, à cause de la dépression de midi. Dans le biotope peu profond, le domaine de variation possible est relativement faible, comparé au biotope profond :

	1 à 6 contre 1 à 24 en janvier
	3 à 8 contre 3 à 46 en mars
	5 à 10 contre 5 à 63 en mai-juin-juillet
soit	1 à 10 contre 1 à 63 sur l'année.

On doit, dès lors, s'attendre à de plus grandes oscillations saisonnières du rapport $P \text{ jour} / p_{\text{opt}}$ en pleine mer qu'au Bassin de Chasse.

b) Effet de variations du coefficient η (fonction de photoinhibition)

Un changement de coefficient dans la gamme prévisible ($n = 2 \rightarrow n = 1$) n'a qu'une influence limitée sur la valeur de l'intégrale journalière. La zone concernée est la zone superficielle : ceci revêt donc surtout de l'importance pour un biotope limité en profondeur, comme le Bassin de Chasse. Le phénomène est évidemment plus frappant dans le cas où I'_K



JANVIER et DECEMBRE

MARS et SEPTEMBRE

MAI - JUIN - JUILLET

Fig.63.

Rapport de la production diurne intégrée à la production potentielle en lumière optimale en Mer du Nord et au Bassin de Chasse d'Ostende. Valeurs de ce rapport pour diverses combinaisons du coefficient d'extinction verticale et de la constante de saturation I'_k . Les zones ombrées déterminent les gammes effectivement couvertes.

est petit. Dans l'exemple choisi, on observe un effet maximal pour $I_0' \text{ max} / K = 20$. Dès que ce rapport tombe à 4, l'effet sur la production journalière devient négligeable (fig. 62).

1.1.3. Résultats expérimentaux

1.1.3.1. Calcul des paramètres utiles et intercomparaison des modèles appliqués aux résultats du Bassin de Chasse.

a) Résultats de production in situ

On a transformé les valeurs mesurées en valeurs de production brute (compte tenu d'une respiration moyenne de 10 % p_{opt} et des pertes excrétoires et/ou mécaniques) (tabl. 29)

b) Calcul des transmissions aux différentes profondeurs

Le tableau 30 donne les profils de transmission lumineuse aux dates d'incubation in situ. La loi de Lambert-Beer est obéie dans tous les cas.

c) Calcul des énergies lumineuses aux différentes profondeurs.

Combinant les valeurs d'irradiance en surface - corrigées pour les pertes par réflexion et converties en énergie PHAR - avec les transmissions, on calcule le tableau 31.

Une simplification importante - consistant à ignorer l'effet de différences qualitatives de la lumière - est autorisée à cette étape du calcul. En effet, les valeurs de transmission dans le premier mètre montrent très peu de différences entre le groupe des longueurs d'onde du rouge, du vert et du bleu (voir méthodes). Ceci est sans doute dû à l'effet de diffusion de la matière particulaire qui est abondante et, évidemment, à la faible profondeur.

Le nombre de courbes photosynthèse-lumière (ex: fig. 64 et 65) qui se prêtent à une intercomparaison est limité puisque beaucoup ont leurs points groupés dans le domaine de la saturation lumineuse. D'autres souffrent d'un déplacement latéral dû à l'erreur sur η (la faible profondeur de mesure induit de plus grandes erreurs qu'en mer).

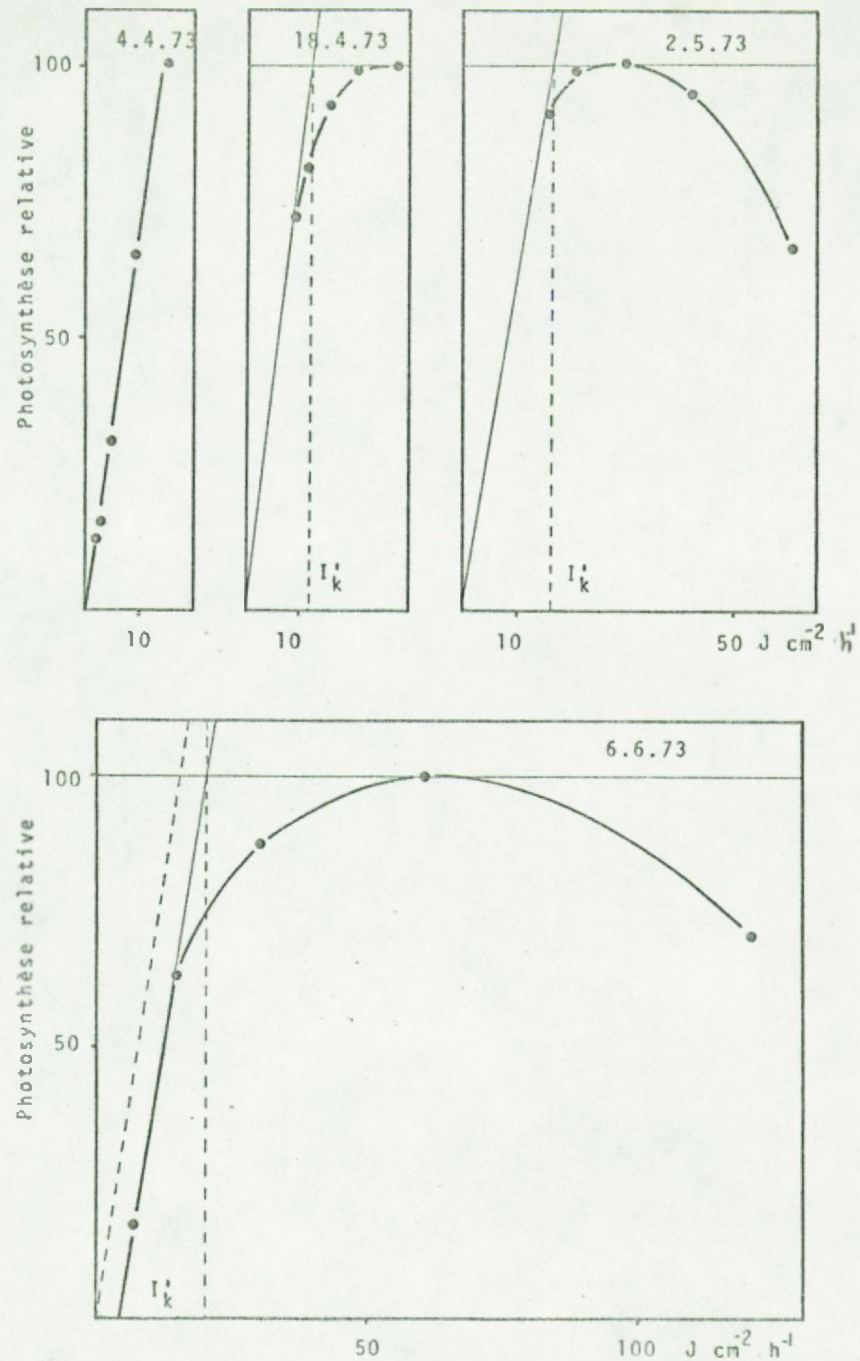


Fig.64. Exemples de courbes photosynthèse-lumière (valeurs relatives) obtenues à partir de profils expérimentaux in situ. La série du dessus montre la difficulté d'obtenir une courbe complète en une expérience in situ brève. La figure du dessous montre la translocation qui apparaît parfois (respiration? erreur sur la mesure de η ?)

En définitive, sur 39 expériences in situ complètes, 22 se prêtent à l'analyse. Quinze d'entre elles comportent une partie photo-inhibée et se prêtent donc au test des modèles de Steele et Vollenweider.

Résultats

On a utilisé la mesure du χ^2 comme indice de conformité entre les séries expérimentales et les séries calculées avec les différents modèles auxquels étaient appliqués les paramètres de saturation α et k_{\max} expérimentaux.

1) Classement des résultats pour les courbes sans partie photo-inhibée (22 cas):

1er :	Vollenweider II (1)	(76 % des cas)
	Jassby et Platt	(14 % des cas)
	Vollenweider I	(10 % des cas)
2e :	Vollenweider I	(76 % des cas)
	Smith	(14 % des cas)
	Vollenweider II	(10 % des cas)
3e :	Jassby et Platt	(86 % des cas)
	Vollenweider I	(5 % des cas)
	Vollenweider II	(5 % des cas)
	Steele	(5 % des cas)

2) Classement des résultats pour les courbes avec partie photo-inhibée (15 cas):

1er :	Vollenweider II	(67 % des cas)
	Vollenweider I	(60 % des cas)
	Steele	(67 % des cas)

Ces résultats ne contredisent pas ceux de Jassby et Platt (1976) puisque ces auteurs n'avaient pas pris les modèles de Vollenweider en considération. Il est frappant que ce modèle soit le meilleur pour la partie de courbe qui ne comporte justement pas de photo-

(1) Vollenweider I : $b = p_{\max}/p_{\text{opt}} = 2$
 Vollenweider II : $b = 2.6$

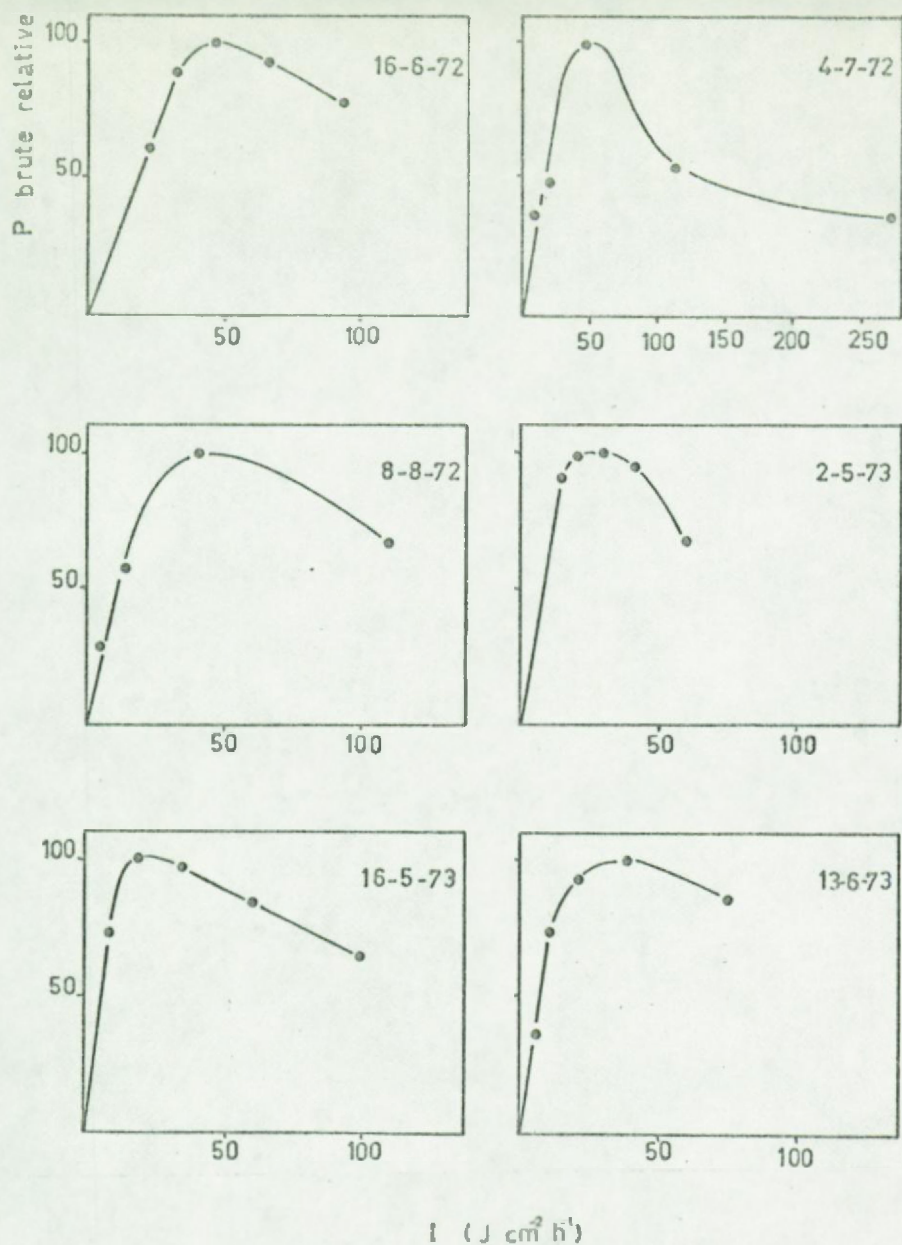


Fig.65. Exemples de courbes photosynthèse lumière obtenues à partir d'expériences in situ et montrant une photoinhibition.

inhibition. Cependant, les valeurs de χ^2 restent très proches les unes des autres. C'est la formule de Baly (Michaëlis) qui donne le résultat le plus mauvais avec un χ^2 environ 10 fois plus élevé. De même, en ce qui concerne les courbes avec photo-inhibition, les deux versions du modèle de Vollenweider sont très proches, mais le modèle de Steele s'en éloigne avec un χ^2 environ 5 fois plus élevé. Il y a donc confirmation complète de l'analyse que Jassby et Platt ont faite des modèles de Baly et de Steele.

Pour le calcul de production intégrée, nous choisissons donc le modèle de Vollenweider II. Il est entendu que - puisqu'un doute subsiste sur l'intensité réelle de la photo-inhibition - ce modèle donne la valeur inférieure d'une fourchette dont la limite supérieure est donnée par le modèle de Jassby et Platt

Smith. Les rapports des intégrales (non photo-inhibée/inhibée) avec les modèles de Smith et Vollenweider II, sont :

	$I'_K = I_{o_{max}} / 10$	$I'_K = I_{o_{max}} / 5$
$\eta = 1$	1.75	1.05
$\eta = 1.5$	1.35	1.01

quand appliquées à un biotope de 1.5 m de profondeur. Comme I'_K est généralement $> \frac{I_{o_{max}}}{10}$, il n'y a que très peu de différences entre les deux intégrales et le problème ne se pose pas réellement. Le tableau 29 montre d'ailleurs que sur les 39 expériences in situ, la moitié ont $p_{surface} > 90 \% p_{opt}$ (la moyenne est 83 %)

1.1.3.2. Analyse des variations temporelles des paramètres du modèle

Faisant suite à la définition d'un modèle empirique (mais écrit en termes de paramètres ayant un sens physique précis et présumés indépendants), la recherche des équations qui gouvernent ces paramètres passe par l'analyse de leurs fluctuations saisonnières et nycthémérales.

Les valeurs sont déduites des mêmes courbes utilisées pour l'intercomparaison des différents modèles.

Variations saisonnières

Les variations des trois paramètres (α , k'_{max} (1) et I'_K) sont représentées en fig. 66 et 67. Le très fort couplage entre α et k'_{max} frappe d'emblée. Il en résulte une stabilité relative d' I'_K (2).

(1) $\text{mg C.h}^{-1} / \text{mg chl.a}$

(2) contrastant avec la variation saisonnière (maximum estival) plus prononcée observée en Mer du Nord.

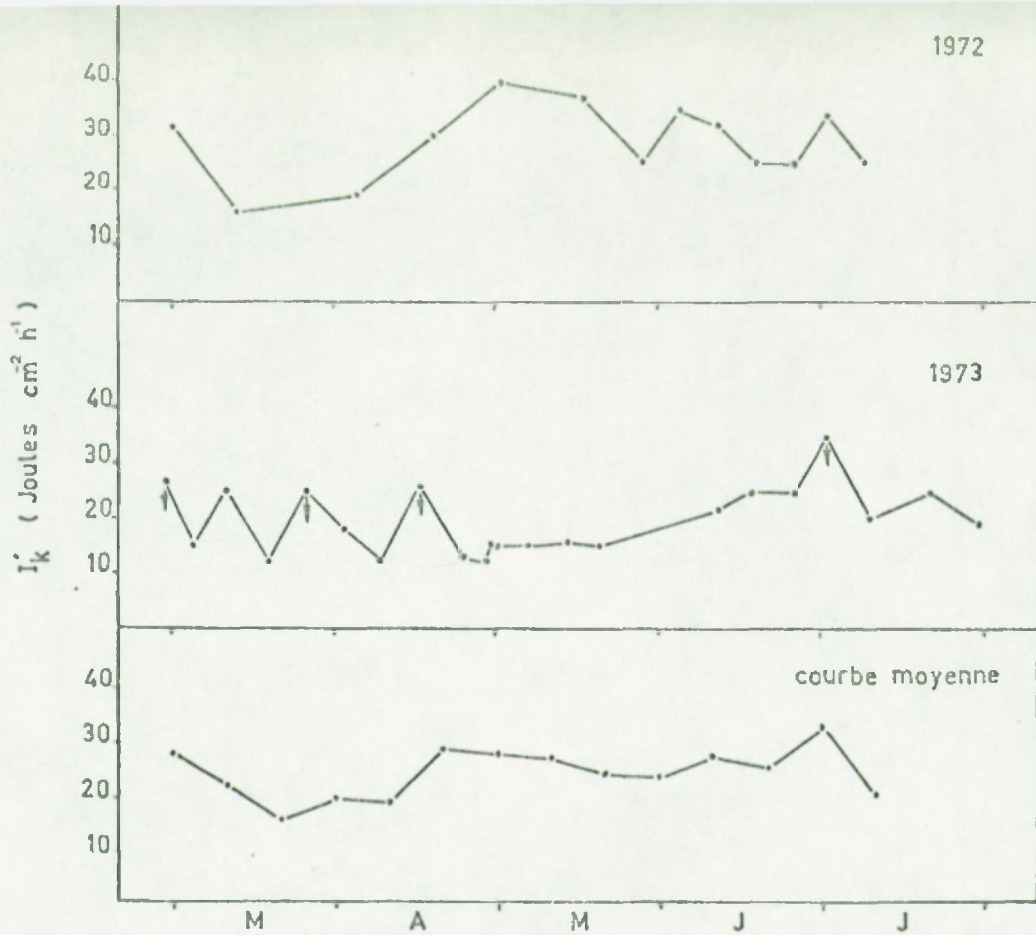


Fig.66. Variation saisonnière de la constante de saturation I'_k , au Bassin de Chasse.

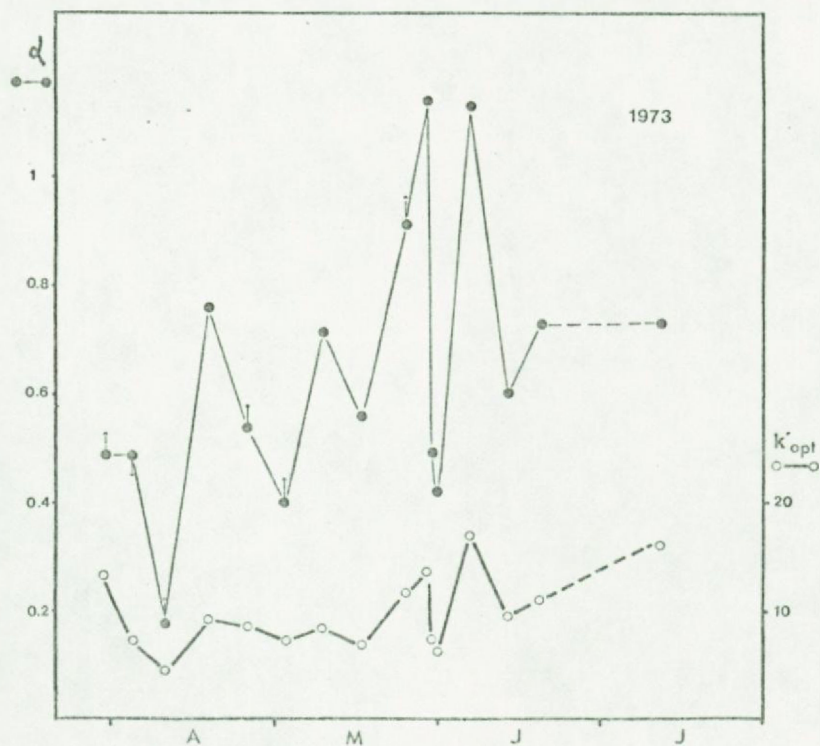


Fig.67. Variation saisonnière des constantes α et k'_{opt} (découplage de I'_k en ses composantes théoriques) au Bassin de Chasse.

En effet, en 1972, les déviations standard en % de la moyenne sont :

59 % pour k_{\max}

61 % pour α

25 % pour I'_k

Le coefficient de corrélation entre α et k_{\max} est de 0.60. Les contraintes du milieu sembleraient donc s'exercer d'égale façon sur des mécanismes cependant présumés devoir réagir différemment. L'influence de la température et des nutriments sur ces paramètres est discutée plus loin, avec référence à l'analyse que Platt et Jassby (1976) font de variations similaires et inattendues de α .

Variations nycthémérales

Dans les limites du jour solaire, α est relativement constant (fig. 68, tableau 32) comparé à k'_{opt} et I'_k . Il semble donc que, contrairement à ce qui s'observe à l'échelle saisonnière, les influences instantanées du milieu ou des processus endogènes, se traduisent surtout par des variations de k_{\max} .

La déviation standard en % de la moyenne donne :

9 % pour α

39 % pour k_{\max}

19 % pour I'_k

En ce qui concerne la possibilité de mesurer α , nous ne disposons malheureusement que d'une série d'observations (le cycle du 29.5.73) complète. Ce cycle est cependant cohérent dans toutes ses autres caractéristiques avec les nombreux autres cycles pour lesquels la fluctuation nycthémérale de k'_{opt} a été mesurée.

Les figures 69 et 70 montrent que pour une série de cycles, k'_{opt} varie effectivement de manière importante. Cette variation

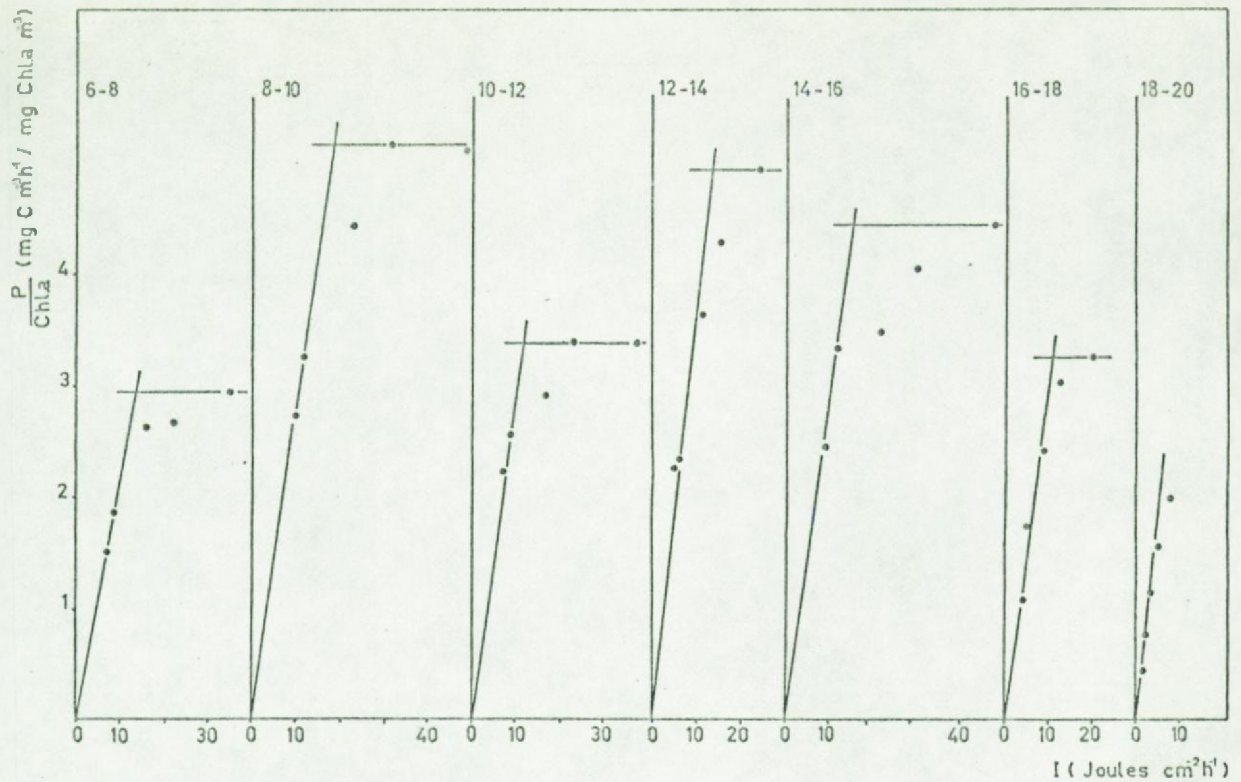


Fig. 68. Courbes productivité-lumière expérimentales (non normalisées) obtenues au cours du cycle de 24 heures du 29-5-1973. La productivité est exprimée par unité de chlorophylle a ($=k'h^{-1}$)

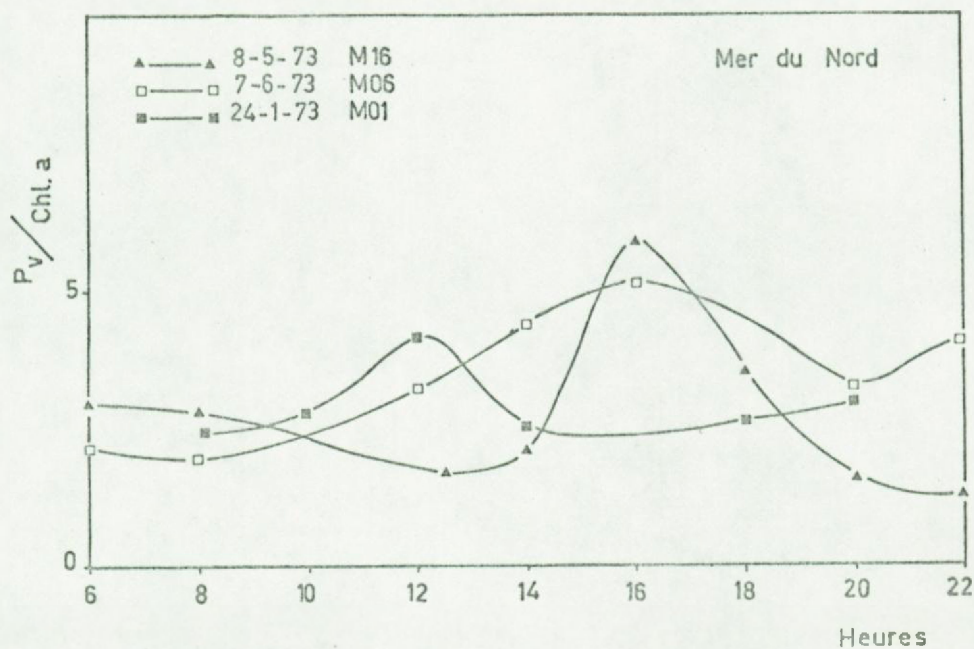


Fig. 69. Courbes de variation nyctémérale de la productivité in vitro (par unité de chlorophylle) en Mer du Nord (en code, les numéros des stations, réf. CIPS)

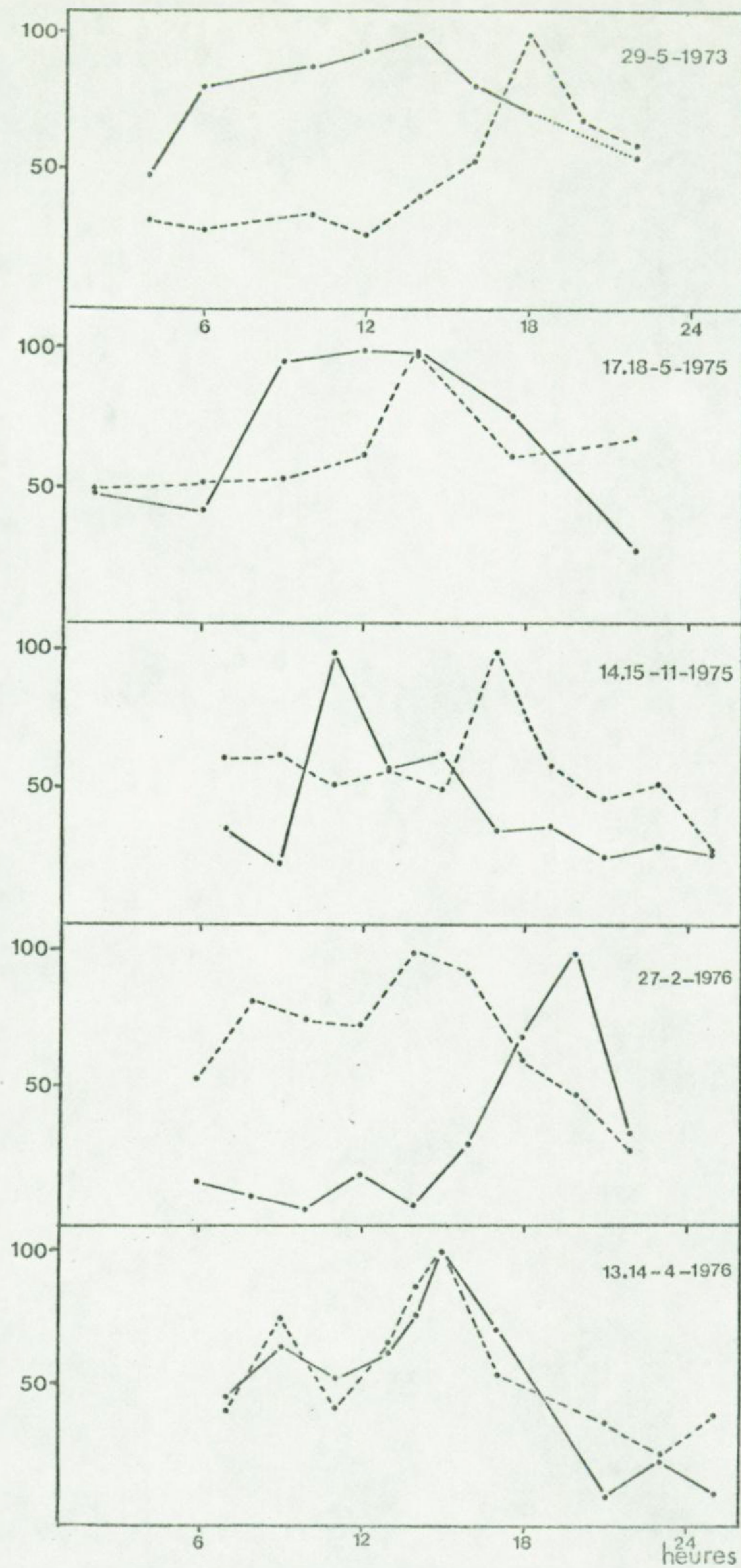


Fig.70. Comparaison des cycles de variation nycthémérale (en unités relatives) de la biomasse (trait interrompu) et de la productivité par unité de chlorophylle (trait plein) pour une série de dates au Bassin de Chasse.

observée au Bassin de Chasse et en Mer du Nord, est un phénomène différent de la variation de biomasse décrite au § II.B.1. Les deux phénomènes, n'ayant pas les mêmes causes, ne sont d'ailleurs pas synchrones. L'instant où se place le maximum est probablement une fonction du moment de l'année (ou plus précisément de l'éclairement). En effet, on observe une tendance au déplacement vers l'après-midi aux périodes les plus éclairées. Ce rythme endogène, déjà observé par plusieurs auteurs et revu par Sournia (1967) a déjà reçu plusieurs explications différentes. Il est certain que les différences de taux de synthèse des différents constituants cellulaires (voir plus loin, le déphasage de la synthèse chlorophyllienne et de l'assimilation de C) peuvent logiquement entraîner ce genre de conséquence.

1.1.3.3. Adaptation

On sait que le phytoplancton adapté à des conditions de moindre éclairement présente une courbe photosynthèse-lumière différente ("shade" form) de celle du phytoplancton adapté aux lumières plus intenses ("sun" form). Cela se traduit généralement par une pente α plus forte, mais aussi des diminutions de k_{opt} pour les formes d'ombre.

Cela signifierait que les modèles analytiques tels qu'on les utilise aujourd'hui sont largement erronés, la courbe photosynthèse-lumière n'étant que l'intersection des courbes réelles (fig. 71).

Un calcul correct requerrait la connaissance du profil vertical d' I'_k et de k_{opt} et impliquerait des intégrations numériques fastidieuses :

$$\Sigma p_t = k_{opt,1_t} f(I_t)_1 + k_{opt,2_t} f(I_t)_2 + \dots k_{opt,n_t} f(I_t)_n$$

Il n'est à priori pas exclu que des phénomènes d'adaptation puissent se développer dans le Bassin de Chasse qui n'a que 1.5m de profondeur, sa profondeur optique correspondant, en fait, à

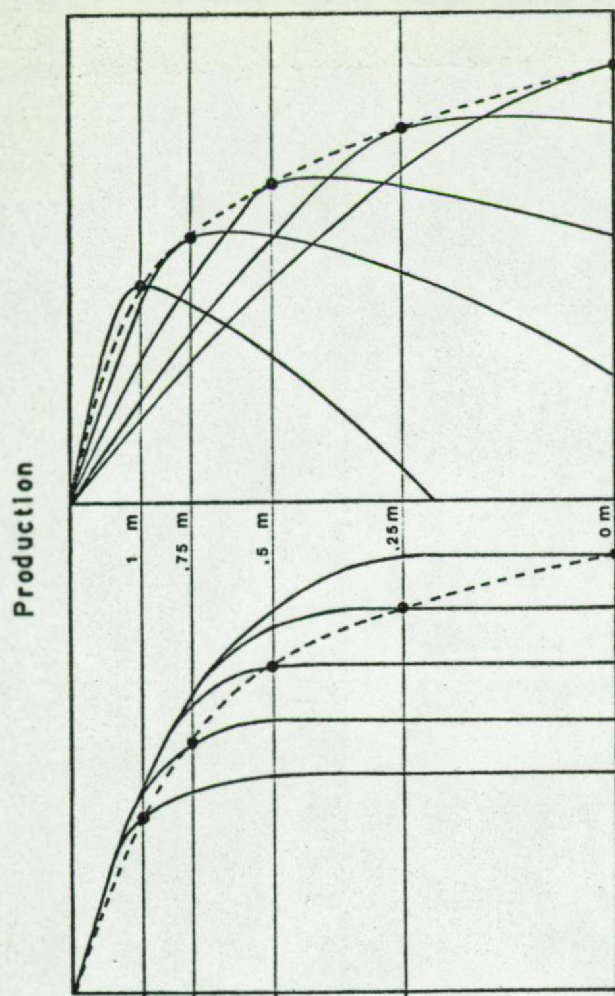
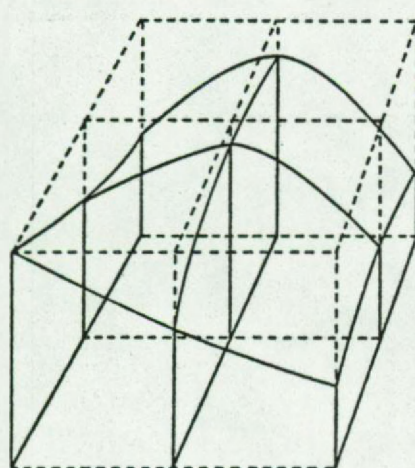


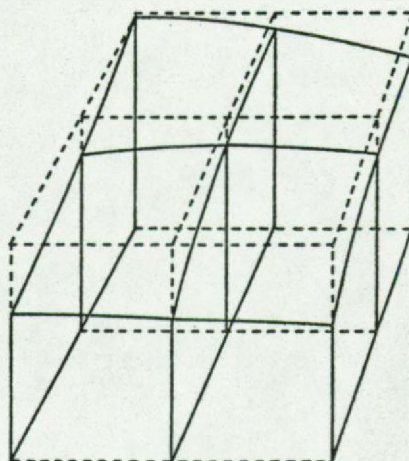
Fig.71.

Possibilités théoriques de courbes photosynthèse lumière différentes selon les profondeurs, avec pseudo-courbe telle que déterminée selon la méthode usuelle.

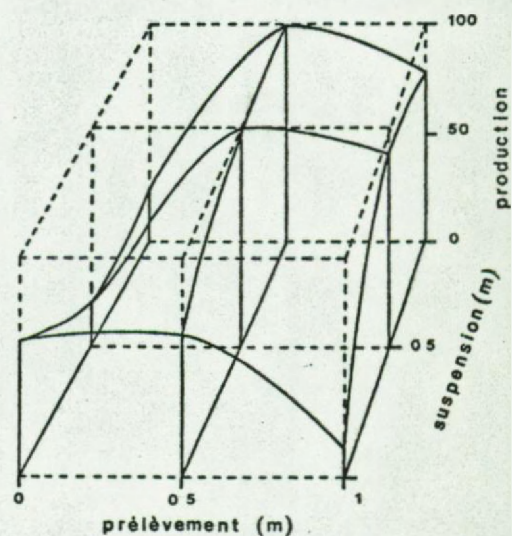
Irradiance aux diverses profondeurs



12.4.72



11.7.72



25.7.72

Fig.72.

Expérience de recombinaison des échantillons visant à déterminer les courbes photosynthèse-lumière réelles et mettre les phénomènes adaptatifs en évidence (ici: cas exceptionnels révélant des comportements différents selon la profondeur d'origine).

50 m dans des eaux claires (ex : Shimura et Ichimura, 1973) où des phénomènes d'adaptation ont été observés dès les premiers mètres.

Nous avons donc tenté, par une série d'expériences in situ, de déterminer si ce mécanisme jouait de façon significative au Bassin de Chasse. Nous avons systématiquement resuspendu et incubé des échantillons à des profondeurs différentes de celles de prélèvement selon le schéma :

		profondeur de suspension (m)				
		0	0.25	0.50	0.75	1
profondeur de prélèvement (m)	0	0-0		0-0.5		0-1
	0.25		0.25-0.25			
	0.50	0.5-0		0.5-0.5		0.5-1
	0.75				0.75-0.75	
	1	1-0		1-0.5		1-1

S'il y a adaptation ou toutes autres modifications, les courbes

0-0 , 0-0.5, 0-1
0.5-0, 0.5-0.5, 0.5-1
1-0 , 1-0.5, 1-1

doivent s'écarter notablement de la courbe 0-0, 0.25-0.25, 0.5-0.5, 0.75-0.75, 1-1 (fig. 72).

Les chiffres normalisés en fonction du chiffre maximum de la courbe complète, sont donnés au tableau 32.

Pour pouvoir mieux comparer une date à l'autre, on a procédé à une normalisation supplémentaire en ramenant tous les chiffres à l'unité d'énergie radiante (ce qui équivaut à un calcul de rendement) et en recherchant leur moyenne et leur variabilité dans des limites de 95 % de confiance (tableau 33). La figure 73 situe les valeurs de photosynthèse relatives moyennes pour les différents traitements.

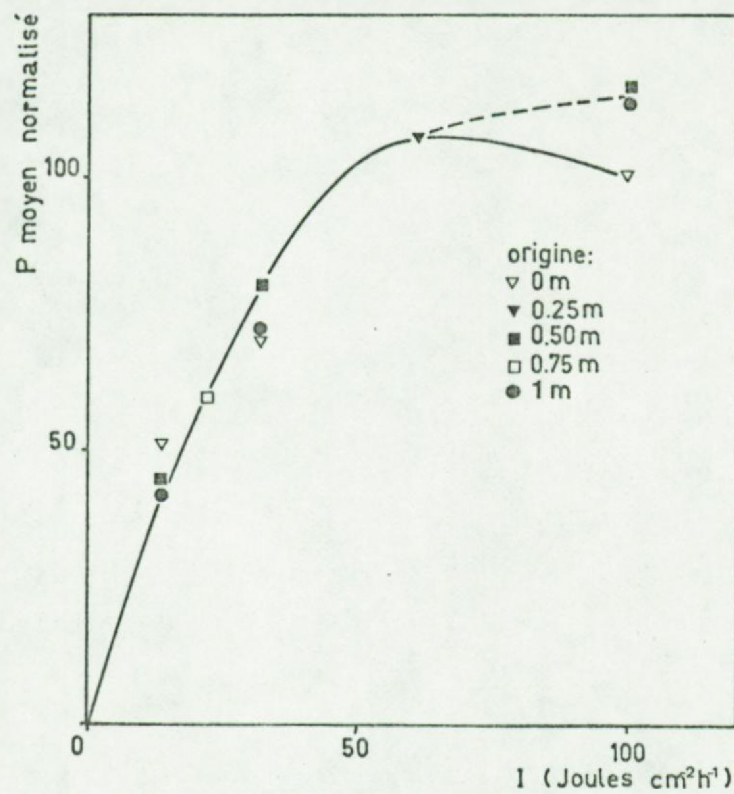


Fig. 73. Courbe photosynthèse-lumière moyenne pour les expériences faites à différentes profondeurs.

La conclusion est qu'il n'y a pas de tendance moyenne significative à une déviation de la courbe centrale, sauf pour l'échantillon de surface (phénomènes de photo-inhibition probablement).

On peut donc négliger cet aspect au Bassin de Chasse. La raison est probablement la rapidité d'homogénéisation du phytoplancton dans la colonne d'eau.

1.1.4. Fluctuations de la variable de commande et leur simulation.

1.1.4.1. Irradiance

En ce qui concerne les définitions de base, nous nous référons à Strickland (1958) et Vollenweider (1969).

Les pertes par absorption et diffusion dans l'atmosphère sont telles qu'environ 40 % de l'énergie radiante globale atteignent la surface terrestre.

Ce rayonnement solaire global de surface est mesuré au pyranomètre à la station météorologique de Den Haan. Les chiffres sont donnés en Joules/cm²/30 minutes. Le Bassin de Chasse est tout proche (10 km) et ces données lui conviennent parfaitement.

Fraction active pour la photosynthèse (P.H.A.R.)

Selon Talling (1957) cette fraction qui s'étend de 390 à 710nm comprend entre 43.5 % (temps couvert) et 53 % (ciel clair avec soleil à 65° d'élévation) du total. Szeicz (1966) donne d'autres chiffres (38 à 51 %) en contestant l'importance de l'élévation du soleil ou de la couverture du ciel. Enfin, Westlake (1965) donne 46 à 48 % sans citer ses sources. Nous basant sur ces diverses données, nous avons adopté une valeur moyenne de 46 %.

Pertes par réflexion

Burt (1954) propose une fonction donnant le % de réflectance (énergie réfléchie/énergie incidente) pour les rayons directs et les rayons diffus, dans différentes conditions. L'utilisation d'une

fonction complexe étant prématurée, nous nous en tenons à la recommandation empirique de Vollenweider (1969) de soustraire 10 % du rayonnement mesuré pour tenir raisonnablement compte des pertes par réflexion.

Résultats

1°) La fig. 74 donne un aperçu du cycle saisonnier de rayonnement global à Den Haan pour 1971. La variabilité est très importante. La ligne passant au travers des points est une moyenne flottante tenant compte de 10 valeurs consécutives. Pour un calcul aussi précis que possible de la production primaire, nous disposons des données, 30 min. par 30 min., du rayonnement global pour les années 1971 à 1974.

2°) Modèle de variation annuelle du climat lumineux

Nous basant sur les enregistrements faits à Den Haan, nous avons établi les variations moyennes de l'intensité horaire maximale ($I'_0 \text{ max}$) et de la durée du jour solaire (λ).

a) variation annuelle de $I'_0 \text{ max}$ (fig.75)

La variation moyenne est de $16 \text{ J/cm}^2/\text{h}$ (21 décembre) à $104 \text{ J/cm}^2/\text{h}$ (21 juin), ce qui s'écrit :

$$I'_0 \text{ max}_j = 60 + 44 \left(\sin \frac{2\pi(j - 80)}{365} \right)$$

avec j compté de 1 à 365 à partir du 1er janvier.

Les limites supérieure et inférieure de variabilité sont définies par :

$$\text{min. } I'_0 \text{ max}_j = 28 + 22 \left(\sin \frac{2\pi(j - 80)}{365} \right)$$

$$\text{max. } I'_0 \text{ max}_j = 87 + 50 \left(\sin \frac{2\pi(j - 80)}{365} \right)$$

L'ordinateur peut facilement simuler une variation stochastique entre ces deux limites.

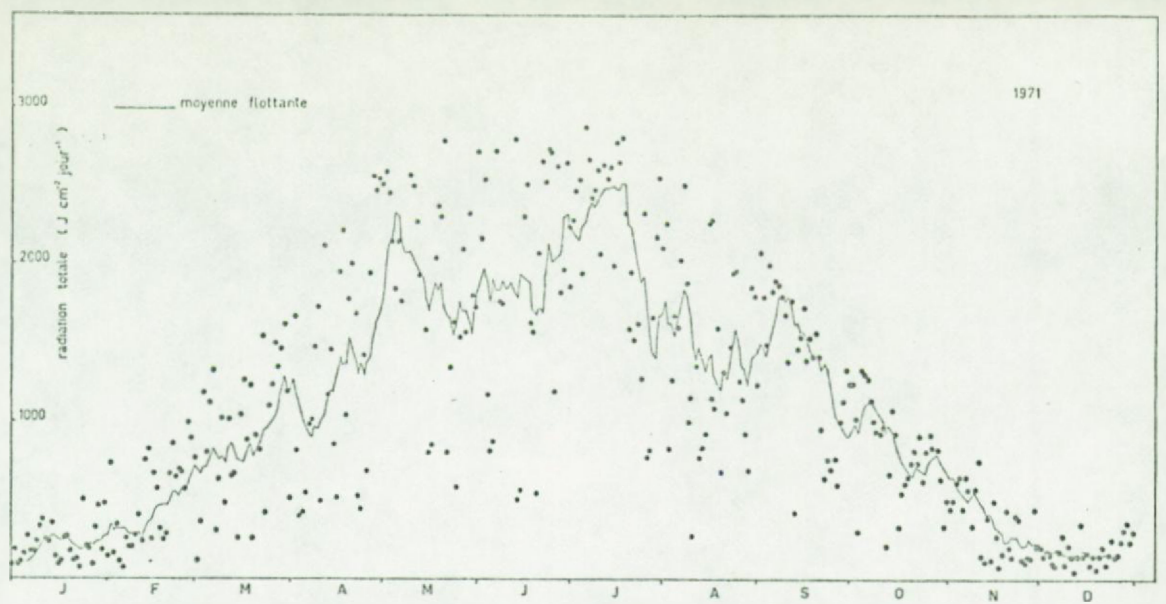


Fig. 74 . Evolution saisonnière de l'irradiance journalière dans la région du Bassin de Chasse. La ligne continue est établie avec une technique de moyenne flottante (10 points).

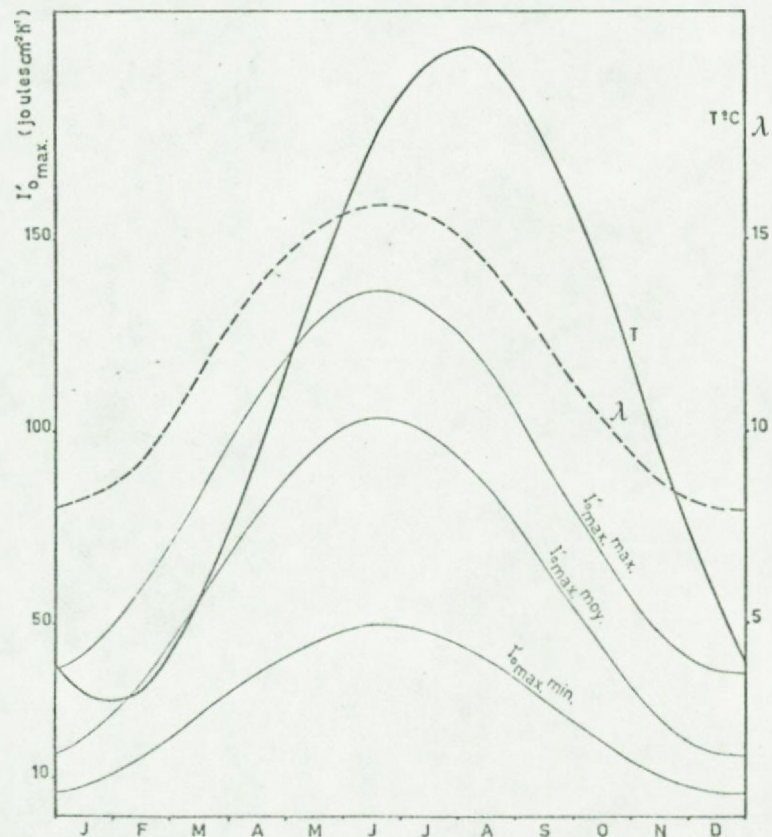


Fig. 75 . Courbes saisonnières moyennes et extrêmes simulant l'évolution de l'irradiance horaire maximale ($I'_{0\max}$), de la durée d'éclairement solaire (λ) et de la température de l'eau (T) au Bassin de Chasse.

b) durée du jour solaire (λ) (fig. 75)

C'est également une fonction sinusoïdale avec un minimum de 8h. (21 décembre) et un maximum de 16 h. (21 juin)

$$\lambda_j = 12 + 4 \left(\sin \frac{2\pi (j - 80)}{365} \right)$$

3°) Modèle de variation diurne

Avec les paramètres I'_{max} et λ on peut décrire raisonnablement (pour autant qu'il n'y ait pas de variations trop brutales dans la couverture nuageuse) l'évolution du rayonnement au cours de la journée :

$$I'_{\text{ot}} = I'_{\text{max}} \cdot 1/2(1 + \cos(\frac{2\pi |t - t_{\text{max}}|}{\lambda})) \quad \text{(d'après Vollenweider, 1965)}$$

où I'_{ot} est le rayonnement à un temps t compté dans les unités de λ .

Cette fonction a été utilisée en routine dans les programmes de calcul de production intégrée journalière.

On peut également y introduire des fluctuations stochastiques. On a observé que ces fluctuations se font entre 30 % et 100 % de I'_{max} . Les jours à fluctuation sont à prévoir pour les cas où le I'_{ot} déterminé stochastiquement est intermédiaire (ciel ni totalement couvert ni totalement dégagé).

1.1.4.2. Transparence de l'eau

Associée à la variable "irradiance", la transparence de l'eau est un paramètre complexe dépendant du vent (authentique variable de commande) et de la matière particulaire en suspension (dont le phytoplancton).

Pénétration de la lumière dans l'eau1°) Généralités

On désire connaître quelle est la fraction de l'énergie P.H.A.R. de surface qui se retrouve en toute profondeur de la colonne d'eau. Quand la lumière pénètre la masse liquide, elle s'atténue rapidement en raison de l'absorption par l'eau et les substances dissoutes et de la diffusion due aux particules suspendues dans l'eau. Le coefficient d'extinction verticale est connu par application de la loi de Lambert-Beer dont on a montré qu'elle était observée tant en mer du Nord qu'au Bassin (fig.76):

$$I_d = I_o \cdot e^{-\eta d}$$

On a mesuré le coefficient η dans trois domaines spectraux (bleu, vert, rouge). Cet aspect est important puisque l'efficacité de la photosynthèse dépend de la nature du rayonnement. Dans le cas du Bassin de Chasse, les différences sont réduites (en % de transmission : $T_{\text{vert}}/T_{\text{rouge}} = 1.2$; $T_{\text{vert}}/T_{\text{bleu}} = 1.4$ (voir méthodes)) et, la faible profondeur aidant, cet aspect peut être négligé en première approximation. Pour les calculs on s'est servi d'un coefficient moyen pour le domaine P.H.A.R. Une relation avec la turbidité(mg/l) a aussi été établie (fig.80)

2°) Résultats

La figure 77 montre les fluctuations du coefficient d'extinction observées au point 3 au cours des années 1971-1972-1973-1974. En table 34, on a aussi représenté les valeurs de η aux 5 points en 1972, pour donner une idée de l'inhomogénéité optique du Bassin (ces valeurs ont été utilisées pour le calcul des chiffres p_{opt}/η du tableau 18).

On observe une période printanière (mars-avril-mai) où, après la chute de turbidité succédant au remplissage et à la fermeture des vannes, le coefficient d'extinction se maintient entre 1 et 2. Suit la période estivale (juin-juillet) où ce coefficient est nettement plus élevé (fluctue autour de 2).

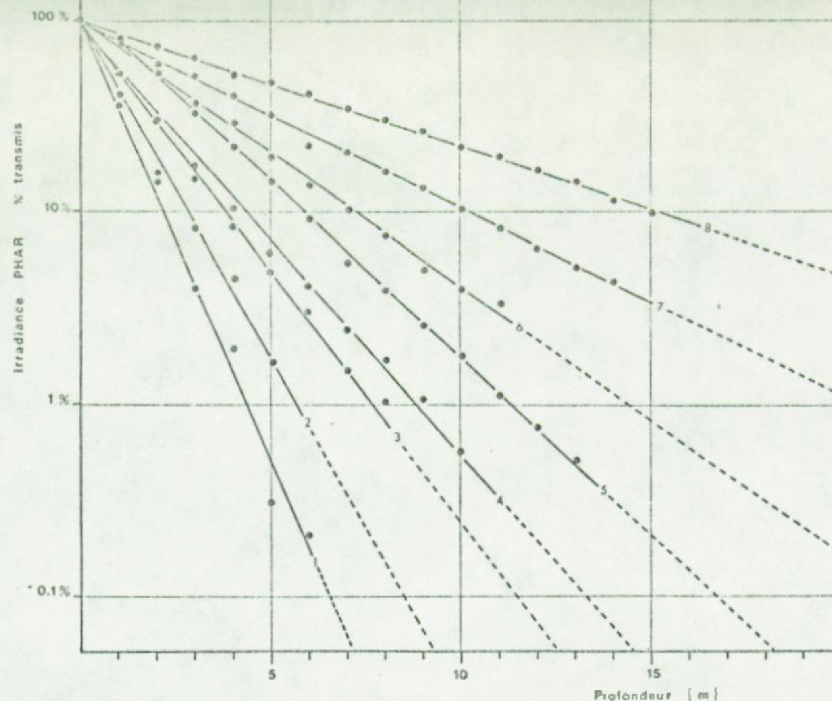


Fig. 76. Courbes de transmission mesurées in situ en diverses stations (code CIPS) en Mer du Nord. Les courbes obtenues au Bassin de Chasse correspondent sensiblement au cas de la station 1.

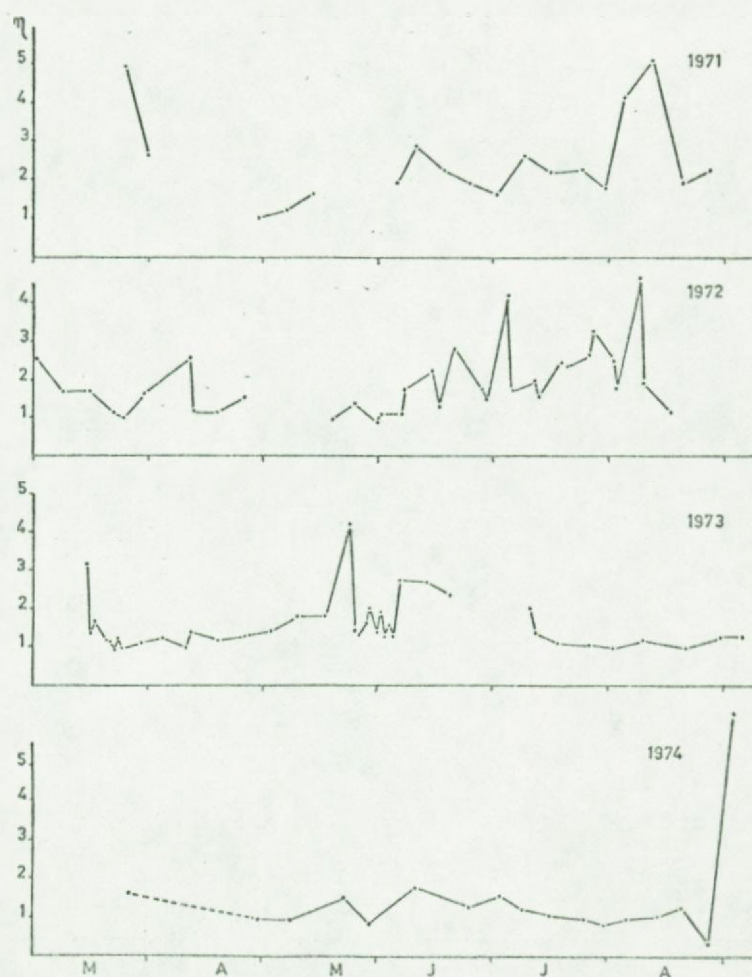


Fig. 77. Evolution saisonnière du coefficient d'extinction verticale P.H.A.R. au Bassin de 1971 à 1974.

En 1973, la période de mi-juillet à août (et en 1972, la mi-août) voit ce coefficient tomber à 1. Des pointes avec $\eta > 4$ sont observées de temps en temps.

Dans tous les cas, les valeurs observées sont telles que 22 % (pour $\eta = 1$) à 1 % (pour $\eta = 3$) de la lumière P.H.A.R. sont transmis au fond (5 % pour $\eta = 2$ pendant la période de végétation phytoplanctonique), ce qui permet le développement d'une vie végétale benthique au Bassin de Chasse.

3°) Les facteurs de turbidité

Il serait intéressant de pouvoir formuler les relations existant entre turbidité et facteurs de l'environnement. Notamment la relation entre densité phytoplanctonique et turbidité est un feed-back non négligeable dans un modèle de production.

Il existe aussi une relation certaine avec la turbulence de l'eau. Une turbulence importante met, en effet, la couche supérieure du sédiment en suspension. Nous avons observé, in situ, cette couche qui est formée de matière jaune ocre, très légère, non tassée et épaisse d'environ 5 mm. Sa mise en suspension est inévitable si on travaille sur le fond. Elle laisse apparaître une couche sous-jacente noire plus compacte et qui ne se met pas en suspension aussi facilement.

Nous avons observé une turbidité importante au remplissage du Bassin ou par grand vent.

Remplissage du Bassin

La sédimentation est très rapide après le remplissage du Bassin. Ainsi, dès le 14 mars, en 1973, il suffit de quelques jours pour observer une diminution très importante du coefficient d'extinction (fig. 77)

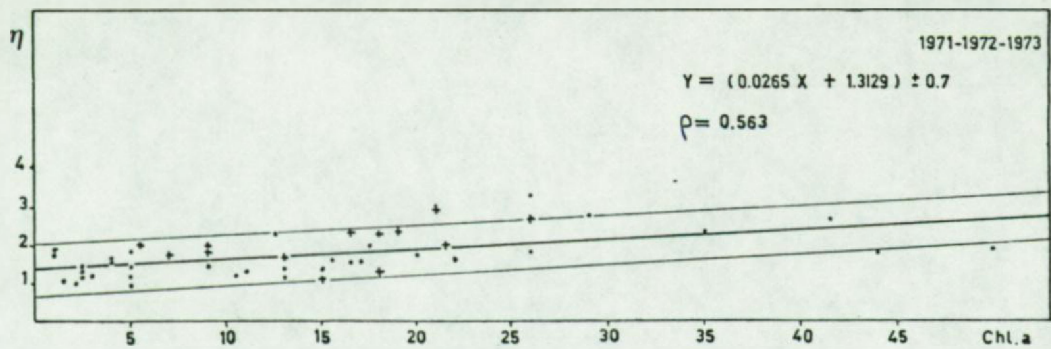


Fig. 7 8. Relation coeff.d'extinction-chlorophylle a au Bassin de Chasse.

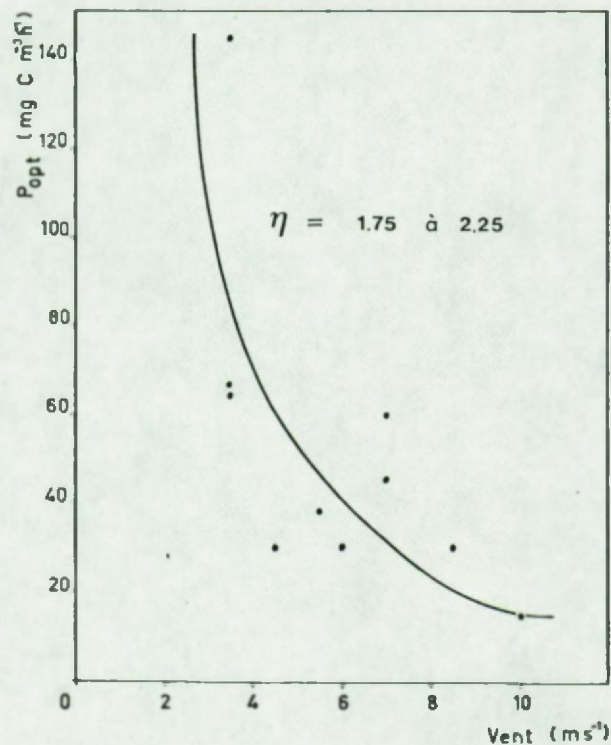


Fig. 7 9. Courbe d'isoturbidité pour des combinaisons variables de vent et de concentration en phytoplancton (ici, exprimée par sa production potentielle)

Influence du vent

Le vent ne commanderait la variable η qu'à partir d'une vitesse telle que les sédiments légers soient mobilisés. Il semble qu'une direction particulière (secteur S-SW) soit nécessaire. En effet, il fallait que soient réunies ces deux conditions :

vitesse minimale : 8 m/s
 direction secteur sud (données de l'I.R.M.)

pour qu'on observât une augmentation brusque de turbidité (exemple : 4 et 11 août 1971), alors que des vitesses égales mais dans d'autres directions, ne produisent pas cet effet. Si la mobilisation des sédiments est immédiate, leur resédimentation est également très rapide (1 ou 2 jours), comme on l'a vu plus haut, ce qui explique que le phénomène n'est pas fréquemment observé, si les visites sont espacées.

Influence du phytoplancton

L'effet de la poussée phytoplanctonique se marque dans les valeurs élevées de la période juin-juillet. Les valeurs faibles d'août ($\eta \sim 1$) révèlent la disparition du phytoplancton, suite à des manoeuvres de vidange et de remplissage du Bassin. Si on essaye de ne considérer que le phytoplancton (en éliminant dans la mesure du possible, les points correspondant à un remplissage ou une vidange du Bassin et aux jours de grand vent) on obtient une relation linéaire (fig. 78) de forme

$$\eta = 0.0265 \text{ (Chl.a mg/m}^3\text{)} + 1.313$$

utilisable dans les modèles de production. La dispersion des points reste néanmoins fort grande et cette relation doit être utilisée avec prudence ($r = 0.563$, $\eta = \eta \text{ calculé} \pm 0.7$)

Combinaison des facteurs phytoplancton et vent

La comparaison des coefficients d'extinction avec les vitesses de vent et les chiffres de production optimale (pris comme index de densité phytoplanctonique) aux mêmes dates permet de déceler en gros, que l'influence de l'un ou de l'autre facteur a été prépondérante (voir la fig. 79, établie pour la classe des $\eta = 1.75$ à 2.25). Cependant, il est en général fort difficile de séparer aussi nettement les variables.

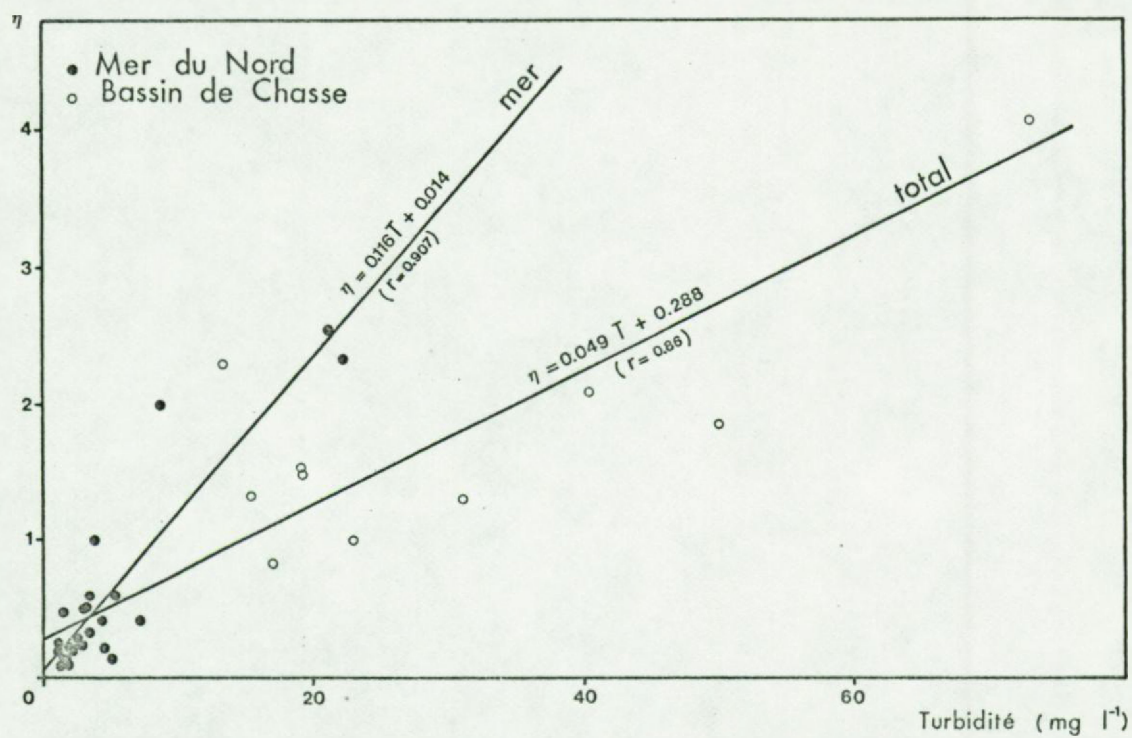


Fig.80. Recherches de corrélations entre extinction et turbidité au Bassin de Chasse et en Mer du Nord.

1.1.5. Modèles d'extrapolation à la journée entière. Application au calcul de la production brute au Bassin de Chasse.

1.1.5.1. Introduction

En possession des paramètres nécessaires et de données expérimentales, on peut tenter de calculer la production journalière. Des petits sous-modèles, tels que variation nycthémerale de p_{opt} (voir plus loin) ou variation diurne de l'éclairement (voir III.B. 1.1.4.1.) peuvent servir dans ces calculs.

Deux approches ont été faites :

- 1°) On considère que p_{opt} reste constant au cours de la journée (sous-entendu : la biomasse ne varie pas et k_{opt} non plus) et seul $f(I'_0) = f(\text{temps})$.

$$\sum_{0m}^{1.5m} p_t = \frac{p_{opt}}{\eta} \times f_t(I'_0)$$

$$\sum_{\ell}^c \sum_{0m}^{1.5m} p_t = \frac{p_{opt}}{\eta} \times \sum_{\ell}^c f_t(I'_0)$$

avec ℓ = heure du lever du soleil

c = heure du coucher du soleil

Cette façon de calculer est - pensons-nous - la plus répandue parmi les quelques auteurs qui utilisent un modèle analytique pour le calcul de la production journalière.

- 2°) On tient également compte de la variation de $p_{opt} = f(\text{temps}) =$

$$\sum_{\ell}^c \sum_0^{1.5} p = \sum_{\ell}^c \left(\frac{p_{opt}}{\eta} \times f_t(I'_0) \right)$$

Cela peut se faire selon deux modalités :

- a) la variation de p_{opt} est forcée dans le calcul en employant une équation du type de celle établie au § 1.1.5.3.
- b) la variation de p_{opt} est simulée en réinjectant à chaque Δt , le résultat du calcul de production précédent, après déduction

des pertes diverses.

On peut envisager 1°) une variante à k_{opt} constant.

2°) une variante à k_{opt} forcé, de manière à reproduire le rythme endogène décrit au § III.B.1.1.3.2.

3°) une variante à k_{opt} dépendant du milieu. Nous entrons ici dans le cadre des modèles dynamiques qui seront développés plus loin dans ce travail.

1.1.5.2. Modèle à p_{opt} constant

La solution analytique du modèle de Vollenweider donne dans le cas du Bassin de Chasse :

$$\int_0^{1.5} k_z dz = \frac{k_{opt}}{\eta} \left[\frac{R'}{(1 + (\frac{R'}{2.6})^2)^{1/2}} - \frac{e^{-1.5\eta R'}}{(1 + (\frac{e^{-1.5\eta R'}}{2.6})^2)^{1/2}} \right]$$

$$\text{avec } R' = I'_0 / I'_k$$

A titre d'exemple, nous donnons en fig. 81, une série de courbes calculées, ainsi que la courbe expérimentale pour le 13 juin 1973. Les figures 82 et 83 illustrent respectivement la distribution réelle d'énergie lumineuse comparée à la distribution selon modèle et l'effet minime de ces différences sur le résultat final de production primaire.

1.1.5.3. Modèle à p_{opt} variable

La nécessité de tenir compte d'une variation nycthémérale de la photosynthèse potentielle apparaît clairement à l'analyse du cycle du 29.5.1973 pour lequel des incubations in situ successives offrent une possibilité de vérification. Ces incubations successives ont déjà permis de calculer les valeurs des paramètres k_{opt}, α, I_k au cours d'un cycle nycthéméral (voir § III.B.1.1.3.2.). Ces valeurs sont appliquées ici au calcul de la production intégrée avec le modèle de Vollenweider. On voit en fig. 84 et au tableau 35, les courbes et les valeurs intégrées expérimentales et selon modèle.

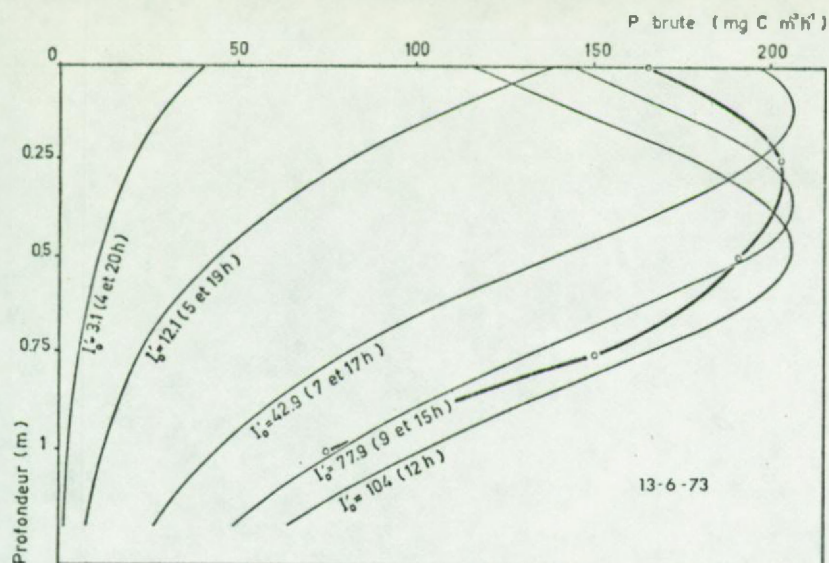


Fig. 81. Profils de production théoriques et expérimental (en gras), 1e 13-6-73.

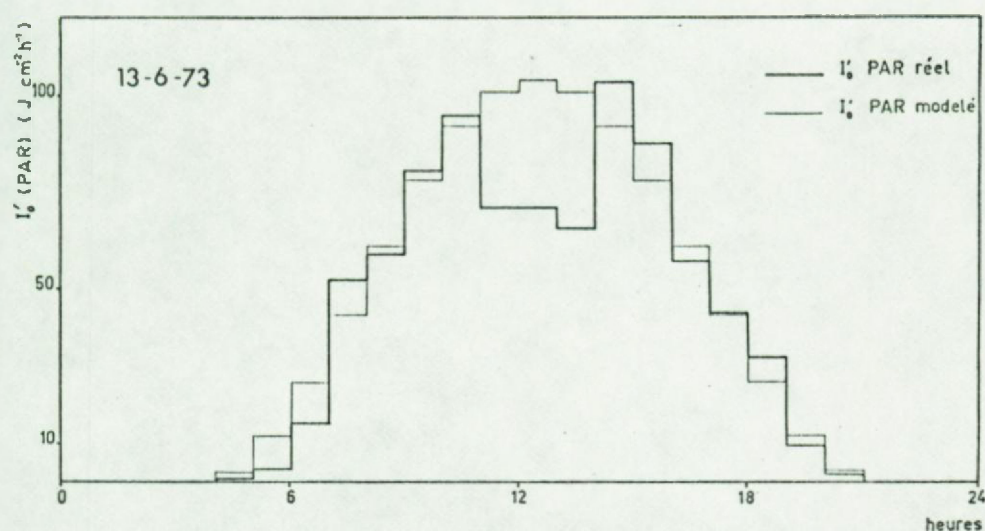


Fig. 82. Valeurs horaires réelles et simulées d'irradiance en surface, 1e 13-6-73.

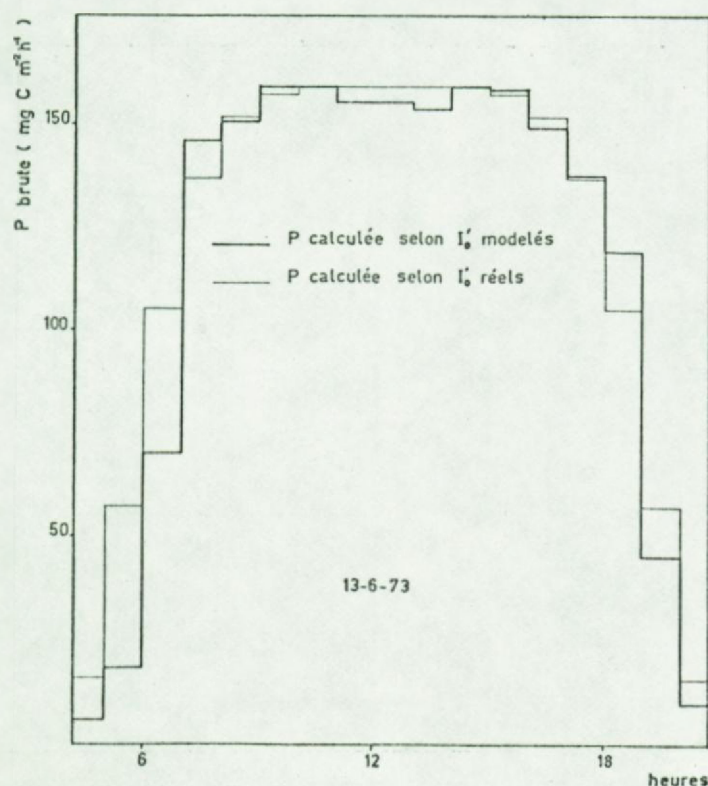


Fig. 83. Valeurs horaires de production intégrée/ m^2 en tenant compte des valeurs réelles ou simulées d'irradiance.

On observe 1°) que les valeurs selon modèle sont suffisamment proches des valeurs expérimentales que pour permettre une appréciation suffisante (15% de différence) de la production journalière (à condition que p_{opt} , I'_k , etc... soient connus à tout moment !)

2°) que les incubations longues sous-estiment beaucoup plus gravement la production primaire (37%, 49% et 37%, respectivement pour la matinée, l'après-midi et la journée entière).

Par ailleurs une extrapolation utilisant le modèle de Vollenweider et fondée sur une valeur unique de p_{opt} donnerait, sur base de p_{opt} à :

6 h. :	482 mg C/m ² /jour
8 h. :	615 mg C/m ² /jour
10 h. :	627 mg C/m ² /jour
12 h. :	518 mg C/m ² /jour
14 h. :	856 mg C/m ² /jour
16 h. :	904 mg C/m ² /jour

On le voit, la valeur correcte (836 mg C/m²/jour) se trouve placée dans l'éventail des valeurs théoriques basées sur des p_{opt} différents. Le fait que nos mesures hebdomadaires de p_{opt} aient toujours été faites entre 10 et 12 h., nous place donc dans des conditions relativement médiocres pour une utilisation du modèle de Vollenweider à p_{opt} constant.

Quand on ne dispose que d'une seule détermination de p_{opt} dans la journée, une façon d'améliorer le résultat de l'intégration est d'utiliser une variation forcée de p_{opt} selon le modèle suivant qui prévoit une variation sinusoïdale avec maximum à 15 heures.

C'est ce modèle qui a été utilisé en routine pour le calcul de la production primaire brute au Bassin de Chasse. Le calcul se fait en deux étapes :

1°)

$$p_{opt \max} = (p_{opt_t} \times 100) / \left[75 + 25 \sin\left(\frac{2\pi (t-9)}{24}\right) \right]$$

t = heure de mesure

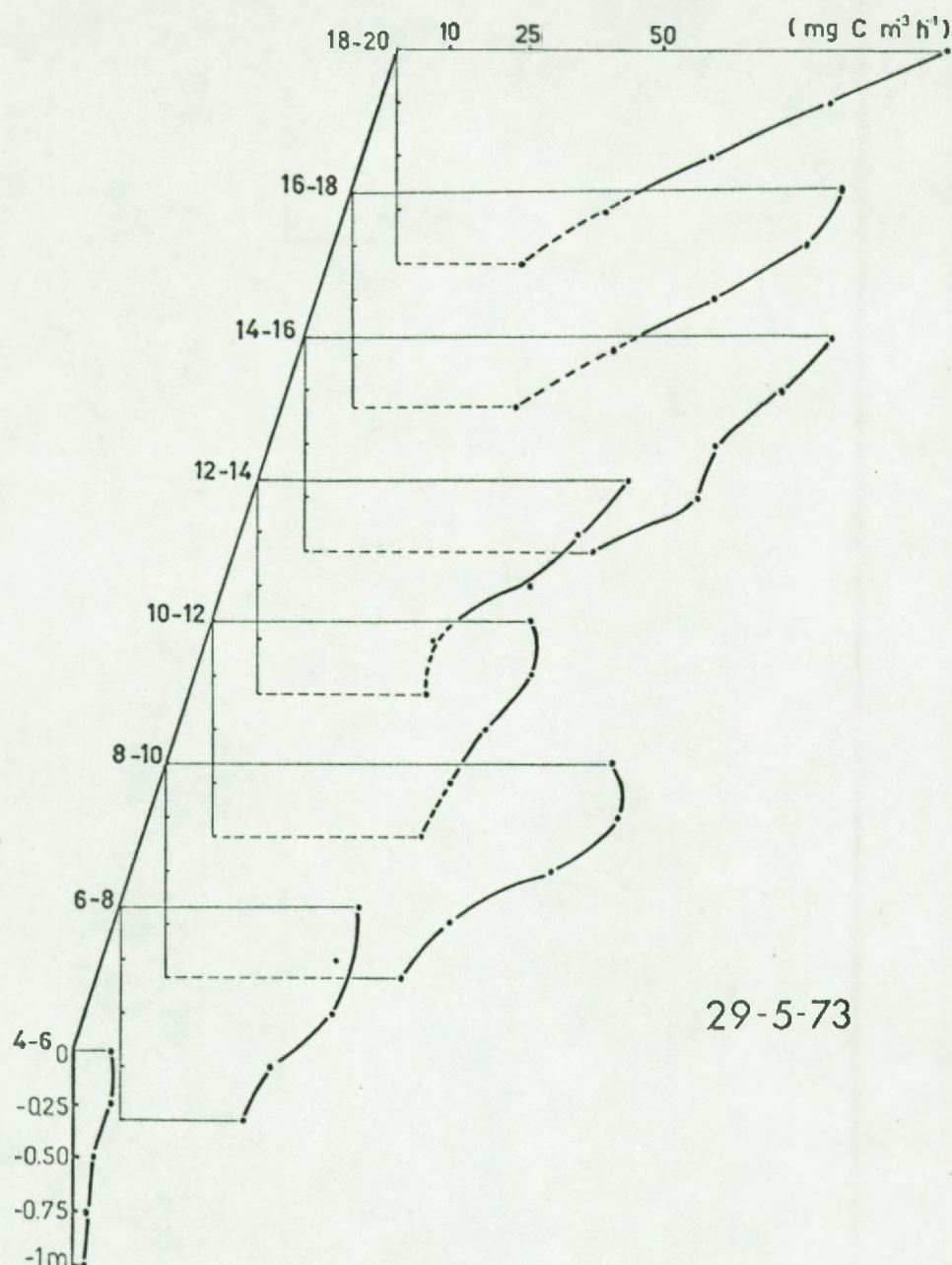


Fig. 84. Evolution diurne des profils expérimentaux de photosynthèse, au cours de la journée du 29-5-1973.

2°)

$$p_{opt_h} = (p_{opt\ max}/100) \cdot \left(75 + 25 \sin\left(\frac{2\pi (h-9)}{24}\right) \right)$$

h = heure dans calcul

1.1.5.4. Comparaison entre Bassin de Chasse et Mer du Nord.

L'évolution saisonnière des paramètres de la fonction photosynthèse-lumière est moins bien connue en Mer du Nord, faute d'incubations in situ en nombre suffisant. Il semble cependant que le même modèle de Vollenweider soit applicable. I'_k montre une amplitude de variation beaucoup plus grande (de 3 à 35 J/cm²/h) qu'au Bassin, avec un maximum estival. Les plus petites valeurs (< 10) sont toutefois les plus fréquentes et traduisent une adaptation différente aux conditions de milieu (éclairage moyen plus faible) (Mommaerts, 1973).

La fig. 85 donne les trajectoires de $\Sigma f(I'_o)$ c'est-à-dire, de l'algorithme multiplicateur de p_{opt}/η , qui permet de connaître la production intégrée/jour. On observe que les valeurs du Bassin sont inférieures à celles calculées pour la Mer du Nord. C'est l'effet de la limitation de la colonne d'eau à 1.5m. En d'autres termes, le rapport p_{opt}/η doit valoir le double de celui de la Mer du Nord, pour que la production soit la même. Mais comme le η du Bassin est 3 fois plus grand que celui de la Mer du Nord, il faut que p_{opt} soit 6 fois plus élevé au Bassin, pour que les résultats soient comparables. On remarque que la variabilité de $\Sigma f(I'_o)$ à l'intérieur de ses limites est beaucoup plus grande au Bassin, bien que I'_k soit plus stable. C'est l'effet de l'introduction de η dans l'algorithme employé au Bassin.

La courbe du rapport p_{jou}/p_{opt} découle des précédentes ($p_{jou}/p_{opt} = \frac{1}{\eta} \Sigma f(I'_o)$). Moyennant une stabilité suffisante de η ,

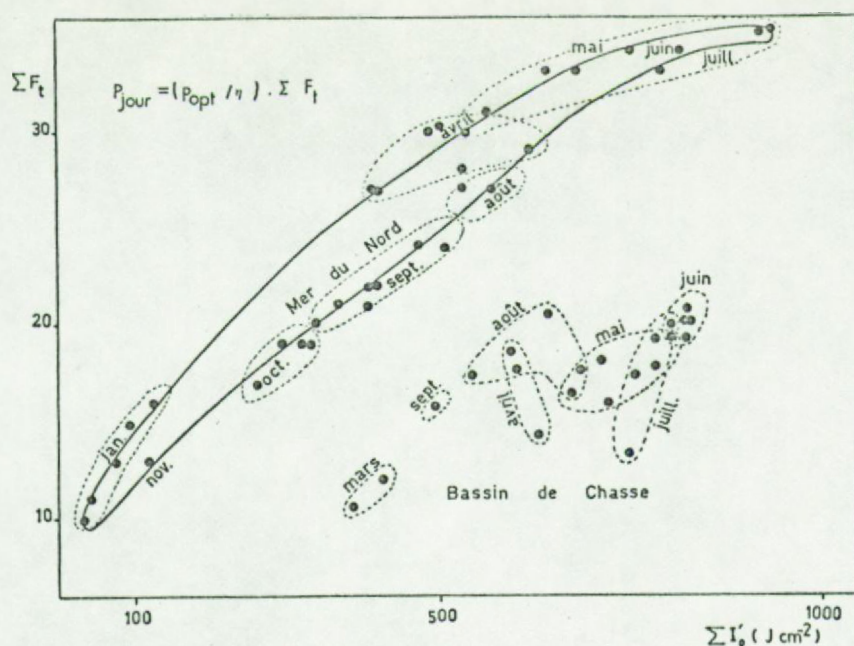


Fig.85. Evolution saisonnière de l'algorithme multiplicateur de p_{opt}/η (à déterminer expérimentalement) en fonction de l'irradiance de surface journalière.

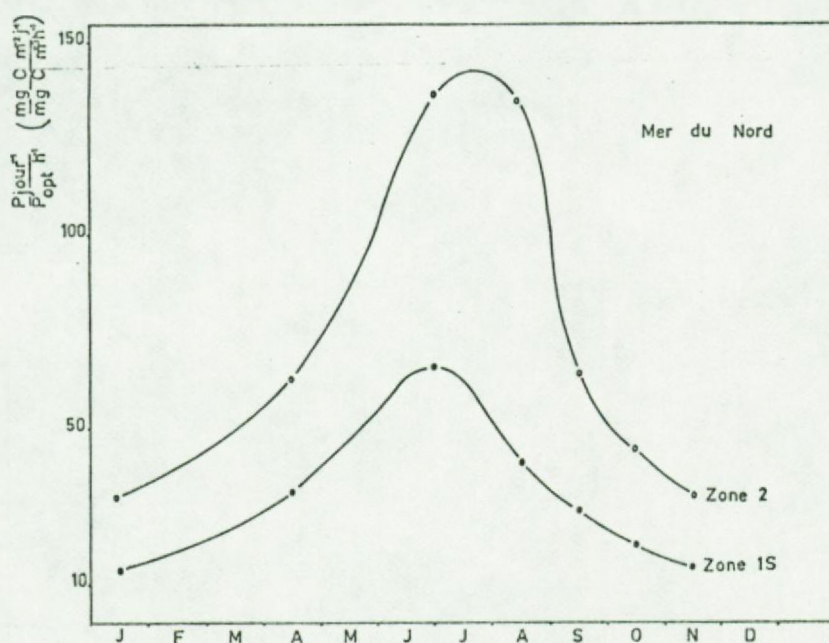


Fig.86. Evolution saisonnière du rapport $P_j^{-1}/p_{opt} h^{-1}$ en Mer du Nord (=algorithme multiplicateur de p_{opt} pour déterminer la production intégrée/m²/j).

on voit que l'amplitude de variation de l'algorithme en mer détermine une variation saisonnière importante dans le rapport $p_{\text{jour}}/p_{\text{opt}}$ (fig. 86). L'oscillation saisonnière du rapport est par contre très amortie dans le Bassin de Chasse. C'est un facteur de stabilité dans le résultat de production : les variations d'intensité lumineuse observables d'un jour à l'autre, ne peuvent entraîner de très grandes modifications. Dès lors, la production primaire au Bassin de Chasse paraît essentiellement liée aux fluctuations de p_{opt} ou plus précisément de B et k_{opt} .

1.2. température

1.2.1. Nature de l'interaction

La relation photosynthèse-température se présente comme une fonction complexe de l'intensité lumineuse : à faible intensité, il n'y aurait pratiquement pas de coefficient de température ($Q_{10} = 1$) (Wassink et Kersten, 1945). A saturation, plusieurs auteurs trouvent un Q_{10} d'environ 2 pour une plage de températures comprises entre 5 et 18°C (Spencer, 1954; Barkes, 1935; Talling, 1955). Les raisons sont qu'à faible intensité lumineuse, la réaction de Hill (largement indépendante de la température) est le processus principal, alors qu'à plus forte illumination (saturation), ce sont les enzymes (activité dépendante de la température) du cycle de Calvin qui limitent le taux de photosynthèse.

La forme généralement attribuée à la relation $k_{\text{max}} = \text{fn}(T)$ suit la loi d'Arrhénius. Cette loi est confirmée par la revue de toutes les données disponibles à ce sujet rassemblées par Eppley (1972), qui montre que la courbe-enveloppe est définie par :

$$k_{\text{max}} = 0.590 \times 1.066^T \quad (T = ^\circ\text{C})$$

qui implique un Q_{10} de 1.88

Poursuivant en ce sens, Goldman et Carpenter (1974) proposent la relation

$$k_{\text{max}} = (1.8 \times 10^{10}) e^{-6842/T} \quad (T = ^\circ\text{K})$$

qui implique un Q_{10} de 2.19

D'autres auteurs, cependant, (Aruga, 1965; Yentsch, 1974) discernent une relation de forme hyperbolique, analogue de forme à celle de Michaelis. Aucune formulation n'a encore été publiée à notre connaissance.

Des phénomènes d'adaptation ont également été observés (Steemann Nielsen et Jørgensen, 1968). Le temps d'adaptation serait de quelques jours. Cette conception est mise en doute par Morris et al. (1975) qui suggèrent que l'"adaptation" est le résultat de soustractions ou d'additions d'espèces adaptées à des régimes de température particuliers (in Yentsch, 1974), c'est-à-dire, qu'il y a sélection.

Quoiqu'il en soit, au Bassin de Chasse, les changements de température quotidiens sont trop rapides (faible inertie thermique d'un milieu peu profond) pour permettre des ajustements adaptatifs. Il en sera donc tenu compte dans les modèles de production.

1.2.2. Modèle de l'interaction

Nous utiliserons le paramètre température dans les conversions de p_{vitro} à $p_{opt\ situ}$ (voir méthodes) et dans les modèles dynamiques, où il affecte une série de fonctions (croissance, respiration). La loi d'Arrhénius est utilisée sous la forme :

$$k_T = k_\tau \cdot Q_{10}^{(T-\tau)/10}$$

où k_T = taux à température T ($^{\circ}C$)

k_τ = taux à température τ de référence ($11.5.^{\circ}C$)

Q_{10} = facteur d'augmentation du taux pour une élévation de $10^{\circ}C$

1.2.3. Validation expérimentale et détermination de Q_{10} pour k'_{opt} et α au Bassin de Chasse.

Le rapport $p_{opt}/Chl.a$ fluctue au cours de l'année autour d'une moyenne qui augmente très nettement d'avril à juillet (fig. 88).

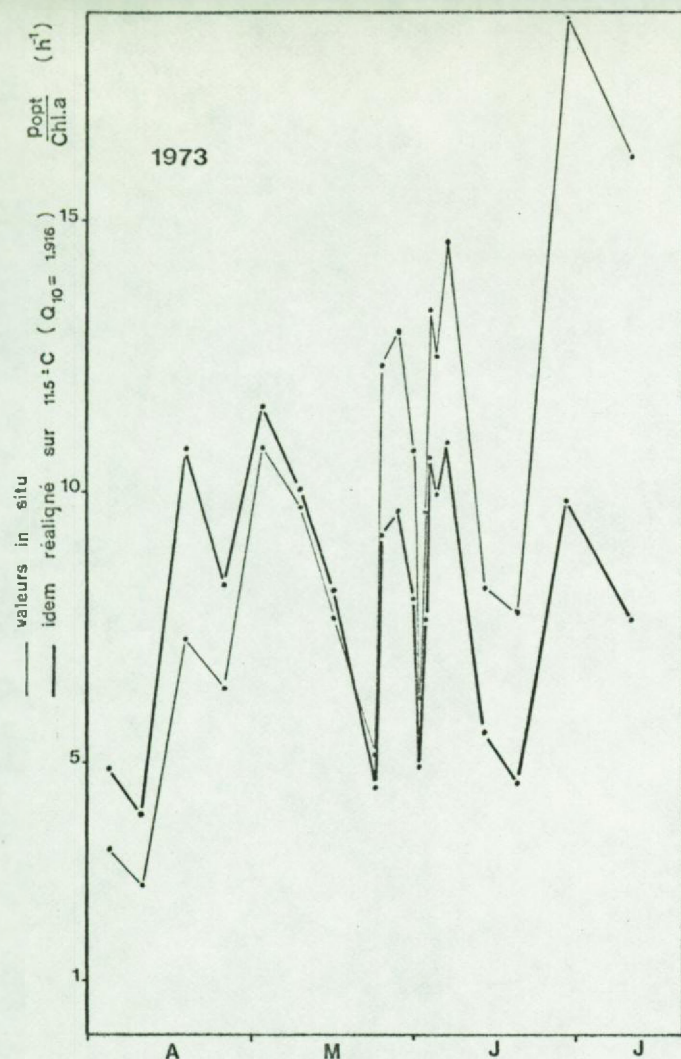


Fig.87.

Valeurs de k_{opt} calculées pour conditions in situ au Bassin de Chasse (en trait fin) et pour une température moyenne de 11.5°C , compte tenu d'un $Q_{10} = 1.916$ (trait épais)

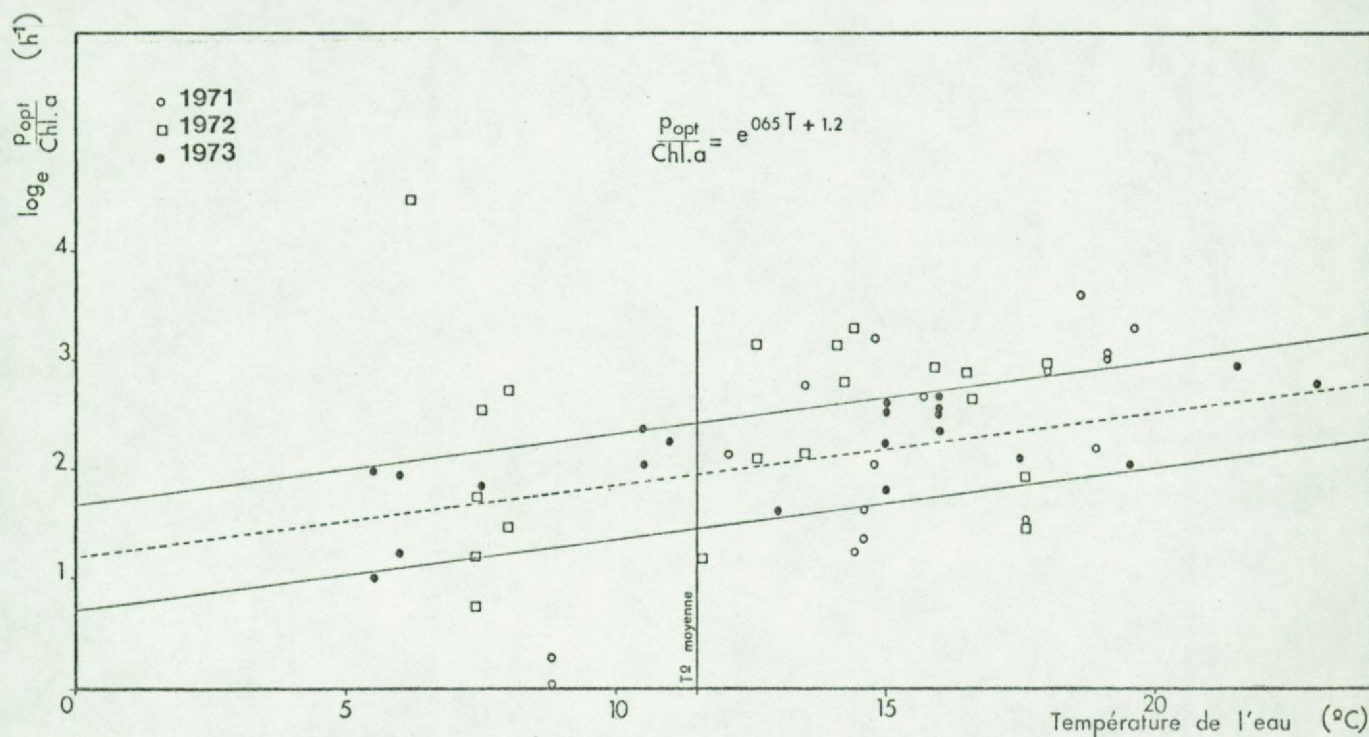


Fig.88.

Corrélation $\ln(k_{opt})$ -température au Bassin de Chasse. La droite de régression est calculée pour les valeurs de 1973.

La relation $\ln(k'_{opt}) = f(T)$ semble être linéaire (fig.88) de sorte que :

$$k_{opt} = e^{(0.065T+1.2)} \quad (1)$$

qui implique un $Q_{10} = 1.916$ ($r = 0.72$)

Cette valeur est parfaitement en accord avec la plupart de celles citées dans la littérature.

Utilisant cette loi, on a pu remoduler la courbe saisonnière de k'_{opt} en la dégageant de l'effet de température (réalignement pour la température moyenne du Bassin)(fig. 87).

En ce qui concerne la variation d' α , on a vu au § III.B.1.1.3.2. qu'elle est étroitement associée à celle de k'_{opt} . On en déduit un Q_{10} identique de 1.916. Cette observation, pour surprenante qu'elle paraisse, n'est pas nouvelle. Yentsch (1974) fait état de telles variations dans le cas d'expériences sur *Cyclotella nana* et *Nannochloris atomus* et s'interroge explicitement à leur sujet.

D'autre part, observée par Platt et Jassby (1976), cette corrélation est attribuée à un facteur commun : la taille des cellules (de plus petites cellules ont un self-shading réduit, d'où un α plus élevé; de même, k_{max} est plus grand en raison d'une efficacité accrue des mécanismes de transport). Le problème des relations entre paramètres physiologiques, paramètres du milieu et nature des populations est discuté globalement au § III.B.1.4.1.3.

(1) cas des données de 1973, mieux regroupées car calculées avec P_{opt} corrigé pour pertes réelles. On a une enveloppe supérieure:

$$k'_{opt \max} = e^{0.065T+1.7}$$

et une enveloppe inférieure :

$$k'_{opt \min} = e^{0.065T+0.7}$$

Les résultats des années 1971 et 1972 sont nettement plus dispersés pour la raison exposée ci-dessus.

1.2.4. Fluctuations de température et leur simulation.

La fig. 89 nous renseigne à titre d'exemple les variations (min. e. max.) de température de l'eau observées au thermographe enregistreur à -50 cm pendant l'année 1972 (moyennes /semaine ou décade).

On observe que l'écart entre minimum et maximum est généralement de 3 degrés centigrades. Le minimum s'observe tôt dans la matinée (aux environs de 3 h.) et le maximum dans l'après-midi (aux environs de 15h.).

Au cours de l'année, la fluctuation de la température moyenne nous fait passer de 3°C (1er février) à 20°C (1er août). Il y a là un déphasage de 40 jours avec le cycle du rayonnement global (inertie thermique de l'eau). En Mer du Nord, on a observé le même décalage (Codde et De Keyser, 1967).

Ces variations peuvent être simulées par des fonctions sinusoïdales :

a) variation saisonnière de la valeur journalière moyenne (fig.75)

$$\bar{T}_j = 11.5 + 8.5 \left(\sin \frac{2\pi(j - 120)}{365} \right)$$

j = jour numéroté de 1 à 365 à partir du 1er janvier.

b) variation nycthémerale de la valeur horaire :

$$T_t = \bar{T}_j + 1.5 \left(\sin \frac{2\pi(h - 9)}{24} \right)$$

h = heure

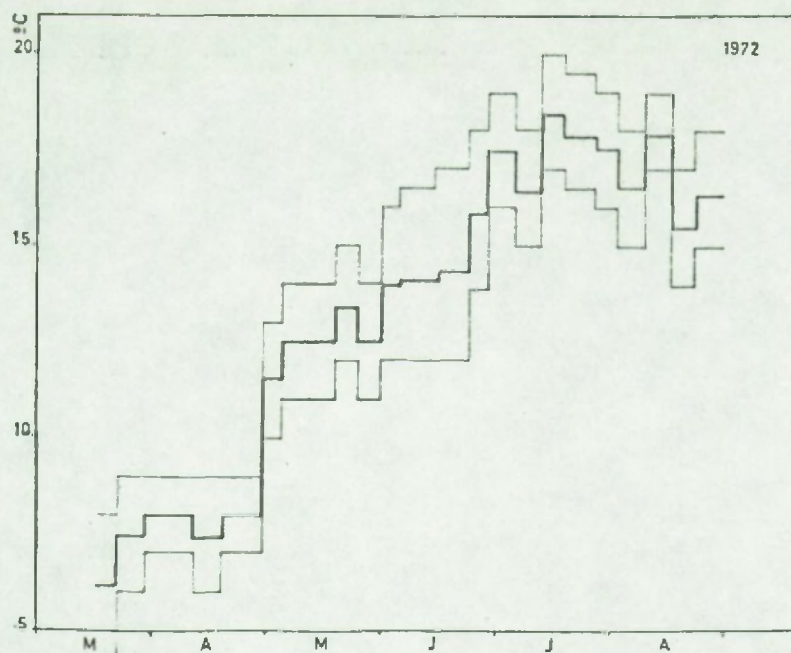


Fig.89. Evolution de la température (moyennes hebdomadaires) de l'eau au Bassin de Chasse en 1972.
(Les traits plus fins délimitent l'ampleur de la variation nycthémerale de température autour de la moyenne).

1.3. nutrients

Quoiqu'un nombre en théorie illimité de substances puissent à plusieurs ou isolément - c'est une question à résoudre - exercer un contrôle sur le taux métabolique général du phytoplancton, nous

attachons en première analyse plus d'importance aux éléments constitutifs majeurs (C,N,P,Si) dont les fluctuations de concentration importantes indiquent qu'ils sont fortement interactifs.

1.3.1. Nature des éléments primaires limitants au Bassin de Chasse.

Notre attention se porte essentiellement sur l'azote et le phosphore inorganiques. La silice dissoute n'a pas été étudiée systématiquement étant donné que le phytoplancton est très largement composé d'organismes autres que les diatomées et que d'autre part, des déterminations faites par Somers (1974) indiquent que les concentrations sont plutôt élevées ($\sim 20\mu\text{g at/l}$) et que ce ne serait donc pas une carence en Si qui motiverait l'absence de cette catégorie de phytoplancton. Quant au CO_2 , s'il peut poser des problèmes en eau douce, il n'en va pas de même en milieu marin où la réserve alcaline est considérable (voir aussi méthodes § A.2.1.2.)

Deux approches différentes permettent de conclure à une limitation :

- 1) approche stoechiométrique : l'uptake des éléments C, N, P se faisant essentiellement dans le rapport 106 : 16 : 1 (par atomes) ou 41 : 7.2 : 1 (en poids) qui est défini par la composition chimique du phytoplancton, le rapport N : P dans l'eau constitue une indication utile quant à l'élément limitant. En fait, une certaine confusion semble exister car on omet généralement de préciser que ce rapport n'indique pas nécessairement quel est l'élément limitant au moment de la mesure mais plutôt quel sera l'élément limitant en fin de processus de consommation nette (on remarque d'ailleurs que selon que le rapport N : P initial soit égal, supérieur ou inférieur à 16, il ne pourrait respectivement que rester constant, augmenter ou diminuer si le rapport des flux nets restait égal à 16).

Au Bassin de Chasse, on conclut ainsi que l'azote inorganique est ou finira par être limitant puisque de mars à juillet, on observe une consommation nette plus importante de cet élément, telle que le rapport N : P passe de 10 à 0.

- 2) approche cinétique : est limitant tout élément dont la concentration est inférieure à celle qui permet un taux maximal d'activité (remarque : dans l'hyperbole de Michaëlis-Menten, une concentration égale à $4 \times K_s$ produit un taux égal à 80 % de k_{max} ; pour $9 \times K_s$, on a 90 % k_{max}).

Des expériences d'enrichissement permettent, en principe, de déterminer si un élément est limitant ou non. L'effet de stimulation de la photosynthèse a été vérifié quelques fois pour des additions de N inorganique (Jo Podamo 1973 et § III.8.1.3.3.2. au Bassin de Chasse. D'autre part, la littérature fournit des indications sur les plages d'activité des différents nutriments vis-à-vis des différentes catégories de phytoplancton. On voit ainsi que le PO_4^{3-} est toujours en concentration suffisamment élevée (de 10 à 45 μg at/l) pour qu'il n'exerce aucun contrôle sur le métabolisme du phytoplancton (niveau de concentration critique $\approx k_{max} \approx 10 \times K_s = 5$ à 20 μg at/l selon les espèces (basé sur Keenan et Auer, 1974; Azad et Borchardt, 1970; Fuhs et al., 1972)). Il n'en va pas de même de l'azote inorganique dont l'évolution saisonnière très haurtée, fait couvrir un éventail de valeurs généralement comprises entre 0 et 50 μg at/l pendant la période mars-juillet. Ceci correspond à peu près à la plage d'activité prévisible pour du phytoplancton littoral à flagellates (voir revue de Parsons et Takahashi, 1974).

1.3.2. Nature de l'interaction et modèles.

Nous faisons une distinction entre uptake et croissance qui sont deux processus différents, quoique couplés par une série de mécanismes. Cette distinction rencontre notre propos qui est de formuler, de manière adéquate, le contrôle de k par les nutriments ambiants.

1.3.2.1. Uptake

Plusieurs chercheurs (Caperon, 1965; Dugdale, 1967; Eppley et al., 1969; Mc Isaac et Dugdale, 1969; etc...) ont observé la similitude existant entre la cinétique d'uptake d'un nutriment limitant et

l'équation cinétique de Michaëlis et Menten décrivant le taux de formation des produits de la réaction enzymatique :



où E = enzyme

S = substrat

P = produits

C'est une hyperbole rectangulaire :

$$\frac{V}{V_{\max}} = \frac{S}{K_m + S}$$

où V = vitesse de réaction

$$K_m = (k_2 + k_3)/k_1$$

Il y a là plus qu'une similitude puisque l'on sait que des réactions enzymatiques interviennent dans le processus d'uptake.

Ce n'est cependant que récemment qu'on a pu démontrer que l'uptake de nutriment implique un mécanisme de transport actif à travers la membrane cellulaire et ce contre un gradient négatif. Il n'existe plus guère de fondement à l'hypothèse de la diffusion. Le transport est nécessairement actif et requiert de l'énergie. La source d'énergie est l'ATP produit dans la photophosphorylation cyclique. La dépendance du rythme nycthéméral (Mc Isaac et Dugdale, 1972; Eppley et al., 1971) s'explique par ce couplage avec la photosynthèse, surtout pour NO_3^- . Il existe cependant aussi un uptake nocturne où l'énergie nécessaire serait dérivée de la respiration (Bates, 1976).

On a récemment isolé et mesuré les paramètres cinétiques d'une NO_3^- - ATPase (Falkowski et Stone, 1975; Falkowski, 1975) et déterminé pour plusieurs espèces la grande similitude entre le K_m et le K_s mesuré pour le processus global d'uptake. On retrouve les différences spécifiques comme mentionnées par Eppley et Thomas (1969). De même, on pourrait vraisemblablement retrouver les différences entre clones

selon les écosystèmes (Carpenter et Guillard, 1971).

Dans le cas de NO_3^- , le processus de transport doit se compléter d'un processus de réduction, nécessitant la mise en oeuvre d'autres enzymes (la nitrate-réductase, induite par NO_3^- et souvent inhibée par NH_4^+ (Eppley, Coatsworth et Solorzano, 1969) et la nitrite-réductase).

1.3.2.2. Croissance

Il se trouve que l'hyperbole rectangulaire s'applique également à la cinétique de croissance. Cette découverte est le fait de Monod (1942) qui a montré qu'il existe une relation simple entre le taux de croissance spécifique de bactéries et la concentration d'un substrat de croissance essentiel (étude sur chemostat; voir aussi Herbert et al. 1956) :

$$\mu = \mu_m \frac{S}{K_s + S}$$

Eppley et Thomas (1969) ont déterminé des K_s largement comparables avec ceux déterminés pour l'uptake. C'est l'hypothèse implicite dans les modèles mathématiques d'écosystème développés jusqu'ici. Cependant cette hypothèse n'est exacte que dans la situation bien particulière où un état stationnaire peut s'établir pour le pool interne d'azote. Ceci nous conduit à l'analyse d'une deuxième génération de modèles.

Modèles à pool interne

Plusieurs auteurs ont montré que la liaison substrat-croissance était en fait un processus à deux étapes :

- 1) assimilation = fn (substrat)
- 2) croissance = fn (pool interne)

Kuenzler et Ketchum (1962) ont montré que l'assimilation de PO_4^{3-} par *Phaeodactylum* sp. n'était pas déterminée par la concentration

extérieure mais par l'histoire passée des cellules et leur contenu en P. Caperon (1968) a formulé une équation de croissance de type Michaëlis-Menten :

$$\mu = \mu_{\max} \frac{Q'}{A + Q'}$$

où Q = rapport nutriment/carbone dans la biomasse (quota cellulaire)

Q_0 = niveau minimal du quota en dessous duquel la croissance n'est plus possible (fraction constitutive)

Q' = fraction utile ($= Q - Q_0$)

A = constante de demi-saturation

Il revient cependant à Droop, travaillant sur chemostat, d'avoir exploré le problème de la limitation du phytoplancton par les nutriments de la façon la plus complète et de proposer une formulation qui, au fil des publications (Droop, 1973, 1974, 1975) prend forme de théorie.

La théorie du chemostat prédit l'évolution de la population x (en carbone) en fonction de son taux de croissance et du taux de dilution D appliqué au système :

$$\frac{dx}{dt} = \mu x - Dx$$

Le taux de croissance est contrôlé par la cinétique de Monod (voir plus haut).

L'évolution de la concentration en substrat S est fonction de l'input (à concentration S_R), de la dilution D et de l'uptake (avec Q pris comme facteur de conversion; rem: son inverse $1/Q = Y$ est appelé "yield constant") :

$$\frac{dS}{dt} = DS_R - DS - \mu x Q$$

On peut démontrer qu'à l'état stationnaire, on a :

$$x = \frac{1}{Q} \left\{ S_R - \frac{K_S \cdot D}{\mu_m - D} \right\}$$

Si $1/Q$ est constant, on a une solution unique pour chaque variable (x , D ou S_R) en fonction des deux autres. Ainsi, en contrôlant S_R et x (turbidostat), on fixe D . Si on contrôle S_R et D (chemostat), on fixe x . Il existe une infinité d'états stationnaires possibles pour le domaine de D tel que $0 < D < \mu_m$. Droop a montré expérimentalement que, loin d'être constant, $1/Q$ varie hyperboliquement avec le taux de dilution D ! Si on considère plutôt le quota Q , on a :

$$D = D_m \left(1 - \frac{Q_0}{Q} \right)$$

et donc

$$\mu = \mu_m \left(1 - \frac{Q_0}{Q} \right)$$

La croissance est donc bien fonction du pool interne. Quant à l'uptake il reste fonction du substrat extérieur S :

$$U = U_m \frac{S}{K_S + S}$$

de sorte qu'une consommation de luxe est possible si

$$U > \mu Q$$

ou inversement, un épuisement des réserves si

$$U < \mu Q$$

Nous voyons que μ ne sera directement fonction de S que lorsque un état stationnaire sera établi :

$$\frac{dQ}{dt} = u - \mu Q = 0$$

d'où l'on tire (en remplaçant u et μ par leurs fonctions) :

$$Q = \frac{U_m}{\mu_m} \cdot \frac{S}{K_S + S} + Q_0$$

Nous en déduisons donc que pour tout état stationnaire de S (Σ régénérations = Σ uptakes), il existe une valeur de Q telle que la croissance soit dépendante du substrat, conformément à la loi de Monod

Cependant de tels états stationnaires ne peuvent se réaliser aisément dans la nature, étant donné les variations nycthémérales des activités biologiques (voir les simulations au § III.B.1.4.2.). Si cette condition se réalisait tout de même, on calcule qu'il faudrait plusieurs heures (de l'ordre de la demi-journée) pour arriver à la stationnarité de Q .

Nyholm (1975) est l'auteur d'un modèle assez complet qui présente de grandes similitudes avec celui qu'on peut dériver des travaux de Droop. L'équation de croissance prévoit une limite supérieure à Q :

$$\mu = \mu_m \cdot \frac{Q - Q_0}{Q_m - Q_0}$$

Dans ce modèle, μ est fonction linéaire du quota utile ($Q - Q_0$), alors que chez Droop, la relation est hyperbolique. Nyholm cite des valeurs de Q_0 et Q_m pour toute une série d'algues (sept espèces de plusieurs classes). Les valeurs (en N/poids sec) sont très groupées :

$$\begin{aligned} Q_0 : \quad \bar{m} &= 0.048, \sigma = 0.016 \\ &\text{correspondant à un C/N} = 8.3 \\ Q_m : \quad \bar{m} &= 0.133, \sigma = 0.038 \\ &\text{correspondant à un C/N} = 3.0 \end{aligned}$$

Ces deux modèles sont testés dans le cadre d'une simulation plus large d'écosystème, au § III.B.1.4.2. Le modèle de Caperon et Meyer (1972) :

$$\mu = \mu_m \frac{Q - Q_0}{A + (Q - Q_0)}$$

qui est hyperbolique comme celui de Droop, n'a pas été repris dans ces simulations.

Une conclusion importante de ces exercices est que, pour autant que ces modèles reflètent quelque peu la réalité biologique, il est vain - sauf état stationnaire - d'attendre une relation hyperbolique de corrélations faites entre μ et S mesurés in situ. On voit, en effet (fig.103) que la trajectoire des couples μ - S accumule les points expérimentaux dans une zone confinée du diagramme.

1.3.3. Résultats au Bassin de Chasse

1.3.3.1. Incidence globale des facteurs de régulation autres que la lumière et la température.

Les courbes de k'_{opt} , normalisées pour une température de 11.5°C et pour la lumière (par définition), montrent une série de fluctuations comprises dans une enveloppe telle que :

$$11 \geq k'_{opt} \geq 5 \quad \text{en 1973 (fig.87)}$$

$$20 \geq k'_{opt} \geq 3 \quad \text{en 1971 et 1972}$$

Pour des raisons déjà exposées plus haut, on retient les valeurs de 1973 comme les plus fiables.

On est a priori tenté de voir dans les valeurs supérieures de k'_{opt} une approximation de K'_{max} et de rechercher dans les valeurs inférieures l'effet des contraintes résiduelles : on pense surtout aux limitations en nutriment (pool externe ou pool interne ?), à la nature des organismes et aux formes de stress variées qui peuvent survenir.

1.3.3.2. Dépendance des concentrations externes en NH_4^+

Cette dépendance - dont il est généralement attendu qu'elle prenne la forme d'une hyperbole de Michaelis en cas de limitation - peut ressortir :

- a) d'une comparaison globale des valeurs de k'_{opt} et de NH_4^+ : statistiquement, une courbe doit se dégager surtout si les K_s sont du même ordre de grandeur (cas présumé pour des flagellates néritiques) pour les différentes populations.
- b) d'expériences d'enrichissement qui peuvent mettre des stimulations de production primaire en évidence, si l'élément ajouté est limitant. De plus, on escompte que les incréments de production sont en relation hyperbolique avec les incréments de nutriment limitant.

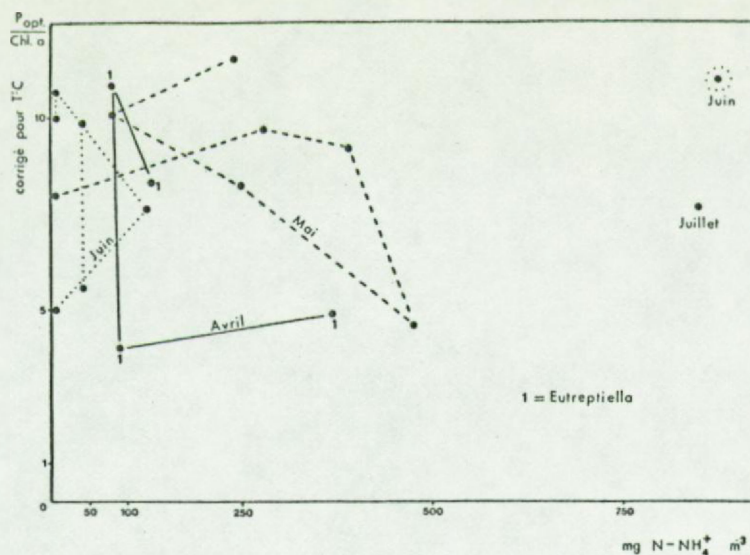


Fig.90.

Recherche d'une relation $k_{opt}-NH_4^+$ in situ au Bassin en 1973. On a représenté les trajectoires du couple $k_{opt}-NH_4^+$ pour chaque mois. La nature des populations est également indiquée pour chaque point.

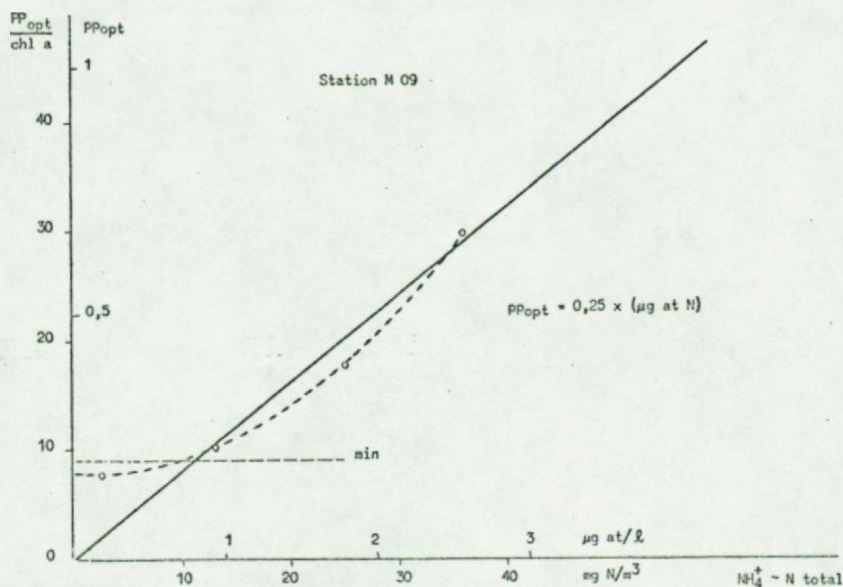


Fig.91.

Relation $k_{opt}-NH_4^+$ en Mer du Nord, pour une période d'échantillonnages fréquents et d'évolution rapide des concentrations (bloom d'avril-mai 1974).

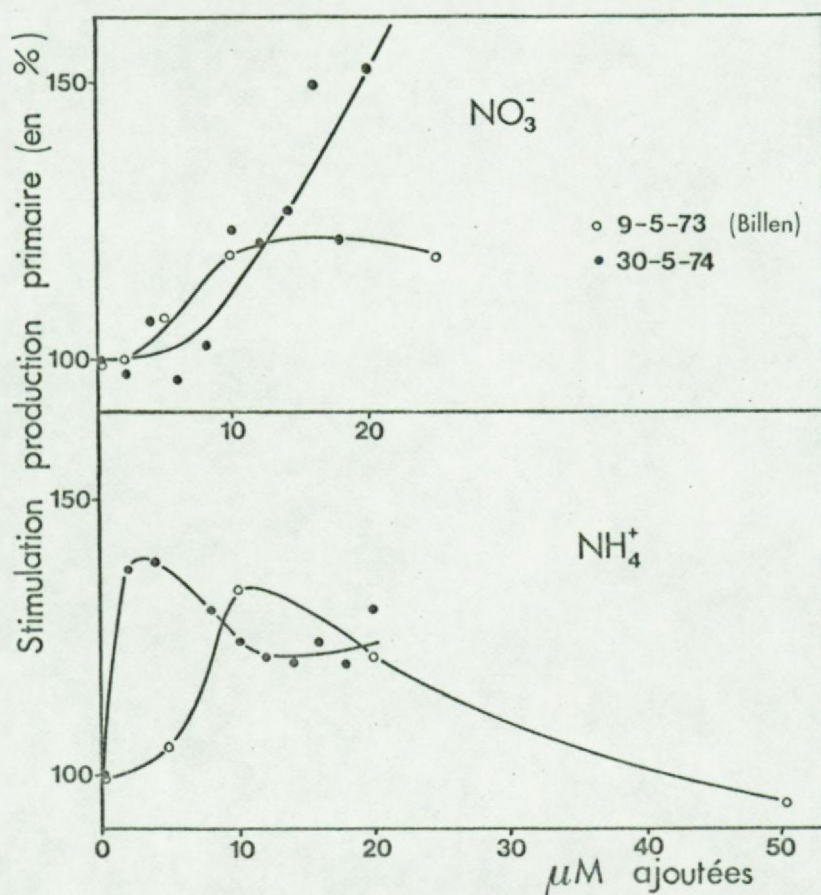


Fig.92. Exemples d'expérience positives d'enrichissement en NO_3^- et NH_4^+ et mesure de la stimulation de la production primaire potentielle, faites au Bassin de Chasse.

Comparaison statistique des valeurs de k'_{opt} et de NH_4^+

La fig. 90 ne révèle aucune relation nette entre k'_{opt} et NH_4^+ .

Par contre, en Mer du Nord, nous avons pu, au moins dans un cas, lorsque des conditions de fréquence de prélèvements favorables ont été réunies, déterminer une relation entre ces deux paramètres (fig. 91).

Notre interprétation est la suivante : le paramètre k'_{opt} (en fait, fortement associé à μ , le taux de croissance) est essentiellement dépendant du pool interne de nutriment limitant. Au Bassin de Chasse, les variations de concentration externe en NH_4^+ sont extrêmement rapides étant donné l'importance des flux de consommation et de régénération. Il est probable que ces variations ont entraîné des variations correspondantes du taux d'uptake, mais cela n'a pas été mesuré. En ce qui concerne le pool interne, les variations peuvent être fortement amorties : il faut en effet un certain temps de stationnarité de concentration externe pour atteindre une stationnarité du rapport C/N dans la cellule. Cette condition a pu être réalisée en Mer du Nord mais non au Bassin de Chasse. Le modèle du § III.B.1.4.2. donne d'ailleurs une non-relation $k'_{opt} - NH_4^+$ très semblable et comportant le danger de calculer une pseudo-constante K_S pour la courbe-enveloppe qui n'a cependant rien à voir avec une hyperbole de Michaëlis.

A cette explication, doivent s'ajouter :

- 1°) celles qui prennent des facteurs de stress en considération :
il existe bien une relation qualitative entre des chutes de k'_{opt} et des ouvertures du Bassin.
- 2°) les changements de populations : cet aspect est discuté au § III.B.1.4.1.3.

Expériences d'enrichissement (fig. 92)

Les effets obtenus pour une série de tests simples (une quinzaine d'expériences) sont variés : dans une majorité de cas (50 %), il y

a stimulation significative de la production primaire dans le temps de l'incubation. Autrement, dans 25 % des cas, il n'y a pas d'effet et dans 25 %, il y a diminution de la production primaire.

Plusieurs facteurs rendent l'interprétation de ces résultats difficile : 1) comme dans le cas précédent de l'analyse globale, on doit considérer que k'_{opt} n'est pas le paramètre idéal pour l'étude des effets d'enrichissement.

2) l'absence de stimulation peut résulter aussi bien d'une saturation par le nutriment que d'un effet de compétition pour l'ATP (Falkowski et Stone, 1975). L'existence d'inhibitions tend à confirmer que la deuxième thèse se vérifie parfois.

3) les temps d'incubation ont probablement été trop brefs pour qu'un effet significatif soit mesurable (2-3 h.)

Conclusion

Le fait que 1°) il n'y a pas de relation statistiquement significative

2°) l'effet de stimulation soit la plupart du temps absent et que

3°) les concentrations extérieures en NH_4^+ sont généralement quand même élevées (généralement plus de 7 μg at/l avec un K_S présumé compris entre 1 et 10 μg at/l si l'on s'en réfère à la revue de Parsons et Takahashi, 1973) nous donnent plutôt à penser que NH_4^+ ne régule que faiblement la production primaire en carbone (à l'instar des autres nutriments majeurs) et que les grandes variations de k'_{opt} sont à attribuer à d'autres facteurs. Par contre, les variations importantes de la concentration en NH_4^+ sont une réalité dont il faut tenir compte en ce qui concerne l'uptake, qui reste probablement régi par la cinétique de Michaëlis-Menten.

1.4. régulation de la fonction k premiers modèles

Deux approches différentes mènent à des modèles partiels devant pouvoir s'intégrer :

- 1) par nos mesures de production primaire et l'analyse des divers mécanismes de régulation qui s'appliquent strictement à la fonction k, nous aboutissons à un modèle de production brute :

$$k = k_{\max} f(I)f(N)f(T)...$$

On a vu au § précédent que cette approche classique où f(N) est une fonction hyperbolique d'un substrat limitant extérieur, est inadéquate.

- 2) les modèles tenant compte d'un pool interne répondant en principe à cette objection, mais sont établis pour des conditions expérimentales différentes de celles rencontrées dans la nature (lumière et température constantes) et conduisent à une équation pour l'accroissement net :

$$\mu = \mu_{\max} f(Q)$$

Dans la synthèse des deux approches, nous nous efforçons en fait d'atteindre à un niveau de réalisme acceptable en ce qui concerne la modélisation d'un processus biologique complexe. Ainsi, nous tenons également compte de la chlorophylle comme effecteur de production primaire et du fait que sa synthèse est différée par rapport à l'assimilation de carbone. Cette disposition corrige l'erreur inhérente à la plupart des modèles écologiques en usage, à savoir que le carbone assimilé dans un pas de calcul devient assimilateur dès le pas suivant.

Nous envisagerons pour chaque type d'approche une série de "scénarios" de complexité croissante et généralement établis pour des valeurs typiques des différents paramètres du Bassin de Chasse. Ces exercices préparent le modèle d'écosystème qui sera traité en fin de travail.

1.4.1. Première approche : modèles de production essentiellement fondés sur une régulation de la photosynthèse.

Au § III.B.1.1.5. ont été analysés quelques modèles non dynamiques de production journalière : p_{opt} constant ou forcé. On peut, au contraire, simuler la variation de p_{opt} dans un calcul itératif.

1.4.1.1. Modèle simple de variation journalière, à photosynthèse régulée par la lumière et comportant un terme de pertes, construit avec les données initiales du 29 mai 1973 (fig. 93)

On utilise la boucle très simple :

$$\frac{dB}{dt} = (k - p)B_t$$

$$B_{t+dt} = B_t + \frac{dB}{dt}$$

où $k = k_{opt} \cdot f(I'_o)$ avec $k_{opt} = \text{constante}$

$f(I'_o) = \text{fonction de Vollenweider}$

$p = \text{constante (respiration + excrétion)}$

L'intégration sur la profondeur et la journée tiennent compte de d (la profondeur, η (l'extinction) et de la variation diurne de I'_o comme prévue par le modèle du § III.B.1.1.4.1.

Le calcul numérique procède par pas d'une heure.

La courbe obtenue montre une variation diurne importante de la biomasse phytoplanctonique (cf. L'hypothèse de croissance, émise pour expliquer les variations réellement observées le 29 mai 1973).

Dans l'état actuel du modèle, il n'y a pas de mécanisme qui puisse expliquer une chute tout aussi importante de la biomasse pendant la nuit (les pertes par respiration et excrétion sont très insuffisantes).

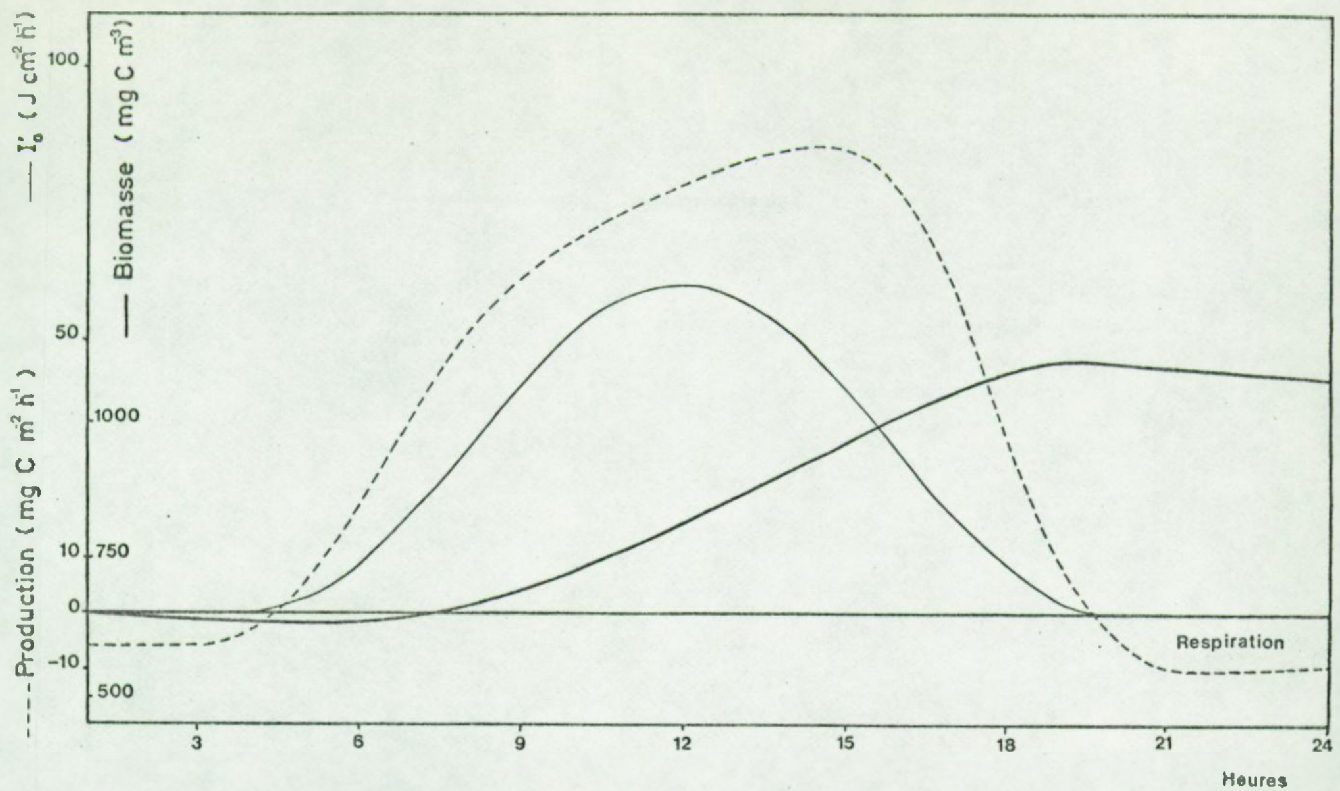


Fig.93 . Evolution simulée de la biomasse phytoplanctonique et de la production primaire lors d'un cycle nyctéméral au Bassin de Chasse.

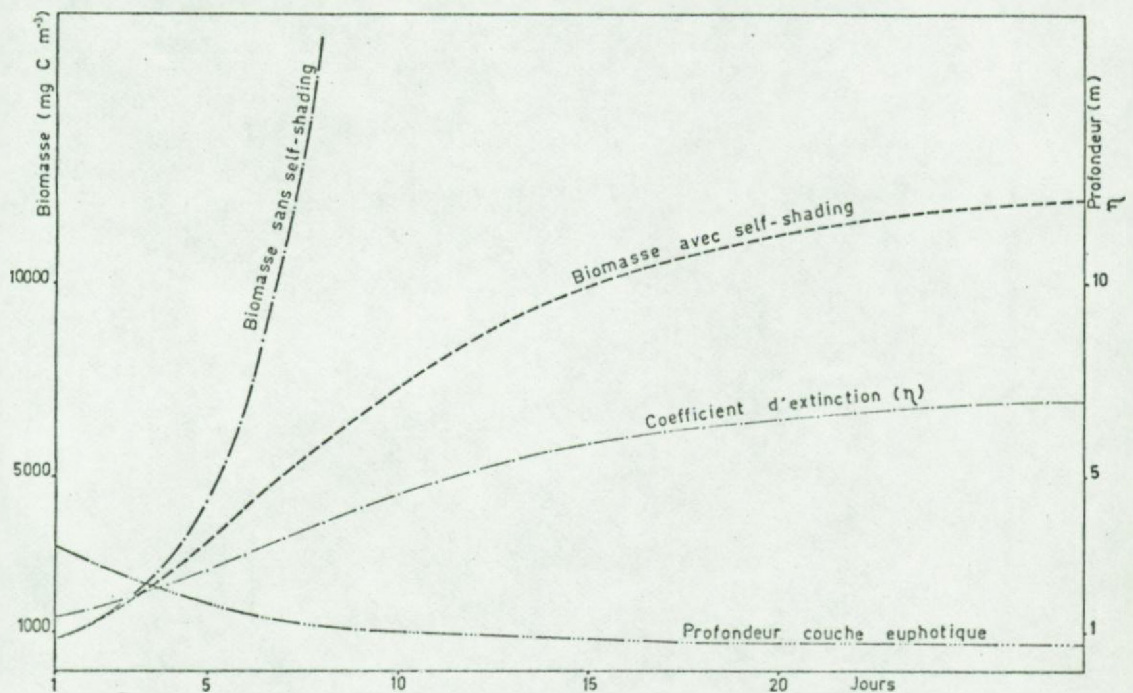


Fig.94 . Evolution simulée de la biomasse phytoplanctonique et du coefficient d'extinction de l'eau au Bassin de Chasse montrant l'effet d'une rétroaction simple (le self-shading).

On observe l'aspect dissymétrique de la courbe de production, résultant de la combinaison de l'accroissement de biomasse et de la fluctuation symétrique de la lumière.

Introduction d'un feed-back négatif : le self-shading

Si on n'introduisait aucune limitation, la croissance du phyto-plancton serait caractérisée par un taux journalier de 0.53 dans le cas de l'exemple du paragraphe précédent. Mais si on introduit un contrôle de la transparence de l'eau en employant la relation dégagée au § III.B.1.1.4.2. et convertie pour travailler avec des mg C :

$$\eta = 6.63 \cdot 10^{-4} \text{ mg C/m}^3 + 1.31$$

on tend vers un plafond qui, dans les conditions du Bassin de Chasse, serait de 13 g C/m^2 , soit environ $300 \text{ mg de Chlor. a/m}^2$. Ce plafond serait la "carrying capacity" du Bassin de Chasse, quel que soit le type de croissance. On observe que ce chiffre est fort proche du maximum théorique prédit par Lorenzen (1972) : 333 mg/m^2 .

La courbe obtenue (fig. 94) a les apparences d'une courbe logistique. Cependant, le modèle logistique ne peut s'y adapter à cause de la complexité des phénomènes impliqués dans la simulation (pertes nocturnes, etc...)

Analyse de sensibilité

A ce stade initial de modélisation, on a fait une première détermination des variations dans le résultat final, intégré sur la profondeur et la journée, qu'entraînent les variations systématiques des paramètres du modèle. On a travaillé à deux niveaux de complexité:

1°) paramètres pris un à un, avec chaque fois une variation de ~ 10 %

Le tableau 36, établi pour un ensemble de valeurs typiques au Bassin de Chasse montre que la répercussion est maximale avec amplification dans le cas d'une variation appliquée à k_{opt} . Elle est du même ordre de grandeur en ce qui concerne B (la biomasse),

η (le coefficient d'extinction), I'_k (constante de saturation) et $I'_{0 \text{ max}}$ (irradiance en surface). Elle est minime pour d (la profondeur de la colonne d'eau).

On remarque aussi que pour η , d , et I'_k il y a inversion du sens de l'effet (une augmentation du paramètre détermine une diminution de la production).

2°) paramètres variés par combinaisons

Nous avons établi une distribution de fréquences des valeurs de productions journalières intégrées qu'on peut obtenir pour une grande variété de combinaisons. Pratiquement, chaque paramètre a pu varier de manière indépendante dans la fourchette $\pm 10 \%$ autour de sa valeur moyenne, grâce à l'utilisation d'une fonction "random". La distribution ainsi obtenue est sensiblement centrée sur la valeur de production qu'on obtiendrait avec les valeurs moyennes des paramètres, soit 740.

L'écart-type vaut 101. Les combinaisons produisant des déviations extrêmes (soit 1197 et 445) comportent :

a) dans le sens d'une augmentation :

$I'_{0 \text{ max}}$: max.
k_{opt}	: max.
η	: min.
d	: max.
I'_k	: min.
B	: max.

b) dans le sens d'une diminution : inversion des valeurs ci-dessus.

1.4.1.2. CYCLE 7, modèle plus complexe avec une régulation de la photosynthèse par la lumière, la température et un nutriment limitant, et comportant des termes de pertes et régénérations.

Ce modèle intègre numériquement, par pas d'une heure, la production primaire nette sur une période de 130 jours. Le sous-modèle climatique lumière-température est utilisé dans ses différentes versions (déterministe ou stochastique).

On a :

1°) l'équation du carbone phytoplanctonique :

$$\frac{dC}{dt} = (k - r - e - m)C$$

$$\text{avec } k = k_{\max} f(N) f(I) f(T)$$

$$\text{où } f(N) = \frac{N}{K_S + N}$$

$$f(I) = \frac{I/I'_k}{(1 + (\frac{I}{2.6 I'_k})^2)^{3/2}}$$

$$f(T) = Q_{10}^{(T-T')/10} \quad (k_{\max} \text{ étant défini à } 11.5^\circ \text{ C})$$

r = respiration (une constante modulée par la température)

e = excrétion (une fonction directe simple de k)

m = mortalité (une fonction inverse simple de k)

rem: ces termes de perte seront discutés plus en détail dans les chapitres suivants.

2°) l'équation du nutriment dissous (l'azote) :

$$\frac{dN}{dt} = R_1^N + R_2^N - \frac{1}{a} (k - r)C$$

avec a = C/N dans le phytoplancton

R_1^N = régénération au niveau du sédiment (une constante modulée par la température)

R_2^N = régénération pélagique (une fonction directe simple de l'excrétion phytoplanctonique)

rem: ces termes de régénération seront discutés plus en détail dans les chapitres suivants.

On observe (fig. 95) : que la simulation engendre un système à oscillations amorties, ce qui dans le plan de phase se traduit par une spirale où la position du centre est principalement contrôlée par le flux de nutriment en provenance du sédiment. Ce point d'équilibre

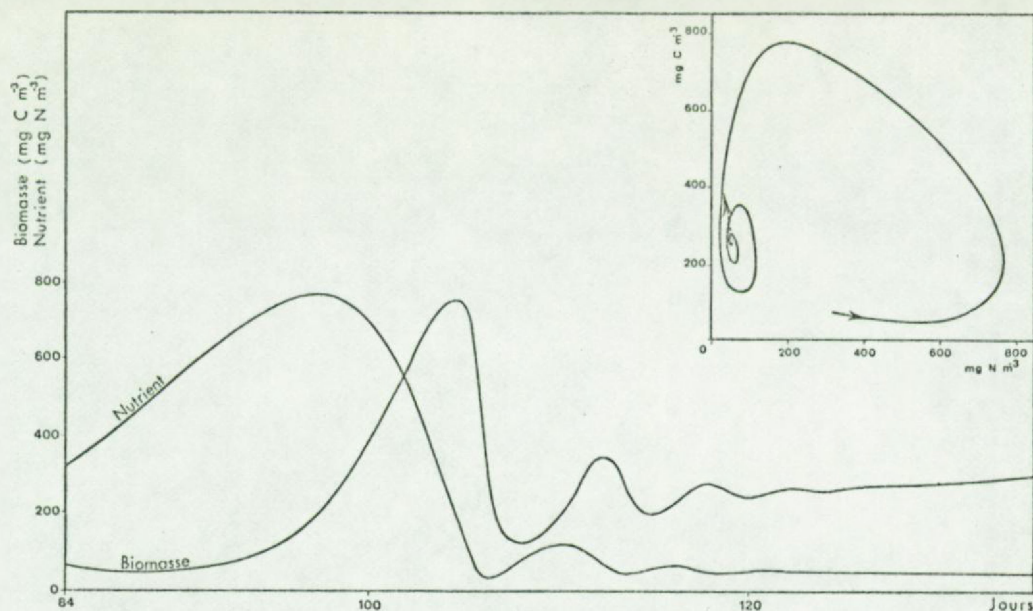


Fig. 95 .

Evolution saisonnière de la biomasse phytoplanctonique et de la concentration en azote inorganique limitant simulée avec le modèle du Bassin de Chasse CYCLE 7. En diagramme de phase, la trajectoire du système vers une situation d'équilibre dynamique (avec excursion de ce point en raison de l'évolution climatique).

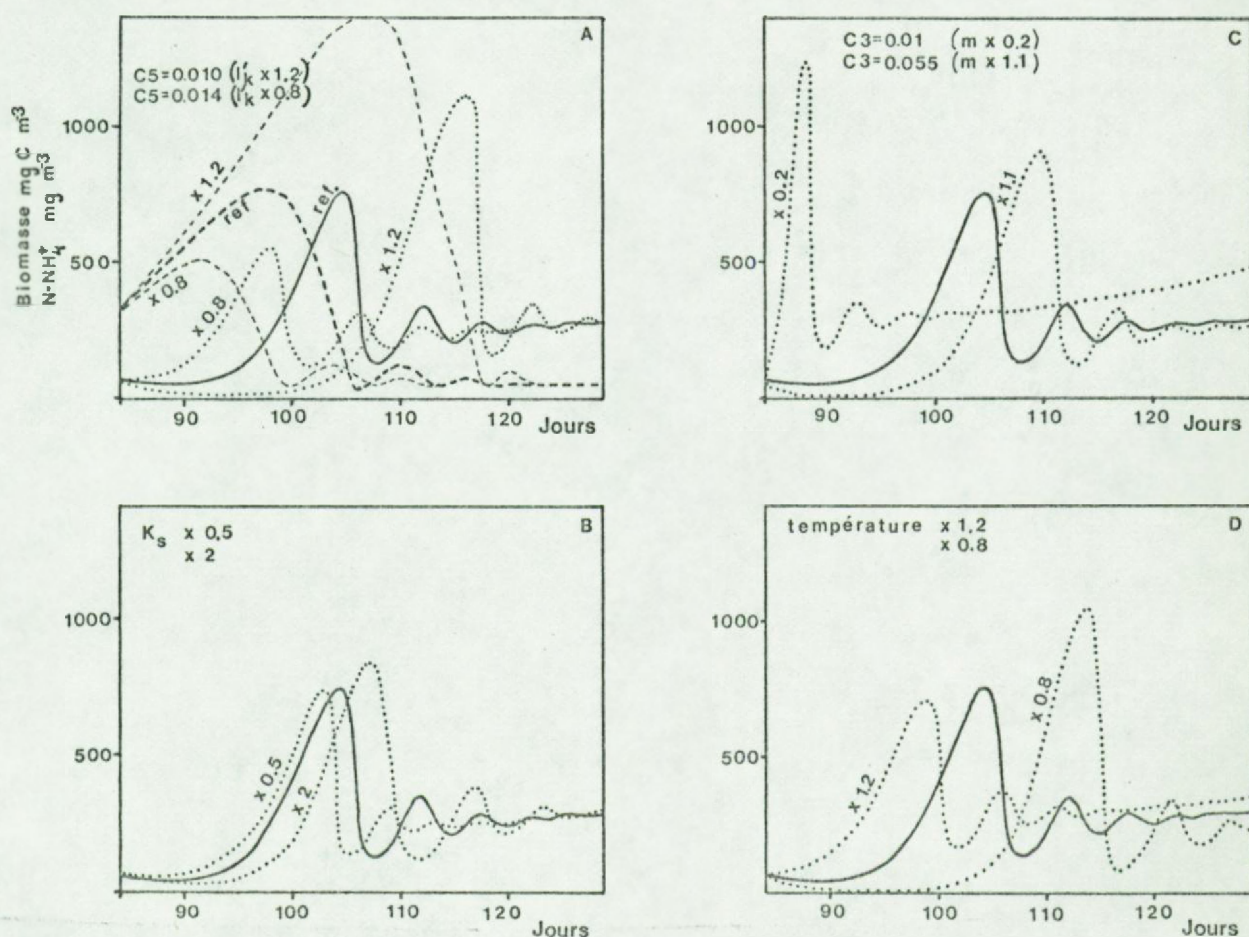


Fig. 96 .

Evolution saisonnière de la biomasse phytoplanctonique simulée avec le modèle CYCLE 7 et comparant les effets de différentes conditions de température ainsi que l'effet de différentes valeurs de I_k , K_s et m (mortalité).

se déplace cependant lentement en raison des changements climatiques imposés au système.

La relation phytoplancton-nutrient est analogue à un système proie-prédateur. Toutefois, une différence fondamentale avec le modèle théorique de Lotka-Voltebra, ou celui de Leslie, est que le taux de régénération de "proie" est indépendant de la densité de "proie". Dès lors, les équations deviennent :

$$\begin{aligned} \text{"proie" (=nutrient)} : \frac{dx}{dt} &= a - Cxy \\ &(\text{au lieu de } ax - bx^2 - Cxy) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{"prédateur"} \\ (= \text{phytoplancton}) : \frac{dy}{dt} &= -ey + Cxy \end{aligned}$$

ou, en introduisant l'hyperbole de Michaëlis-Menten :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= a - \frac{Cxy}{k+x} \\ \frac{dy}{dt} &= -ey + \frac{Cxy}{k+x} \end{aligned}$$

Dans les deux cas, on obtient des oscillations conservatives. L'amortissement des oscillations dans le modèle numérique simulant le Bassin de Chasse résulte des rétroactions négatives ajoutées au système ainsi que de la variation climatique.

La première grande oscillation simule le bloom de printemps. Les oscillations suivantes ne se produisent pas dans la réalité car d'autres éléments compliquent le système (ex: développement du zooplancton).

Analyse de sensibilité sommaire

On a testé de façon empirique l'effet de variations appliquées à quelques paramètres importants sur l'évolution globale du système. La fig. 96 montre l'effet de variations appliquées à I'_k ($\pm 20\%$), à K_S (-50% , $+100\%$), à m (-80% , $+10\%$) et à $T^\circ C$ ($\pm 20\%$).

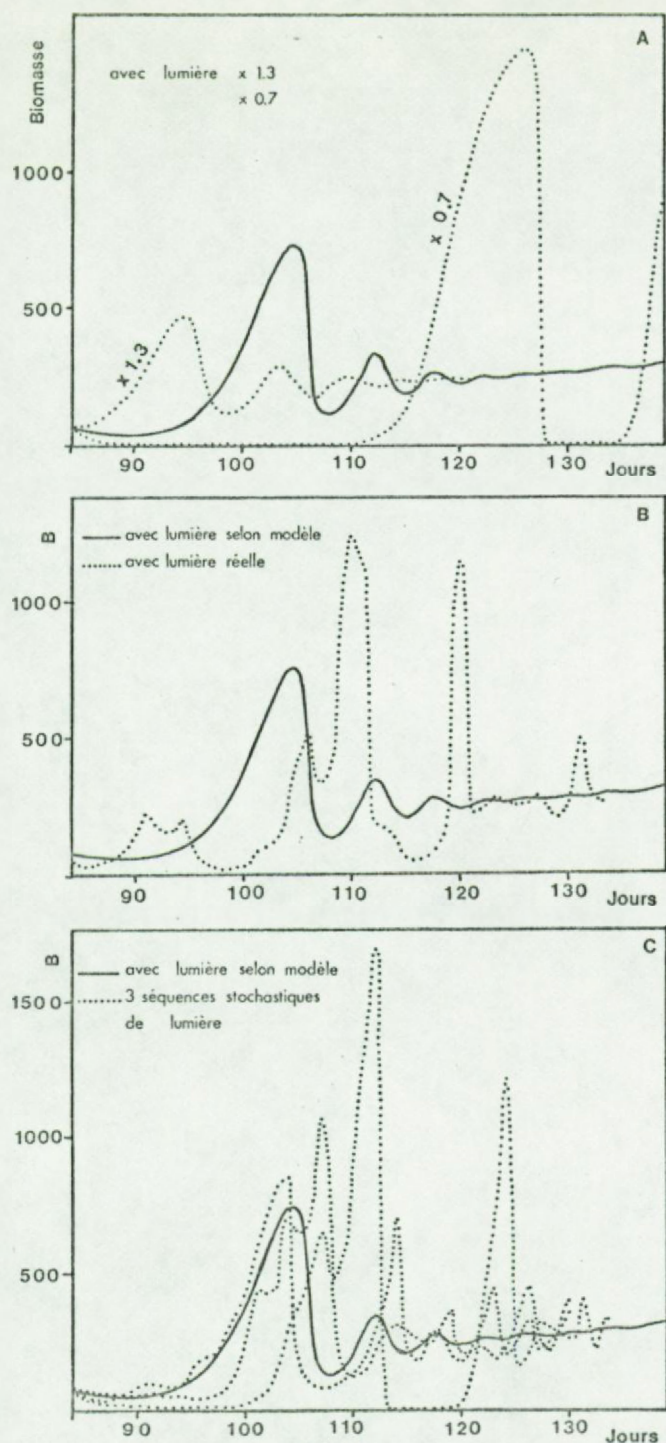


Fig.97. Evolution saisonnière de la biomasse phytoplanktonique simulée avec le modèle CYCLE 7 et comparant les effets de différents régimes d'éclairement, par rapport à la simulation de base:

- A. déterministe (avec amplification et diminution)
- B. Avec données climatiques réelles
- C. Avec trois climats simulés par variations stochastiques de I_{max} entre ses limites min. et max.

Partout (voir surtout fig. A), une modification qui favorise la production primaire fait qu'on a un bloom précoce et un épuisement rapide du nutriment. Au contraire, une modification qui fait diminuer la production primaire, permet l'accumulation d'un stock important de nutriment dissous qui induira un bloom tardif mais beaucoup plus important. Une variation relativement importante de K_S ne produit pas une modification aussi importante qu'une modification relativement modeste de I_K , étant donné que N est pratiquement saturant.

Le climat lumineux a une influence prononcée sur l'évolution du système (fig. 97). De plus, selon qu'on applique au système l'évolution d'irradiance réelle (ou des scénarios "random" imitant les fluctuations naturelles de la variable) ou l'évolution déterministe moyenne, les résultats sont très différents : la fluctuation réelle induit un bloom plus tardif en raison de la non-linéarité de l'interaction photosynthèse-lumière.

Ceci est une conclusion importante de ce test préliminaire : les modèles d'écosystème à variation climatique déterministe accumulent un déphasage dans la séquence des événements.

Simulation sur 134 jours, commencée avec les conditions initiales au 24.3.1971 et avec climat lumineux stochastique.

Les figures 98 et 99 montrent les évolutions des différents paramètres respectivement à l'échelle saisonnière et à l'échelle nycthémérale. L'encadré en fig. 98 restitue l'image qu'on aurait de cette variation avec un prélèvement hebdomadaire.

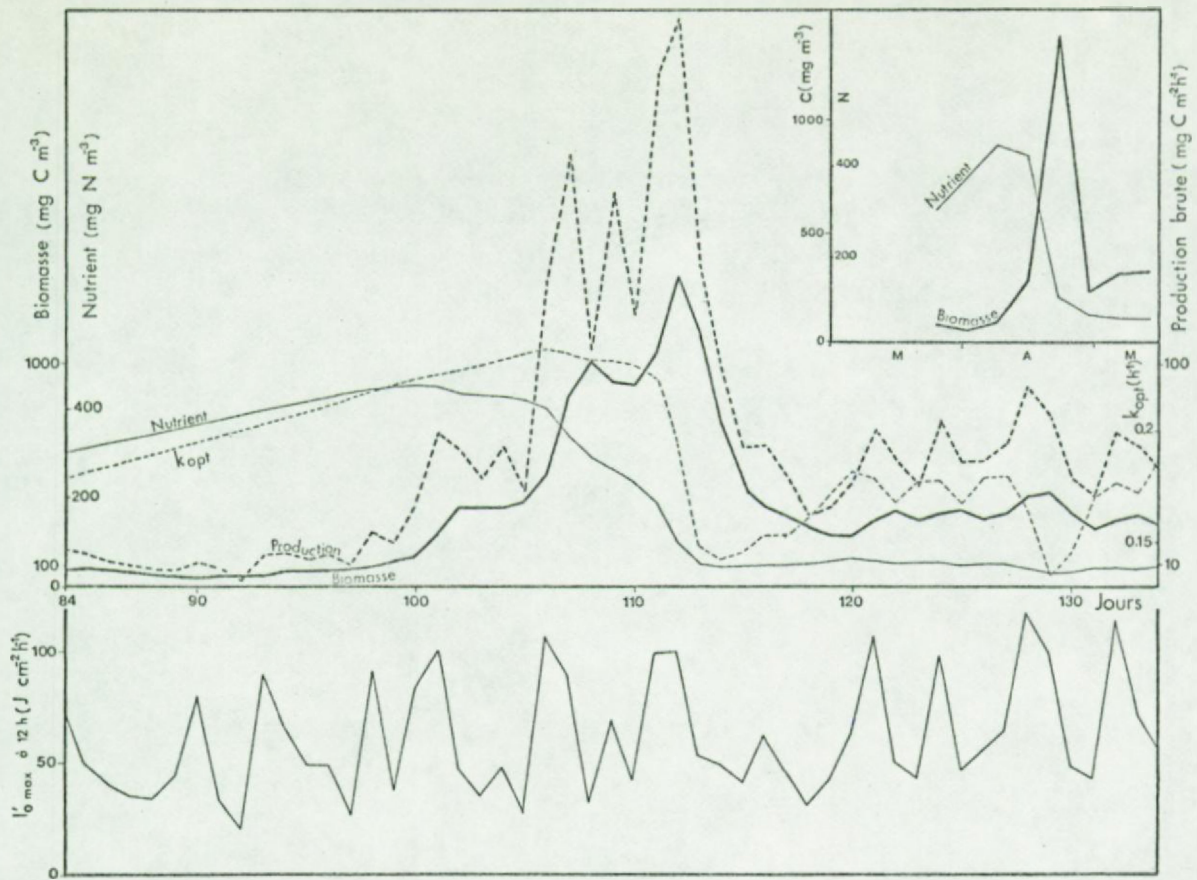


Fig.98 . Evolution saisonnière d'une série de paramètres importantssimulés avec le modèle CYCLE 7 (mode de variation lumineuse stochastique).

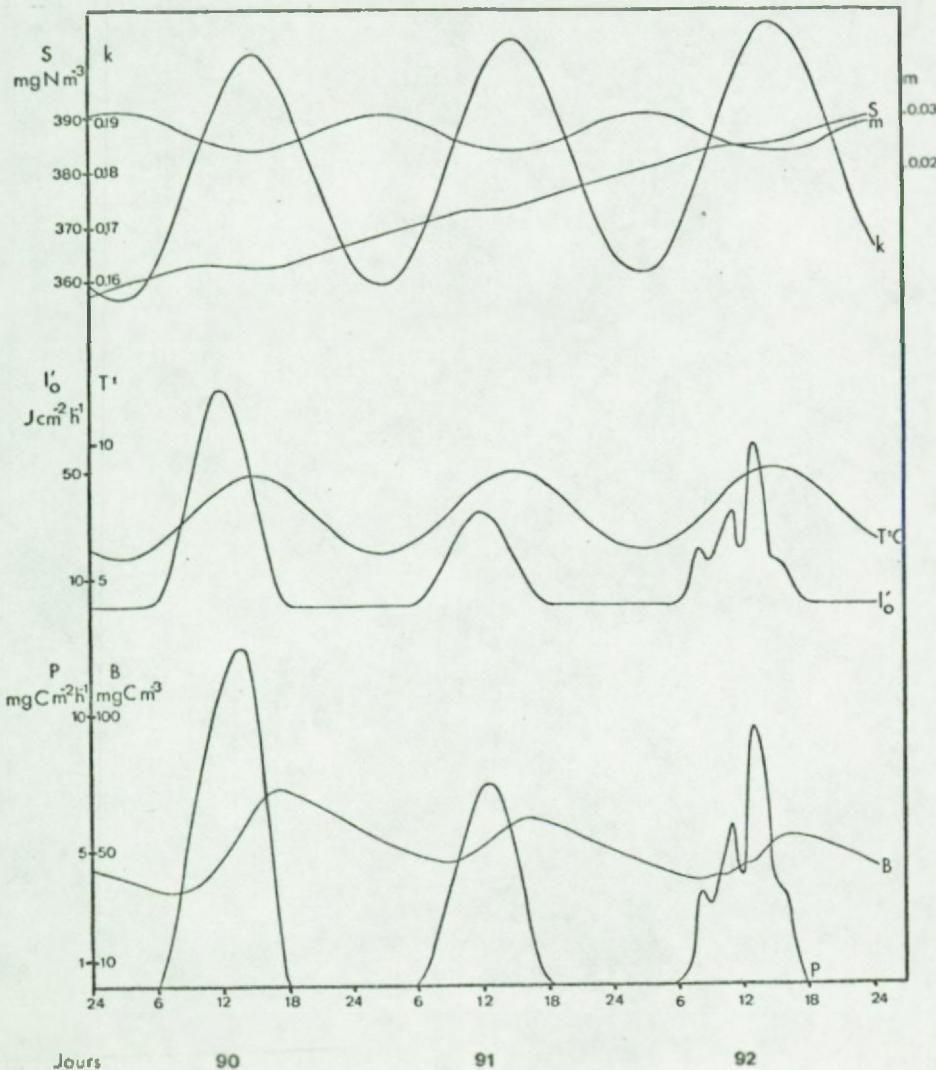


Fig. 99 .

Evolution nycthémérale d'une série de paramètres importants simulés avec le modèle CYCLE 7 (mode de variation lumineuse stochastique).

1.4.1.3. Problèmes liés à l'existence de plusieurs populations.

Jusqu'à présent, le phytoplancton a toujours été considéré globalement, à la manière d'une espèce chimique. Nous disposons cependant d'informations sur la nature, la biomasse et la succession des espèces dominantes.

A. IDENTIFICATION DES PARAMETRES CINETIQUES

1) Validité du k global

Théoriquement, le k mesuré globalement (= photosynthèse totale/chlorophylle totale) est une moyenne pondérée des k_i réels :

$$\bar{k} = \frac{1}{B_T} (B_1 k_1 + B_j k_j + \dots B_n k_n)$$

où B_T = biomasse totale)

et peut s'écarter notablement des valeurs réelles, ainsi qu'on a pu le démontrer en Mer du Nord où deux groupes de phytoplancton (nanno- et microplancton) de caractéristiques suffisamment tranchées coexistent. (tableau 37).

Dans le cas de cinétiques hyperboliques, la courbe moyenne garde un caractère d'hyperbole.

Au Bassin de Chasse, nos efforts pour caractériser les populations par leurs paramètres cinétiques n'ont pas été très concluants. Ceci peut être attribué en grande partie au fait que, les espèces n'étant pas distribuées en groupes très différents (comme c'est le cas en Mer du Nord), l'effet de différences interspécifiques devient négligeable devant celui de perturbations du milieu (vidanges et remplissages partiels). On note cependant une certaine tendance à la diminution des tailles cellulaires au fur et à mesure que la saison avance (bloom d'Eutreptiella avec cellules de $2440 \mu m^3$ au printemps, gamme de 200 à $15 \mu m^3$ en été). Insuffisamment établie au niveau des populations (niveau qualitatif), cette tendance se marque beaucoup plus nettement dans l'évolution globale du rapport chlorophylle/cellule (fig. 100 et tableau 14). Si on admet que le rapport Chlorophylle/C

ne diminue pas fortement en cours de saison, la diminution du rapport chlorophylle/cellule peut s'interpréter comme une diminution de taille (= de carbone) des cellules.

Le mécanisme par lequel des espèces plus petites sont sélectionnées pose un problème intéressant qui sera discuté au § suivant. Les implications théoriques de ces différences de taille quant aux taux métaboliques et aux constantes de saturation n'ont pu être vérifiées dans tous les cas :

1) taux d'activité :

a) les fluctuations k'_{opt} déduites de mesures in vitro (fig. 87) ne correspondant pas de manière spécifique aux fluctuations de populations (fig. 3). On remarque tout au plus une certaine tendance à une valeur faible de k'_{opt} en sommet de pic (phénomène normal déjà observé en Mer du Nord, mais alors clairement associé à un épuisement des nutriments).

b) les taux maxima de croissance déterminés en laboratoire par F. Billiet, pour des espèces isolées et cultivées en milieu nutritif complet (ASP2, 10.000 lux, 12°C) se répartissent comme suit :

Plagioselmis punctata	(30 μm^3)	: $\mu(\text{j}^{-1})$	= 0.77
Pyramimonas grossii	(150 μm^3)	: "	= 1.98
Apedinella spinifera	(200 μm^3)	: "	= 0.53 à 0.63
Cryptomonas sp.	(546 μm^3)	: "	= 0.29
Eutreptiella marina	(2440 μm^3)	: "	= 0.30 à 0.43

Dans ce cas, on observe une relation inverse très nette entre la taille des organismes et leur taux d'accroissement net : si on excepte le taux très élevé de Pyramimonas, on a approximativement la relation allométrique suivante, qui pourrait servir d'index dans un modèle tenant compte d'une évolution annuelle des tailles :

$$\mu = 1.42 V^{-0.18} \quad \text{avec } V \text{ en } \mu\text{m}^3$$

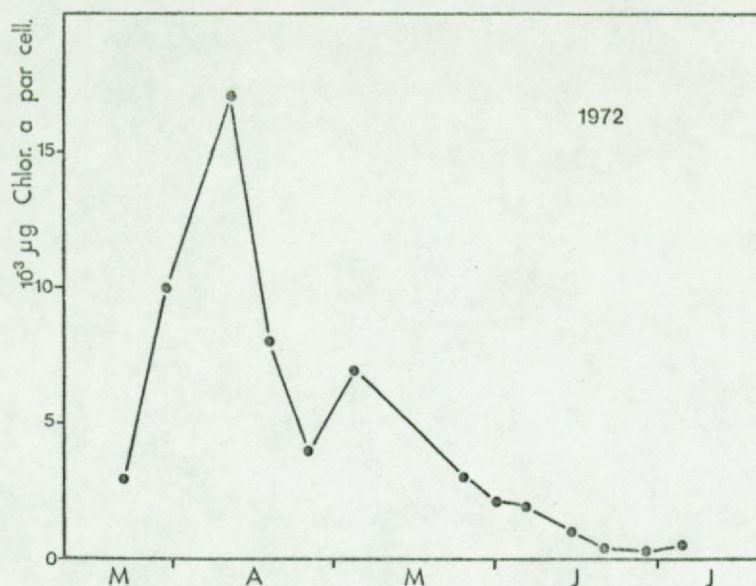


Fig. 100. Evolution annuelle de la quantité de chlorophylle a / cellule, indication partielle d'un glissement du spectre de tailles.

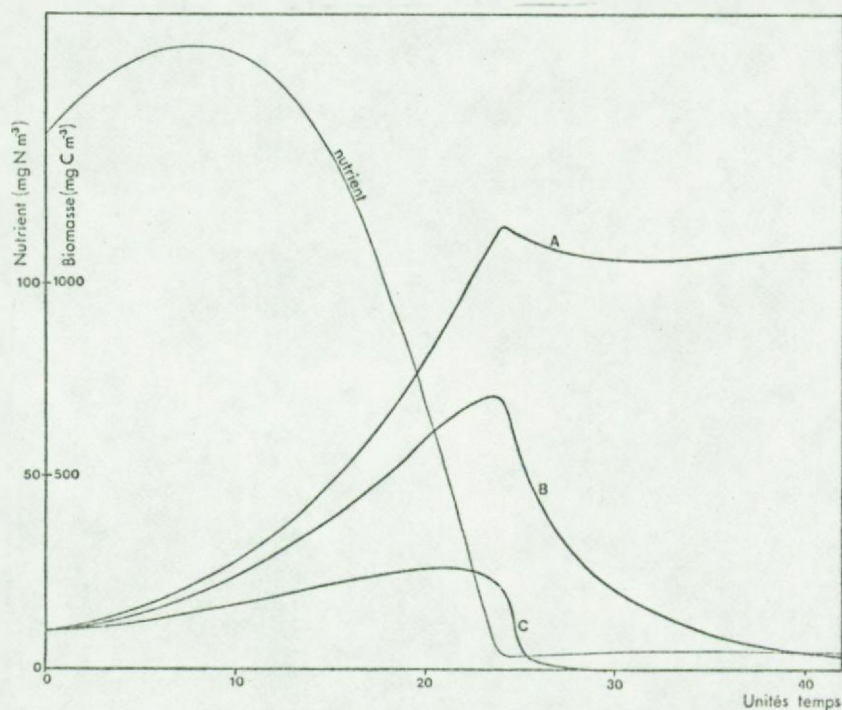


Fig. 101. Simulation de l'évolution de trois espèces phytoplanktoniques hypothétiques résultant de différences dans les constantes spécifiques de demi-saturation K_S .

2) constantes de saturation :

- a) les constantes de la relation photosynthèse-lumière sont très différentes selon les groupes algaux si l'on s'en réfère à Ryther (1956). Dans un travail récent, Dunstan (1973) réfute cette hypothèse par l'expérience et en faisant également remarquer que les courbes de Ryther étaient normalisées (d'où impossibilité d'interprétation et de détermination d' α). Nous ne trouvons nous-même aucune relation spécifique entre α (fig. 67), I'_k (fig. 66) et les populations quantifiées par la méthode d'Utermöhl. La tendance globale à l'élévation de α en cours d'année est peut être à mettre en rapport avec la diminution des tailles (Platt et Jassby (1976) attribuent cet effet à une réduction du self-shading interne des cellules). Cependant, comme pour k'_{opt} , la liaison à la température reste une explication alternative.
- b) les constantes de la relation photosynthèse-nutrient n'apparaissent pas clairement, même quand on ventile les résultats de k'_{opt} selon les populations. A partir des données d'Eppley et al. (1969) sur l'uptake de NH_4^+ et NO_3^- (tous deux très semblables), on peut également calculer une relation allométrique (voir aussi graphique dans Parsons et Takahashi, 1974) :

$$K_S = 0.37 V^{0.19} \quad \text{avec } V \text{ en } \mu m^3$$

Si l'on s'en rapporte à cette relation, les valeurs de K_S du Bassin seraient comprises entre 0.6 $\mu g \text{ at/l}$ (pour 15 μm^3) et 1.6 $\mu g \text{ at/l}$ (pour 2440 μm^3). On sait cependant que le phytoplancton à flagellates des zones néritiques peut atteindre jusqu'à 5 $\mu g \text{ at/l}$ pour le NH_4^+ et 10 $\mu g \text{ at/l}$ pour le NO_3^- .

B. PROBLEME DE LA SUCCESSION DES POPULATIONS

Parmi les divers mécanismes de succession possibles (1), nous distinguons principalement:

-
- (1) en dehors des perturbations que représentent les vidanges et remplissages partiels et des effets sélectifs possibles du grazing

- 1) Ceux où les populations sont individuellement déterminées par une variable du milieu (ex: température). Vis-à-vis de cette variable, chaque espèce a un optimum et croît entre des limites définies par sa physiologie. La courbe-enveloppe passant par les optima spécifiques peut correspondre à une loi générale vis-à-vis de cette variable (ex: exponentielle).

Le mécanisme d'induction de la période d'apparition pourrait s'apparenter à celui qu'on connaît pour le zooplancton (éclosion d'oeufs). On sait par exemple, que les marées rouges à dinophycées résultent de "l'éclosion" de cystes qui, en période de dormance, foisonnent dans le sédiment de certaines zones (Steidinger, 1975). Il est à peu près certain que la plupart des algues phytoplanctoniques passent par des stades encystés ou même filamenteux. Le Bassin de Chasse d'Ostende offre, certes, une possibilité de "cyst-bed" importante.

- 2) les mécanismes faisant intervenir une compétition interspécifique pour une ressource du milieu (ex : nutriment).

Le modèle théorique de compétition de Gause et Witt, par exemple, prévoit que deux espèces ne peuvent longtemps coexister quand elles partagent une même ressource :

$$\frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 \left(\frac{K_1 - N_1 - \alpha N_2}{K_1} \right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 \left(\frac{K_2 - N_2 - \beta N_1}{K_2} \right)$$

C'est une extension de l'équation logistique (avec K = carrying capacity) par ajout d'un terme de compétition pour chaque espèce. Des paramètres cinétiques différents pour la régulation de l'uptake d'un nutriment limitant peuvent très bien justifier de coefficients de compétition α et β différents.

La thèse de l'effet de différence de K_S sur la dynamique de succession est, de fait, souvent évoquée dans la littérature (Dugdale, 1967; Parsons et Takahashi, 1973 et 1974).

Le modèle à trois espèces suivant (fig. 101) :

$$\frac{dB_i}{dt} = \left(k_{\max_i} f_i(N) - F/k_{\max_i} f_i(N) \right) B_i$$

$$\frac{dN}{dt} = R^N - \frac{1}{a} \sum_{i=1}^{i=3} \frac{dB_i}{dt}$$

où $i = 1 \text{ à } 3$

k_{\max_i} = constante

$f_i(N)$ varie selon le K_S

F = constante ($F/k = m$ = mortalité)

B_i = biomasse de la population i en carbone

R^N = flux de régénération

a = rapport C/N

N = concentration en azote dissous limitant

rencontre très bien le modèle de Gause : un état stationnaire n'est obtenu que pour une seule population, les autres s'éliminant plus ou moins rapidement.

Cependant, le mécanisme de compétition seul est insuffisant pour expliquer la succession : il doit y avoir induction de populations nouvelles au cours du temps.

On peut cependant imaginer un mécanisme différent où ces inductions ne sont plus nécessaires :

Quand des variables qui participent à des mécanismes de régulation évoluent en sens inverse (c'est le cas de la concentration en nutriment dissous et de l'intensité lumineuse au printemps) il se crée une situation où des espèces caractérisées par des combinaisons $K_S - I'_K$ différentes, rencontrent alternativement des conditions favorables et défavorables.

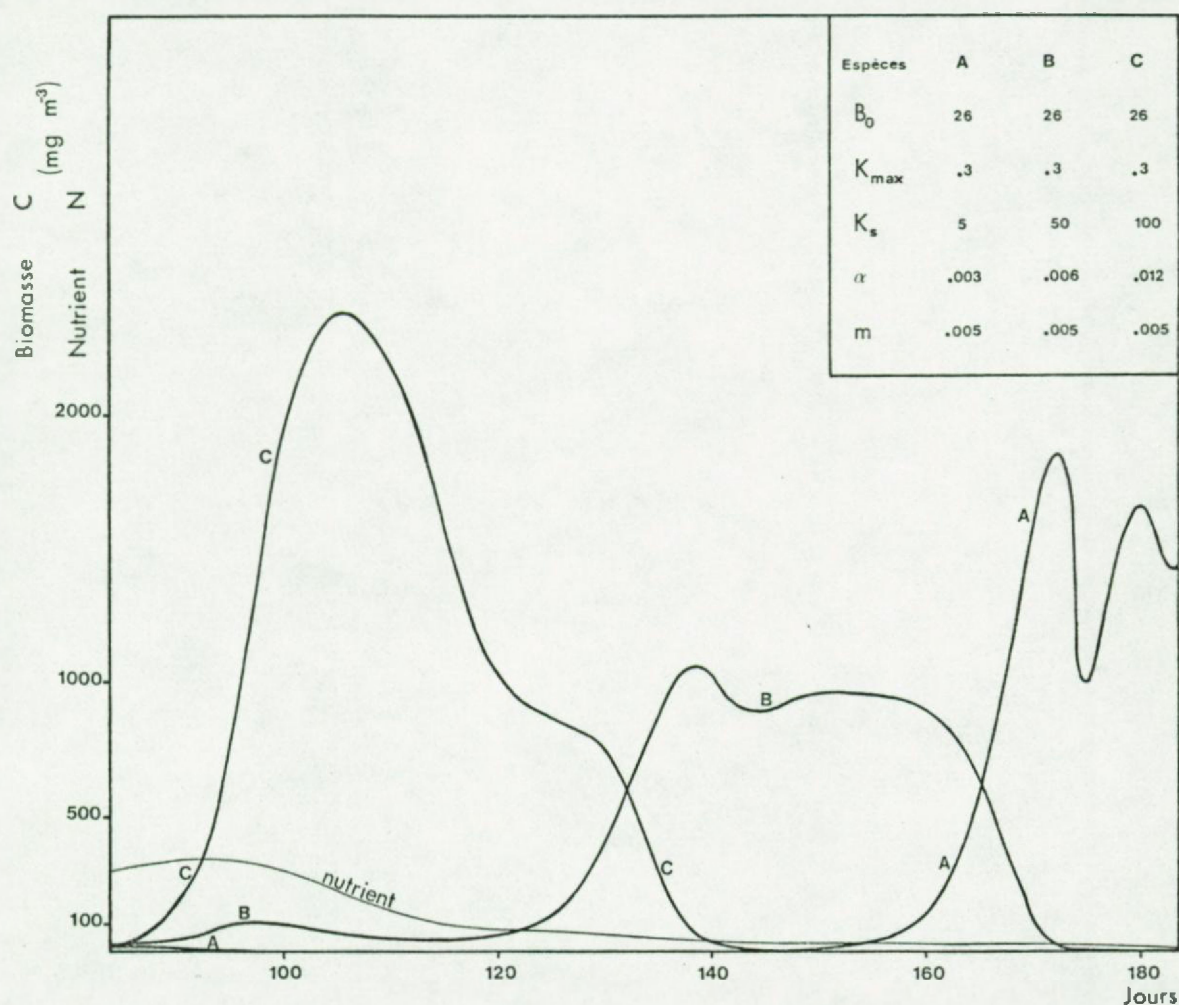


Fig.102. Succession de trois espèces phytoplanctoniques hypothétiques résultant de différences dans les combinaisons $I_k' - K_s$ spécifiques (simulation faite dans les conditions du Bassin de Chasse, en utilisant le modèle CYCLE 7 décrit au § III.B.1.4.1.2.)

La figure 102 montre le résultat d'une simulation complète faite avec les mêmes conditions que celle du § III.B.1.4.1.2., mais en prenant en considération trois espèces hypothétiques ne se différenciant que par leurs constantes cinétiques K_S et I_K et toutes présentes au départ. On remarque de plus que, étant donné la relation K_S -taille, ce modèle favorise effectivement une évolution vers les tailles cellulaires petites (on rejoint ici, la thèse défendue par Parsons et Takahashi, 1973).

En conclusion, un système régulé par de nombreux facteurs offre naturellement des possibilités de succession des populations sans qu'il faille nécessairement faire appel à un processus d'induction. Cette hypothèse n'exclut évidemment pas cette dernière possibilité. Dans les deux cas, le mécanisme de succession ne peut être simulé en modèle que si des informations suffisantes sur chaque espèce ou groupe d'espèces peuvent être obtenues.

1.4.2. Deuxième approche : modèles de croissance

On a comparé les résultats d'un même modèle simple reprenant les fonctions de Droop et de Nyholm (fig. 103) :

1) équation d'évolution du carbone phytoplanctonique :

$$\frac{dC}{dt} = (\mu - m) C \quad \text{où } \mu = \text{taux de croissance}$$

$$m = \text{taux de mortalité}$$

$$\text{avec } \mu = \mu_m \left(1 - \frac{Q_0}{Q}\right) \quad (\text{Droop})$$

$$\text{ou } \mu = \mu_m \left(\frac{Q - Q_0}{Q_m - Q_0}\right) \quad (\text{Nyholm})$$

2) équation d'évolution du quota cellulaire Q (voir {III.B.1.3.2.2.})

$$\frac{dQ}{dt} = u - \mu Q \quad \text{avec } Q = S/C$$

$$u = U_m \frac{S}{K_S + S} \quad \text{où } u = \text{taux d'uptake } \frac{dS}{dt}$$

$$S = \text{concentration du substrat}$$

3) équation du substrat dans l'eau :

$$\frac{dS}{dt} = R - UC \quad \text{où } R = \text{taux constant de régénération.}$$

Dans chaque cas, on arrive à un état stationnaire après quelques mois, ce qui fait que Q se stabilise à une valeur prévue par la relation :

$$Q = \frac{U_m}{\mu_m} \cdot \frac{S}{K_S + S} + Q_0$$

dans le cas de l'équation de Droop (1). Lors des phases de croissance phytoplanctonique maximale, Q tend vers un maximum (ex:rapport C/N minimal).

Les différentes équations influencent le modèle de manière analogue. Dans le cas de l'équation de Nyholm, les phases sont plus rapprochées et les amplitudes plus grandes, comme résultat d'un couplage plus serré de μ et Q.

(1) dans le cas du modèle de Nyholm, on a :

$$Q^2 - Q_0 Q = \frac{U_m}{\mu_m} \frac{(Q_m - Q_0) S}{K_S + S}$$

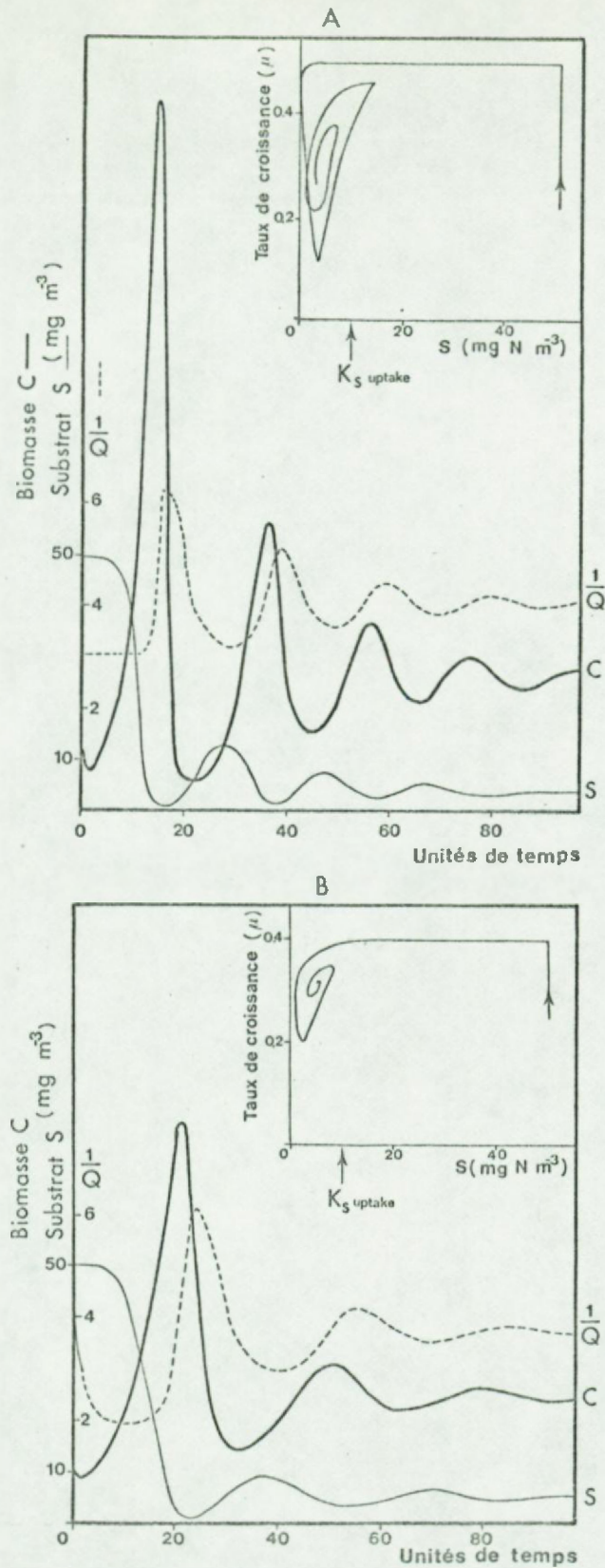


Fig.103.

Résultats comparés de simulations faites avec un modèle simple de croissance phytoplanctonique, utilisant les formules de Nyholm(A) et de Droop(B). On a représenté l'évolution de la biomasse phytoplanctonique, de la concentration en azote limitant et du quota d'azote intracellulaire. Les diagrammes μ -s qui en résultent diffèrent nettement d'une hyperbole de Michaelis-Menten.

1.4.3. Synthèse des approches : vers une nouvelle fonctionnelle

1.4.3.1. Synthèse des modèles de production brute (k) et de croissance (μ).

A) On pourrait concevoir un modèle simple :

$$\mu = k - r - e - m$$

où les pertes ($r + e + m$), et en particulier l'excrétion e , seraient déterminées par la différence entre fraction carbonée "forcée" dans la cellule par la photosynthèse, et la fraction utilisée pour la croissance dans la proportion fixée par le quota de nutriment intracellulaire. Cette hypothèse de l'excrétion

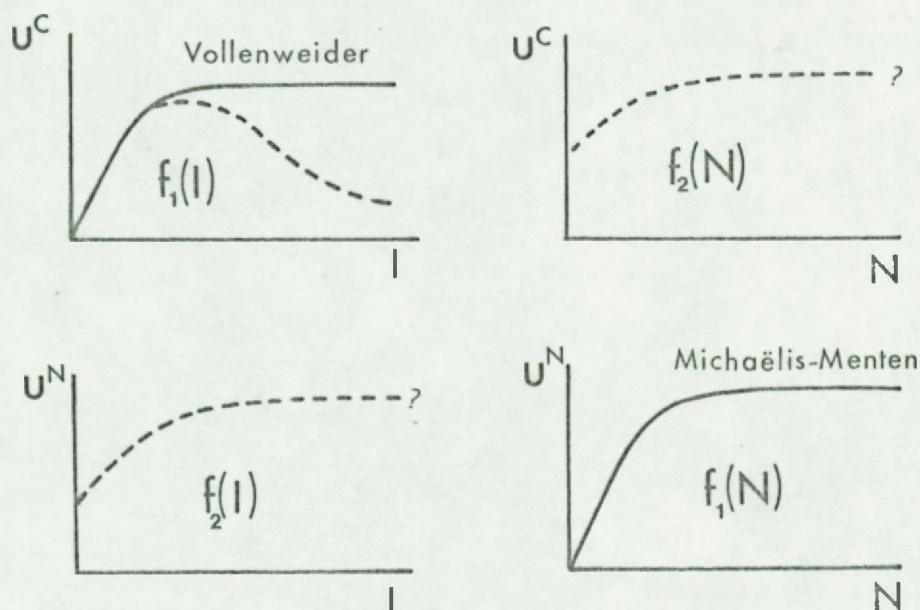


Fig.104. Symétrie des problèmes dans la recherche des effets directs (cinétique de Michaelis-Menten, équation de Vollenweider) et des effets indirects (relation à préciser) de la lumière et de la concentration en nutriment sur l'uptake du carbone et de l'azote.

fonctionnant comme un trop-plein de carbone assimilé est notamment défendue par Fogg (1971).

Cependant, comme μ n'a été défini que pour des conditions expérimentales particulières (lumière constante), cette approche ne nous paraît pas entièrement satisfaisante.

B) Si nous revenons aux observations de base (fig. 104), on observe que, du fait d'un double couplage, il y a symétrie des effets :

1°) l'uptake de C (photosynthèse brute) dépend :

α) directement (action forçante) de la lumière

β) indirectement de la concentration extérieure en nutriment limitant (existence d'un pool interne qui contrôle effectivement la relation photosynthèse-nutriment).

2°) l'uptake de N dépend :

α) directement (action forçante?) de la concentration ambiante

β) indirectement de la lumière ambiante (existence de ressources internes en ATP et d'autres sources de production d'ATP), comme il ressort du travail de Bates (1976).

Ce point particulier ressort également des études de cohérences qui sont faites au § II.H.2.2.1. En ce qui concerne le cycle nycthémeral du 18.5.75, on avait mentionné l'existence de processus complexes qui ne pouvaient être entièrement expliqués par le bilan régénération-uptake (ce dernier étant déduit de la photosynthèse) : en effet, le découplage en NH_4^+ et NO_3^- permettait de déduire une consommation d' NH_4^+ nocturne ainsi que des activités très différentes le matin (uptake maximal) et l'après-midi (uptake minimal). La figure 105 montre qu'il n'y a pas de ~~liaison~~ liaison directe à la photosynthèse. Par contre, l'uptake du NO_3^- (fig. 105) semble bien être lié à ce cycle de photosynthèse.

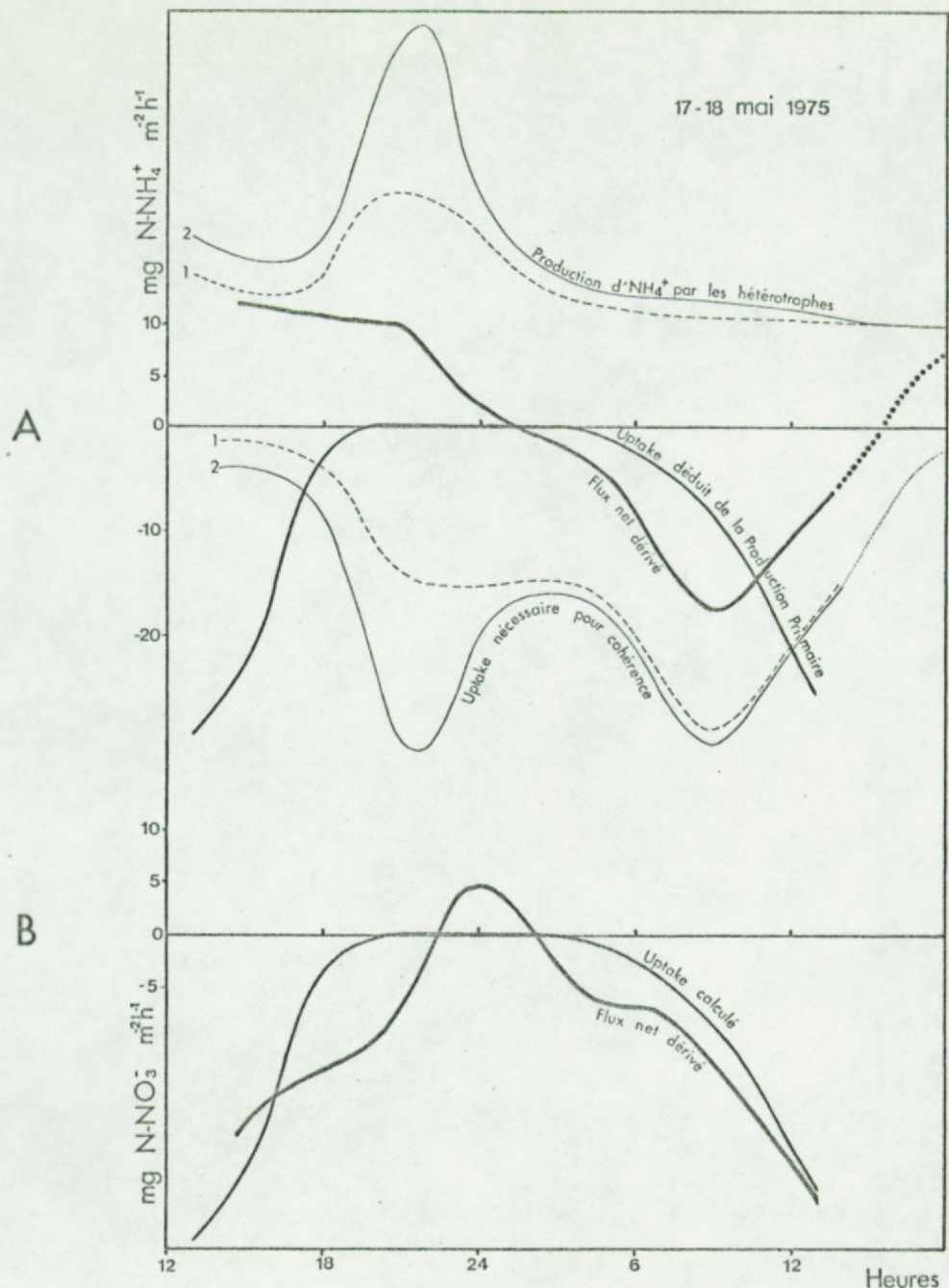


Fig.105. Evolution nyctémérale des flux nets dérivés et des flux indépendamment mesurés d'uptake et consommation des deux formes principales d'azote inorganique observés lors du cycle du 17-18 mai 75

- A) NH_4^+ : l'évolution du flux dérivé correspond mal au flux d'uptake total. La cohérence entre flux d'ammonification et flux net dérivé implique un uptake nocturne d' NH_4^+ .
- B) NO_3^- : l'évolution du flux net dérivé correspond en gros à celle de l'uptake total. Il n'y a en tout cas pas ou peu de consommation nocturne d' NO_3^- .

Conformément à ces observations, on peut écrire deux équations (1) séparées :

$$\frac{dC_{\text{brut}}}{Cdt} = U^C = U_{\text{max}}^C f_1(I) f_2(N)$$

$$\frac{dN_{\text{brut}}}{Cdt} = U^N = U_{\text{max}}^N f_2(I) f_1(N)$$

où $f_2(N)$ peut - étant donné qu'il s'agit d'un contrôle par pool interne interposé - s'écrire $f(Q)$.

Nous reprenons ainsi la formule de Droop (ou Nyholm) mais en l'insérant dans une fonctionnelle.

Nous adaptons également l'équation d'évolution de Q :

$$\frac{dQ}{dt} = U^N - (U^C - r) Q$$

Nous ne pouvons compléter la symétrie en ce qui concerne $f_2(I)$, faute de modèle ad hoc.

Dans ce modèle, les pertes (ou le non-uptake) sont déterminées par l'évolution de Q :

- a) si $Q > Q_m$, on rétablit le quota-limite Q_m en excréant de l'azote (ou en bloquant l'uptake).
- b) si $Q < Q_0$, on rétablit le quota-limite Q_0 en excréant ou respirant du carbone.

Il est notoire que les cellules "carencées" - donc à Q très petit - excrètent d'importantes fractions de carbone assimilé (voir § II.B.6.). L'hypothèse que nous faisons ici paraît donc raisonnable (voir aussi § III.B.2.2.).

Le modèle simple d'écosystème hypothétique (ce n'est pas le Bassin de Chasse) que nous avons écrit selon cette approche, comporte trois équations différentielles qui ont été résolues

(1) on n'a pas incorporé ici les opérateurs $d(I)$ $f(\text{stress})$ $f...$ qui complètent normalement chacune des équations.

numériquement (avec $\Delta t = 1$ heure) :

$$\frac{dC}{dt} = (U^C - r - m) C \quad (1)$$

avec $U^C = U_m^C f_1(I)f(Q)$

$$\text{où } f_1(I) = \frac{I/I_K}{1 + \left(\frac{I/I_K}{2}\right)^2}$$

$$I = 60 \sin \left(\frac{2\pi(t - 6)}{24} \right) \text{ avec } I > 0$$

$$f(Q) = \theta + \frac{(1 - \theta)(Q - Q_0)}{Q_m - Q_0} = \text{(fonctions à seuil } \theta) \quad (1)$$

$$\frac{dQ}{dt} = U^N - (U^C - r)Q \quad (2)$$

avec $Q_0 \leq Q \leq Q_m$

$$U^N = U_m^N f_2(I)f(N)$$

$$\text{où } f_2(I) = \gamma + (1 - \gamma)f_1(I) = \text{(fonctions à seuil } \gamma) \quad (1)$$

$$f(N) = \frac{N}{K_S + N}$$

$$\frac{dN}{dt} = R^N + \beta mCQ - U^N C \quad (3)$$

Valeurs des différents paramètres :

C : carbone phytoplanctonique. Valeur initiale : 100 mg m^{-3}

U_m^C : taux d'uptake maximal de C : 0.7 h^{-1}

I_K : constante de saturation de la fonction photosynthèse-lumière :
 $20 \text{ J cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$

Q_0 : valeur minimale du quota d'azote cellulaire : 0.1

Q_m : valeur maximale du quota d'azote cellulaire : 0.5

(1) on diminue le degré de couplage avec le facteur limitant tout en gardant la même forme de relation.

- θ : constante de seuil : 0.4
 r : taux de respiration phytoplanctonique : 0.03 h^{-1}
 m : taux de pertes (excrétion et mortalité) : 0.1 h^{-1}
 N : concentration en azote inorganique dissous. Valeur initiale : 1500 mg m^{-3}
 U_m^N : taux d'uptake maximal de N : 0.1 h^{-1}
 K_S : constante de saturation de la fonction photosynthèse-azote : 30 mg m^{-3}
 γ : constante de seuil : 0.2
 R^N : flux de régénération d'azote par le sédiment : $10 \text{ mg m}^{-3} \text{ h}^{-1}$
 β : efficacité de transformation des pertes en matière inorganique : 0.2

Les résultats de cette simulation apparaissent en fig 106 où ils sont comparés avec ceux d'un modèle plus conventionnel, testé avec les mêmes conditions initiales et comportant :

$$U^C = U_m^C f(I)f(N)$$

$$U^N = U^C Q \quad \text{avec } Q = \text{constante}$$

et un modèle plus complexe, qui sera discuté plus loin.

Le caractère fortement périodique du système se voit bien dans la figure, détaillant le cycle nyctéméral du 10^e jour (C'est-à-dire, à l'état stationnaire à l'échelle saisonnière). En milieu d'après-midi, du carbone excédentaire est excrété (68 % et 89 % de la production brute respectivement à 16 et 17 heures). L'existence d'un tel rythme nyctéméral d'excrétion n'est pas mentionné dans la littérature, à notre connaissance. Cependant, nous avons observé au Bassin de Chasse des fluctuations du rapport BOD_5/POM qui corroborent cette hypothèse (§ II.B.1.9.2.).

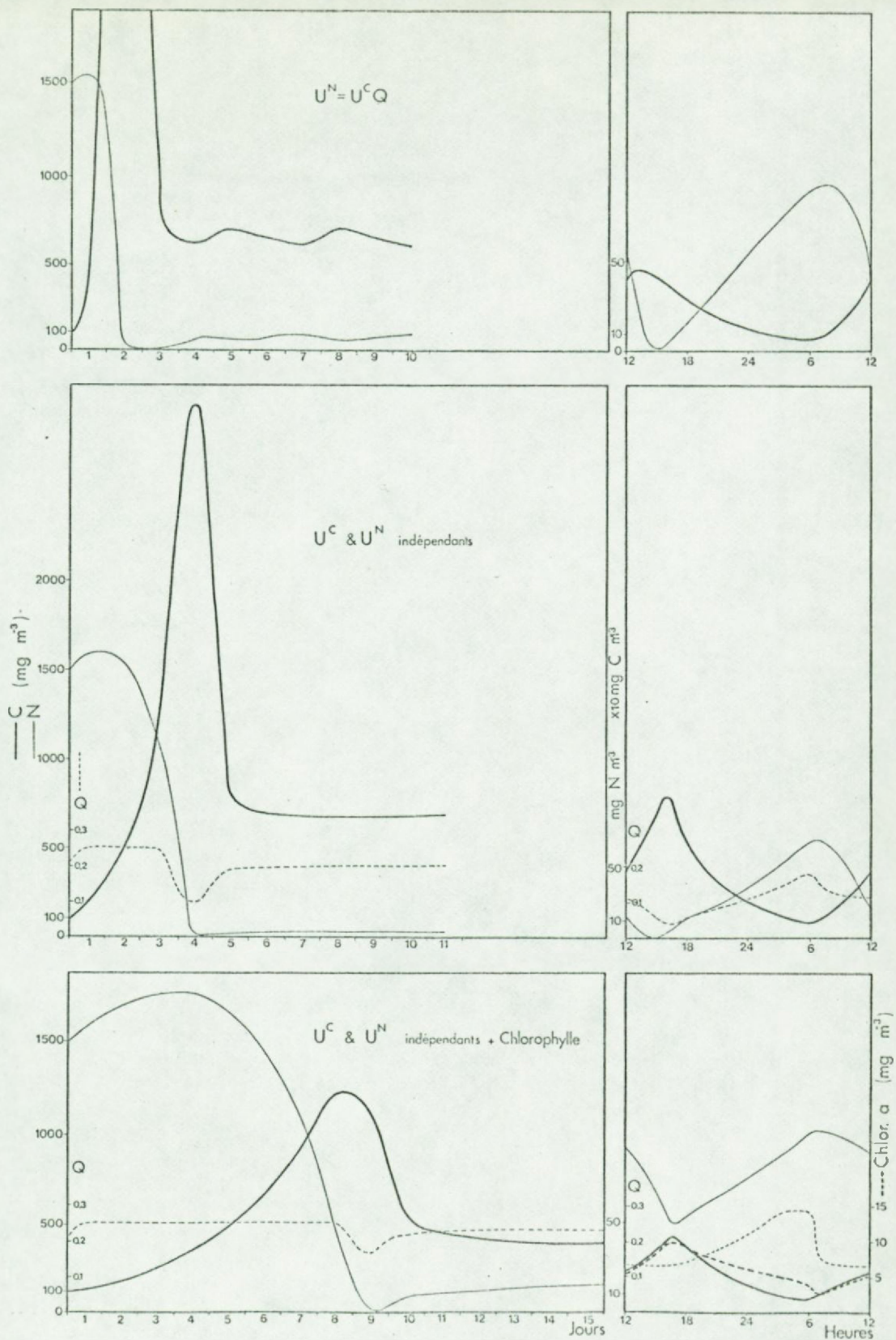


Fig.106. Evolution à deux échelles de temps différentes de la biomasse phytoplanctonique, de la concentration en azote limitant et du quota intracellulaire d'azote, simulée pour trois modèles d'uptake-croissance différents:

- A) uptake et croissance régis par Michaelis-Menten
- B) uptake et croissance découplés (respectivement Michaelis-Menten et Nyholm).
- C) idem avec photosynthèse dépendant d'un quota en chlorophylle.

De plus, l'existence de ce phénomène est peut-être à mettre en rapport avec la mortalité phytoplanctonique, dont on sait qu'elle se manifeste en fin d'après-midi essentiellement.

A l'échelle saisonnière, le rapport $N/C (=Q)$ évolue conformément à ce qu'on observe dans les écosystèmes naturels. L'évolution globale des variables d'état (N , C phytoplanctonique) est moins heurtée que dans le modèle conventionnel : l'existence d'un pool interne augmente la stabilité du système.

1.4.3.2. Problème d'une synthèse différée de chlorophylle.

Le modèle précédent ainsi que tous les modèles basés sur le carbone comportent de manière implicite l'hypothèse que le carbone assimilé dans un Δt devienne producteur dès le Δt suivant, comme si une fraction constante était immédiatement convertie en chlorophylle, enzyme, etc...

La réalité est évidemment autre, de sorte qu'un modèle réaliste devrait tenir compte des déphasages de synthèse. Il semble, de toute façon, plus rationnel de faire dépendre la photosynthèse de la quantité de chlorophylle que de la biomasse carbonée :

$$\frac{dC}{dt} = k'_{opt} f(I_o) \cdot Chl_a$$

Pour étayer l'hypothèse d'un déphasage des synthèses, nous nous basons sur une série d'observations faites au Bassin de Chasse d'Osten de :

Nous disposons de plusieurs cycles d'observations de 24 heures, dont ceux des 29.5.73, 14.11.73 et 17.5.75, présentent des analogies nombreuses. Le cycle du 16.8.76 - qui a été particulièrement analysé au § II.B.1.9.2. - est, sans être fondamentalement contradictoire, peut-être moins typique et n'est plus discuté ici.

Description d'un cycle typique

On observe dans un premier temps, une augmentation d'abord lente puis très rapide de la concentration en pigments (ou de la production potentielle qui lui est liée).

L'augmentation parallèle du nombre de cellules n'implique pas automatiquement une augmentation de biomasse carbonée.

Ensuite, il y a chute rapide des concentrations jusqu'à un niveau voisin du niveau de départ et on suppose qu'il s'agit d'une mortalité.

Il est nécessaire de connaître l'évolution du rapport C/chlor.a dans la biomasse au cours du cycle nycthémeral, afin d'introduire la correction nécessaire dans un modèle de production primaire.

Or il est possible d'en connaître l'allure pour la première moitié de la journée si, faisant l'hypothèse d'une mortalité négligeable dans cette période, on peut connaître la biomasse carbonée à tout moment. Ceci a été tenté en cumulant les chiffres d'accroissement net déduits des mesures de photosynthèse. On a pris arbitrairement le rapport C/Chlor. a = 30 comme facteur de conversion pour le calcul de la biomasse carbonée initiale.

Pour trois dates différentes (fig.107) nous observons une évolution similaire du rapport C/Chl.a :

1ère phase : le rapport augmente pendant que la concentration en chlorophylle reste à peu près constante : il y a donc assimilation de C mais pas de synthèse chlorophyllienne.

2ème phase : vers 12 h., la courbe s'infléchit et on a une brusque descente du rapport C/Chlor.a, expliquable par l'accélération de la synthèse de chlorophylle. Si on admet que le rapport initial C/Chlor.a \approx 30, la synthèse de chlorophylle se marque par une chute horaire de 4.25 du rapport C/Chlor.a.

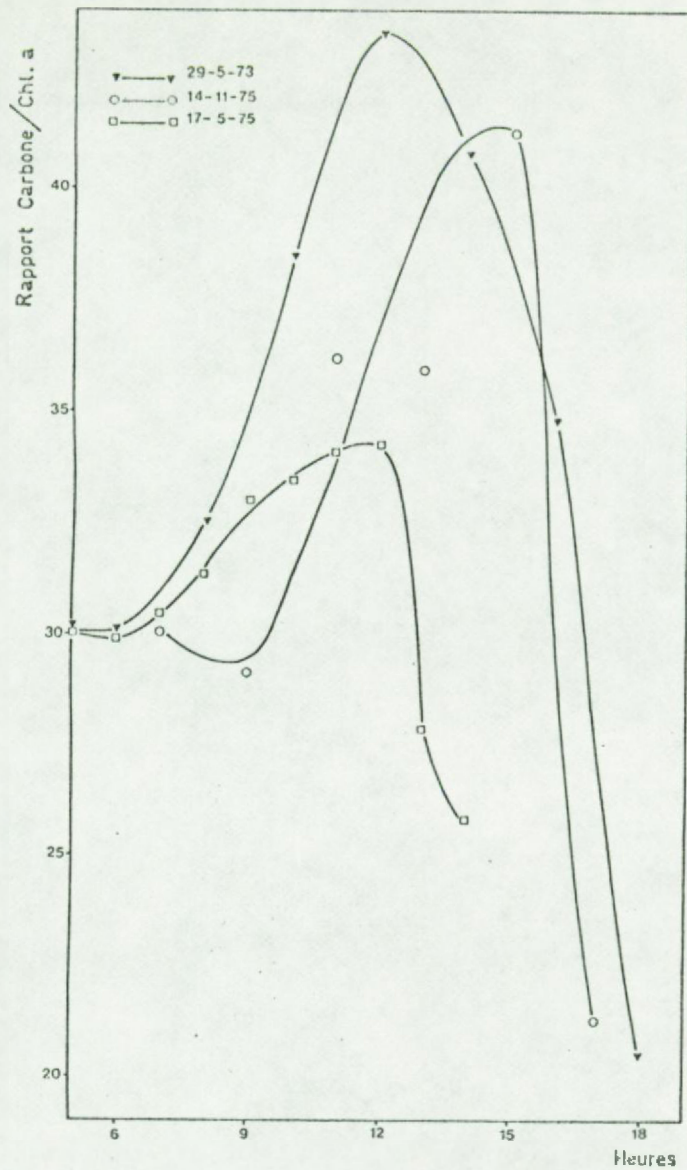


Fig.107.

Evolution nycthémérale du rapport C/Chl.a observée pendant trois cycles de 24 heures. Les chiffres sont exprimés en unités relatives par rapport à une situation initiale présumée correspondre à un rapport C/Chl.a=30.

Discussion

L'explication la plus fréquente donnée aux rythmes de chlorophylle a est résumée par Glooschenko et al. (1972) :

- 1) à fort éclaircissement ($> 4650 \text{ ft-c} = > 72 \text{ J/cm}^2/\text{h}$), le pic de chlorophylle s'observe pendant la nuit, après quoi, la teneur décroît pendant la journée (premièrement par "utilisation de métabolites" et ensuite, par blanchiment (destruction) dû aux trop fortes intensités lumineuses et - probablement - des rayons U.V. (Steemann Nielsen, 1964). En fin d'après-midi, la synthèse reprend.
- 2) à faible éclaircissement, il n'y a pas destruction et la synthèse commence le matin, de sorte que le pic s'observe en fin d'après-midi. Le déclin s'observe pendant la nuit.

Au Bassin de Chasse, nous observons un rythme comparable à celui décrit dans le deuxième cas. Cependant, les intensités lumineuses sont fortes (plancton limité dans la couche superficielle; rayonnement global à 12 h. en mai : $200 \text{ J/cm}^2/\text{h}$). Il y a destruction, mais en fin de journée seulement; alors que la synthèse est la plus active au moment de l'éclaircissement maximal. On doit donc supposer que les algues sont adaptées (ou que l'environnement a sélectionné des espèces résistantes) aux forts éclaircissements. Quant à la mortalité de fin d'après-midi, elle résulte probablement d'un "stress" dont il reste à définir la nature et le mode d'action.

A. Simulation mathématique (fig.108) avec variation forcée du rapport C/Chlor.a

On peut écrire une équation séparée pour la synthèse de chlorophylle, en fonction de paramètres ad hoc. Cela sera tenté plus loin. En attendant - et nous basant sur les variations observées au Bassin de Chasse - on peut forcer une variation du rapport C/Chlor.a dans le système :

$$\Sigma k'_t = \frac{k'_{\text{opt } t}}{\eta} \times f_t(I'_0) \quad (1)$$

$$\Sigma p_t = \Sigma k'_t \times \text{Chl.a}_t \quad (2)$$

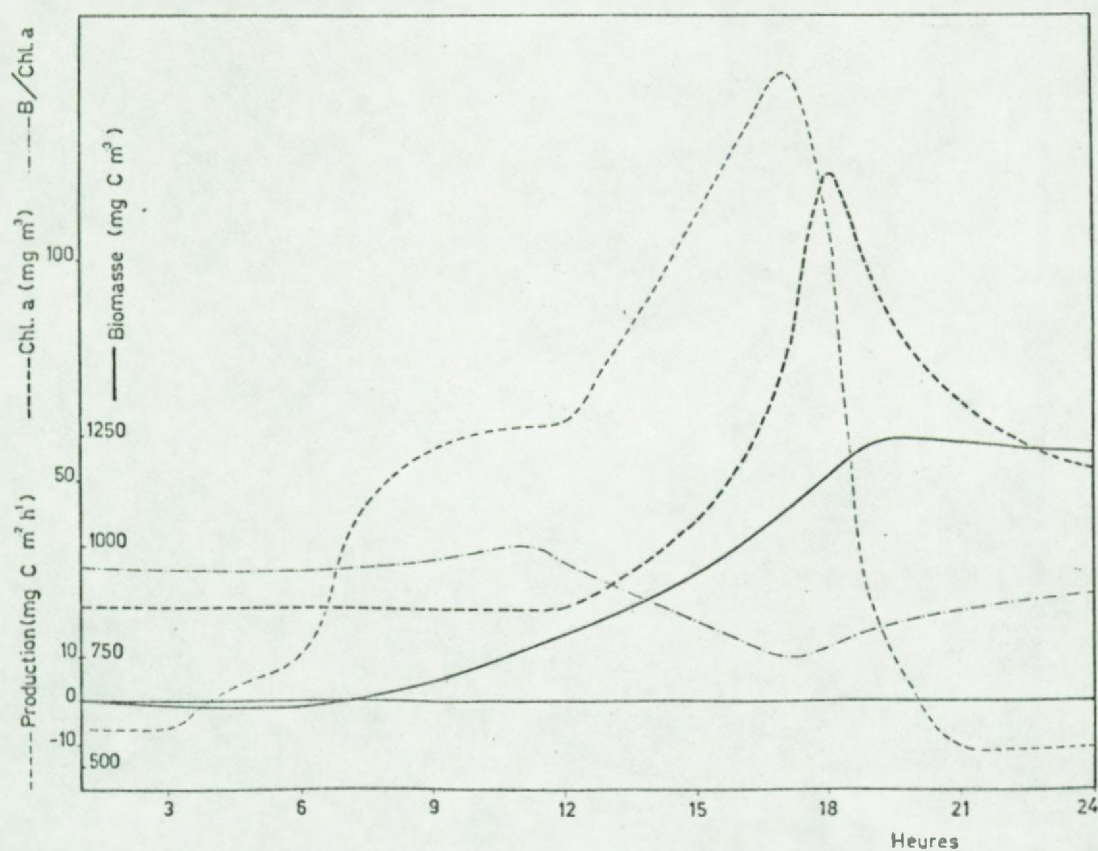


Fig. 108.

Simulation des variations nycthémérales de biomasse phytoplanctonique et production primaire, en utilisant une variation forcée du rapport C/Chlorophylle.

$$B_{t+\Delta t} = B_t + (\Sigma_{pt}/d) \quad (3)$$

$$Chl.a_{t+\Delta t} = B_{t+\Delta t} \cdot R_{t+\Delta t} \quad (4)$$

avec R = Carbone/chlorophylle

- 1) La première phase de calcul (0h. à 12h.) impose une concentration constante de chlorophylle a . Par conséquent, R varie :

$$R_t = B_t / chlor.a$$

- 2) La deuxième phase (12h. à 18h.) impose au contraire une variation de R dont la diminution implique une augmentation de la teneur en $chl.a$ (équation 4).
- 3) La troisième phase (18h. à 24 h.) impose un retour au R initial avec comme conséquence, une diminution rapide de la teneur en chlorophylle.

B. Simulation mathématique (fig. 106 , c) d'un système où uptake d'azote et de carbone sont considérés séparément (cas du § III.B. 1.4.3.1.(B)) mais se rapportent à la quantité de chlorophylle a .

Dans ce modèle, qui réalise la synthèse des approches examinées dans les paragraphes précédents, la teneur en chlorophylle résulte du couplage :

$$\frac{Chl.a}{C} = Q^X = \alpha Q^N$$

où α : facteur de proportionnalité

Q^X : quota de chlorophylle

Q^N : quota d'azote

La littérature contient de nombreuses indications de ce couplage quand l'état physiologique des cellules fluctue au cours des saisons (état déficient : petites valeurs de Q^X et Q^N et vice-versa). Ceci est logique, puisque l'azote intracellulaire est utilisé dans la synthèse de métabolites variés, dont la chlorophylle. On peut citer

à titre d'exemple, le travail de Tett et al.(1975) qui étudient les relations entre teneurs en phosphore et chlorophylle dans le phytoplancton marin. A partir de leurs résultats mis en graphique d'une manière à illustrer notre propos (fig.109) on peut démontrer l'existence d'une relation d'allure linéaire (coeff. de corrélation $r = 0.51$) avec une valeur maximale du quota chlorophyllien ($Q = 0.11$, soit $C/\text{Chlor.}a = 9$) intéressante à noter et peut-être une valeur minimale du quota en phosphore ($Q^P = 0.01$) qui serait à identifier avec un quota de subsistance (phosphore constitutif).

On peut ainsi se servir de la chlorophylle comme meilleur index de biomasse active que le carbone. C'est le sens du couplage - non seulement de l'assimilation de carbone - mais aussi de l'uptake d'azote, à la chlorophylle dans les équations du modèle perfectionné :

$$\frac{dC}{dt} = (U^C - r - m) C \quad (1)$$

$$\text{avec } U^C = k_m^C f_1(I) f(Q^N) Q^X$$

$$\text{où } k_m^C = \frac{dC}{dt} \max_{\text{chl.}a}$$

$$\frac{dQ^N}{dt} = U^N - (U^C - r) Q^N \quad (2)$$

$$\text{avec } Q_0^N \leq Q^N \leq Q_m^N$$

$$\frac{dN}{dt} = R^N - \beta m C Q^N - U^N C \quad (3)$$

$$\text{avec } U^N = k_m^N f_2(I) f(N) Q^X$$

$$\text{où } k_m^N = \frac{dN}{dt} \max_{\text{Chl.}a}$$

Toutes les valeurs des paramètres sont les mêmes que dans le modèle sans chlorophylle, avec en plus

$$\begin{aligned} k_m^C &= 21 & \alpha &= 10 \\ k_m^N &= 3 & \sigma &= 0.06 \end{aligned}$$

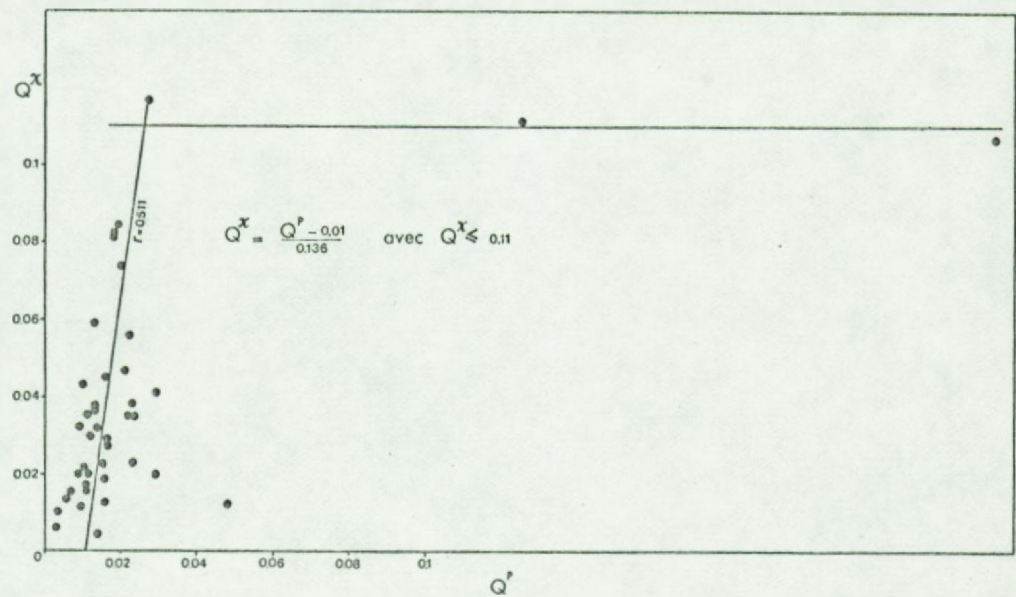


Fig.109.

Relation entre quota intracellulaire de chlorophylle et quota intracellulaire de phosphore. Détermination d'une droite de régression, d'une limite supérieure au quota de chlorophylle et probablement d'un quota de subsistance (Q_0) pour le phosphore intracellulaire. (Construit d'après des données de Tett et al., 1975).

Les résultats de la simulation apparaissent en fig. 106 c

Les rythmes saisonniers et nycthéméraux obtenus dans les trois modèles comparés restituent tous assez bien l'allure des phénomènes observés dans la nature. Ils pourraient même y être ajustés moyennant une adaptation des coefficients ad hoc. Il faut cependant observer que ce dernier modèle se différencie des deux autres par le couplage très serré des trois équations, qui est cause d'une très grande capacité d'auto-ajustement (ce qui est précisément le propre des systèmes biologiques). Il en résulte une plus grande progressivité des gradients. Dans le cas de notre simulation, un excès d'homéostasie fait même que les situations critiques d'excrétion de carbone, résultant d'un dépassement de Q^N , ne se produisent plus :

pour $R^N = 10$, on a $0.17 < Q^N < 0.25$ à 12 h.

$R^N = 1$, on a $0.16 < Q^N < 0.25$ à 12 h.

La correction à apporter n'est pas simplement une question d'ajustement des coefficients. C'est aussi une question de choix de fonctions. Il semble que l'utilisation de la fonction de Droop (hyperbolique) favoriserait une plus grande rapidité de réponse de $f(Q^N)$ à des changements de concentration, que la fonction de Nyholm (linéaire) utilisée ici.

En effet, pour que $\frac{dQ}{dt}$ soit significatif, il faut que (par exemple, dans le sens de la diminution) :

$$(U^C - r)Q^N \gg U^N$$

$$\text{soit } U_m^C f_1(I)f(Q^N)Q^N - rQ^N \gg U_m^N f_2(I)f(N)$$

$$\text{et en pratique : } f(Q^N) \gg f(N)$$

D'autres améliorations sont encore à rechercher si on désire augmenter le réalisme du cycle de la chlorophylle (déphasage de la synthèse par rapport à l'assimilation et évolution du rapport C/Chlor.a). La modulation des termes de pertes peut également apporter une modification sensible.

2. Régulation des pertes (respiration, excrétion, mortalité naturelle)

Contrairement à la photosynthèse, les pertes et leurs mécanismes de régulation sont extrêmement mal connus. Cela tient en grande partie à des difficultés méthodologiques dont nous avons déjà parlé dans la première partie :

- 1) respiration : impossibilité de mesurer de façon séparée la respiration du phytoplancton dans un échantillon naturel. Problème de la photorespiration.
- 2) excrétion : interférence avec l'assimilation des bactéries hétérotrophes. Erreurs méthodologiques variées pas encore résolues.
- 3) mortalité naturelle : n'apparaît qu'en bilan. Difficile à estimer en l'absence de débris identifiables.

2.1. La respiration

Dans la plupart des modèles, le terme de respiration phytoplanctonique est constant (taux constant ou fraction constante (10 %) de p_{\max} (ex: Horwood, 1974) ou ignoré.

Dans les cas où ce terme est prévu, une liaison à la température est généralement introduite dans le modèle (ex: Di Toro et al., 1975; Chen et al., 1975; Mommaerts, 1975).

Dans quelques modèles, la régulation est plus complexe. Ainsi, Kelly (1976) prévoit trois fonctions : de la température, de la concentration en O_2 dissous et de la concentration en substances toxiques. Jamart et al. (1977) prévoient une diminution de la respiration avec la profondeur. La régulation par le niveau d'éclairement est implicite : en effet, la relation est commandée par la valeur Z de la profondeur où l'irradiance vaut 1% de son niveau de surface. La nécessité d'une telle régulation de la respiration est évidemment impérieuse pour tous les modèles où la couche mélangée excède la couche euphotique (ex : Mer du Nord).

Une fonction de respiration tenant compte des deux mécanismes biologiques actuellement connus (respiration mitochondriale et photorespiration) n'a pas encore été utilisée à notre connaissance dans un modèle d'écosystème marin. Une relation a cependant été formulée par Tooming (1970, cité par Jassby et Platt, 1976) :

$$r = \phi k + r_B$$

où r = taux respiratoire

ϕ = constante

k = taux de photosynthèse brute

r_B = taux respiratoire de base (mitochondrial)

On peut aussi s'inspirer des chiffres de Poskuta (1968) qui renseigne jusqu'à un triplement du taux de base dans des conditions favorables d'éclairement et d'oxygénation. La relation empirique :

$$r = r_B(0.019 I_0 + 0.33)$$

où I_0 = irradiance en surface

satisfait aux conditions suivantes :

1) $r = 3 r_B$ pour $I_0 = 140 \text{ J/cm}^2 \text{ h}$ (I_0 max. estival)

2) $r = 0.33 r_B$ pour $I_0 = 0 \text{ J/cm}^2 \text{ h}$

2.2. Excrétion

On a vu au §II.B.6. que le taux d'excrétion est variable : 1 % à 20 % du CO_2 assimilé dans les milieux eutrophes.

On s'interroge encore toujours sur les facteurs de variation. Dans une revue récente de ce problème, Williams et Yentsch (1976) discutent les résultats antérieurs de plusieurs auteurs à la lumière de leurs propres expériences. En résumé, ces résultats infirment une idée qui s'était peu à peu implantée et selon laquelle, le taux d'excrétion (e) varie comme le taux de photosynthèse (k)(ex: Tanaka et al., 1974)

ou de la biomasse (Samuel et al., 1971; Huntsman, 1972). D'après les observations de Berman et Holm-Hansen (1974), l'excrétion serait à la fois liée à la lumière (photorespiration) et au stress (forte excrétion à grande profondeur par ex.).

Nous avons prévu au § III.B.1.4.3.1., un mécanisme d'excrétion carbonée correspondant effectivement à une situation de stress (quand le rapport C/N monte trop haut) qui peut se produire en situation oligotrophe :

$$\text{quantité excrétée} = C_1 \left(1 - \frac{Q}{Q_0}\right)$$

où C_1 = valeur de C après assimilation excédentaire

Q = valeur de Q " " "

telle que $Q < Q_0$

Une liaison à la lumière (photorespiration) ou à la photosynthèse, analogue à celle qui a été établie pour la photorespiration, peut compléter cette disposition.

$$e = \psi k$$

où ψ = constante

Nous ne connaissons pas assez de choses sur l'excrétion pour pousser plus en avant l'effort de simulation (liaison à la biomasse cellulaire, à la température, etc...)

Dans le modèle, nous considérons que cette excrétion n'est pas uniquement carbonée (comme dans le mécanisme de rééquilibrage de Q) mais également azotée, avec :

$$e^N = \psi k Q$$

Elle n'apparaît donc pas dans l'équation de $\frac{dQ}{dt}$ mais bien dans la régénération d'azote inorganique :

$$R_E^N = \beta \psi k Q$$

2.3. Mortalité non due au grazing

L'existence d'une mortalité importante et non due au grazing par le zooplancton a été discutée au § II.8.7.2. Le phénomène semble général (Mer du Nord, Bassin de Chasse). Il obéit à un rythme nycthéméral, avec une pulsion maximale en fin d'après-midi et première partie de la nuit.

L'analyse des courbes saisonnières pour les zones 1 - S (côtière) et 2 (pleine mer) de la Baie Sud de la Mer du Nord (1), révèle un fort couplage entre production primaire et mortalité (fig.110) sauf pour une période critique correspondant à l'intensité de croissance phytoplanctonique maximale.

A une échelle de temps intermédiaire, on a, en fait, une situation proche de l'état stationnaire. Les modèles que nous avons écrit jusqu'à présent, montrent que cela est possible en introduisant un terme constant (mortalité statistique) de perte : après un bloom correspondant à l'utilisation d'une réserve de nutriment accumulée pendant l'hiver, on arrive à un état stationnaire où croissance, mortalité et régénération s'équilibrent.

A l'échelle nycthémérale, les variations de l'irradiance imposent un rythme qui ne révèle l'existence du phénomène de mortalité qu'en fin de l'après-midi.

Nous avons des raisons de penser que la mortalité n'est pas constante au cours de la journée. En effet, en fin d'après-midi, fig. 112) la chute des concentrations en particules, en cellules, en chlorophylle (confirmé par l'augmentation de la teneur en phaeopigments et du rapport BOC_5/POC) est plus rapide que ne le laisserait prévoir un facteur constant. L'existence d'une situation de stress est confirmée par la diminution anticipée ou simultanée de k_{opt} (cas des

(1) d'après les courbes annuelles de biomasse (Lancelot-Van Beveren, 1975) et les courbes annuelles de production brute (Mommaerts, 1975).

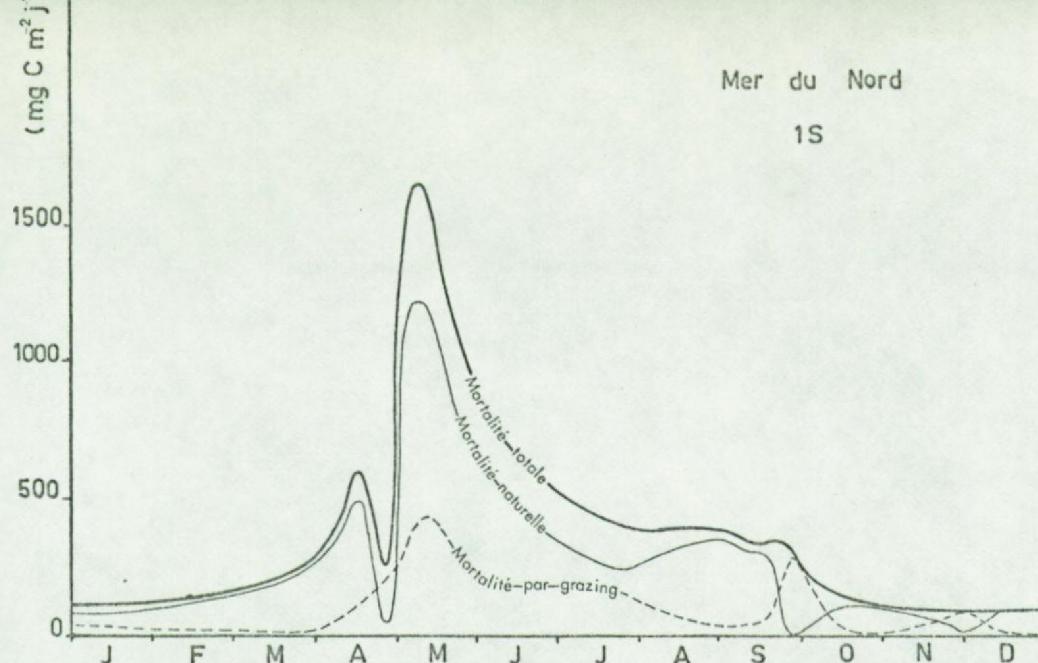


Fig. 110. Ventilation de la mortalité totale déduite au § II.B.7. pour la mer du Nord (zone 1 S, côtière) entre grazing (calculé par N. Bossicart) et mortalité naturelle (trouvée par différence).

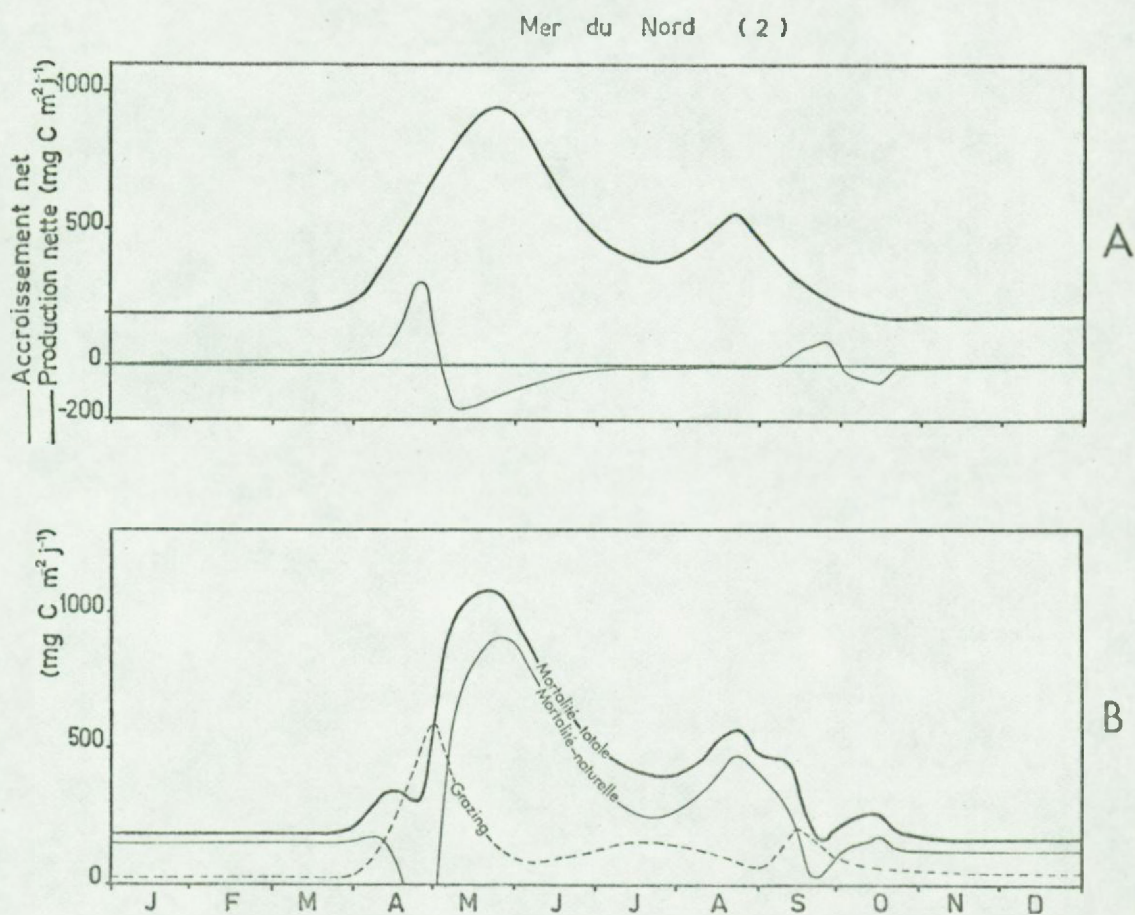


Fig. 111. A. Evolution des valeurs d'accroissement net (sur base des fluctuations de chlorophylle a) comparée à l'évolution de la production nette sensu lato, en mer du Nord (zone 2, au large). Déduction d'une mortalité totale.

B. Ventilation de la mortalité déduite, entre grazing (calculé par N. Bossicart) et mortalité naturelle (trouvée par différence).

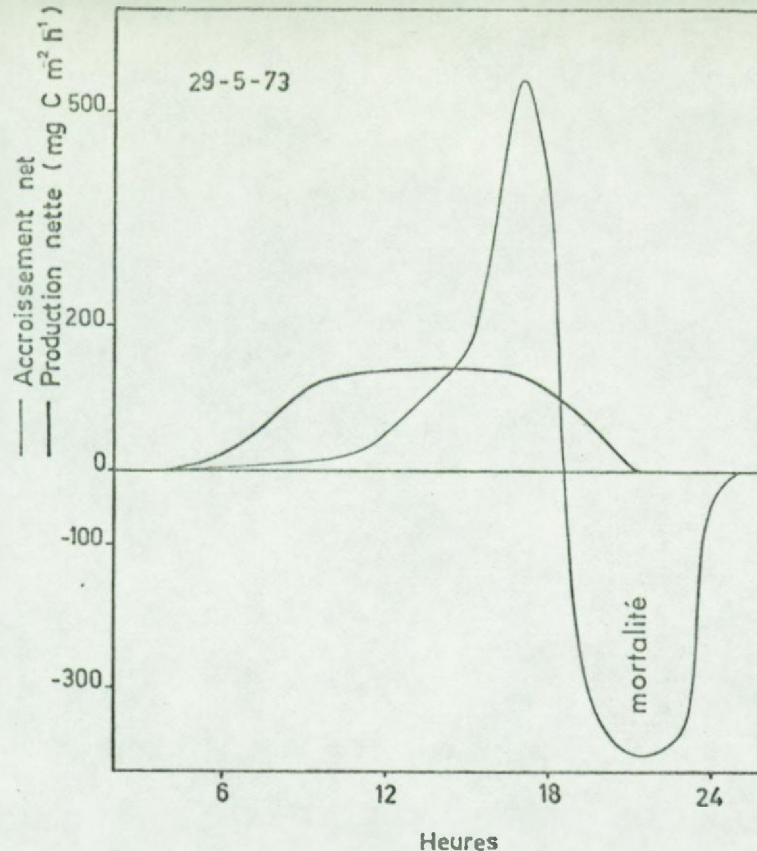


Fig. 112. Evolution des valeurs d'accroissement net (sur base des fluctuations de chlor.a) comparée à l'évolution de la production nette sensu lato, au cours du cycle du 29 mai 1973.

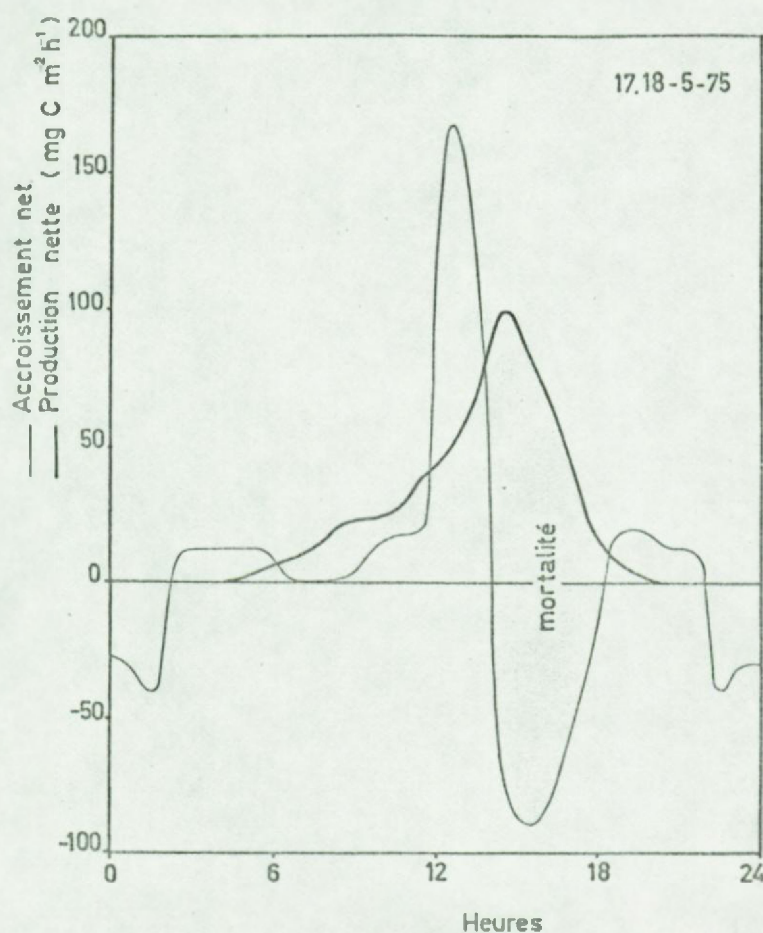


Fig. 113. Idem 1e
17-18 mai 1975.

cycles du 29.5.1973 et 17.5.75 qui ont été les mieux étudiés). La nature du stress n'est pas établie. Notons cependant que l'inhibition mutuelle des organismes phytoplanctoniques est un phénomène connu (ex: Huntsman et Barber, 1975).

D'autre part, c'est à ce même moment de la journée que l'excrétion carbonée est le plus vraisemblablement imposée par un dépassement de Q_0 (voir simulations). Si l'hypothèse d'une telle relation avec l'excrétion se vérifiait, il faudrait encore décider si le stress est dû au dépassement de Q_0 ou bien à la toxicité du produit émis.

Plus abstraitement, on peut penser à un effet de densité de population (par ex. si la biomasse est importante, l'excrétion peut atteindre à une concentration létale).

Régulation du taux de mortalité m

La validité d'un modèle où m ne serait pris que comme contre-poids (ajustable) à k dans :

$$\frac{dB}{dt} = (k - r - e - m)B$$

nous paraît contestable. En effet, toute régulation de m (par ex. augmentation en fonction de la concentration d'un élément toxique) qui n'aurait pas de contrepartie dans la régulation des autres constantes cinétiques et notamment de k, peut mener à des situations absurdes (par ex. populations à la fois "saines" et "malades" si k et m ont tous deux une valeur élevée). C'est en fait, sur k qu'agissent essentiellement les facteurs du milieu :

$$k = k_m f(N)f(I)f(T)f(\text{stress})$$

Il est, d'autre part, plus délicat de trouver une formulation adéquate à la régulation de m. En effet, la mortalité n'est pas un processus métabolique comme la photosynthèse, la respiration, etc...

Dans une première analyse (Mommaerts, 1975), nous avons déjà estimé préférable de lier la mortalité à l'état physiologique des cellules algales (cf. le modèle de Gompertz (in Johnson et al., 1974) où la mortalité est fonction de l'âge). Dans notre approche, le taux de photosynthèse brute potentielle k_{opt} (= k avec $f(I) = 1$) servait d'index de l'état physiologique, de sorte que le taux de mortalité (m) lui était inversement proportionnel :

$$m = \rho + \frac{\sigma}{k_{opt}} \quad \text{avec } \rho \text{ et } \sigma = \text{constantes}$$

Les résultats pour un modèle très simple de croissance phytoplanctonique où $\rho = 0$ et où k_{opt} n'est limité que par un nutriment (selon une cinétique de Michaëlis-Menten), apparaissent en fig. 114.

Différentes valeurs sont attribuées à σ de sorte qu'on obtient une famille de courbes de croissance correspondant chacune à un régime de mortalité différent.

Cette approche a été utilisée dans le modèle décrit au § III.B.1.4.1.2. fig. 95.

Nous tentons, ici, d'affiner encore plus ce modèle en ne considérant que les composantes de k qui ont un rapport direct avec l'état physiologique de la cellule ($f(Q^N)$ notamment).

Nous introduisons la formulation

$$m = \frac{\sigma}{f(Q^N)}$$

dans le modèle décrit au § III.B.1.4.3.2. (fig. 106) avec $\sigma = 0.06$, de telle manière que m varie de $\pm 20\%$ autour de la valeur constante (= 0.10) qu'il avait dans le modèle avec lequel il faut le comparer.

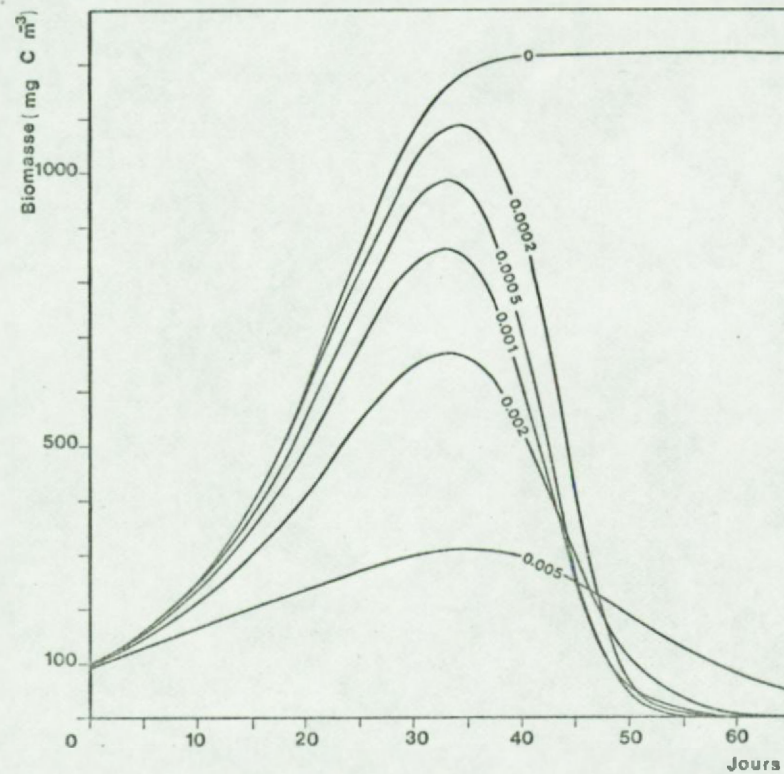


Fig.114. Effets croissants de mortalité sur la courbe développement d'une population théorique, régulée par un nutriment limitant seulement (Michaëlis-Menten). Dans ce modèle, la mortalité est inversement proportionnelle au taux de croissance. Le facteur de proportionnalité figure sur chaque courbe.

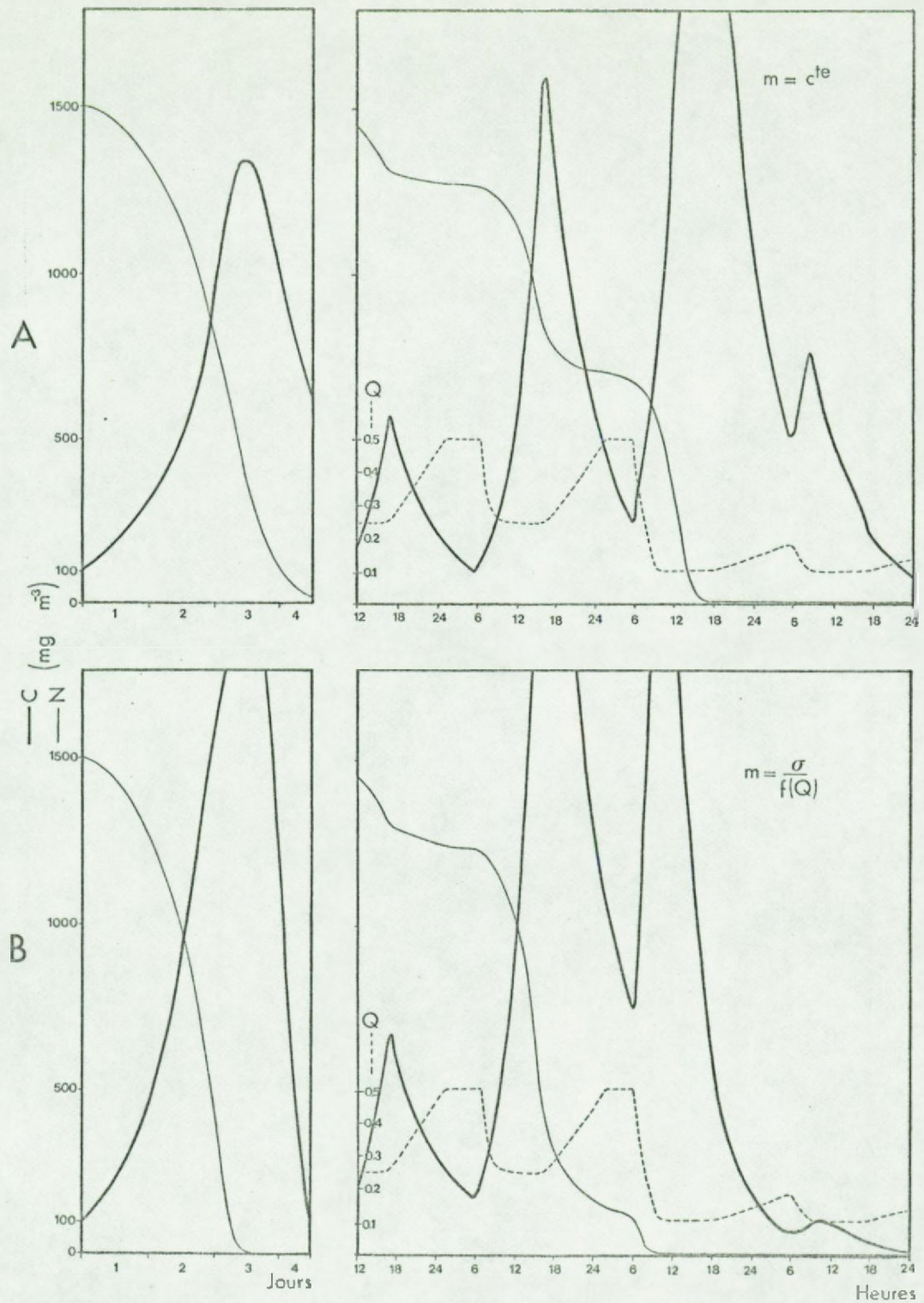


Fig. 115.A,B.

Simulation comparée de l'évolution de la biomasse phytoplanctonique et de l'azote limitant pour deux hypothèses différentes concernant la mortalité naturelle. On donne deux échelles de temps (semaine et journée).

On remarque que dans ces deux simulations (fig. 115 et 106), le système acquiert un caractère oscillatoire. Le rôle particulier que jouent certains facteurs sur le comportement macroscopique du système est à étudier avec particulièrement d'attention.

Effet d'un agent toxique

Johnson, Eyring et Stover (1974) ont établi une intéressante formulation applicable aux cas d'empoisonnement :

$$S = (1 + e^{-k'(\tau-t)})^{-1}$$

où S = fraction survivance

k' = coefficient agissant sur le gradient dS/dt

τ = temps de demi-survivance

t = temps

Il y a des difficultés pratiques dans l'utilisation de cette fonction dans un modèle :

- nécessité de travailler avec des cohortes
- ignorance quant à l'irréversibilité ou la réversibilité des atteintes.

Il nous semble plus fondé d'introduire directement une fonction de stress dans les fonctionnelles de U^C et U^N , que de s'arrêter à des considérations de temps de demi-survivance. La pratique courante des tests de toxicité, qui a peut-être inspiré le modèle de Johnson et al., n'est, en effet, pas très intéressante du point de vue écologique : les bio-essais qui servent de base à la définition de normes de toxicité admissible ne s'attachent qu'au dommage biologique immédiatement perceptible mais ignorent totalement le dommage écologique - éventuellement beaucoup plus important - qui peut résulter d'altérations même légères de k.

Par contre, un test qui définit k_m^M (par rapport à k_m , le contrôle) en fonction de la concentration d'un agent toxique (M) peut servir à la définition d'une fonction de stress :

$$k_m^M / k_m = f(M)$$

avec $f(M)$ = probablement une fonction à allure exponentielle décroissante dans la majorité des cas.

Nous avons repris le modèle d'écosystème simplifié du §IIIB.1.4.3.1 en y apportant des perturbations d'intensité variable :

1°) $f(M) = 1$ = perturbation nulle

2°) $f(M) = 0.75$ à partir du 2ème jour, 12 h.

3°) $f(M) = 0.50$ à partir du 2ème jour, 12 h.

$$\text{et } U^C = U_m^C f_1(I) f(Q) f(M)$$

$$U^N = U_m^N f_2(I) f(N) f(M)$$

$$m = \frac{\sigma}{f(Q) f(M)}$$

Avec une contrainte, placée à la fois dans le terme d'assimilation et dans le terme de perte, on obtient un effet de bascule dans l'équation de croissance du phytoplancton et, dès lors, une sensibilité accrue, mais qui nous semble justifiée.

Les résultats de cette simulation, en fig. 116, démontrent en effet, la très grande sensibilité du système au terme de mortalité. Nous pensons que c'est également vrai dans la nature : une altération légère d'un taux de croissance peut n'avoir aucune influence létale (les tests de toxicité) sur l'individu, mais est catastrophique pour la population dans son milieu, tout simplement parce que ses possibilités d'existence ou de croissance ne se jouent que sur une fraction de son potentiel biotique maximum.

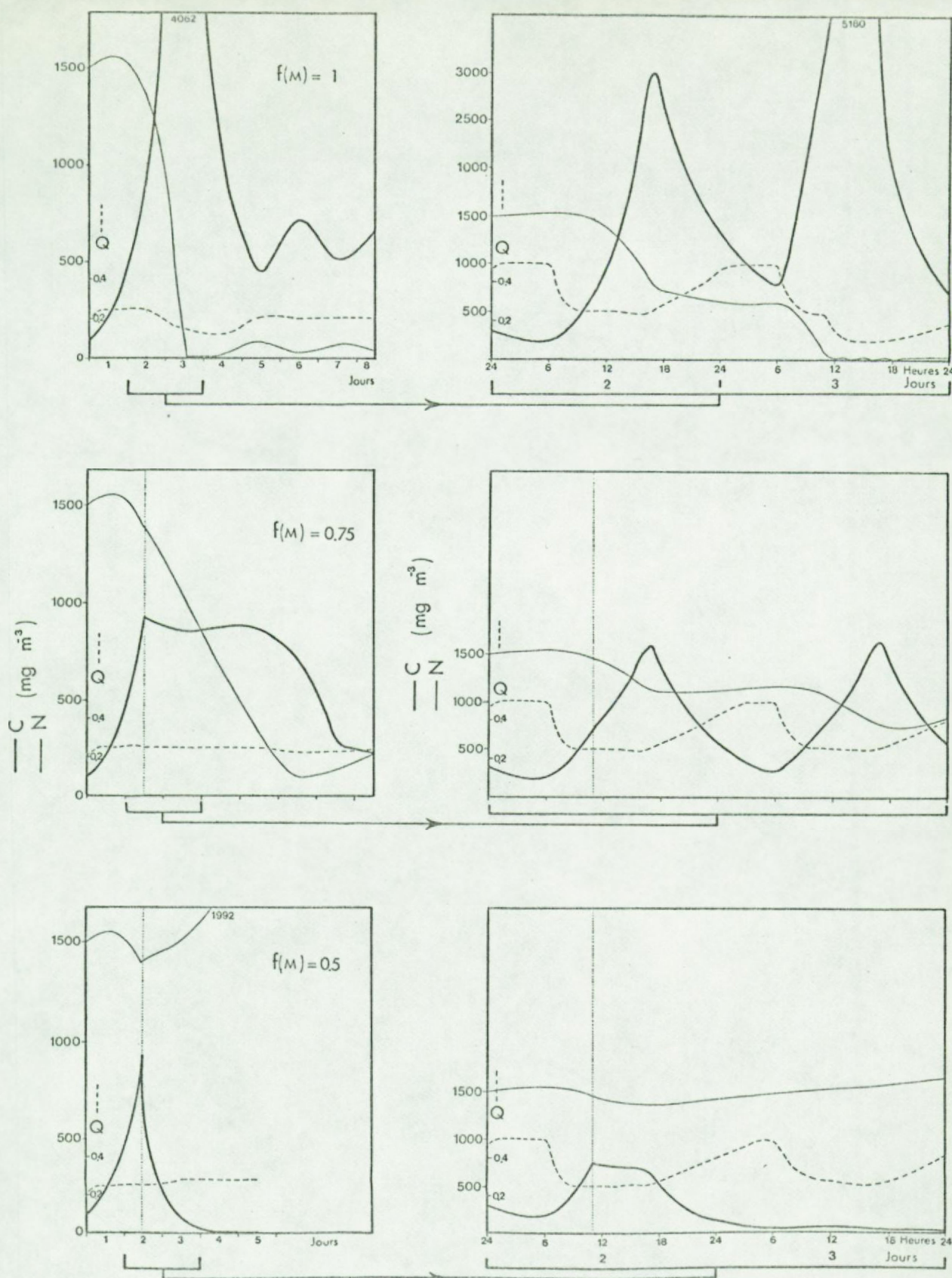


Fig. 116.

Simulation de la biomasse phytoplanctonique et de l'azote limitant dans trois conditions:

- 1) situation non perturbée ($f(M)=1$)
- 2) situation perturbée au 2^{ème} jour, avec $f(M)=0.75$
- 3) situation perturbée au 2^{ème} jour, avec $f(M)=0.5$

On donne l'évolution à l'échelle de la semaine et à l'échelle de la journée pour la période où la perturbation est introduite.

III C. Régulations au niveau du compartiment zooplancton

Tout comme pour le phytoplancton, les fonctions de flux et les facteurs qui les régulent commencent à être connus. On peut, dès lors écrire :

$$\frac{dB}{dt} = (k - r - e - m)B - \text{Prédation}$$

où k = taux d'ingestion

r = taux de respiration

e = taux d'excrétion

m = taux de mortalité naturelle

La nature des cycles biologiques oblige de plus à distinguer les différents stades de développement et à considérer des alternances de phase dormante (diopose ou oeufs) et de phase active (vie planctonique).

1. LE CYCLE DE VIE

1.1. Les copépodes. Modèle de croissance à plusieurs cohortes

On a vu au § II.D. que les copépodes prédominent dans le zooplancton du Bassin de Chasse.

Selon Palmer (1975), des oeufs ayant hiverné engendrent une première population de nauplii de *Eurytemora americana* qui se développent à partir d'avril. Daro (1974) observe un maximum de 240.000 individus. La population de copépodites qui résultent de la transformation des nauplii a son maximum une semaine plus tard (20000 à 100000 individus/m³), et les adultes viennent encore une semaine plus tard (max. 40000 individus/m³). Les femelles pondent alors leurs oeufs puis disparaissent.

A la fin de mai, apparaît une deuxième vague de nauplii (de *Acartia bifilosa*, cette fois), qui vont subir des transformations identiques.

Chacune de ces espèces présente deux générations. Dans chaque cas, la ponte des oeufs est le stade final d'un cycle. Il y a deux sortes d'oeufs : oeufs éclosant dans la même saison et oeufs (dauer-eiren) passant l'hiver dans la vase.

Modèle

Nous avons (Mommaerts & Bossicart, 1975; Podamo, 1976) déjà élaboré un premier modèle d'éclosion et de développement, valable pour la première génération d'*Eurytemora americana*.

Dans cette simulation, la courbe d'éclosions est paramétrisée de telle manière que n cohortes soient engendrées pendant n jours :

$$N_j = x \cdot -(\cos(\frac{2\pi(j - j_0)}{n}) - 1)$$

où N_j = nombre d'oeufs éclos au jour j

x = 1/2 du nombre d'individus de la cohorte la plus nombreuse (x = 5000 ind./m³)

n = période d'éclosion (60 jours)

A chaque cohorte est appliqué un calcul de croissance (caractérisé par des constantes spécifiques du stade de développement envisagé) et de transformations de stades.

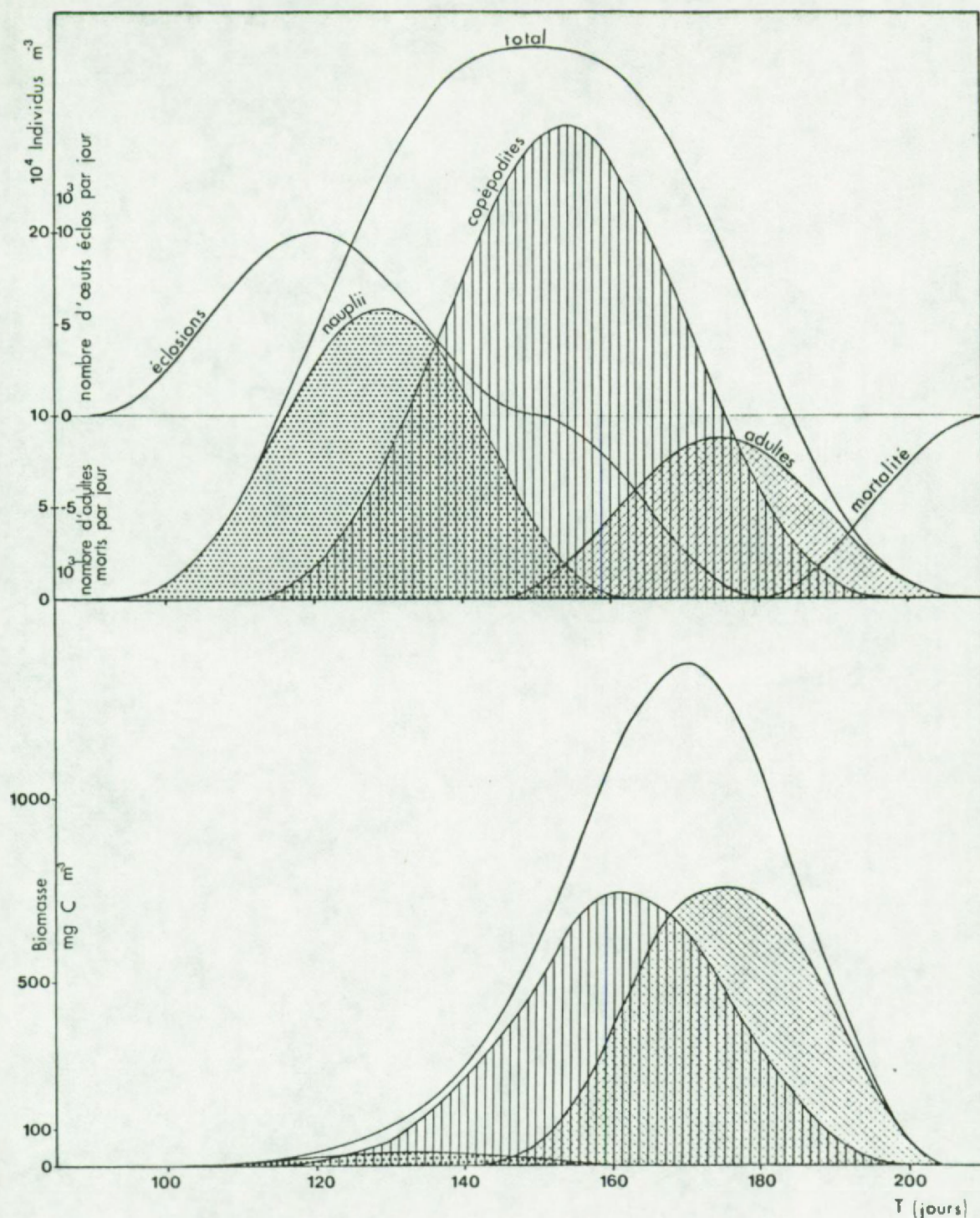


Fig.117.

Dynamique de développement des nombres (au dessus) et des biomasses (en dessous) des stades de croissance d'une population d'*Eurytemora americana* au Bassin de Chasse, calculée avec un modèle basé sur une équation paramétrisée d'éclosions et le développement simultané de plusieurs cohortes (voir texte).

Donc la dynamique de chaque stade comprend :

- 1) input de cohortes à partir du stade antérieur.
- 2) croissance et mortalité dans les cohortes contenues dans le stade.
- 3) output de cohortes vers le stade ultérieur.

La figure 117 montre les résultats d'une simulation très simplifiée (nutrition optimale, pas de mortalité) pour *Eurytemora americana*. Ce modèle est plus explicitement décrit au § III.F.

Les diverses constantes d'ingestion et valeur de biomasses adoptées sont basées sur des chiffres de Daro (1974). Nous basant, par ailleurs sur une revue de Welch (1968), nous considérons que 15 % de l'ingestion sont affectés à la croissance. Par stade de développement on a les taux d'ingestion horaire suivants :

nauplius moyen	:	0.060 mg C/mg C
copépodite moyen	:	0.048 mg C/mg C
adulte moyen	:	0.020 mg C/mg C

A chaque pas de calcul, et par cohorte, se fait le test sur la biomasse individuelle (biomasse cohorte/nombre d'individus) de telle manière que la transformation de la cohorte vers le stade de développement suivant est déclenchée quand un seuil est atteint. Les biomasses suivantes agissent comme seuils :

biomasse initiale d'un nauplius	:	$8 \cdot 10^{-5}$ mg C
" " " copépodite	:	$48 \cdot 10^{-5}$ mg C
" " " adulte	:	$736 \cdot 10^{-5}$ mg C
" finale " "	:	$1008 \cdot 10^{-5}$ mg C

On observe des pics successifs et inégaux en hauteur et en durée. En effet, les caractéristiques géométriques d'un pic reflètent les différents potentiels d'accumulation des cohortes dans les divers stades de développement. On ne peut donc déduire la mortalité à partir des seules différences de hauteur de pics successifs, ni le temps de développement d'un stade à partir du seul écart entre deux sommets de pics (ex: Cushing (1964), Parsons et al. (1969), Daro (1974)).

En effet, en ce qui concerne ce dernier point, seuls les temps qui séparent les apparitions de la 1ère cohorte dans chaque stade sont exploitables. Dans notre simulation, ils sont :

13 jours pour le temps de développement de nauplius à copépodite.

36 jours pour le temps de développement de copépodite à adulte.

Par contre, les écarts entre pics sont :

25 jours entre nauplii et copépodites (surestimation)

20 jours entre copépodites et adultes (sous-estimation)

(remarque : cette simulation ayant surtout une valeur de démonstration, les temps de génération mentionnés ici ne doivent pas être pris à la lettre, d'autant plus qu'on a volontairement simplifié les équations de croissance).

Nous avons fortement perfectionné ce modèle en vue de son insertion dans la simulation globale du § III.F. La subroutine ad hoc y est commentée et plusieurs cas sont analysés. Les améliorations concernent :

- 1) la régulation de la ration alimentaire par le phyto-plancton, avec la ration maximale étant une fonction du poids individuel selon une relation allométrique.
- 2) la régulation de la respiration (relation d'Ikeda, voir § II.D.).

- 3) l'introduction de pertes en cours de développement (excrétion, mortalité).

- 4) l'extension du cycle à 2 générations successives.

- 5) la simulation simultanée par la même routine des cycles de développement de Eurytemora et de Acartia.

D'autre part, Bossicart (comm. pers.) a récemment développé un modèle multi-cohortes du développement des copépodes dominants (Eurytemora longicornis) en Baie Sud de la Mer du Nord. Ce modèle diffère fortement de celui qui est décrit plus haut par son caractère analytique (faisant gagner en finesse mathématique ce que l'on perd en réalisme écologique). Un aspect intéressant de ce modèle concerne le flux d'éclosion qui n'est plus forcé dans le système. On distingue

- 1) un processus de ponte : la moitié des adultes (=les femelles) pondent chacun (y) oeufs quand ils arrivent en fin de développement

2) une phase d'hivernage et mortalité : ces oeufs subissent une mortalité dont le taux est constant :

$$- \frac{dy}{dt} = m y \quad \text{où } m = \text{taux de mortalité}$$

$y = \text{nombre d'oeufs subsistant}$
dans la vase.

3) une phase d'éclosion : à dater d'un seuil (15 avril), on a :

$$- \frac{dy}{dt} = (m + h)y$$

où $h = \text{taux d'éclosion, variable avec le temps selon une loi linéaire: } h = at \quad (a = \text{constante})$

Bossicart démontre que le flux d'éclosion vaut :

$$E_t = at \left(y_0 \cdot e^{-\left(\frac{at^2}{2} + mt\right)} \right)$$

1.2. Le méroplancton

Comme pour l'éclosion des copépodes, on est réduit à écrire des équations qui forcent l'apparition des polydore, des crépidules, des larves de lamellibranches, etc... dans le système. Dans les deux cas, le problème du stimulus de l'éclosion reste à éclaircir. Chez les organismes méroplanctoniques, les dates d'apparition des larves varient d'une année à l'autre. Plusieurs générations successives peuvent même se présenter dans la même saison, sans qu'on en connaisse les raisons (lumière, température ou combinaison particulière de ces deux facteurs ? oxygénation ? phéromones ? etc...)

Les équations utilisées dans le modèle global du § III.F. sont des fonctions périodiques simples telles que les nombres maximaux d'individus atteignent $80000/m^3$ pour Polydora et $40000/m^3$ pour Crepidula, avec une période de 45 jours. Le début du cycle est déterminé au jour 90 pour Polydora et au jour 150 pour Crepidula. Ainsi les deux populations fluctuent en alternance.

2. REGULATION DES FLUX DU ZOOPLANCTON A COPEPODES

2.1. L'ingestion

On sait que le taux d'ingestion varie selon :

- 1) l'abondance du substrat nutritif utilisable
- 2) la nature et le stade de développement de l'organisme zooplanctonique
- 3) une périodicité nycthémérale éventuellement liée à des phénomènes migratoires.

2.1.1. Effet de abondance et nature du substrat nutritif

L'analogie avec la relation non-linéaire phytoplancton-nutriment n'a été faite qu'assez récemment. En effet, jusqu'il y a peu, on utilisait encore la formulation de Riley (1936) qui implique une ration alimentaire proportionnelle à la quantité de substrat disponible :

$$\frac{dP}{dt} = -g ZP$$

où g = taux de filtration

Z = concentration du zooplacnton

P = concentration du phytoplancton

(ex : Lassen & Nielsen (1972); Hendricks (1972)). Cette relation est perfectionnée par Walsh & Dugdale (1972) qui introduisent un seuil P_1 en-dessous duquel il n'y a pas grazing :

$$\frac{dP}{dt} = -g Z(P - P_1)$$

Il revient à Steele (1972) d'avoir introduit l'hyperbole de Michaëlis-Menten dans un modèle de zooplacnton :

$$\frac{dP}{dt} = \frac{C(P - P_1)}{D + P}$$

où C = taux de grazing maximal

P = concentration du phytoplancton
 P_1 = concentration seuil du phytoplancton
 D = constante de demi-saturation

Enfin, signalons le modèle asymptotique conçu par Ivlev (1955) et corroboré par de nombreuses observations (ex : Corner et al., 1972). Ce modèle a été modifié par Parsons et al. (1972) et utilisé par de nombreux modélisateurs (ex : O'Brien et Wroblewski, 1972) depuis :

$$I = E_Z (1 - e^{-d_p (P - P_1)})$$

où I = taux d'ingestion

d_p = constante qui définit la forme de la courbe

avec $\frac{1}{d_p}$ = la concentration de P telle que

$$I = \frac{2}{3} E_Z \text{ (quand } P_1 = 0)$$

C'est cette formule que nous employons dans notre modèle global (§ III.F.). Une variation nycthémérale du grazing est considérée en option, moyennant une adaptation de d_p (Mac Allister, 1970).

Le modèle Ivlev-Parsons a engendré toute une littérature où il est évalué ou comparé à d'autres modèles (Mc Allister (1970); Powers (1974); Dubois & Mayzand (1975); etc...).

On assiste cependant à l'heure actuelle au développement rapide d'une nouvelle génération de modèles qui cernent le problème de beaucoup plus près en le décomposant : il est tenu compte des possibilités réelles de filtration des organismes (dépendant des distances intersétulaires de l'appareil filtrant) et de la distribution des tailles de particules dans le milieu (ex : Poulet (1973); Nival & Nival (1976); Boyd (1976); Lehman (1976); Lam & Frost (1976).

2.1.2. Influence de la taille des copépodes

Les rations alimentaires maximales moyennes par stade de dévelop-

pement utilisées dans le modèle du § III.C.1.1. correspondent pour

un nauplius	: 0.060 mg C/mg C	= 144 % du poids/jour
copépodite	: 0.048 mg C/mg C	= 115 % du poids/jour
adulte	: 0.020 mg C/mg C	= 48 % du poids/jour

Ces valeurs se distribuent sur une courbe que nous pouvons formuler de la manière suivante :

$$\ln(\% j^{-1}) = -0.31 \ln\left(\frac{\text{poids en mg}}{10^{-5}}\right) + 6.1$$

On substitue ainsi une solution continue à la solution discrète. C'est la solution qui a été adoptée dans la deuxième version de notre modèle (§ III.F.).

2.2. La respiration, l'excrétion et la mortalité

Nous n'avons pas abordé ces aspects de manière approfondie : en ce qui concerne la respiration, une relation à la taille a été prévue dans le modèle du § III.F. :

$$R' = -0.309 W + 0.015 \text{ (voir § II.D.3.2.)}$$

adaptée de Ikeda (1970).

Il n'a pas été prévu de relation à la température bien que ce mécanisme soit vraisemblable. En effet, il est inutile de compliquer cette relation sur laquelle plane déjà un doute sérieux (la respiration n'est-elle pas plutôt directement dépendante de la ration alimentaire ? Dans le cas d'une saturation alimentaire (cas pratiquement réalisé en permanence au Bassin), la ration ne dépend que de la taille des organismes et dès lors; la respiration qui dépend aussi de la taille lui est proportionnelle).

En ce qui concerne l'excrétion, nous ne prévoyons pas de régulation à ce stade-ci du modèle. Le coefficient 0.2 (20 % de l'ingestion en C) a été adapté pour l'excrétion en carbone et 0.06 (6 % de

l'ingestion en C) pour l'excrétion d'azote inorganique (voir § II. D.4.)).

La mortalité survient normalement en fin de développement de cohorte (seuil donné par le rapport biomasse cohorte/nombre individus = $1008 \cdot 10^{-5}$ mg C) mais aussi en cours de développement (taux ajustable : $\approx 5 \% j^{-1}$) dans la deuxième version du modèle. On a, en outre, prévu la possibilité de moduler ce taux en réponse à un stress (remplissage partiel du Bassin, par ex.). Cependant, en raison de notre ignorance des vrais facteurs de mortalité (dont la prédation), le taux adopté conserve un caractère essentiellement statistique.

3. FLUX AU NIVEAU DES COMPARTIMENTS MEROPLANKTONIQUES

Le développement de ces compartiments est entièrement paramétrisé. Le flux d'ingestion qui est adopté est basé sur les mesures de Daro (1974) (voir aussi tableau 23).

III D. Régulations au niveau du compartiment bactéries pélagiques

Le recyclage des nutriments est traité de manière fort variable dans les différents modèles existants : on retrouve jusqu'à récemment, la conception :

$$\text{nutriments} \rightarrow \text{phytoplancton} \left\{ \begin{array}{l} \rightarrow \text{zooplancton} \rightarrow \text{détritus et excrétion} \\ \rightarrow \text{sédimentation} \end{array} \right.$$

conforme au paradigme classique et qui retarde (ex : Lassen & Nielsen, 1973; Steele, 1974) par rapport aux découvertes sur le cycle rapide de la matière organique en phase pélagique.

Un certain progrès s'ébauche chez des chercheurs qui admettent un terme de perte par excrétion ou autolyse chez le phytoplancton (ex : proportion constante de la population chez O'Brien & Wroblewski, (1976) ou régulation par des facteurs de milieu dans le modèle CYCLE 7 (§ III.B.1.4.1.2.), bien que la transformation en composés inorganiques soit implicite.

Il est beaucoup plus rare de voir formuler une équation explicite pour un ou plusieurs compartiments de matières organiques et pour les activités hétérotrophes qui leur sont associées : citons Patten & al. (1975) qui ont proposé un modèle extrêmement complet avec plusieurs compartiments détritiques.

Le grand problème consiste à trouver une fonctionnelle pour T dans :

$$\frac{d(MO)}{dt} = - \frac{1}{T} (MO)$$

où (MO) = concentration en matière organique (dissoute ou particulaire) dans l'eau

T = temps de turn-over

Il y a évidemment autant d'équations qu'il y a de groupes globalisables de substances organiques. Ces équations sont de surcroît fortement interdépendantes en raison de phénomènes de compétition pour les substrats, beaucoup plus importants que chez les autotrophes (ex : Vaccaro & Jannasch, 1967). On a déjà vu au § III.F.3.1. qu'il fallait prévoir au minimum deux ordres de grandeur pour la fraction dissoute (très labile, avec temps de turn-over < 1 heure; et moyennement labile, avec temps de turn-over de l'ordre de la journée ou plus).

Plusieurs recherches sont actuellement en cours dans le cadre d'un programme de recherches sur le recyclage de la matière organique en Mer du Nord. La dégradation de la matière organique est particulièrement étudiée par Billen (détection de substrats possibles (ex : glycollate) dans le milieu et mesure de leur temps de turn-over avec marquage radioactif) et Joiris (cinétiques de consommation d'oxygène, mesures de temps de turn-over avec substrats marqués (hydrolysats algaux)).

On pense que les cinétiques d'uptake hétérotrophique obéissent à la loi de Michaëlis-Menten (cf. expériences de Parsons & Strickland (1962) avec glucose et acétate marqués, en milieu naturel) ainsi qu'aux autres contraintes (ex : température), de la même manière qu'on a tenté de l'établir pour le phytoplancton au § III.B.1. Wright & Hobbie (1965) travaillant sur bactéries lacustres, ont établi que pour des concentrations faibles de substrat on trouvait :

$K_5 = 5 \text{ mg/m}^3$ (acétate) et 7 mg/m^3 (glucose). Les phénomènes de compétition évoqués plus haut peuvent évidemment obscurcir considérablement le problème.

En ce qui concerne le Bassin de Chasse, le bilan de la fig. 49 (§ II.H.2.1.2.3.) peut peut-être servir à apporter certaines informations utiles en dépit du fait que le nombre et la fréquence des observations aient été trop faibles.

Considérant, d'une part, que la respiration bactérienne (mesurée sur base de la vitesse initiale de consommation d' O_2) se rapporte essentiellement à la fraction très labile de la matière organique dissoute (excrétion algale surtout) et d'autre part, un état stationnaire de la biomasse phytoplanctonique (à l'échelle de quelques jours), on peut défendre que :

- 1°) le flux net négatif implique une consommation supplémentaire sur un autre pool que celui qui est alimenté dans la journée par la fraction très labile (excrétion, autolyse) de la production primaire nette (à moins d'une sous-estimation importante de cette contribution, ce qui n'est pas exclu).
- 2°) le flux net positif correspond à la production d'autre chose (détritiques et fractions solubles peu labiles) que ce qui est facilement consommé.

De toute manière, nous avons une alternance de situations où la fraction labile représente tantôt une proportion faible de la production nette (phases de croissance phytoplanctonique) et tantôt une proportion importante (phases de décroissance phytoplanctonique).

Dans l'hypothèse où les alternances de flux net se rapporteraient à une fraction moins labile de la matière organique, on peut rechercher des correspondances avec les alternances du flux dérivé de la BOD_5 dont on estime qu'il correspond largement à une fraction moyennement labile et "dissoute" (c'est-à-dire qui passe largement les pores d'un filtre de 0.45μ (Joiris, commun.pers.)).

Nous basant sur les chiffres de 1974, déterminés par Joiris (voir § II.F.), on calcule pour cette fraction des taux de dégradation compris entre 0.05 et 1 j^{-1} (temps de turn-over entre 1 et 20 jours) pour une plage de concentrations généralement comprises entre 500 et

2000 mg C/m³ (après conversion : $1 \mu\text{M O}_2$ de BOD₅ = 10 mg C/m³). Etant donné que ces valeurs sont basées sur des vitesses de respiration au temps zéro (tangentes à la partie initiale de la cinétique de consommation), la fraction très labile prend sans doute trop d'importance dans leur pondération. On peut donc s'attendre à ce qu'ils sous-estiment les temps de turn-over de la matière oxydée dans une expérience de BOD₅.

Cette matière peut s'accumuler (et donc se doser plus facilement) au gré des fluctuations de production (1), au contraire de la matière très labile pour laquelle s'établit un état stationnaire situé à un niveau de concentration faible (cf. Banoub & Williams, 1973).

On remarque au Bassin de Chasse, que le flux de matière mesurée par BOD₅ intéresse une quantité variant généralement entre 5 et 100 % du flux net. Les contributions les plus faibles (5 à 10 %) s'observant pour les alternances positives du flux net : à côté d'une production nette de BOD, il y a donc production de matière moins labile. Les contributions les plus importantes (10 à 100 %) s'observent pour les alternances négatives du flux net : il n'y a pas production de matière nouvelle mais dégradation du stock de matière mesurable par BOD₅.

Il est remarquable que, selon la phase de croissance phytoplanktonique - évolution nette positive ou négative - on aurait des produits de mortalité différents :

évolution nette positive : faible fraction labile mais production de BOD.

(1) On connaît, par la littérature, Riley & Chester (1971); Strickland (1965), des valeurs de DOC pour les milieux océaniques (500 mg C/m³), côtiers (1000 mg C/m³) et littoraux (jusqu'à 20000 mg C/m³). Dans le port d'Ostende, Persoons & De Pauw (1968) avaient mesuré des concentrations de ce dernier ordre de grandeur. Sauf en zone estuarienne ou littorale, où elle est peut-être équivalente, la fraction particulaire (POC) représente sensiblement un dixième de la valeur de la DOC. D'autre part, la fraction mesurée par BOD ne concernait qu'une faible fraction (~ 10 % ?) de cette DOC.

évolution nette négative : forte fraction labile et peu ou pas de production de BOD.

Il est généralement admis que la physiologie des organismes phytoplanctoniques diffère normalement selon la phase de croissance. Ces observations ne sont donc pas contradictoire, a priori.

Vers un modèle de production-consommation de la matière organique

Dans une première étape, nous serons donc amenés à tenter une modélisation du processus de production et de dégradation de la matière organique (supposée être à concentration saturante), à deux échelles de temps :

- 1°) dégradation instantanée de la fraction la plus labile, avec conversion en matière bactérienne (30 % d'efficacité) et donc excrétion de 70 % sous forme inorganique (N-NH_4^+ calculé selon $\text{C/N} = 5$). Il n'y a, en effet, pas d'équation d'évolution pour ce pool, puisque l'échelle de temps du phénomène correspond au pas de calcul dans la simulation numérique.
- 2°) établissement d'une équation d'évolution pour la fraction moyennement labile, consommée dans la BOD_5 .

En phase de décroissance du phytoplancton, c'est-à-dire, quand

$$(k - r)B < (e + m)B$$

où k = taux de production brute

r = taux de respiration

e = taux d'excrétion

m = taux de mortalité

B = biomasse phytoplanctonique

les produits d'excrétion et de mortalité sont plus labiles et sont donc instantanément convertis.

En phase de croissance du phytoplancton, c'est-à-dire quand :

$$(k - r)B > (e + m)B$$

il y a partition entre les composés labiles et les autres. Les produits d'excrétion étant supposés être toujours très labiles, il s'ensuit que c'est une fraction de la mortalité qui alimente un pool de matière moyennement labile :

$\alpha m B$ = flux de matière peu labile

$(1 - \alpha)m B$ = flux de matière labile directement dégradée

On peut tenter d'écrire une équation d'évolution (voir modèle du § III.F.) pour le pool de matière moyennement labile. On a vu que celui-ci fluctue dans une plage de 500 à 2000 mg C/m³. Cette fluctuation se fait en fonction :

a) des apports : 1°) en phase de croissance phytoplanctonique

2°) lors d'entrées d'eau du port d'Ostende (rappel :
DOC ~ 20000 mg C/m³ et BOD ~ 10 % de DOC)

b) de la consommation : (rappel : les temps de turn-over sont compris entre 1 et 20 jours, ou plus).

A une échelle intermédiaire, nous avons écrit un modèle plus simple ayant surtout une valeur démonstrative : supposant une contribution journalière de 10 % de la production primaire à un pool de matière moyennement labile, et une variation saisonnière de cette production (une fonction sinusoïdale forcée dans le modèle), on peut simuler l'évolution du stock de matière organique pour des temps de turn-over variables (fig. 118) :

$$\frac{d(MO)}{dt} = \alpha \frac{dB}{dt} - \frac{1}{T} (MO)$$

où (MO) = concentration de l'eau en matière organique

$\frac{dB}{dt}$ = production nette du phytoplancton

α = fraction contribué par la production primaire
(= 0,1)

T = temps de turn-over (j⁻¹) de la matière organique

On voit que, plus le temps de turn-over est long, plus la matière organique s'accumule facilement, avec un déphasage de plus en plus prononcé par rapport à la production primaire. L'ordre de grandeur du stock accumulé et le déphasage sont compatibles avec les valeurs observées dans la nature.

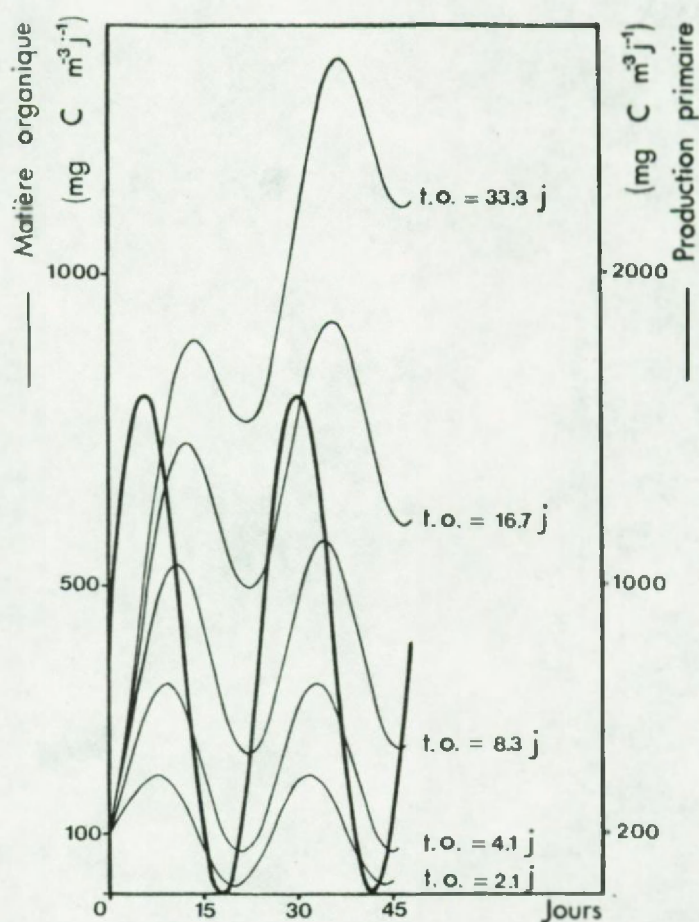


Fig.118. Modèle simple de succession de populations phytoplanctoniques (paramétrisé) et d'évolution de la concentration en matière organique dissoute dans l'eau, étant donné la production de matière labile (une fraction constante de la production primaire) et divers taux de dégradation (exprimés par le temps de turn-over).

III.E. Régulations au niveau du compartiment bactéries benthiques

On a vu au chapitre II que le sédiment et le phytoplancton constituent l'axe majeur des échanges de matière dans le système Spuikom. En ce qui concerne le métabolisme de l'azote, Billen(1976) a développé un modèle du processus de nitrification-dénitrification qui rend bien compte des profils de NO_3^- observés dans l'eau interstitielle du sédiment, tant de la zone vaseuse que de la zone sableuse, et du flux de NO_3^- au travers de l'interface sédiment-eau.

Dans ce modèle, la variable de commande principale C_0 (concentration de NO_3^- à l'interface = ϕC)(1) est forcée selon un modèle de variation annuelle simulant bien l'évolution de la concentration C dans l'eau (voir fig. 40).

Dans notre modèle global, C devient une variable dépendante du jeu d'interaction sédiment-phytoplancton :

(1) ϕ = coefficient de porosité : 0.6 en zone vaseuse et 0.5 en zone sableuse

$$\frac{dC}{dt} = \text{régénération} - \text{assimilation}$$

$$= f(C_0) - f(C) \times B$$

Par contre, il n'y a malheureusement pas de modèle disponible actuellement pour l'ammoniaque, de sorte que la régénération de NH_4^+ devient une variable forcée dans notre modèle.

Le modèle de nitrification-dénitrification

Le processus de dénitrification est rendu par une réaction du 1er ordre :

$$r = k_d C$$

où r = taux de dénitrification

k_d = constante de 1er ordre, de dénitrification

C = concentration en NO_3^-

r obéit à une loi de type hyperbolique qu'on a simplifié (pour faciliter l'analyse mathématique) en :

$$r = \frac{V_{\max}}{2 \text{ Km}} \cdot \left[\text{NO}_3^- \right], \text{ valable pour } \left[\text{NO}_3^- \right] \leq 2 \text{ Km}$$

$$r = V_{\max} \quad " \quad " \quad " \quad \geq 2 \text{ Km}$$

V_{\max} est fonction de la température. De sorte que Billen a établi que k_d (sec^{-1}) vaut $3.2 \cdot 10^{-4} \cdot 10^{T/27.6}$ pour la zone vaseuse et vaut $0.3 \cdot 10^{-4} \cdot 10^{T/27.6}$ pour la zone sableuse (T en $^{\circ}\text{C}$).

Le processus de nitrification est rendu par :

$$\text{Nitrif.} = k_n \cdot Z_n$$

où k_n = taux de nitrification, fonction de la température

Z_n = épaisseur de la couche où se fait la nitrification et également fonction de la température.

Les valeurs de k_n et Z_n sont pour la zone vaseuse:

$2.5 \cdot 10^{-6} \cdot 10^{T/25} \mu\text{M}/\text{cm}^3 \text{ sec}$ et $9.5 \cdot 10^{-T/9} \text{ cm}$ et pour la zone sableuse :

$1.3 \cdot 10^{-6} \cdot 10^{T/14} \mu\text{M}/\text{cm}^3 \text{ sec}$ et $10 \cdot 10^{-T/20} \text{ cm}$

Etant donné qu'il existe une nitrification en surface et une dénitrification sous-jacente, tant dans la zone vaseuse que dans la zone sableuse (mais avec des intensités très différentes), un même modèle à deux couches a pu être écrit pour les deux zones.

Selon Berner (1971, 1974), le comportement d'une espèce C dissoute dans l'eau interstitielle peut être décrit par une équation diagénétique :

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial Z^2} - \omega \frac{\partial C}{\partial Z} + r_Z = 0 \text{ à l'état stationnaire}$$

où C = concentration

D = coefficient de diffusion

t = temps

Z = profondeur

ω = taux de sédimentation

r_Z = taux net de production ou consommation par des processus biologiques ou autres.

qui dans le cas du modèle décrit ici devient :

$$\frac{\partial C}{\partial t} = D \frac{\partial^2 C}{\partial Z^2} - \omega \frac{\partial C}{\partial Z} + \epsilon k_n - (1 - \epsilon) k_d C = 0$$

ϵ permet le passage d'une couche à l'autre dans le traitement mathématique : $\epsilon = 1$ pour $Z < Z_n$ (nitrification)
 $= 0$ pour $Z > Z_n$ (dénitrification)

Billen a montré que ω est très petit en regard des termes de nitrification et dénitrification, de sorte que, en négligeant le terme où ω apparaît, il aboutit aux solutions suivantes :

1°) pour $Z \leq Z_n$

$$C = -\frac{k_n}{2D} Z^2 + \frac{\frac{k_n}{D} \left(\frac{Z_n^2}{2} + \sqrt{\frac{D}{k_d}} Z_n \right) - C_0}{Z_n + \sqrt{\frac{D}{k_d}}} Z + C_0$$

2°) pour $Z > Z_n$

$$C = C_{(Z=Z_n)} \cdot e^{-\sqrt{\frac{k_d}{D}} (Z-Z_n)}$$

c'est-à-dire l'équation d'un modèle de dénitrification simple (profil exponentiel décroissant)

Le gradient à l'interface se déduit de ces équations et le flux diffusant peut être calculé par application de la loi de Fick :

$$F = -D \left[\frac{\frac{k_n}{D} \left(\frac{Z_n^2}{2} + \sqrt{\frac{D}{k_n}} Z_n \right) - C_0}{Z_n + \sqrt{\frac{D}{k_d}}} \right]$$

D prend les valeurs suivantes :

zone vaseuse : $10^{-4} \text{ cm}^2/\text{sec}$

zone sableuse : $2 \cdot 10^{-4} \text{ cm}^2/\text{sec}$

On remarque que ces valeurs sont plus élevées que celles prévues pour la diffusion moléculaire ! En effet, des microturbulences et une bioturbation accélèrent l'échange avec la colonne d'eau.

Comme d'une part, il a été démontré que les profils dans le sédiment atteignent rapidement l'état stationnaire (1) et que d'autre

(1) le traitement mathématique simulant les situations transientes se succédant après un bond important de concentration à l'interface a été également réalisé par Vanderborcht et Billen (1975). Les variations nyctémérales d'assimilation par le phytoplancton ne sont guère susceptibles de produire des bonds de concentration assez importants pour engendrer des situations transientes telles que le flux à travers l'interface serait modifié de façon importante.

part, la fluctuation de la variable de commande est progressive, la variation saisonnière des profils peut être représentée par une suite d'états stationnaires correspondant aux valeurs instantanées de la variable de commande.

Problème de l'ammonification

A la suite des difficultés particulières que suscite l'existence d'une évaison d' NH_4^+ vers une nappe souterraine, les premières équations diagénétiques (Jo Podamo 1974) sont abandonnées. Billen utilise provisoirement le bilan d'utilisation d'oxydants comme mesure de la dégradation de matière organique (voir § II.G.2.1.).

C'est ce flux que nous faisons varier selon une loi saisonnière de liaison à la température, avec un $Q_{10} = 2.5$ (fig.36), (vraisemblable pour le sédiment, Billen, communication personnelle), ce qui correspond à l'équation :

$$\text{flux d'NH}_4^+ \text{ (mg N/m}^2 \text{ jour)} = e^{0.09 T + 4.1}$$

avec $T = ^\circ\text{C}$

pour le flux n'allant pas vers la nappe phréatique.

III F. Vers un modèle global d'écosystème

Avec le matériel décrit dans les chapitres précédents - en partie données de base et en partie possibilités - il nous paraît utile de tenter une première synthèse sous la forme d'un modèle global d'écosystème. Il s'agit d'un exercice de mise en forme cohérente de l'ensemble de nos hypothèses, dont le moindre mérite n'est pas de faire apparaître clairement les problèmes qui se posent dans le cadre que l'on s'est fixé. Ceci se vérifie notamment au niveau de la conception. La discussion qui suivra ce chapitre devra aussi faire le bilan des problèmes révélés par le fonctionnement du modèle.

1. DESCRIPTION GENERALE (fig. 119)

Le modèle que nous proposons est un modèle de circulation de carbone et d'azote. Il comporte dans son état de développement actuel : A) Trois compartiments végétaux avec :

- a) une équation d'évolution pour le phytoplancton
- b) une équation d'évolution pour le quota cellulaire d'azote du phytoplancton
- c) des translocations paramétrisées pour les ulves

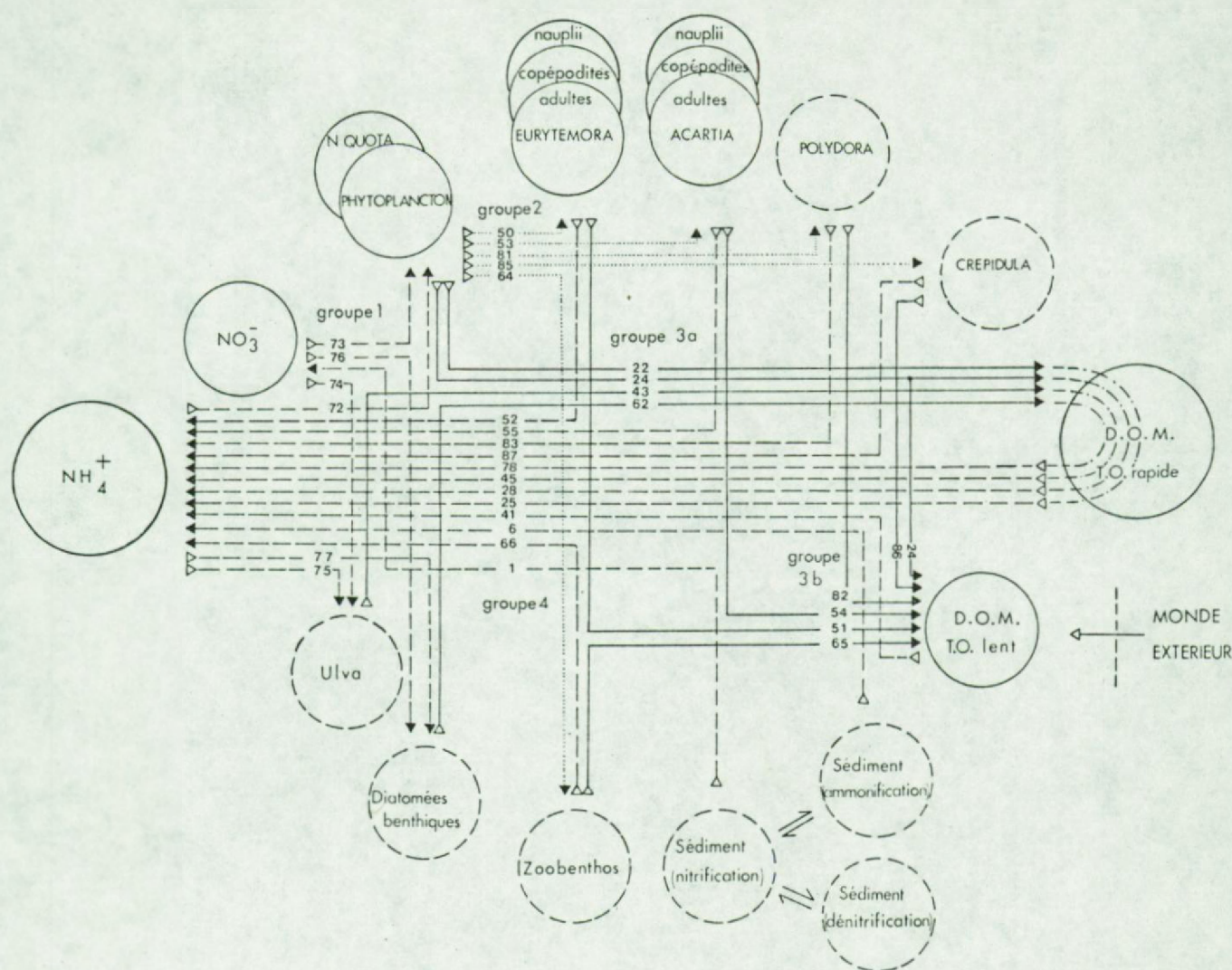


Fig.119.

Représentation schématique du modèle global d'écosystème ECOPHY avec les variables d'état (trait plein) et les compartiments paramétrisés. Les translocations (identifiées par le n° de coefficient qu'elles portent dans le programme) peuvent se rassembler en 4 groupes fonctionnels (voir texte).

- d) des translocations paramétrisées pour le compartiment diatomées benthiques

B) Cinq compartiments animaux avec :

- a) une équation d'évolution/cohorte pour les nauplii d'Eurytemora
 b) " " " " " " copépodites "
 c) " " " " " " adultes "
 d) " " " " " " nauplii d'Acartia
 e) " " " " " " copépodites "
 f) " " " " " " adultes "
 g) des translocations paramétrisées pour Polydora
 h) " " " " " Crepidula
 i) " " " " " le zoobenthos herbivore

C) Trois compartiments se rapportant à la dégradation de la matière organique avec :

- a) une minéralisation immédiate pour la matière organique très labile (dans l'eau)
 b) une équation d'évolution pour la matière organique à turn-over plus lent (dans l'eau)
 c) des processus d'ammonification, nitrification et dénitrification dans le sédiment, et les phénomènes d'échange par diffusion qui forment un sous-modèle semi-paramétrisé(modèle Billen).

D) Deux compartiments "nutriments" avec :

- a) une équation d'évolution pour le NO_3^- dissous
 b) une équation d'évolution pour le NH_4^+ dissous

On remarque ici que la matière organique particulaire (POM) ne figure pas explicitement dans ce schéma. Cependant, on verra dans la discussion des routines zooplanctoniques et zoobenthiques, qu'elle entre effectivement en ligne de compte dans le calcul de l'ingestion, compte tenu d'un rapport C particulaire /C phyto paramétrisable. Néanmoins, le cycle reste ouvert puisque le sous-modèle de régénération des nutriments dans le sédiment ne tient pas compte de l'effet d'accumulation de la POM à l'échelle de temps qui nous intéresse ici.

La fig.119 reprend les principaux flux (avec leurs codes dans le programme) qui participent aux équations de conservation qui décrivent le système.

On distingue 4 groupes de flux :

- 1) flux de consommation de nutriments dissous par les compartiments végétaux
- 2) flux de consommation du phytoplancton et de la POM (implicite) par les compartiments animaux
- 3) flux d'excrétion de DOM par les compartiments végétaux qui produisent de la D.O.C. à turn-over rapide, et par les compartiments animaux (+ mortalité phytoplanctonique) qui produisent de la D.O.M. à turn-over plus lent
- 4) flux de minéralisation avec (a) un nombre important de translocations d'azote ammoniacal, des différents compartiments hétérotrophes vers le pool de NH_4^+ dissous
(b) une translocation d'azote nitrique du sédiment vers le pool de NO_3^- dissous dans l'eau.

Le programme de calcul ECOPHY a été écrit en langage BASIC. La structure générale de ce programme est schématisée en fig.120.

On y voit qu'après une importante étape de définition de constantes et d'initialisations, se fait une répartition entre différentes sous-routines, c'est-à-dire des sous-modèles qui calculent les différents flux en fonction des régulations imposées par les différents éléments du système ou bien selon des évolutions temporelles paramétrisées. On remarque que les phénomènes les plus lents (au niveau du zooplancton et du benthos) sont traités avec des pas de 1 jour tandis que les phénomènes les plus rapides (au niveau du phytoplancton et de la régénération par les bactéries) sont traités avec un pas de durée réduite, à déterminer de telle manière que le modèle ait une solution stable (quelques minutes à une heure).

Ensuite les équations totalisent les flux pour chaque variable d'état. On remarque que les équations pour les différents stades de

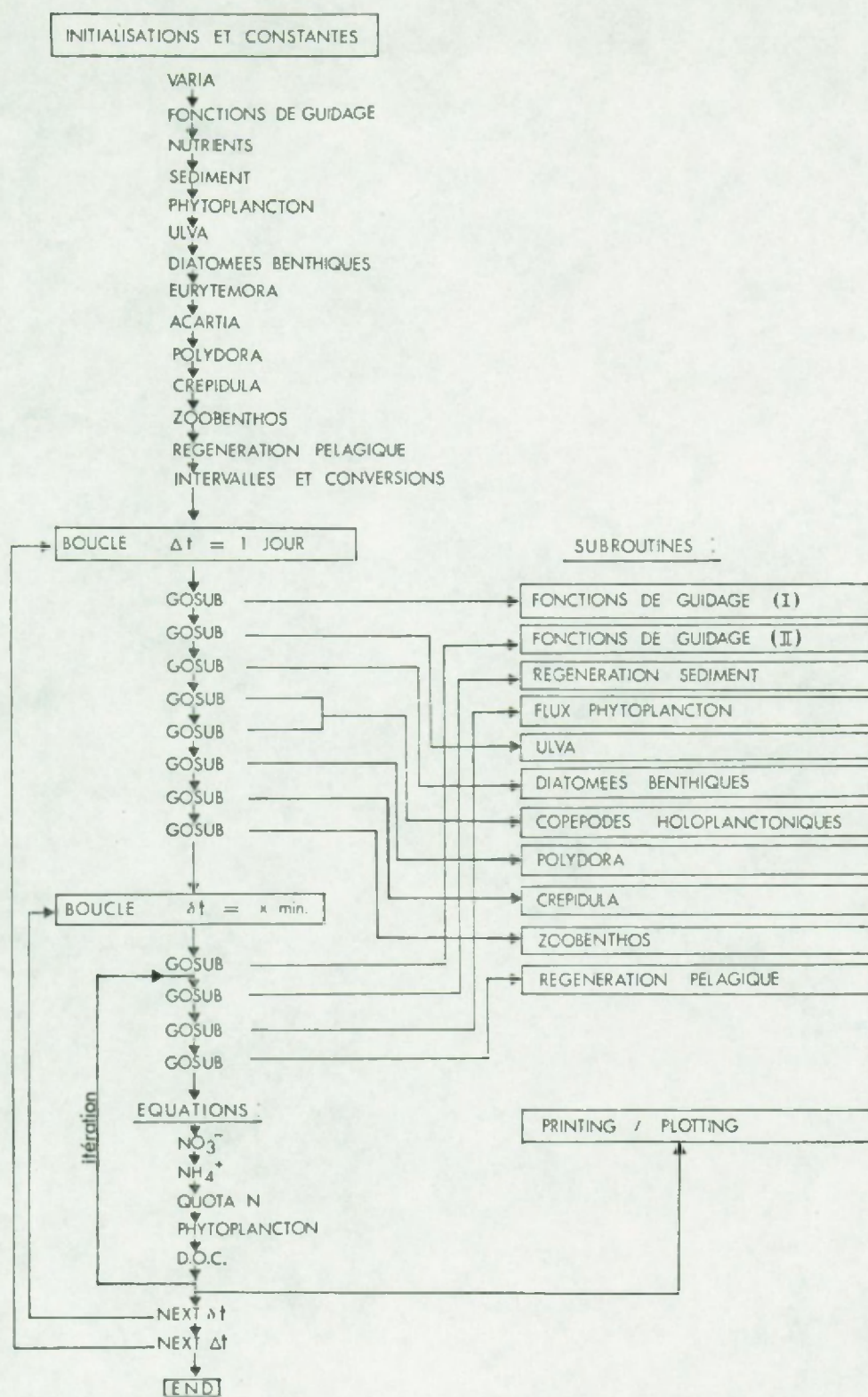


Fig.120. Ordinogramme simplifié du modèle ECOPHY.

développement des cohortes des deux espèces zooplanctoniques ne figurant pas à cette étape du programme. Elles existent cependant de manière implicite dans le processus d'analyse et de cumulation qui est programmé dans la subroutine "copépodes".

Enfin, le fait d'avoir substitué un problème discret au problème initial continu fait apparaître des écarts et des instabilités (fig. 121) dont il faut tenir compte dans le calcul d'intégration.

La méthode numérique utilisée est du type prédicteur-correcteur. Nous avons choisi la méthode de Heun (méthode d'Euler améliorée) qui comporte une seule itération :

$$\text{prédicteur : } \hat{y}_1 = y_0 + h y'_0$$

où y_0 = valeur de la fonction au temps 0

y'_0 = valeur de la dérivée

\hat{y}_1 = première prédiction de la valeur de la fonction au temps 1 (= résultat d'une linéarisation)

$h = \Delta t$

$$\text{correcteur : } y_1 = y_0 + \frac{h}{2} (y'_0 + \hat{y}'_1)$$

où y_1 = deuxième prédiction de la valeur de la fonction au temps 1

Quoique grossière, cette méthode est connue (Nielsen, 1973) pour avoir une bonne stabilité (fig.121). Pour nous, elle avait aussi l'avantage de la simplicité, c'est-à-dire, d'un coût d'utilisation admissible. L'ordinogramme de la fig.122 montre comment nous avons introduit l'itération dans le modèle.

2. ANALYSE DES SUBROUTINES

Quoique la formulation in extenso du programme ECOPHY figure en annexe à ce travail, il n'est pas inutile de commenter ici les différents sous-modèles utilisés.

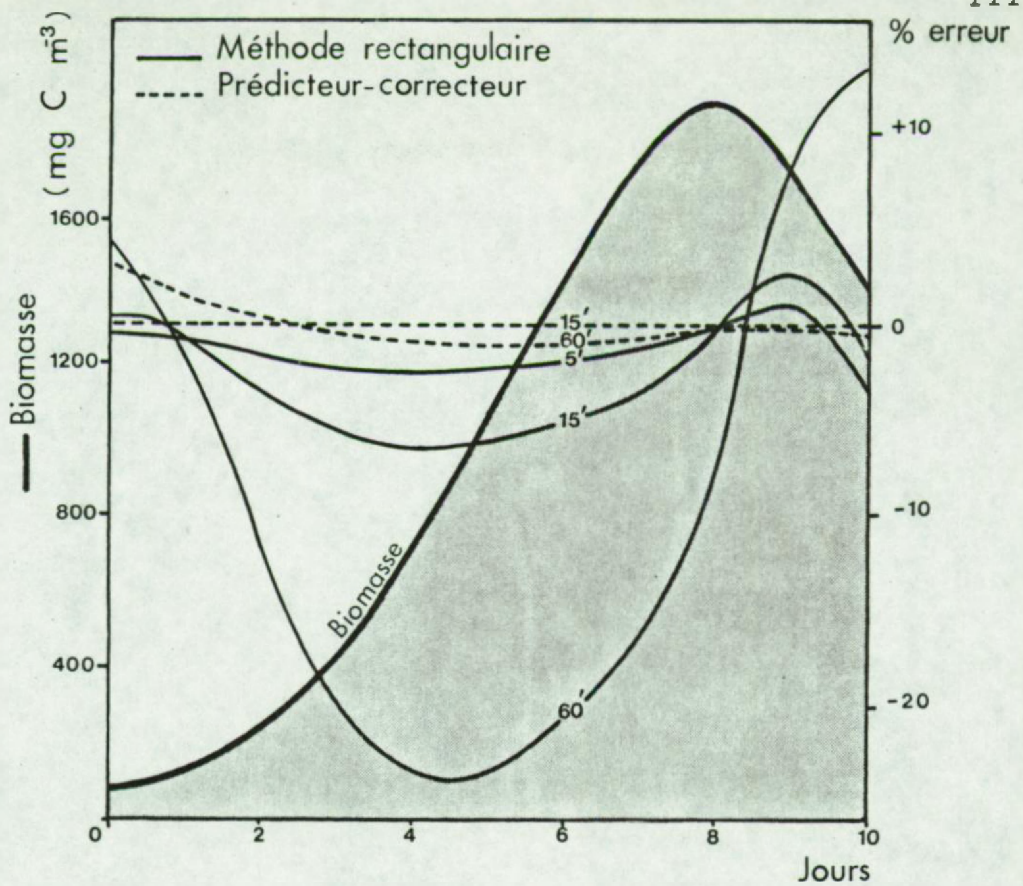


Fig.121. Simulation du bloom printanier de phytoplancton et stabilité de la solution numérique correspondante, pour deux méthodes et diverses durées de pas de calcul.

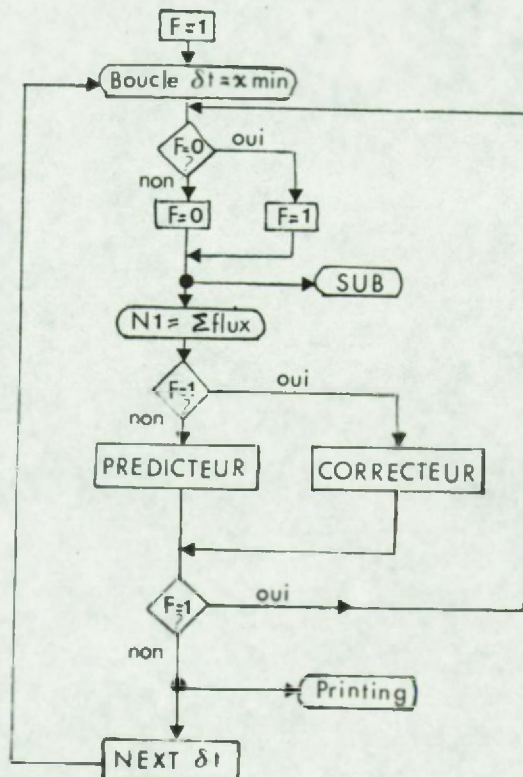


Fig.122. Ordinoigramme du processus d'itération choisi.

2.1. Fonctions de guidage (I) et (II)

Lumière incidente : on a repris les fonctions décrites au § III.B.1.1.

4.1. En option : des variations stochastiques qui simulent un climat réel (variations de $I_o \text{ max}$ entre 2 enveloppes extrêmes + variation diurne stochastique de I_o quand $I_o \text{ max}$ a une valeur ni très haute (probabilité de ciel tout à fait dégagé) ni très basse (probabilité de ciel tout à fait couvert)). Ces différentes options ont été testées (fig. 123, 124).

Transparence de l'eau et self-shading : le coefficient d'extinction verticale est fonction de la teneur en chlorophylle a, comme décrit au § III.B.1.1.4.2. En outre, si la condition d'un remplissage partiel du Bassin est réalisée, la valeur minimale (ordonnée à l'origine) qui représente la contribution de POM non chlorophyllienne à l'absorption de la lumière dans l'eau, est augmentée fortement.

Température de l'eau : on a repris les fonctions décrites au § III.B.1.2.4. (fig. 123).

Profondeur de l'eau : en option, la profondeur diminue d'autant plus vite que la température de l'eau est élevée. On a introduit la fonction empirique :

$$\text{fraction perdue (m/j)} = \frac{T^{\circ}\text{C} - 3}{1700} + 0.0025$$

telle que le rythme maximum de remplissages partiels soit de 1 à 2 par mois, en été.

Quand le seuil de 1.2m est atteint (perte = 30 cm), un remplissage partiel rétablit le niveau à 1.5m. Simultanément, de la DOM est introduite, la transparence de l'eau diminue et le taux de mortalité d'une série d'organismes est provisoirement augmenté.

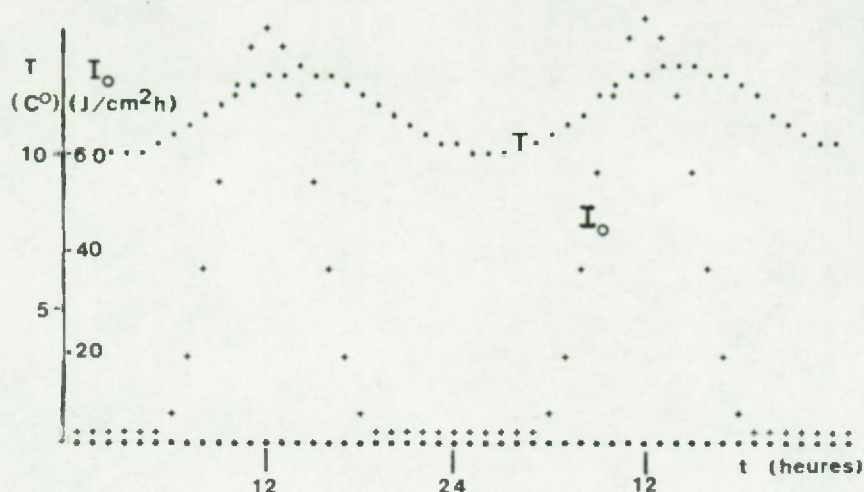


Fig.123. Test de la subroutine "fonctions de guidage". Variation nycthémérale de la température(T) et de l'intensité lumineuse(I_0), par pas de une heure.

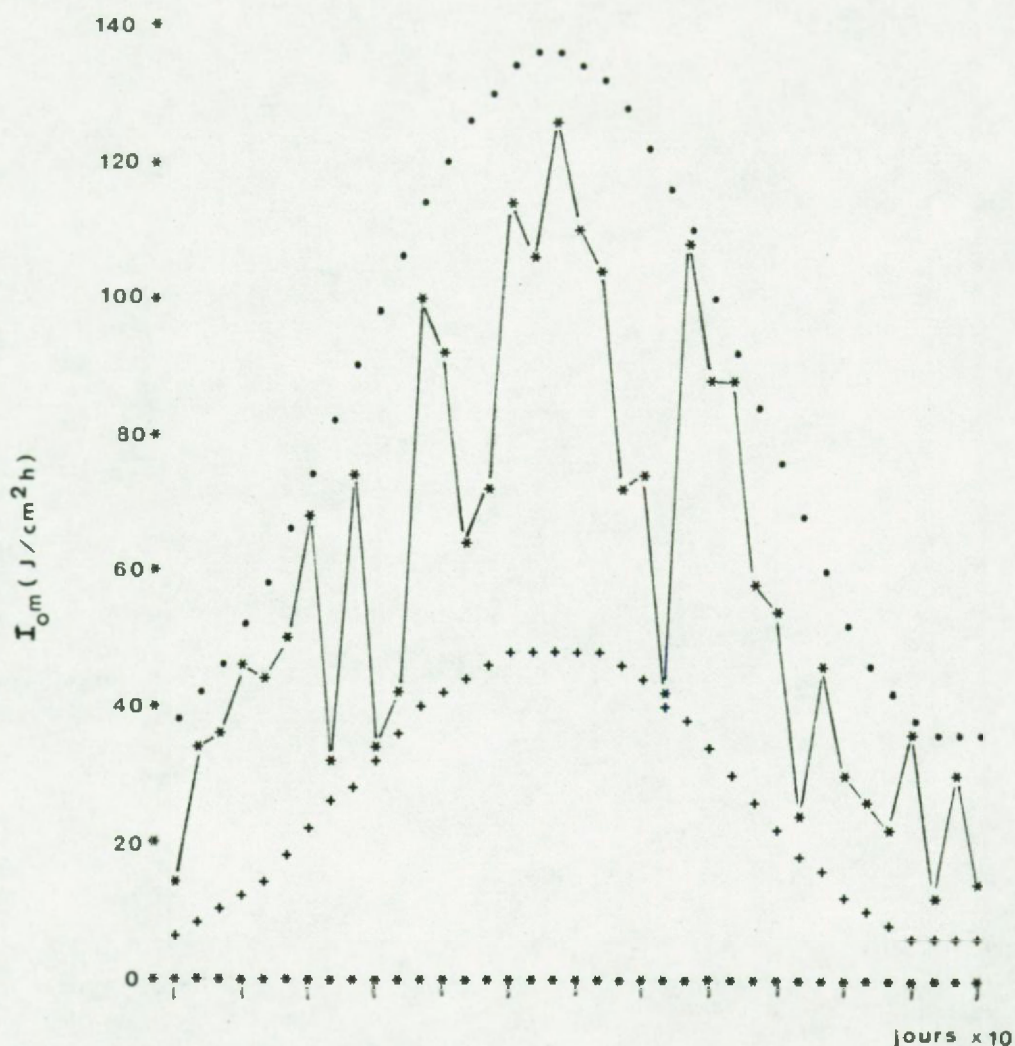


Fig.124. Test de la subroutine "fonctions de guidage". Variation saisonnière de I_{\max} (variation stochastique entre les limites inférieure et supérieure). Le pas de calcul est de 10 jours. A comparer avec la fig.75.

2.2. Régénération par le sédiment

On a utilisé les fonctions décrites au § III.E. La température agit à l'échelle saisonnière sur l'épaisseur de la couche où se fait la nitrification et à l'échelle nycthémerale sur tous les autres processus.

Les flux sont calculés séparément pour les zones vaseuse et sableuse. Ensuite, une pondération tenant compte des surfaces respectives des deux zones, permet d'établir un flux moyen.

La fig.125 donne les variations des différents phénomènes pour une variation forcée de la concentration de NO_3^- et un fonctionnement simultané des sousroutines "fonctions de guidage". On a établi à cette occasion que la nitrification que nous calculons en hiver est environ deux fois plus grande que celle calculée par Billen, en raison d'une disparité des modèles de température de l'eau !

2.3. Phytoplancton

2.3.1. Assimilation

S'inspirant du modèle discuté au § III.B.1.4.3.2.(B), on calcule les deux fonctionnelles suivantes :

$$\text{uptake de C} = \frac{dC}{dtC} = \frac{1}{dt} \cdot \frac{dC}{\text{Chl.a}} \max \cdot Q^X \cdot f_1(I) \cdot f(Q) \cdot f(T) \cdot f(M)$$

$$\text{uptake de N} = \frac{dN}{dtC} = \frac{1}{dt} \cdot \frac{dN}{\text{Chl.a}} \max \cdot Q^X \cdot f_2(I) \cdot f(N) \cdot f(T) \cdot f(M)$$

où Q^X = quota cellulaire en chlorophylle = Chlor.a/C

$f_1(I)$ = fonction de la lumière; en option :

- | | | | | | | | |
|----|----|--------|----|--------------|------|-------------------------------|-------|
| 1) | le | modèle | de | Vollenweider | sans | photo-inhibition | |
| 2) | " | " | " | " | | avec photo-inhibition moyenne | |
| 3) | " | " | " | " | " | " | forte |

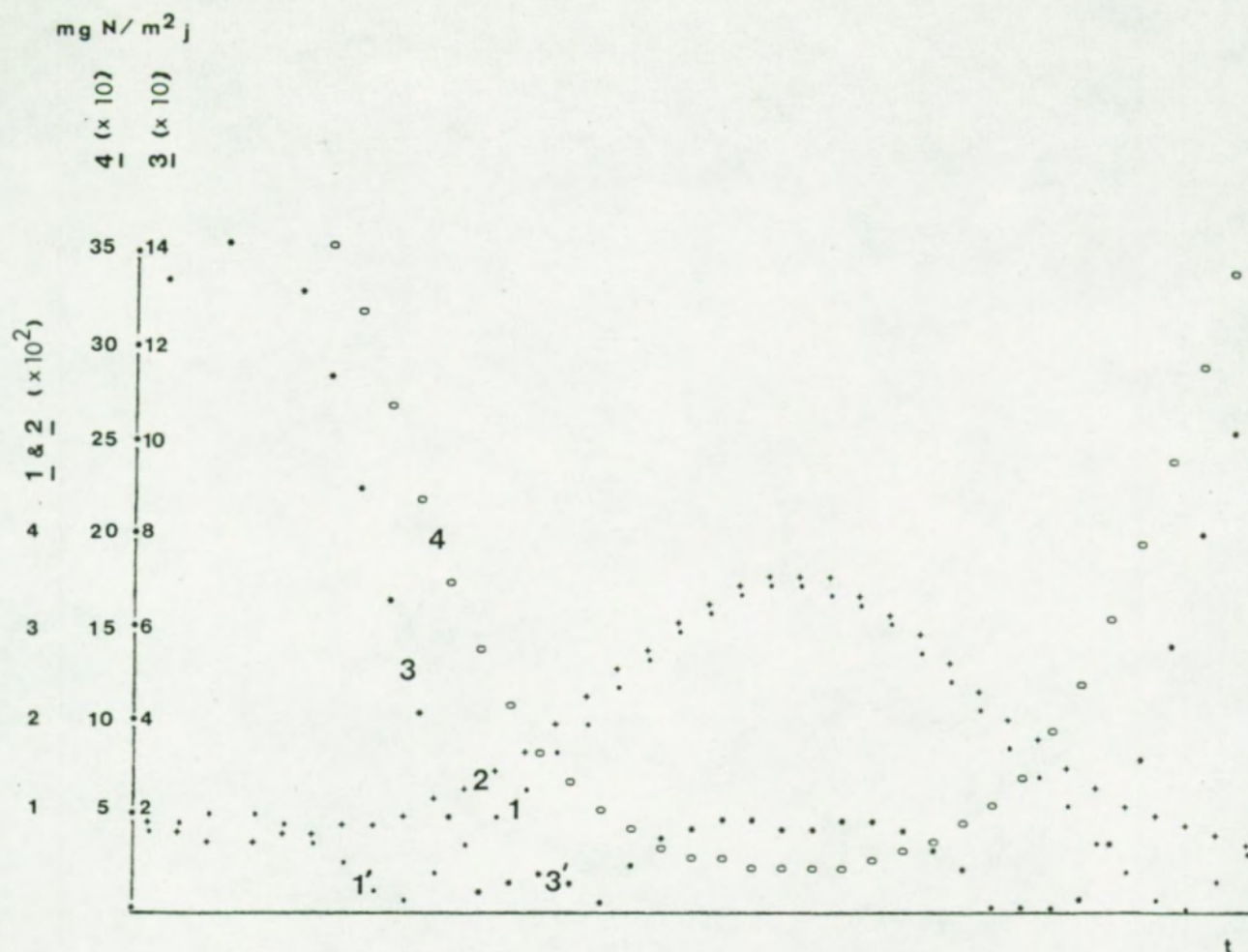


Fig.125. Test de la subroutine "sédiment". Les courbes retracent l'évolution saisonnière (par pas de 10 jours) du flux net d' NH_4^+ (1; 1' = valeurs négatives), du flux d'ammonification (2), du flux net d' NO_3^- (3 et 3') et du flux de nitrification (4). Cette figure est à comparer aux fig.36 et 38.

- $f_2(I)$ = compression de $f_1(I)$ dans des limites telles que la valeur minimale est non nulle
- $f(Q)$ = fonction d'un pool interne d'azote, avec valeur minimale non nulle. En option : 1) formule de Nyholm
2) " " Droop
- $f(T)$ = fonction de la température, cf. § III.B.1.2.2.
- $f(M)$ = fonction de mortalité. Le principe en est discuté au § III.B.2.3. Cette fonction est modulée entre 0.7 et 1 selon un rythme inverse de celui de la lumière incidente, afin d'accentuer l'effet de mortalité nocturne. Des perturbations du milieu agissent sur cette fonction (ex: remplissage du Bassin).
- $f(N)$ = fonction de la concentration en azote dissous. L'existence simultanée d'au moins deux formes assimilables d'azote inorganique (NO_3^- et NH_4^+) pose un problème très complexe. Il faut bien se rendre compte que l'hypothèse d'une inhibition de l'assimilation de NO_3^- par NH_4^+ permet d'esquiver ce problème en ne considérant plus que un seul nutriment. On peut soupçonner que c'est en partie une raison de son succès chez les modélisateurs. Or cette hypothèse ne paraît pas vérifiée dans le cas qui nous occupe. Certains auteurs ont tenté une pondération rudimentaire en introduisant un coefficient de préférence. Nous proposons une pondération qui tient à la fois compte des particularités propres de chaque cinétique individuelle (incidence de la lumière et de la concentration en nutriment) et des proportions relatives des deux nutriments dans l'eau. En pratique, cette pondération revient à choisir la "ligne de moindre résistance" (c'est-à-dire de meilleure disponibilité), quelle que soit la nature du problème. Nous sommes très conscients de la faiblesse de cette solution qui tend à appliquer par hypothèse, un modèle de fonctionnement physique simple à des cellules dont on connaît par ailleurs la complexité de fonctionnement et la spécificité des régulations.

On a ainsi :

fraction du flux total attribuée à NH_4^+

$$x = \frac{[\text{NH}_4^+] \left(\frac{U}{U_{\max}}\right)}{[\text{NH}_4^+] \left(\frac{U}{U_{\max}}\right) + [\text{NO}_3^-] \left(\frac{U}{U_{\max}}\right) \left(\frac{I}{I_{\max}}\right)}$$

fraction du flux total attribuée à $\text{NO}_3^- = 1 - x$

On pose que le flux total est déterminé par une cinétique de Michaëlis dont les paramètres sont moyens (de fait, les cinétiques sont très semblables pour NO_3^- et NH_4^+ , si l'on en juge les revues de valeurs connues de K_s).

2.3.2. Respiration, photorespiration, excrétion et mortalité naturelle

On a repris les formulations discutées au § III.B.2. Cependant en ce qui concerne la respiration et la photorespiration, nous avons procédé à un découplage des deux types de métabolisme :

$$r = \phi k + r_I$$

où 1°) $\phi k = 2 r_B \frac{k}{k_{\max}}$, de telle manière que

$$r_I \leq r \leq 3r_B$$

2°) $r_I = r_B [0.33 + (1 - 0.33)f(I)]$, de telle manière

que : $r_I = r_B$ à saturation lumineuse

$$r_I = \frac{1}{3} r_B \text{ à l'obscurité}$$

r_B = respiration de base (mitochondriale)

r_I = respiration de base à l'intensité lumineuse I (ce type de liaison est indirecte (cf. relation à un pool de substrat qui s'accumule le jour et qui s'épuise la nuit)).

Nous prévoyons également une liaison à la température :

$$r_{B_T} = r_{B_T} Q_{10}^{(T-T)/10}$$

à valoir pour l'expression de r_I seulement, puisqu'elle est déjà implicite dans ϕ_k .

2.4. Ulva

On a paramétrisé l'évolution annuelle des flux d'assimilation et d'excrétion. L'équation logistique a été choisie pour décrire l'augmentation de la production primaire brute entre le 120ème jour (1er mai) et le 210ème jour (1er août). Avant le 1er mai, elle a une valeur constante de 100 mg C/m² j. Après le 210ème jour, elle retombe à son niveau minimal.

$$P_t = \frac{K}{1 - e^{c-rt}}$$

$$\text{où } K = 500$$

$$c = \ln \left(\frac{500}{100} - 1 \right) = 1.386$$

$$r = 0.04$$

Les flux d'uptake d'azote et d'excrétion de DDC sont des proportions constantes de la production primaire brute. On applique la même ventilation entre NO_3^- et NH_4^+ qu'au phytoplancton.

2.5. Diatomées benthiques

Cette subroutine est analogue à la précédente. L'augmentation de production primaire se fait entre le 60ème jour (1er mars) et le 120ème jour (1er août). Il n'y a pas de mortalité généralisée à ce moment-là.

$$K = 800$$

$$c = \ln \left(\frac{800}{30} - 1 \right) = 3.245$$

$$r = 0.03$$

2.6. Copépodes holoplanctoniques

Le principe de ce sous-modèle a été expliqué au § III.C. Cette subroutine est employée à deux reprises (Eurytemora et Acartia). Elle prévoit deux générations successives pour chaque espèce. La courbe d'éclosion est le seul processus paramétrisé dans ce sous-modèle important où les diverses fonctions biologiques dépendent du stade de développement atteint (relations allométriques pour définir la ration alimentaire maximale et la respiration) et de la nourriture disponible (Ivlev-Parsons).

Une disposition particulière ayant trait à la nature de la ration alimentaire a été introduite dans le modèle : en cas de perturbation par remplissage partiel du Bassin, le rapport POM/phyto qui figure dans l'équation d'ingestion est augmenté. Ceci est nécessaire pour éviter que le phytoplancton - dont la production est momentanément diminuée (shading, mortalité accrue) - ne soit éliminé par grazing.

Le diagramme de la fig. 126 résume les opérations de ce sous-modèle caractérisé par le traitement simultané de 60 cohortes et d'autant d'équations d'évolution .

La fig. 127 illustre l'évolution (nombre d'individus) de trois cohortes parmi les 60 engendrées lors de l'éclosion des oeufs d'hiver de Eurytemora. La transformation d'un stade en l'autre est montrée en même temps que la décroissance du nombre, qui se produit entre deux générations successives, en raison de la mortalité.

Les fig. 128 illustrent le fait que selon la ration alimentaire, les courbes des deux générations sont ramassées en une courbe unique donnant l'impression d'une seule génération (ration alimentaire maximale), ou bien nettement découplées (ration alimentaire = $2/3$ du maximum) ou bien réduites à une seule courbe pour la 1ère génération (ration alimentaire = $1/3$ du maximum). Il faudrait poursuivre l'analyse de ce sous-modèle et rechercher les conditions (optimisation des paramètres) dans lesquelles il produirait quand même des générations découplées (ce qu'on observe dans la nature) avec un phytoplancton saturant (cas du Bassin de Chasse).

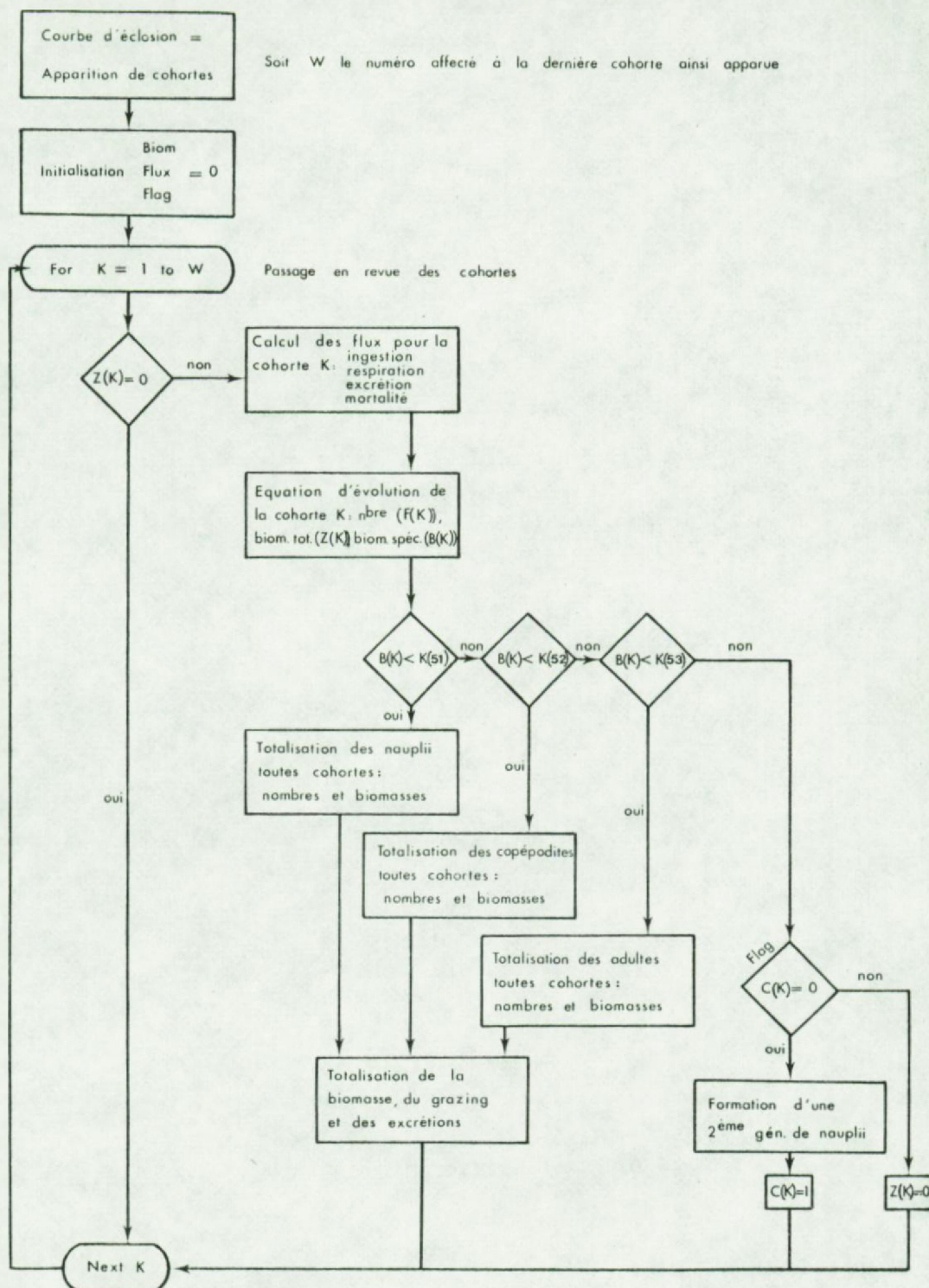


Fig.126. Ordinogramme de la sousroutine
"Copépodes holoplanctoniques".

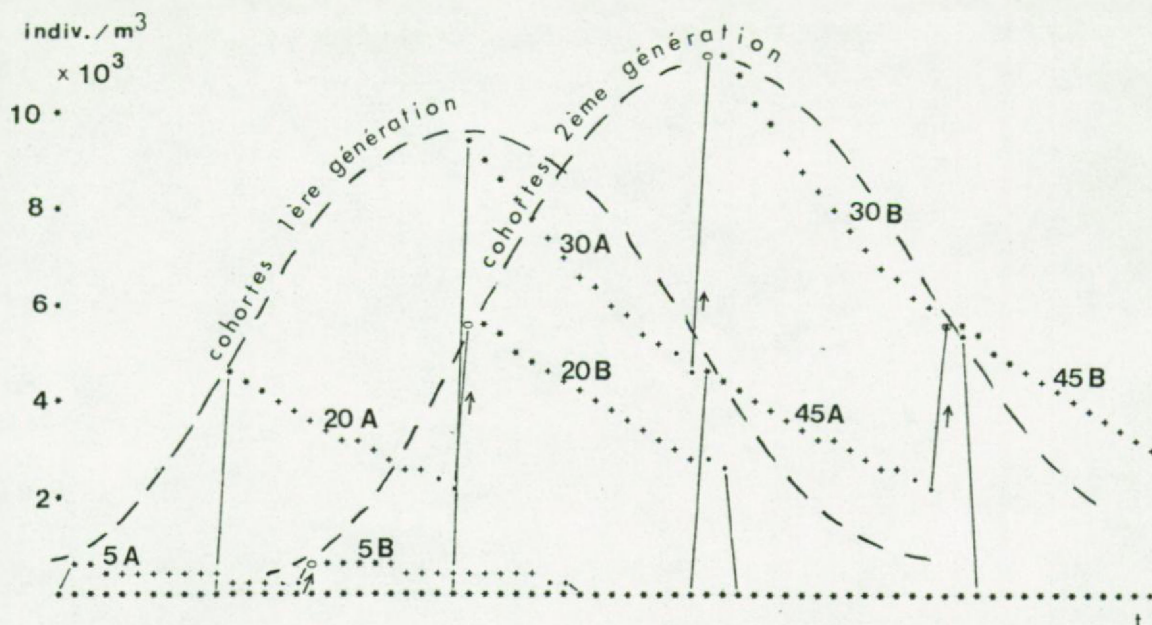


Fig. 127.

Test de la subroutine "Copépodes". Evolution (pas=1 jour) du nombre d'individus dans 4 cohortes (n°5, 20, 30 et 45) présentant chacune 2 générations (A et B). Les nauplii sont représentés par des astérisques, les copépodites par des croix et les adultes par des points.

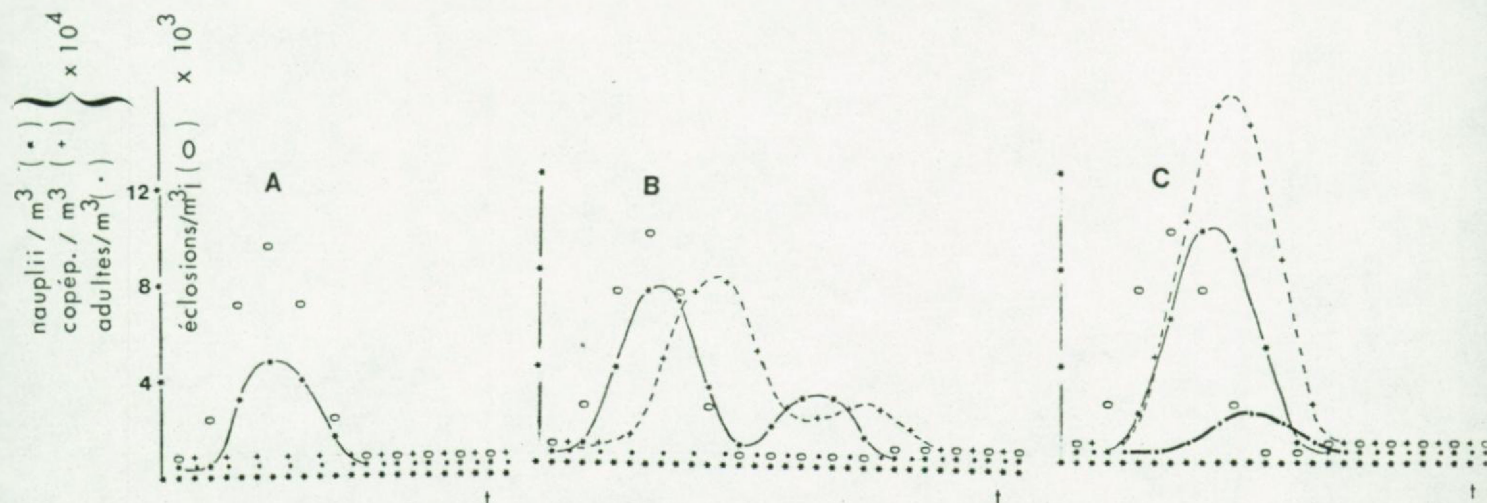


Fig. 128.

Tests de la subroutine "Copépodes". Courbes d'éclosions (cercles) et évolution des nombres des nauplii (astérisques), des copépodites (croix) et des adultes (points) au cours d'un cycle complet à deux générations (abscisse: 1 pas=5 jours)

A: ration alimentaire = 1/3 max
 B: " " = 2/3 max
 C: " " = max.

2.7. Polydora

L'évolution saisonnière de la biomasse est paramétrisée. On se fonde sur l'observation de générations successives séparées d'environ 45 jours et apparaissant dès le 1er avril. Les maxima sont d'environ $80 \cdot 10^3$ individus/m³. On applique les chiffres d'ingestion pour des individus moyens ($1.31 \cdot 10^{-3}$ mg C/ind. jour). L'excrétion vaut 50 % de l'ingestion.

2.8. Crepidula

Comme pour Polydora, on prévoit l'apparition de générations successives dès le 1er juin. La période est également de 45 jours. Les maxima sont d'environ $40 \cdot 10^3$ individus/m³. Le chiffre d'ingestion est de $0.68 \cdot 10^{-3}$ mg C/individu moyen jour. L'excrétion vaut 50 % de l'ingestion.

2.9. Zoobenthos

On a écrit une équation logistique pour décrire l'ingestion par les filter-feeders (entre le 60ème jour et le 210ème jour).

$$I_t = \frac{K}{1 + e^{c-rt}}$$

$$K = 120 \text{ mg C/m}^2/\text{j}$$

$$c = \ln\left(\frac{120}{10}\right) = 2.398$$

$$r = 0.03$$

L'excrétion vaut 50 % de l'ingestion.

2.10. Régénération pélagique

Cette subroutine traite le cas des excréments de matière organique très labile par les végétaux. La minéralisation (70%) se fait dans le même pas de calcul.

La mortalité du phytoplancton produit selon les cas (période de croissance ou de décroissance) une matière détritique qui sera respectivement considérée comme peu labile ou partiellement très labile. Le pool de matière peu labile est alimenté par la mortalité du phytoplancton, les excréments du zooplancton et du zoobenthos et lors d'un remplissage partiel du Bassin de Chasse.

Le temps de turn-over de cette matière est fixé à 4 jours, dans les premières simulations.

3. EQUATIONS D'EVOLUTION

Ces équations se déduisent en grande partie de la fig. 119 où figurent les indices et leurs significations. Les translocations appartenant au système conservatif sont encadrés. Les (*) indiquent un changement d'unité (azote → carbone ou inversement). Les (') indiquent qu'il y a multiplication de taux par la biomasse au stade de l'équation. Des correspondances sont indiquées là où il y a lieu.

$\frac{d \text{ NO}_3^-}{dt}$	=	$-R'_{73}$	$+R_1 - R_{76} - R_{74}$
$\frac{d \text{ NH}_4^+}{dt}$	=	$-R'_{72} + R_{41} + R_{52} + R_{55} + R_{28} + R_{25}$	$+R_6 + R_{66} + R_{45} + R_{78} + R_{87} + R_{83} - R_{77} - R_{75}$
		$\quad \quad \quad \times (R'_{24}) \times R'_{22}$	$\quad \quad \quad \times R_{43} \times R_{62}$
$\frac{d C_{\text{PHY}}}{dt}$	=	$+(R'_{12} - R'_{21}) - R'_{22} - R'_{24} - R_{50} - R_{53}$	$-R_{81} - R_{85} - R_{64}$
		$\times (R'_{73} + R'_{72})$	
$\frac{d C_{\text{ZOO}}^1}{dt}$	=	$+R_{50} - \times R_{52} - R_{51}$	
$\frac{d C_{\text{ZOO}}^2}{dt}$	=	$+R_{53} - \times R_{55} - R_{54}$	
$\frac{d C_{\text{DOM}}}{dt}$	=	$+(R'_{24}) + R_{51} + R_{54} - \times R_{41}$	$+R_{86} + R_{82} + R_{65} + \text{apport extérieur}$
			périodique
$\frac{d Q^N}{dt}$	=	$+R_{72} + R_{73} - (R_{12} - R_{21}) Q^N$	
		$\quad \quad \quad U^c \quad r^c$	

4. VALEURS INITIALES ET CONSTANTES

Voir la première rubrique du programme complet, en annexe. Les concentrations y sont données en mg C/m^3 ou mg N/m^3 . Les symboles et notations sont celles des simulations des chapitres précédents.

5. PREMIERES SIMULATIONS AVEC LE MODELE GLOBAL

Les premiers tests sont encourageants étant donné qu'il n'a été procédé à pratiquement aucun ajustement.

L'allure générale de l'évolution du phytoplancton au Bassin de Chasse est bien rendue (fig. 129); un premier pic printanier en avril, suivi d'un creux et ensuite d'une importante végétation de fin de printemps et d'été (comparer aux fig. 5, 7, 8). Les chiffres de biomasse et la durée de chaque phase sont compatibles avec les observations faites sur le système réel. On a comparé cette évolution à celle qu'on obtient dans le cas d'un système sans zooplancton ni autres herbivores. On voit que dans ce cas la dynamique du phytoplancton est modifiée, quoique le type général de succession soit maintenu. La différence porte sur la durée du creux et le taux d'accroissement net de biomasse pendant la phase qui suit. Dans le cas où le zooplancton est absent, l'évolution (voir aussi graphique en plan de phase, fig. 130) apparaît plus clairement : le couple production autotrophe-régénération bactérienne domine largement la dynamique du système et le zooplancton n'a qu'un effet retardateur temporaire.

Comme dans la période simulée, les conditions climatiques forcées dans le modèle imposent un taux de régénération d' NH_4^+ , une température et un éclaircissement toujours croissants (des facteurs tous favorables au développement du phytoplancton), un vrai état stationnaire ne peut jamais être atteint, bien que nous en soyons à tout moment très proches. La trajectoire en plan de phase s'infléchit cependant vers le jour 180.

Cette trajectoire est très particulière (comparer avec modèle CYCLE 7, fig. 95). On s'attend à ce qu'une simulation plus complète

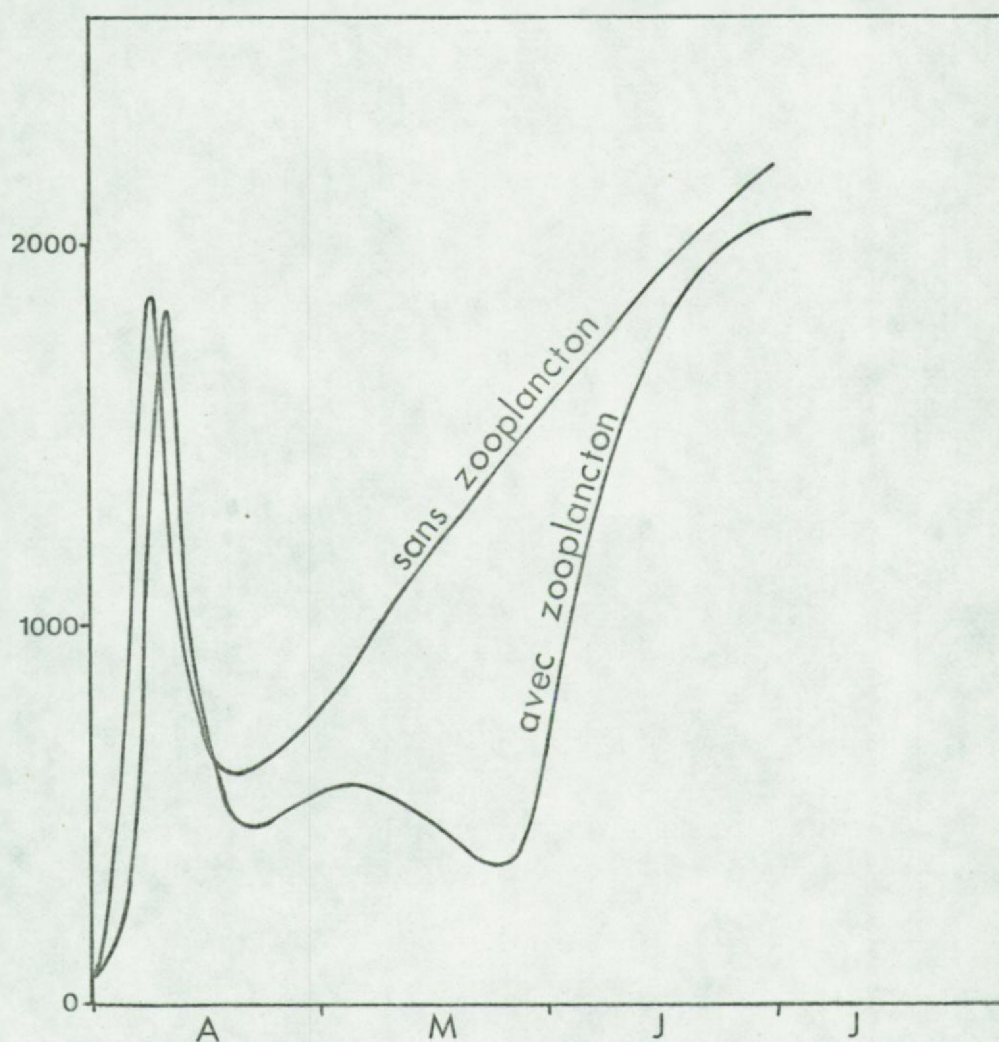


Fig.129. Simulation de l'évolution de la biomasse phytoplanktonique au Bassin de Chasse, avec et sans pression de grazing.

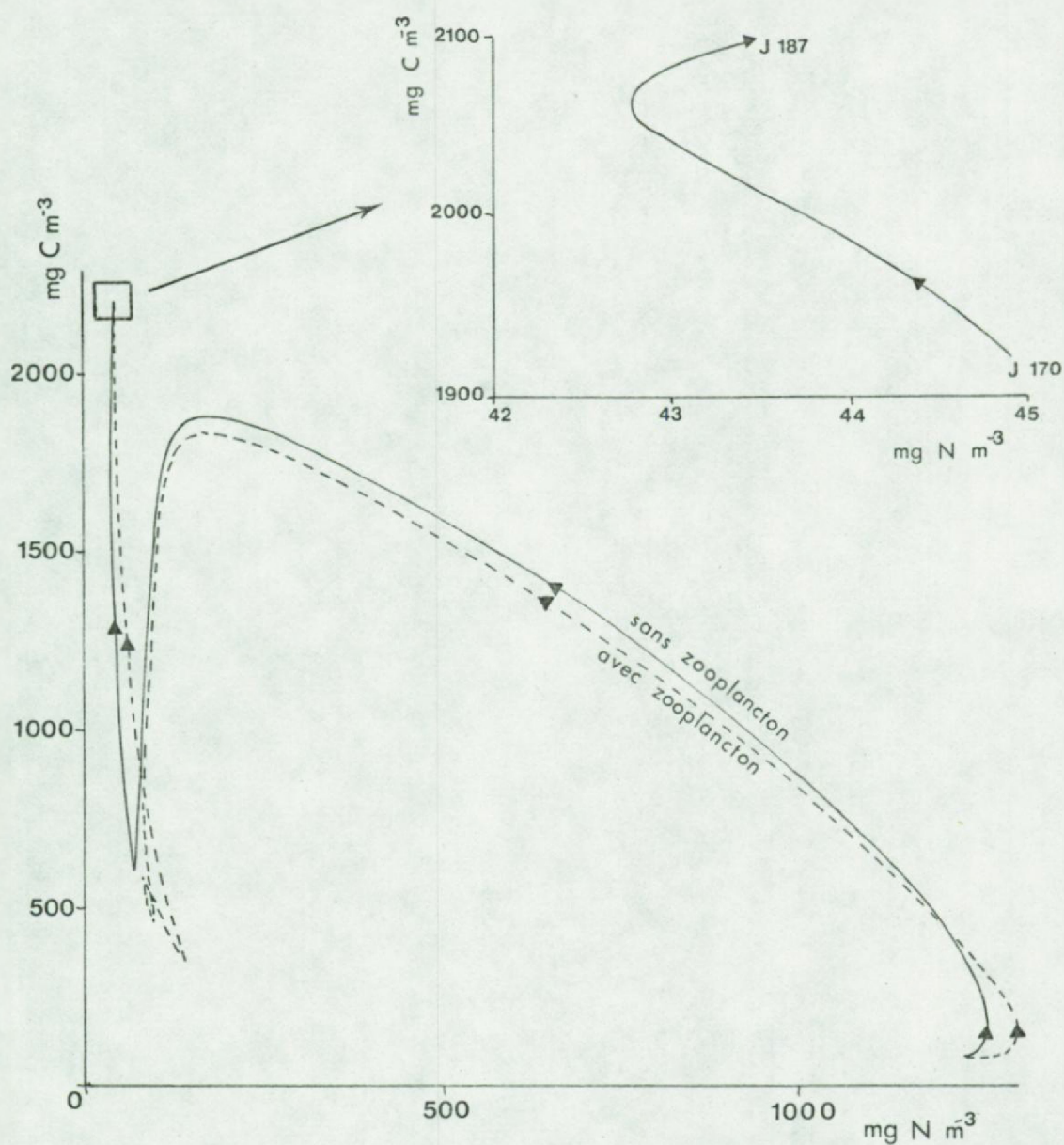


Fig.130. Trajectoires en plan de phase de la relation biomasse phytoplanctonique-azote inorganique pour la simulation du Bassin de Chasse entre les jours 90 et 187, avec zooplancton (trait interrompu) et sans zooplancton (trait plein).

révèle une trajectoire centrée autour d'un point d'équilibre. Une analyse de stabilité devrait, à ce stade du travail, nous éclairer sur les propriétés du système soumis à des conditions variées et donc compléter l'analyse de sensibilité que nous projetons pour l'avenir immédiat.

A l'échelle journalière, les trajectoires (fig. 131) varient fortement selon les périodes (jour 95 : phase de croissance phytoplanctonique; jour 128 : phase quasi-stationnaire entre les deux périodes de végétation; jour 165 : phase quasi-stationnaire en sommet de croissance estivale). Les différences immédiatement interprétables sont : 1°) l'amplitude comparée des consommations nettes d'azote et production nette de carbone

$$\text{jour 95 : } \Delta C / \Delta N = 580 / 146 = 3.97$$

$$128 : \Delta C / \Delta N = 600 / 100 = 6.00$$

$$165 : \Delta C / \Delta N = 1560 / 124 = 12.58$$

qui démontre une évolution du rapport des flux.

2°) l'écart à la stationnarité.

D'autres, plus subtiles, révèlent des différences de phase (sens horlogique ou anti-horlogique; ellipse ou bien simple excursion linéaire).

Les courbes de variation nycthémérale correspondantes (fig. 132 et 133) révèlent des mouvements de concentration et de biomasse importants mais compatibles avec nos observations sur le terrain (phytoplancton : voir fig. 9, 10; azote : voir fig. 50)

On observe aussi que, selon la période de l'année, la dynamique et le stock de NO_3^- et NH_4^+ sont très différents.

Ceci apparaît bien dans la simulation globale détaillée pour plusieurs paramètres et réalisée en condition de climat stochastique et avec perturbations par remplissages partiels (fig. 134).

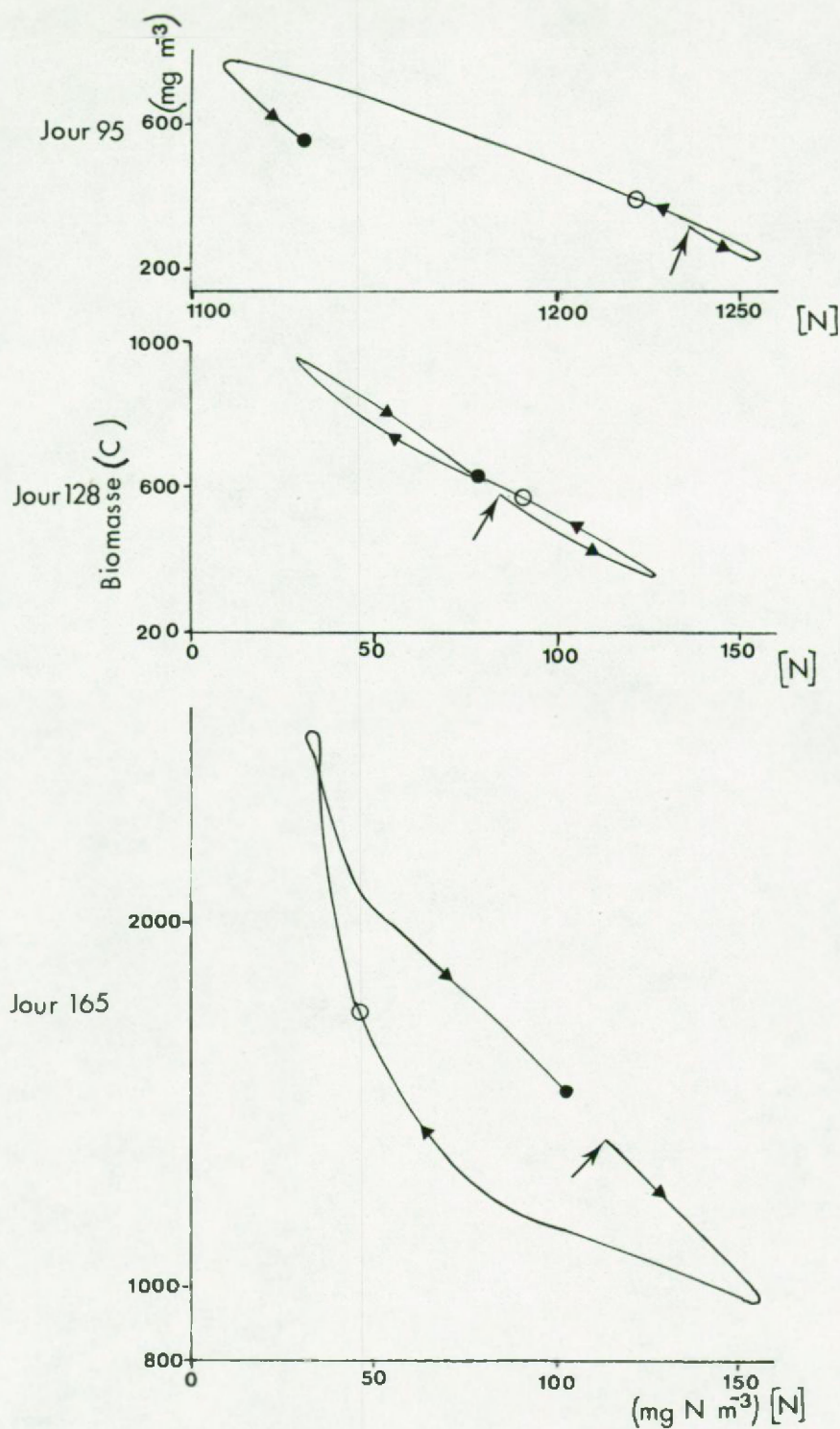


Fig.131.

Trajectoires en plan de phase de la relation biomasse phytoplanctonique-azote inorganique pendant trois cycles nycthéméraux (la flèche indique 1h; le cercle clair 12H et le cercle noir 24h).

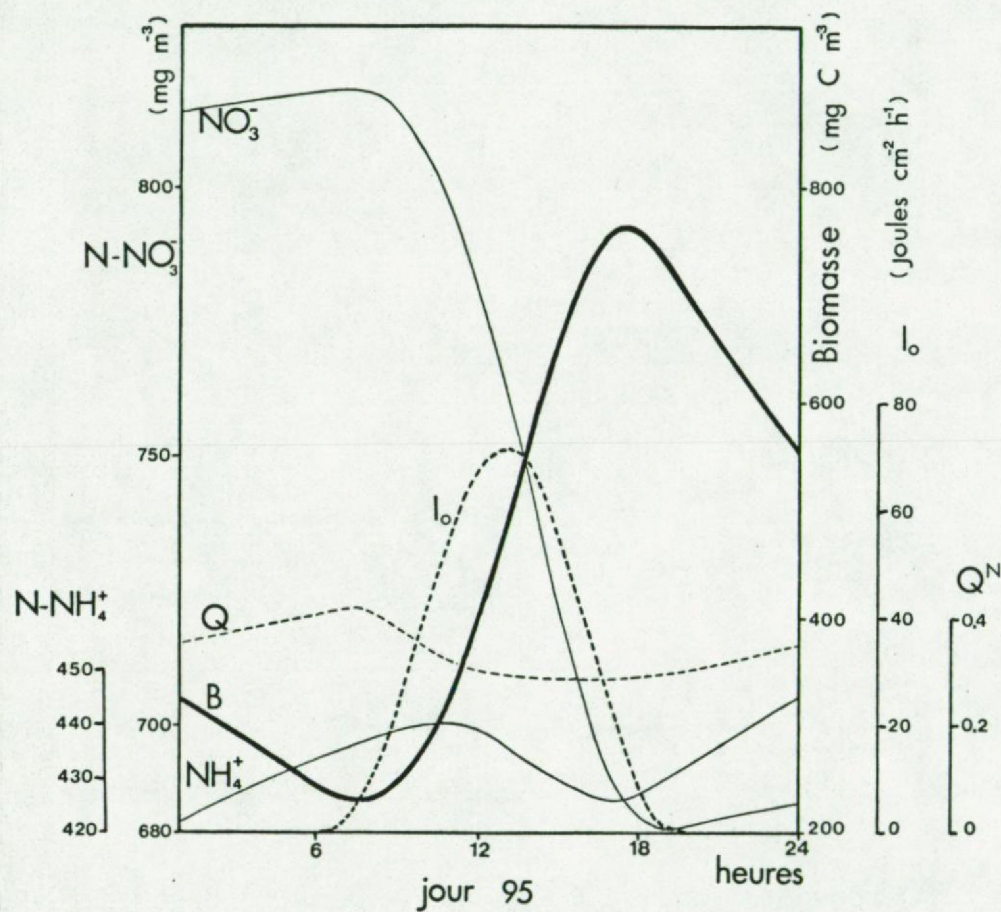


Fig.132. Simulation de la variation nycthémérale de la biomasse phytoplanctonique, des nutriments, du quota intracellulaire d'azote et de la lumière, au jour 95.

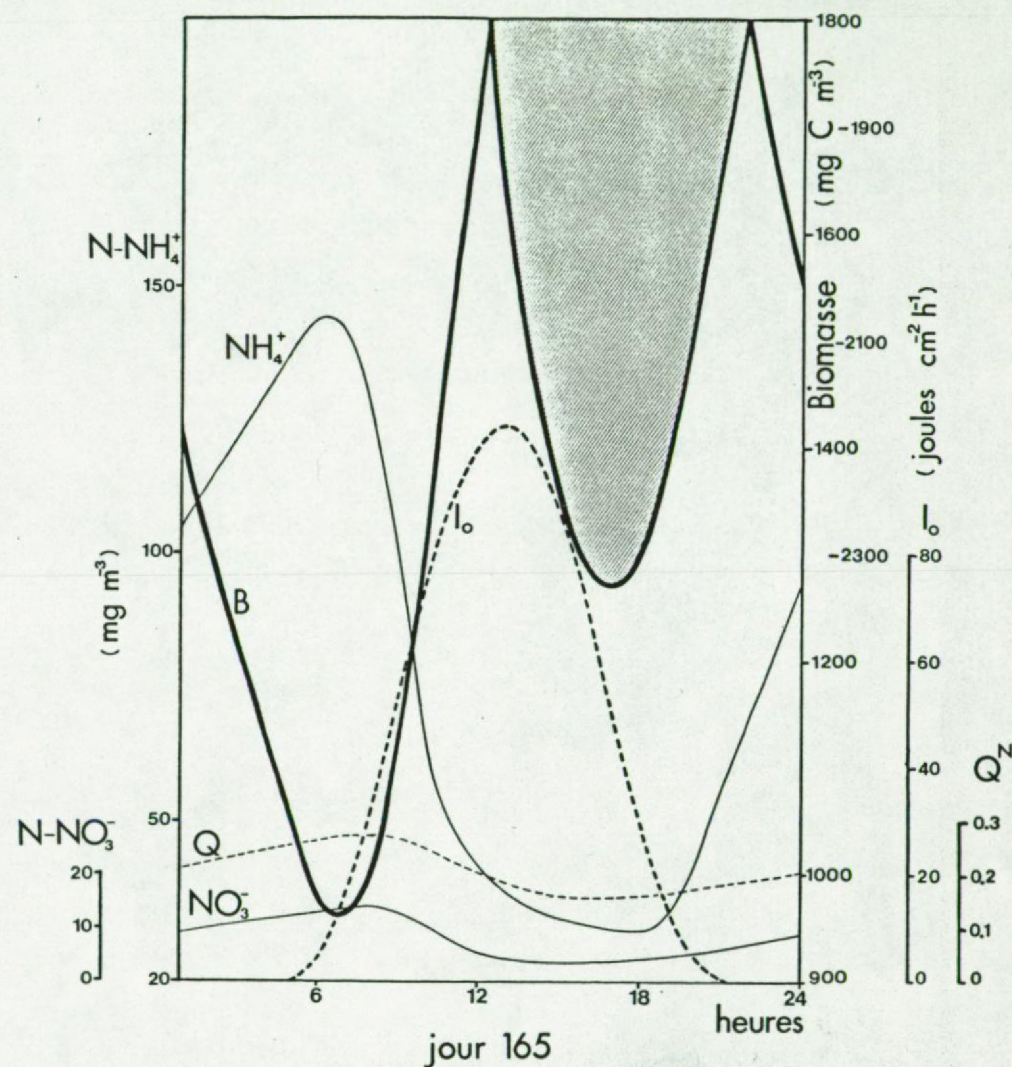


Fig.133. Même simulation qu'en fig.132. Variation nycthémérale au jour 165.

Les variations dues au climat restent limitées. Par contre, les perturbations de remplissage ont un effet très sensible mais aussi très passager. Les valeurs de DOC retombent à un niveau relativement faible, par rapport à la réalité. D'autre part, le stock d' NH_4^+ ne montre pas des augmentations aussi importantes que celles qui peuvent se produire dans les phases de non-uptake : il semble bien que l'alternance des pics de DOC, de NH_4^+ et de biomasse phytoplanctonique, qu'on observe dans la nature, ne puisse être restituée sans faire appel à un modèle plus complet, tenant compte de la succession de différentes populations.

Cet écueil était prévisible dans le cas d'un système où, les flux étant particulièrement grands par rapport aux stocks, les effets de succession sont plus perceptibles qu'en mer par exemple.

Extension à la Mer du Nord (zone 2, au large)

Notre modèle se prête en principe à une simulation en Mer du Nord, moyennant une adaptation d'une série de paramètres. Ces paramètres sont heureusement connus dans leur majorité grâce au travail réalisé dans le cadre du Programme National R et D, Projet Mer (C.I.P.S.) et où nous retrouvons à peu près les mêmes spécialistes par branche que pour la recherche au Bassin de Chasse (avec cependant M. Bossicart pour la dynamique du zooplankton à Copépodes, et C. Lancelot-VanBeveren pour les pigments chlorophylliens).

A. Paramètres physiques : 1) le climat lumineux et le climat thermique sont les mêmes qu'au Bassin (sauf pour la composante diurne du climat thermique, qui est supprimée)

2) profondeur fixe : 30 m

3) transparence résiduelle : $\eta = 0.25$

B. Concentrations initiales : 1) biomasse phyto. = 75 mg C/m^3
au jour 90

2) $\text{N-NH}_4^+ = 30 \text{ mg/m}^3$

3) $\text{N-NO}_3^- = 80 \text{ mg/m}^3$

4) DOM (estimée par BOD_5) = 1000 mg C/m^3

C. Métabolisme du phytoplancton : 1) on a modifié la courbe de répon-

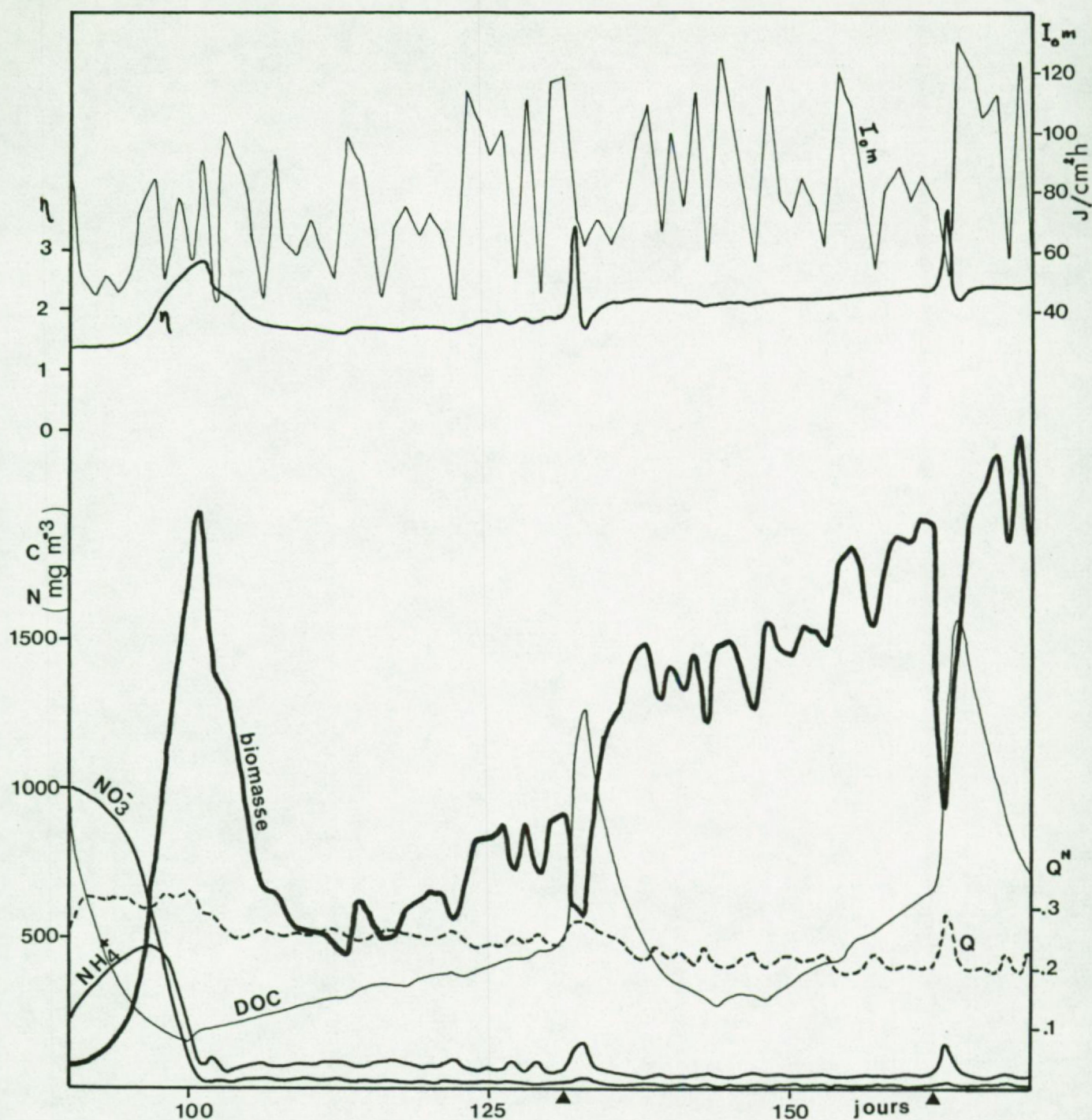


Fig.134.

Simulation de l'évolution de plusieurs paramètres au Bassin de Chasse, en condition de climat stochastique, de baisse du niveau d'eau et de perturbations par remplissage partiel (triangles noirs).

se du phytoplancton en utilisant l'option Vollenweider II (photoinhibition) et en fixant I'_k à 5 .

2) on a gardé les mêmes cinétiques d'uptake d'azote .

D. Sous-modèle du sédiment : Nous basant sur des chiffres de Billen⁽¹⁾, nous avons introduit de nouvelles valeurs pour :

$$k_d = 0.03 \cdot 10^{-4} \cdot 10^{T/27.6}$$

$$k_n = 0.26 \cdot 10^{-5} \cdot 10^{T/14}$$

$$D = 0.85 \cdot 10^{-4} \text{ cm}^2/\text{sec}$$

$$z_n = 7 \text{ cm}$$

$$\text{flux NH}_4^+ = \text{flux Bassin} / 2.5$$

E. Autres compartiments : 1) le phytobenthos a été éliminé du calcul

2) l'activité du zooplancton et du zoobenthos est diminuée par un facteur 10 .

Résultat

Le résultat d'une première simulation en version "climat déterministe" est montrée en fig. 135 .

Discussion

1°) l'évolution du phytoplancton est très bien simulée en phase et en amplitude .

2°) par contre, une anomalie se produit en ce qui concerne les pools extérieurs : a) le pool de nutriment azoté se maintient à un niveau plus élevé (30-80 mg N- NO_3^- et 0-196 mg N- NH_4^+) que dans la réalité (chute de 80 à 0 pour NO_3^- et maintien à cette valeur ; 20 à 30 mg pour NH_4^+) ,

b) tandis que le pool de matière organique dissoute tombe à une valeur très faible (entre 0 et 10 mg C/m³) alors qu'en mer il se maintient à une valeur plutôt élevée (BOD₅ généralement compris entre 100 et 200 $\mu\text{M O}_2/\text{l}$, c-à-d D.O.C. entre 1000 et 2000 mg C/m³) .

(1) C.I.P.S. , Rapport final , vol.4 (1977)

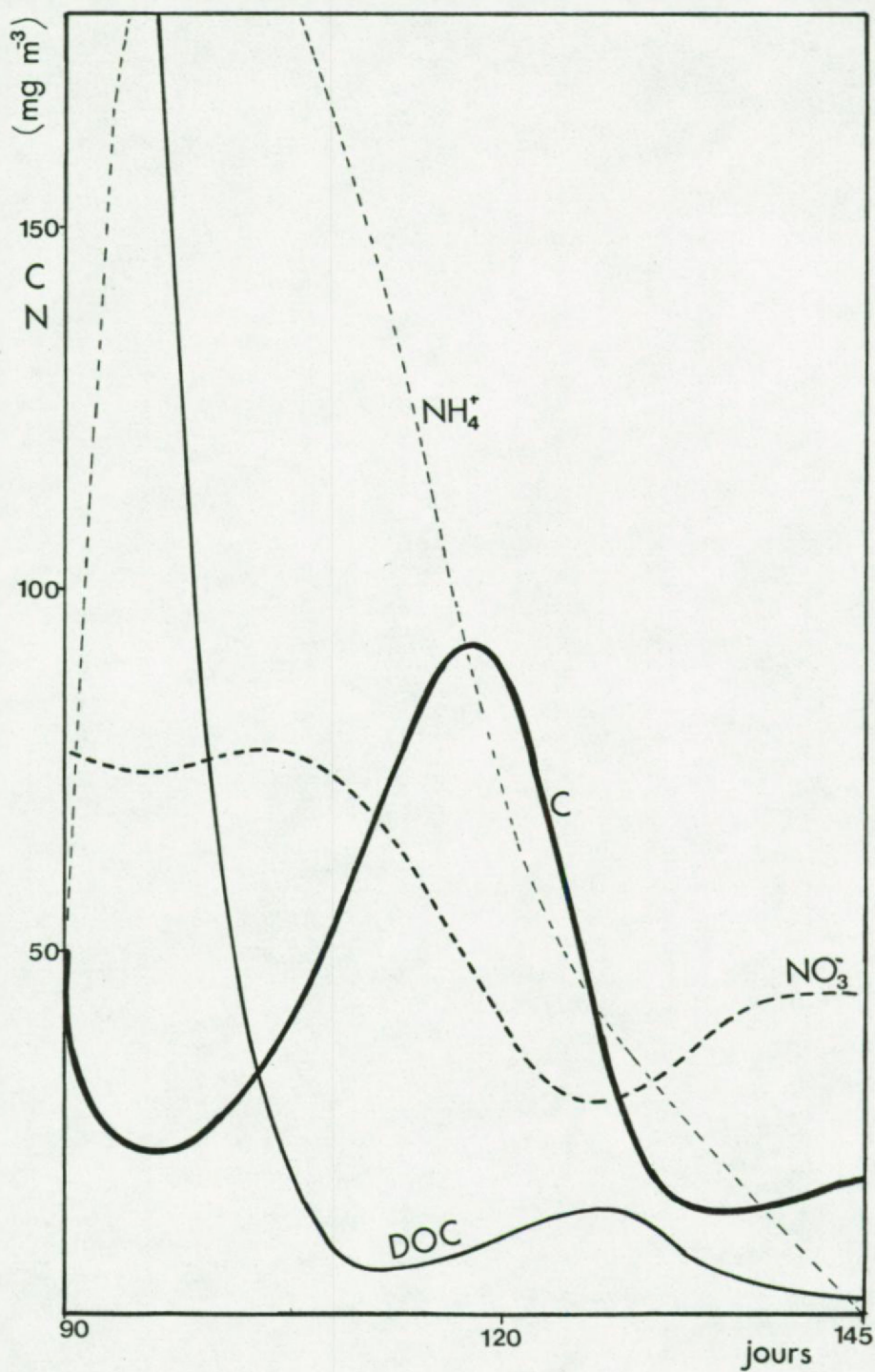


Fig.135. Simulation du bloom de printemps en Mer du Nord.(zone du large).

3°) Cette application du modèle n'est que dans sa phase toute préliminaire . On n'explique pas toutes les fluctuations obtenues en simulation et il reste un important travail d'analyse et d'ajustement à accomplir . Cependant on peut déjà avancer ces hypothèses de travail : a) le phytoplancton qui serait surtout régulé par le climat lumineux et thermique (les nutriments étant relativement peu limitants) et peut-être le grazing , peut être assez facilement modélisé.

b) cependant , si sa dynamique de croissance est cohérente avec les données du monde réel , cela ne signifie pas nécessairement que les hypothèses que nous avons employées soient toutes correctes . Il peut en effet y avoir une forme de tautologie dans le passage à la simulation.

c) il est ainsi remarquable que l'erreur se décele alors dans d'autres propriétés du système : ici l'inversion de l'importance relative des deux pools.

L'explication qui nous vient à l'esprit nous ramène à la discussion du bilan au § II.H : a) si la production primaire est sous-estimée , l'uptake l'est aussi (d'où possibilité pour le nutriment d'atteindre son équilibre dynamique à un niveau de concentration plus élevé , dans le modèle)

b) d'autre part , la fraction invisible qui disparaît sous forme d'excrétion ou par autolyse est sous-estimée (d'où établissement d'un état stationnaire à un niveau plus faible que dans la réalité).

Cette conclusion peut aussi être faite pour le modèle de Pichot et Runfola (1975). Ces auteurs ont écrit un modèle qui est plus complet que le notre en ce sens qu'il tient compte des phénomènes d'advection et de diffusion (découpage en plusieurs boîtes et formulation des flows entre les boîtes) mais cependant plus simple en ce qui concerne les régulations biologiques . Les constantes cinétiques dans les différentes équations ont été estimées par optimisation de manière à ce que le modèle satisfasse à un bilan dont les auteurs ont , par ailleurs, voulu qu'il soit le plus équilibré possible : pour résoudre l'incompatibilité entre les chiffres d'uptake

d'azote par le phytoplancton et les chiffres de minéralisation , ils ont fait le même choix a priori que nous (ou que tous les auteurs qui traditionnellement ont pris les chiffres expérimentaux de production primaire comme pivot dans leur étude de bilan ou dans leur modèle).

Et de fait , nous retrouvons les mêmes traits dans leur simulation que dans la nôtre : surestimation de la concentration d'azote dissous dans l'eau du large et pour la même période de simulation (50 à 200 mg N/m³) mais une assez bonne reproduction de l'évolution saisonnière de la biomasse phytoplanctonique.

La valeur potentielle de la simulation mathématique en tant qu'outil de recherche est probablement démontrée dans ce paragraphe.

Cependant tout dépend de la manière dont on utilise un modèle : ici, il révèle un problème déjà mis en lumière au niveau du bilan⁽¹⁾ mais son utilisation orientée offre aussi des possibilités accrues et nouvelles d'exploration du problème .

(1) rem.: on ne peut en fait en attendre moins d'un modèle suffisamment détaillé . Il faut cependant aussi observer que 1°) tous les modèles ne sont pas doublés d'un bilan aussi détaillé

2°) tous les problèmes n'apparaissent pas nécessairement à l'étape du bilan.

IV. Conclusion

Discussion

De par sa situation et son excellente démarcation dans l'espace physique , le Bassin de Chasse d'Ostende offrait un champ d'étude remarquable à l'équipe de chercheurs qui allaient s'attacher à préciser sa structure trophodynamique.

Il est cependant très vite apparu que cette simplicité de situation n'impliquait pas automatiquement une simplicité de fonction . En effet, un mode de variation saisonnière atypique caractérise ce milieu : on observe bien un petit pic printanier de phytoplancton , suivi d'une période de latence ; mais la plus grande croissance se fait en début d'été , après quoi, la biomasse se maintient à un niveau considérable . On ne discerne pas bien l'interaction avec le zooplancton à ce stade du travail.

Nous nous sommes particulièrement attachés à préciser le mode de distribution spatiale et temporelle du phytoplancton, sa nature , sa biomasse et l'intensité des flux de production et de pertes , tout en restant dans la perspective du système global.

Le cycle atypique mentionné plus haut, se double d'une variabilité importante , plusieurs pics se succédant à courts intervalles et correspondant surtout à des populations de flagellates nannoplanctoniques . Cette variabilité se retrouve aussi notamment dans l'évolution de la matière organique dissoute et des nutriments, qui se fait plus ou moins en alternance.

On constate que les remplissages partiels, qui sont faits à intervalles plus ou moins réguliers par l'ostréiculteur qui gère le Bassin, interviennent pour une part dans cette succession.

De même , à l'échelle nycthémerale , des variations étonnantes par leur ampleur se produisent dans les concentrations en nutriments et en biomasse phytoplanctonique , à tel point que l'on s'est très longtemps demandé s'il ne pouvait s'agir d'advection ou de migration .

La mesure directe de production primaire et de régénération des nutriments a révélé que dans cet écosystème , les flux étaient particulièrement importants par rapport aux stocks. Ceci explique la plus grande variabilité (phase et amplitude) qui caractérise cet environnement.

Dans ces conditions , la recherche d'une cohérence entre les variations de concentration observables (flux net calculé par dérivation) et les flux mesurés directement , était délicate. Cette cohérence est surtout satisfaisante pendant la période de végétation maximale . Avant cela, une assez importante consommation d'azote reste inexpliquée.

Le bilan global au Bassin de Chasse est mieux équilibré qu'en mer du Nord . Il subsiste cependant une contradiction entre les chiffres de consommation et ceux de production primaire brute . Cette contradiction est un élément important du nouveau paradigme qui est en train de se développer en ce qui concerne la relation phytoplancton-bactéries : d'autres éléments se rapportant directement ou indirectement à ce développement sont: l'importante mortalité nycthémerale du phytoplancton (et qui n'est pas toute due au grazing) et les problèmes associés à l'évaluation de l'excrétion algale.

Nous fondant sur cette importante base de données , nous avons voulu prolonger l'effort entamé en groupe pour développer l'étude des mécanismes de régulation et écrire un modèle d'écosystème dont on s'attend à ce que — tant au niveau de la conception qu'au niveau des simulations — il aide à mettre en évidence des phénomènes qui sont masqués par l'intégration qui conduit au bilan.

Dans la recherche des régulations au niveau du compartiment phytoplancton , nous avons mis en évidence les caractéristiques de la relation photosynthèse-lumière et discuté de certaines implications quant aux modalités différentes de photosynthèse en mer du Nord et au Bassin de Chasse .

La relation photosynthèse-température a également été étudiée . Par contre , la relation photosynthèse-nutriment

n'est pas immédiate , très probablement en raison d'un mécanisme faisant intervenir un pool interne de nutriment.

Le sous-modèle du phytoplancton que nous avons écrit tient compte des mécanismes précités . Il innove aussi par de nombreux autres aspects qui tous témoignent d'un effort pour rendre les modèles biologiques plus réalistes : synthèse différée de chlorophylle , plusieurs mécanismes d'excrétion , mortalité en fonction d'un statut interne mais aussi de perturbations externes , etc.

Le phytoplancton étant plus fortement dépendant des fluctuations à court terme du milieu que d'autres compartiments à temps de turn-over plus lent (ex. le sédiment à temps de turn-over très long, ou encore le zooplancton dont la dynamique de développement est en bonne partie prédéterminée par le nombre d'oeufs éclos à une certaine époque) tout en étant très interactif , il était nécessaire de simuler — autant que possible dynamiquement — les autres compartiments du système si l'on voulait aboutir à un modèle dynamique de son développement saisonnier .

C'est ainsi que nous avons également tenté d'écrire un sous-modèle pour le zooplancton à copépodes holoplanctoniques . Ce modèle a fait l'objet d'un effort particulier dans le sens du réalisme biologique , puisque il considère l'existence simultanée de plusieurs cohortes par stade de développement et plusieurs générations.

Le modèle mathématique du système global a donné de bons résultats dès les premières simulations . Une adaptation aux conditions de la mer du Nord a également été tentée et a révélé comment l'effet d'un choix a priori concernant le modèle de référence (ici : production primaire , et donc : ajustement de la valeur de consommation en phase pélagique) se traduisait par des anomalies dans les résultats de la simulation . La valeur de l'approche par modèle est ici bien mise en évidence , dans la mesure où la simulation est comprise comme un outil exploratoire et non pas comme une fin en soi.

La conception et les premières simulations ne représentent évidemment que la première étape . Le modèle ne pouvant être une fin en soi , il reste donc à le mieux connaître et ainsi à peut-être mieux connaître le système réel qu'il simule .

Nous prévoyons à cet effet de procéder à des analyses de sensibilité et de stabilité , afin de mieux déterminer les paramètres les plus interactifs et de pouvoir préciser leur action sur le fonctionnement global du système . Il faudra non seulement être très attentifs à la qualité des hypothèses qui sont à la base des mécanismes qui régulent ces paramètres, mais aussi chercher à affiner le modèle dans au moins ces deux aspects : 1) substituer autant que possible des équations d'évolution aux équations actuellement paramétrisées

2) remplacer beaucoup d'équations mécanistiques par des équations correspondant mieux aux phénomènes biologiques (surtout les phénomènes biochimiques). En effet, nous sommes très conscients que — quoiqu'ayant progressé vers un plus grand réalisme biologique — nous commettons , mais à un autre niveau , les mêmes simplifications que les physiciens ou les ingénieurs quand ils écrivent des modèles biologiques.

Inversément, nous devons également nous interroger sur les limites de l'approche réductionniste : n'y a-t-il pas un point (peut-être théoriquement calculable) où le système cesse d'être praticable (peut-être en raison d'une densité croissante des erreurs numériques ou autres) ou tout simplement rentable du point de vue scientifique (en ce qui concerne les progrès qu'il peut faire accomplir à la théorie des écosystèmes versus ceux que permettent les approches holistiques)?

Programme du modèle global

```

100 *****
110 *
120 REM "MODELE SPUKOM 13/07/77"
130 *
140 *****
150 *
160 *
170 *
180 *
190 *
200 INITIALISATIONS, CONSTANTES, OPTIONS
210 *
220 *
230 *
240 REM "VARIA ET OPTIONS "
250 DIM K(150),D(50),A(10),S(50),R(150)
260 DIM F(300),Z(300),G(300),M(300),E(300),B(300),C(300)
270 LET K(55)=2          'PARTIC./PHYTO
280 LET K(123)=1         'FLAG PROF.(0=VAR.)
290 LET K(3)=0           'FLAG RND LUM.(0=DET)
300 LET K(4)=1           'TYPE RND
310 LET K(121)=0         'FLAG VOLLEN(0=NO INHIB;1=ATN;2="2.6")
320 LET K(122)=0         'FLAG F(Q) (0=NYHOLM)
330 LET K(125)=1         'FLAG ITERATION
340 *
350 REM "FONCTIONS DE GUIDAGE"
360 D(8)=1.49
370 LET K(1)=1.7214E-2    '2PI/365
380 K(2)=2.618E-1        '2PI/24
390 LET K(13)=1.313      'EXT.EQUAT.
400 *
410 REM "NUTRIENTS "
420 S(2)=1000
430 S(3)=200
440 *
450 REM "SEDIMENT"
460 LET R(1)=R(6)=0
470 LET K(14)=3.2E-4      'KDV MANT
480 LET K(15)=.3E-4      'KDS MANT
490 LET K(16)=2.5E-6      'KNV MANT
500 LET K(17)=1.3E-6      'KNS MANT
510 LET K(18)=1E-4        'DV
520 LET K(19)=2E-4        'DS
530 K(20)=.6              'POR.V
540 K(21)=.5              'POR.S
550 *
560 REM "PHYTOPLANKTON"
570 LET R(72)=R(73)=R(22)=R(24)=0
580 LET S(4)=S(14)=S(17)=100 'C PHYTO
590 LET S(6)=.2           'Q (=N/C)

```


600 LET K(29)=28	*KC MAX/H
610 LET K(30)=20	*IK
620 LET K(31)=.05	*Q0
630 LET K(32)=.5	*QM
640 K(33)=10	*QN/QX
650 LET K(34)=.25	*THETA
660 K(35)=1.916	*O10
670 LET K(36)=.01	*SIGMA MORT.
680 LET K(37)=.025	*B-G MORT.
690 LET K(120)=.7	*F(M)
700 LET K(38)=K(29)/7	*KN03 MAX/H
710 LET K(39)=.2	*GAMMA
720 LET K(40)=42	*KS N03
730 LET K(45)=42	*KS N44
740 LET K(46)=K(29)/7	*KN44 MAX/H
750 K(41)=.03	*RB TAU/H
760 K(42)=.15	*PSI
770 K(47)=.2	*ZETA
780 LET S(1)=S(6)/K(33)	*QUOTA CHLOR.A
790	
800 REM" ULVA "	
810 LET R(74)=R(75)=R(43)=0	
820 LET K(64)=120	*J DEBUT CROISSANCE
830 LET K(65)= 90	*DUREE "
840 LET K(66)=.04	*R LOGIS.
850 LET K(67)=1.386	*C LOGIS.
860 LET K(68)=500	*K LOGIS.
870 LET K(97)=100	*PROD.MIN.
880	
890 REM" DIATOMEES "	
900 LET R(76)=R(77)=R(62)=0	
910 LET K(99)=60	*J DEBUT CROISSANCE
920 LET K(100)=.03	*R LOGIS.
930 LET K(101)=3.245	*C LOGIS.
940 LET K(102)=800	*K LOGIS.
950 LET K(103)=30	*PROD MIN.
960	
970 REM" EURYTEMORA "	
980 S(20)=S(21)=S(22)=S(23)=S(24)=S(26)=R(50)=R(51)=R(52)=S(25)=0	
990 K(71)=90	*J 1ERE ECL0S.
1000 K(72)=60	*NB COHORTES
1010 K(73)=5000	*1/2 MAX ECL0S./J
1020 K(74)=8E-5	*POIDS MIN NAUPLIUS
1030 K(75)=48E-5	" " MAX "
1040 K(76)=736E-5	" " " COPITE
1050 K(77)=1008E-5	" " " ADULTE
1060 K(78)=-.014	*COEFF.IVLEV
1070 K(79)=.2	*EXCR.SOLIDE
1080 K(80)=.06	" " NH4+
1090 K(81)=.002	*MORTAL.

```

1100 K(82)=.5          *FRAC.FEM.
1110 K(83)=20          *OEufs/FEM.
1120 "
1130 REM" ACARTIA "
1140 S(27)=S(28)=S(29)=S(30)=S(31)=S(32)=S(33)=R(53)=R(54)=R(55)=0
1150 K(84)=180          *J 1ERE ECL0S.
1160 LET K(85)=20       *NB COHORTES
1170 LET K(86)=1000     *1/2 MAX ECL0S./J
1180 K(87)=2.5E-5       *POIDS MIN NAUPLIUS
1190 K(88)=15E-5        " " MAX "
1200 K(89)=232E-5       " " " COPITE
1210 K(90)=318E-5       " " " ADULTE
1220 K(91)=-.014        *COEFF.IVLEV
1230 K(92)=.2           *EXCR.SOLIDE
1240 K(93)=.06          " " NH4+
1250 K(94)=.002         *MORTAL.
1260 K(95)=.5           *FRAC.FEM.
1270 K(96)=20           *OEufs/FEM.
1280 "
1290 REM" POLYDORA "
1300 LET S(35)=R(81)=R(82)=R(83)=0
1310 LET K(110)=90       *J DEBUT
1320 LET K(111)=80000    *NB MAX
1330 LET K(112)=1.31E-3  *RATION C/J
1340 "
1350 REM" CREPIDULA "
1360 LET S(36)=R(85)=R(86)=R(87)=0
1370 LET K(113)=150      *J DEBUT
1380 LET K(114)=40000    *NB MAX
1390 LET K(115)=.68E-3   *RATION C/J
1400 "
1410 REM" ZOORENTHUS "
1420 LET R(64)=R(65)=R(66)=0
1430 LET K(104)=60       *J DEBUT CROISSANCE
1440 LET K(105)=.03      *R LOGIS.
1450 LET K(106)=2.398    *C LOGIS.
1460 LET K(107)=120      *K LOGIS.
1470 LET K(108)=10       *ING.MIN.
1480 "
1490 REM" REGENERATION PELAGIQUE "
1500 LET R(25)=R(45)=R(78)=R(28)=R(39)=R(40)=R(41)=0
1510 LET S(15)=1000      *DOC
1520 LET R(41)=0
1530 K(61)=2000           *IMPORT/M3
1540 K(62)=.5             *MORT. T-0 RAPIDE
1550 LET K(63)=4          *T-0 LENT
1560 LET K(44)=.7
1570 "
1580 REM" INTERVALLES ET CONVERSIONS DE TAUX "
1590 K(5)=60              *MIN/DELTA

```



```

1600 LET K(7)=50/K(5)
1610 K(69)=K(7)*24
1620 K(29)=K(29)/K(7)
1630 K(38)=K(38)/K(7)
1640 K(46)=K(46)/K(7)
1650 K(41)=K(41)/K(7)
1660 K(36)=K(36)/K(7)
1670 K(37)=K(37)/K(7)
1680 *
1690 *
1700 *
1710 *
1720 *
1730 * B O U C L E : D E L T A T = 1 J O U R
1740 *
1750 *
1760 *
1770 FOR J=90 TO 210
1780 *
1790 GOSUB 3830 *GUIDAGE (1)
1800 GOSUB 5590 *ULVA
1810 GOSUB 5770 *DIAT.BENTH.
1820 *
1830 IF J>K(71) THEN 1850
1840 GO TO 2090
1850 K(48)=K(71)
1860 Y=K(72)
1870 K(49)=K(73)
1880 K(50)=K(74)
1890 K(51)=K(75)
1900 K(52)=K(76)
1910 K(53)=K(77)
1920 K(54)=K(78)
1930 K(56)=K(79)
1940 K(57)=K(80)
1950 K(58)=K(81)
1960 K(59)=K(82)
1970 K(60)=K(83)
1980 GOSUB 5940 *EURYTEMORA
1990 S(20)=S(7)
2000 S(21)=S(8)
2010 S(22)=S(9)
2020 S(23)=S(10)
2030 S(24)=S(11)
2040 S(25)=S(12)
2050 S(26)=S(13)
2060 R(50)=R(29)
2070 R(51)=R(37)
2080 R(52)=R(30)
2090 *

```

```

2100 IF J>K(84) THEN 2120
2110 GO TO 2360
2120 K(48)=K(84)
2130 Y=K(85)
2140 K(49)=K(86)
2150 K(50)=K(87)
2160 K(51)=K(88)
2170 K(52)=K(89)
2180 K(53)=K(90)
2190 K(54)=K(91)
2200 K(56)=K(92)
2210 K(57)=K(93)
2220 K(58)=K(94)
2230 K(59)=K(95)
2240 K(60)=K(96)
2250 GOSUB 5940*ACARTIA
2260 S(27)=S(7)
2270 S(28)=S(8)
2280 S(29)=S(9)
2290 S(30)=S(10)
2300 S(31)=S(11)
2310 S(32)=S(12)
2320 S(33)=S(13)
2330 R(53)=R(29)
2340 R(54)=R(37)
2350 R(55)=R(30)
2360*
2370 IF J<K(110) THEN 2400
2380 GOSUB 6840*POLYDORA
2390*
2400 IF J<K(113) THEN 2430
2410 GOSUB 6970*CREPIDULA
2420*
2430 GOSUB 7110*ZOOBENTHOS
2440*
2450*
2460*
2470*
2480* B O U C L E : D E L T A T = K(5)
2490*
2500*
2510*
2520 FOR T=1 TO K(69)
2530*
2540*
2550*
2560 GOSUB 4190*GUIDAGE (2)
2570*
2580 IF K(125)=0 THEN 2610
2590 LET K(125)=0

```



```

2600 GO TO 2630
2610 LET K(125)=1
2620 "
2630 GOSUB 4440 'REGEN.SEDIM.
2640 GOSUB 4770 'PHYTOPLANKTON
2650 GOSUB 7270 'REGEN.PELAG.
2660 "
2670 "
2680 REM" EQUATIONS ET INTEGRATION NUMERIQUE "
2690 "
2700 REM"EQUATION NO3- DISSOUS"
2710 LET R(112)=R(73)*S(4)
2720 LET R(113)=R(112)+R(74)+R(76)
2730 IF R(113)<S(2) THEN 2780
2740 LET R(112)=(R(112)*S(2))/R(113)
2750 LET R(74)=(R(74)*S(2))/R(113)
2760 LET R(76)=(R(76)*S(2))/R(113)
2770 LET R(73)=R(112)/S(4)
2780 LET N1=R(1)-R(112)-R(74)-R(76)
2790 IF K(125)=1 THEN 2840
2800 LET S(40)=S(2)
2810 LET R(100)=N1
2820 LET S(2)=S(40)+R(100)
2830 GO TO 2850
2840 LET S(2)=S(40)+((R(100)+N1)/2)
2850 IF S(2)<0 THEN 2870
2860 GO TO 2900
2870 S(2)=.01
2880 PRINT"N03 EPUISE"
2890 "
2900 REM "EQUATION NH4+ DISSOUS"
2910 LET R(110)=R(72)*S(4)
2920 LET R(111)=R(110)+R(75)+R(77)
2930 IF R(111)<S(3) THEN 2980
2940 LET R(110)=(R(110)*S(3))/R(111)
2950 LET R(75)=(R(75)*S(3))/R(111)
2960 LET R(77)=(R(77)*S(3))/R(111)
2970 LET R(72)=R(110)/S(4)
2980 LET N1=R(6)+R(25)+R(45)+R(78)+R(28)+R(41)+R(52)+R(55)
2990 LET N1=N1+R(83)+R(87)+R(66)-R(110)-R(75)-R(77)
3000 IF K(125)=1 THEN 3050
3010 LET S(41)=S(3)
3020 LET R(101)=N1
3030 LET S(3)=S(41)+R(101)
3040 GO TO 3060
3050 LET S(3)=S(41)+((R(101)+N1)/2)
3060 IF S(3)<0 THEN 3080
3070 GO TO 3110
3080 S(3)=.01
3090 PRINT"NH4 EPUISE"

```

```

3100'
3110 REM"EQUATION QUOTA AZOTE ET CHLOROPHYLLE "
3120 LET N1=R(72)+R(73)-((R(12)-R(21))*S(6))
3130 IF K(125)=1 THEN 3180
3140 LET S(42)=S(6)
3150 LET R(102)=N1
3160 LET S(6)=S(42)+R(102)
3170 GO TO 3190
3180 LET S(6)=S(42)+((R(102)+N1)/2)
3190 LET S(1)=S(6)/K(33)
3200'
3210 REM" EQUATION PHYTOPLANKTON"
3220 LET N1=((R(12)-R(21)-R(22)-R(24))*S(4))-R(50)-R(53)
3230 LET N1=N1-R(81)-R(85)-R(64)
3240 IF K(125)=1 THEN 3290
3250 LET S(43)=S(4)
3260 LET R(103)=N1
3270 LET S(4)=S(43)+R(103)
3280 GO TO 3300
3290 LET S(4)=S(43)+((R(103)+N1)/2)
3300 IF S(4)<0 THEN 3320
3310 GO TO 3340
3320 PRINT "C PHYTO=ZERO"
3330 S(4)=.01
3340 IF S(6)<K(31) THEN 3370
3350 R(26)=0
3360 GO TO 3460
3370 R(26)=S(4)*(1-(S(6)/K(31)))
3380 PRINT"EXC.C";(INT(R(26)*1000))/1000
3390 S(6)=K(31)
3400 S(4)=S(4)-R(26)
3410 IF S(4)<0 THEN 3430
3420 GO TO 3520
3430 PRINT "C PHYTO=ZERO"
3440 S(4)=.01
3450 GO TO 3520
3460 IF S(6)>K(32) THEN 3490
3470 R(27)=0
3480 GO TO 3520
3490 R(27)=S(4)*(S(6)-K(32))
3500 PRINT"EXC.N";(INT(R(27)*1000))/1000
3510 S(6)=K(32)
3520 IF T=(K(7)*12) THEN 3540
3530 GO TO 3570
3540 S(17)=S(14) 'BIOM. VEILLE
3550 S(14)=S(4) " " MIDI
3560'
3570 REM " EQUATION D.O.C. "
3580 N1=R(39)-R(40)
3590 IF K(125)=1 THEN 3640

```



```

3600 LET S(44)=S(15)
3610 LET R(104)=N1
3620 LET S(15)=S(44)+R(104)
3630 GO TO 3660
3640 LET S(15)=S(44)+((R(104)+N1)/2)
3650*
3660 IF K(125)=1 THEN 2580
3670*
3680*
3690 GOSUB 7550
3700 NEXT T
3710 NEXT J
3720 GO TO 8060
3730*
3740*
3750*
3760*
3770*
3780* S U B R O U T I N E S
3790*
3800*
3810*
3820 STOP
3830 REM" SUBROUTINE FONCTIONS DE GUIDAGE (1) "
3840*
3850*
3860 REM "LUMIERE"
3870 LET D(1)=SIN(K(1)*(J-80))
3880 IF K(3)=0 THEN 3930
3890 LET D(2)=28+(22*D(1))
3900 LET D(3)=87+(50*D(1))
3910 LET D(4)=(RND(K(4))*(D(3)-D(2)))+D(2)      *IOM RND
3920 GO TO 3940
3930 LET D(4)=60+(44*D(1))                        *IOM DET
3940 LET D(5)=12+(4*D(1))                          *LAMDA
3950 LET K(6)=5.2832/D(5)
3960 LET K(8)=(13-D(5)/2)*K(7)
3970 LET K(9)=(13+D(5)/2)*K(7)
3980*
3990 REM "TEMPERATURE"
4000 LET D(6)=SIN(K(1)*(J-120))
4010 LET D(7)=11.5+(8.5*D(6))                    *TEMP J
4020*
4030 REM "PROFONDEUR"
4040 IF K(123)=0 THEN 4070
4050 LET D(8)=1.49
4060 GO TO 4140
4070 LET K(10)=((D(7)-3)/1700)+.0025
4080 LET D(8)=D(8)-K(10)
4085 LET K(13)=1.313
4086 LET K(55)=2
4087 LET R(150)=0
4090 IF D(8)<=1.2 THEN 4110

```

```

4100 GO TO 4140
4110 LET D(8)=1.5
4120 S(15)=S(15)+K(61)
4130 K(13)=3          'TURB.
4135 LET K(55)=10
4136 LET R(150)=50
4140 RETURN
4150 *
4160 *
4170 *
4180 STOP
4190 REM " SUBROUTINE FONCTIONS DE GUIDAGE (11) "
4200 *
4210 *
4220 K(11)=T/K(7)
4230 REM "TEMPERATURE"
4240 D(10)=D(7)+(1.5*SIN(K(2)*(K(11)-9)))
4250 *
4260 REM "LUMIERE"
4270 IF T<=INT(K(8)) THEN 4350
4280 IF T>=INT (K(9)+1) THEN 4350
4290 D(11)=D(4)*.5*(1+COS(K(6)*ABS(K(11)-13)))
4300 IF K(3)=0 THEN 4370
4310 IF D(4)>(D(2)+((D(3)-D(2))* .66)) THEN 4370
4320 IF D(4)<(D(2)+((D(3)-D(2))* .33)) THEN 4370
4330 D(11)=(D(11)/4)+((D(11)-(D(11)/4))*RND(K(4)))
4340 GOTO 4370
4350 LET D(11)=0
4360 *
4370 REM " TRANSPARENCE ET SELF-SHADING "
4380 LET D(13)=(S(1)*S(4)*.0265)+K(13)      'EXT.
4390 RETURN
4400 *
4410 *
4420 *
4430 STOP
4440 REM "SUBROUTINE REGENERATION SEDIMENT"
4450 *
4460 *
4470 REM "FLUX N03-"
4480 LET K(22)=10*(D(10)/27.6)
4490 LET K(23)=K(14)*K(22)          'KDV
4500 LET K(24)=K(15)*K(22)          'KDS
4510 LET K(25)=K(16)*(10*(D(10)/25))      'KNV
4520 LET K(26)=K(17)*(10*(D(10)/14))      'KNS
4530 K(27)=9.5*(10*(-D(7)/9))      'ZN V
4540 K(28)=10*(10*(-D(7)/20))      'ZN S
4550 LET R(1)=SOR(K(18)/K(23))
4560 LET A(1)=(S(2)/14000)*K(20)      'CONVERS.MICROMOL./CM3
4570 R(1)=(-K(25)*(((K(27)+2)/2)+(K(27)*R(1)))+(K(18)*A(1)))
4580 LET R(1)=R(1)/(K(27)+SOR(K(18)/K(23)))
4590 LET R(2)=SOR(K(19)/K(24))

```



```

4500 A(1)=(S(2)/14000)*K(21)
4610 R(2)=(-K(26)*(((K(28)+2)/2)+(K(28)*R(2)))+(K(19)*A(1)))
4620 LET R(2)=R(2)/(K(28)+SQRT(K(19)/K(24)))
4630 R(1)=-(((.93*R(1))+(.07*R(2)))*8400*K(5))
4640 LET R(1)=R(1)/D(8) 'NIT-DENIT NO3-/M3 K(5)
4650*
4660 REM "FLUX NH4+"
4670 LET R(3)=(EXP(.09*D(10)+4.1))/1440
4680 LET R(4)=R(3)-(K(25)*K(27)*8400)
4690 LET R(5)=R(3)-(K(26)*K(28)*8400)
4700 LET R(6)=[(.93*R(4))+(.07*R(5))]*K(5)
4710 LET R(6)=R(6)/D(8) 'AMM-NIT NH4+/M3 K(5)
4720 RETURN
4730*
4740*
4750*
4760 STOP
4770 REM "SUBROUTINE FLUX PHYTOPLANKTON"
4780*
4790*
4800 REM "F(1)"
4810 IF D(11)=0 THEN 4960
4820 LET A(1)=D(11)/K(30) '10/IK
4830 LET A(2)=(D(11)*EXP(-D(13)*D(8)))/K(30)
4840 IF K(121)=0 THEN 4920
4850 IF K(121)=1 THEN 4890
4860 LET R(7)=A(1)/(SQRT(1+((A(1)/2.6)+2)))
4870 LET R(8)=A(2)/(SQRT(1+((A(2)/2.6)+2)))
4880 GO TO 4940
4890 LET R(7)=2*ATN(A(1)/2)
4900 LET R(8)=2*ATN(A(2)/2)
4910 GO TO 4940
4920 LET R(7)=LOG(A(1)+SQRT(1+(A(1)+2)))
4930 LET R(8)=LOG(A(2)+SQRT(1+(A(2)+2)))
4940 LET R(8)=(R(7)-R(8))/(D(8)*D(13))
4950 GO TO 4980
4960 R(8)=0
4970*
4980 REM "F(0)"
4990 IF K(122)=0 THEN 5020
5000 LET R(9)=((1-K(34))*(1-(K(31)/S(6))))+K(34) 'DROOP
5010 GO TO 5040
5020 LET R(9)=(((1-K(34))*(S(6)-K(31)))/(K(32)-K(31)))+K(34)
5030*
5040 REM "F(T)"
5050 LET R(10)=K(35)+((D(10)-11.5)/10)
5060*
5070 REM "F(M)"
5080 IF D(8)=1.5 THEN 5110
5090 LET R(11)=((1-K(120))*(D(11)/D(4)))+K(120)

```

```

5100 GO TO 5130
5110 R(11)=.5
5120 "
5130 REM "F2(I)"
5140 LET R(13)=K(39)+((1-K(39))*R(8))
5150 "
5160 REM "F(N03)"
5170 R(14)=S(2)/(K(40)+S(2))
5180 "
5190 REM "F(NH4)"
5200 R(15)=S(3)/(K(45)+S(3))
5210 "
5220 REM "F(N03+VH4)"
5230 LET R(70)=(S(2)+S(3))/(((K(40)+K(45))/2)+(S(2)+S(3)))
5240 "
5250 LET R(16)=R(10)*R(11)*S(1)
5260 REM "ASSIMILATION C"
5270 R(12)=K(29)*R(8)*R(9)*R(16)
5280 "
5290 REM "ASSIMIL. N GLOBALE "
5300 LET R(71)=((K(38)+K(46))/2)*R(70)*R(16)*((R(8)+R(13))/2)
5310 "
5320 REM "FRACTION NH4 "
5330 LET R(18)=S(3)*R(13)*R(15)
5340 LET R(18)=R(18)/(R(18)+(S(2)*R(8)*R(14)))
5350 REM "FRACTION N03 "
5360 LET R(17)=1-R(18)
5370 "
5380 REM "ASSIMILATION NH4 "
5390 LET R(72)=R(18)*R(71)
5400 "
5410 REM "ASSIMILATION N03 "
5420 LET R(73)=R(17)*R(71)
5430 "
5440 REM "RESPIRATION"
5450 LET R(19)=(2*K(41)*R(12))/(K(29)*S(1)) "PHOT.RESP.
5460 R(20)=K(41)*R(10)*(.33+((1-.33)*R(8)))
5470 R(21)=R(19)+R(20)
5480 "
5490 REM "EXCRETION "
5500 R(22)=K(42)*R(12) "EX C
5510 "
5520 REM "MORTALITE"
5530 R(24)=K(37)+(K(36)/(R(9)*R(11)))
5540 RETURN
5550 "
5560 "
5570 "
5580 STOP
5590 REM "SUBROUTINE ULVA "

```



```

5500*
5610*
5620 IF (J-K(64))>K(65) THEN 5660
5630 IF J<K(64) THEN 5660
5640 LET R(42)=K(68)/(1+EXP(K(67)-(K(66)*(J-K(64)))))
5650 GO TO 5670
5660 LET R(42)=K(97)
5670 LET K(98)=D(8)*K(69)
5680 LET R(44)=(.7*R(42))/(K(98)*5) 'UPT. N/DELTA
5690 LET R(74)=R(17)*R(44) 'UPT. N03
5700 LET R(75)=R(18)*R(44) 'UPT. NH4
5710 LET R(43)=(.07*R(42))/K(98) 'EXC. C/DELTA
5720 RETURN
5730*
5740*
5750*
5760 STOP
5770 REM" SUBROUTINE DIATOMEES BENTHIQUES "
5780*
5790*
5800 IF J<K(99) THEN 5830
5810 LET R(60)=K(102)/(1+EXP(K(101)-(K(100)*(J-K(99)))))
5820 GO TO 5840
5830 LET R(60)=K(103)
5840 LET K(98)=D(8)*K(69)
5850 LET R(61)=(.7*R(60))/(K(98)*5) 'UPT. N/DELTA
5860 LET R(76)=R(17)*R(61) 'UPT. N03
5870 LET R(77)=R(18)*R(61) 'UPT. NH4
5880 LET R(62)=(.07*R(60))/K(98) 'EXC. C/DELTA
5890 RETURN
5900*
5910*
5920*
5930 STOP
5940 REM" COPEPODES HOLOPLANCTONIQUES "
5950*
5960*
5970 REM" ECLOSIONS "
5980 V=0
5990 W=J 'NUM.COHORTE
6000 IF W>=(K(48)+1+Y) THEN 6070
6010 F(W)=K(49)*-(COS(6.28*(J-K(48))/Y)-1)
6020 V=F(W)
6030 Z(W)=F(W)*K(50)
6040 C(W)=0
6050 B(W)=K(50)
6060 GO TO 6080
6070 W=K(48)+Y
6080 R(29)=R(37)=R(30)=S(7)=S(8)=S(9)=S(10)=S(11)=S(12)=S(13)=0
6090*

```

```

6100*
6110 FOR K=(K(48)+1) TO W
6120 IF Z(K)=0 THEN 6730
6130*
6140*
6150* REM" FONCTIONS BIOLOGIQUES "
6160*
6170 REM" INGESTION "
6180 R(31)=(EXP((- .31*LOG(B(K)/1E-5))+6.1))/2400
6190 R(32)=R(31)*(1-EXP(K(54)*((K(55)*S(14))-15))) 'RATION/H
6200 M(K)=R(32)*Z(K)*24 'GRAZ/JOUR
6210*
6220 REM" RESPIRATION "
6230 R(33)=(10*((LOG(B(K)*2.5))* .4343*- .309)+.015))/400
6240*
6250 REM" EXCRETION SOLIDE ET D.O.C. "
6260 R(34)=K(55)*R(32)
6270 G(K)=R(34)*Z(K)*24 'EXCR/JOUR
6280*
6290 REM" EXCRETION NH4+ "
6300 R(35)=K(57)*R(32)
6310 E(K)=R(35)*Z(K)*24
6320*
6330 REM" MORTALITE "
6340 IF D(8)=1.5 THEN 6370
6350 R(36)=K(58)
6360 GO TO 6400
6370 R(36)=K(58)*2
6380*
6390*
6400 REM" EQUATIONS "
6410*
6420 F(K)=F(K)-((R(36)*Z(K)*24)/B(K))
6430 IF INT(F(K))<1 THEN 6720
6440 Z(K)=Z(K)+((R(32)-R(33)-(1.5*R(34))-R(36))*Z(K)*24)
6450 IF Z(K)<0 THEN 6720
6460 B(K)=Z(K)/F(K)
6470 IF B(K)<K(51) THEN 6510
6480 IF B(K)<K(52) THEN 6540
6490 IF B(K)<K(53) THEN 6570
6500 GO TO 6640
6510 S(8)=S(8)+F(K) 'TOTAL. NAUPL.(NB)
6520 S(9)=S(9)+Z(K) ' " " (BIOM.)
6530 GO TO 6590
6540 S(10)=S(10)+F(K) ' " COPITES(NB)
6550 S(11)=S(11)+Z(K) ' " " (BIOM.)
6560 GO TO 6590
6570 S(12)=S(12)+F(K) ' " ADULTES(NB)
6580 S(13)=S(13)+Z(K) ' " " (BIOM.)
6590 S(7)=S(7)+Z(K) ' " BIOMASSE

```



```

6600 R(29)=R(29)+M(K)      " "      GRAZING
6610 R(37)=R(37)+G(K)      "EXCR D.O.C.
6620 R(30)=R(30)+E(K)      " "      NH4+
6630 GO TO 6730
6640 IF C(K)=0 THEN 6660
6650 GO TO 6720
6660 F(K)=F(K)*K(59)*K(60)      "2EME GEN.
6670 S(8)=S(8)+F(K)      "TOTAL NAUPL.(NB)
6680 Z(K)=F(K)*K(50)
6690 S(9)=S(9)+Z(K)      " "      " (BIOM.)
6700 C(K)=1
6710 GO TO 6730
6720 Z(K)=0
6730 NEXT K
6740 "
6750 "
6760 R(29)=R(29)/(K(69)*K(55))      " GRAZ SUR PHYT./DELTA
6770 R(37)=R(37)/K(69)      " EXCR D.O.C./DELTA
6780 R(30)=R(30)/K(69)      " EXCR NH4+ /DELTA
6790 RETURN
6800 "
6810 "
6820 "
6830 STOP
6840 REM" SUBROUTINE POLYDORA "
6850 "
6860 "
6870 LET S(35)=K(111)*.5*(1+SIN((6.28*(J-11))/45))
6880 LET R(80)=S(35)*K(112)
6890 LET R(81)=R(80)/(K(69)*K(55))      "GRAZ C/DELTA
6900 LET R(82)=(R(80)/2)/K(69)      "EXC. DOC/DELTA
6910 LET R(83)=(R(80)*.06)/K(69)      "EXC. NH4/DELTA
6920 RETURN
6930 "
6940 "
6950 "
6960 STOP
6970 REM" SUBROUTINE CREPIDULA "
6980 "
6990 "
7000 LET S(36)=K(114)*.5*(1+SIN((6.28*(J-11))/45))
7010 LET R(84)=S(36)*K(115)
7020 LET R(85)=R(84)/(K(69)*K(55))      "GRAZ. C/DELTA
7030 LET R(86)=(R(84)/2)/K(69)      "EXC. DOC/DELTA
7040 LET R(87)=(R(84)*.06)/K(59)      "EXC. NH4/DELTA
7050 RETURN
7060 "
7070 "
7080 "
7090 "

```

```

7100 STOP
7110 REM" SUBROUTINE ZOOBENTHOS "
7120 *
7130 *
7140 IF J<K(104) THEN 7170
7150 LET R(63)=K(107)/(1+EXP(K(105)-(K(105)*(J-K(104))))))
7160 GO TO 7180
7170 LET R(63)=K(108)
7180 LET K(98)=D(8)*K(69)
7190 LET R(64)=R(63)/K(98)*K(55) 'GRAZ.C/DELTA
7200 LET R(65)=(R(63)/2)/K(98) 'EXC. DOC/DELTA
7210 LET R(66)=(R(63)*.06)/K(98) 'EXC.NH4 /DELTA
7220 RETURN
7230 *
7240 *
7250 *
7260 STOP
7270 REM "SUBROUTINE REGENERATION PELAGIQUE"
7280 *
7290 *
7300 REM" TURN-OVER RAPIDE"
7310 LET R(25)=K(44)*R(22)*S(4)*S(6) 'NH4<EXC.PHYTO
7320 LET R(45)=(K(44)*R(43))/5 ' " " ULVA
7330 LET R(78)=(K(44)*R(62))/5 ' " " DIAT.
7340 LET R(46)=K(44)*R(24)*S(4)*S(6) ' " MORT.PHYTO
7350 IF S(14)<S(17) THEN 7390
7360 R(28)=R(46) 'T-O RAPIDE
7370 R(38)=0
7380 GO TO 7460
7390 IF R(24)<(R(12)-R(21)-R(22)) THEN 7430
7400 R(28)=R(46)
7410 R(38)=0
7420 GO TO 7460
7430 R(28)=R(46)*K(62) 'T-O RAPIDE
7440 R(38)=(1-K(62))*R(24)*S(4) 'D.O.C.
7450 *
7460 REM" TURN-OVER LENT "
7470 LET R(39)=R(38)+R(51)+R(54)+R(82)+R(86)+R(65)+R(150) 'FLUX +
7480 R(40)=S(15)/(K(63)+K(69)) 'FLUX -
7490 R(41)=R(40)/5 'FLUX NH4+
7500 RETURN
7510 *
7520 *
7530 *
7540 STOP
7550 REM" SUBROUTINE PRINTING/PLOTTING "
7560 *
7570 *
7580 GO TO 7770'SHUNT PLOTTING
7590 M1=J/10

```



```

7600 M2=INT(M1)
7610 IF(M1-M2)=0 THEN 7640
7620 IF(M1-M2)=.5 THEN 7710
7630 GO TO 7770
7640 P1=INT(D(7)*3)
7650 P2=INT(D(8)*50)
7660 IF P2>P1 THEN 7690
7670 PRINT TAB(0);"*";TAB(P2);"*";TAB(P1);"#"
7680 GO TO 7770
7690 PRINT TAB(0);"*";TAB(P1);"#" ;TAB(P2);"*"
7700 GO TO 7770
7710 P3=INT(D(4)/2)
7720 P4=INT(D(5)*2)
7730 IF P4>P3 THEN 7760
7740 PRINT TAB(0);"*";TAB(P4);"." ;TAB(P3);"+"
7750 GO TO 7770
7760 PRINT TAB(0);"*";TAB(P3);"+" ;TAB(P4);"."
7770 IF T=1 THEN 7790
7780 GO TO 7800
7790 INPUT X          'X=1 THEN 24H CYCLE
7800 IF X=1 THEN 7830
7810 IF T=K(69)/2 THEN 7830
7820 GO TO 8050
7830 PRINT J,T,(INT(D(11)*100))/100,(INT(D(10)*100))/100,D(13)
7840 PRINT
7850 PRINT S(40),S(41),S(42),S(43),S(1)*S(43)
7860 PRINT
7870 PRINT R(1),R(6),R(8),R(13),R(9)
7880 PRINT R(10),R(14),R(15),R(70),R(11)
7890 PRINT R(12),R(73),R(72),R(71)
7900 PRINT R(19),R(20),R(21),R(22),R(24)
7910 PRINT
7920 PRINT S(15),R(39),R(40)
7930 IF T=K(69)/2 THEN 7950
7940 GO TO 8020
7950 PRINT
7960 PRINT V,S(21),S(23),S(25)
7970 PRINT R(50),R(51),R(52)
7980 PRINT " ",S(28),S(30),S(32)
7990 PRINT R(53),R(54),R(55)
8000 PRINT
8010 PRINT R(44),R(61),R(81),R(85),R(64)
8020 PRINT
8030 PRINT
8040 PRINT
8050 RETURN
8060 END

```

Tableaux

Tableau 1. Inventaire des populations phytoplanctoniques
du Bassin de Chasse (+ protozoaires)

- Remarques :
- 1) La nomenclature suit la "check-list" de Parke & Dixon (1968) en ce qui concerne les flagellates (sauf les Euglenophycées) et celle de Hendey (1974) en ce qui concerne les Bacillariophycées.
 - 2) Les numéros de codes servent à désigner les espèces dans les graphiques et tables ultérieurs.
 - 3) Quand un même numéro recouvre plusieurs espèces (ex : A 4), toute référence à ce numéro est une référence à une de ces espèces.
 - 4) La liste des Bacillariophycées est loin d'être exhaustive : il s'agit ici des espèces apparaissant dans le "plancton d'Utermöhl" qui est moins diversifié que l'échantillon important qu'on peut obtenir avec un filet à plancton.

Tableau 1. Inventaire des populations phytoplanctoniques
du Bassin de Chasse (+ protozoaires)

Classes	Espèces	Code
Cryptophyceae	<i>Plagioselmis punctata</i> Butcher	A 1
	<i>Hemiselmis virescens</i> Droop	A 2
	<i>Chroomonas</i> sp. (?)	A 3
	<i>Cryptomonas</i> spp. (une dizaine d'espèces)	A 4
Dynophyceae	<i>Exuviaella</i> sp.	B 1
	<i>Katodinium rotundatum</i> (Lohm.) Loeblich III	B 2
	<i>Katodinium</i> sp.	B 3
	<i>Gymnodinium pygmaeum</i> Lebour	B 4
	<i>Gymnodinium</i> spp.	B 5
	<i>Spirodinium</i> sp.	B 6
	Peridiniaceae (1 espèce)	B 7
Haptophyceae	<i>Chrysochromulina</i> spp. (6 espèces)	C 1
	cf. <i>Isochrysis</i> sp.	C 2
Chrysophyceae	<i>Apedinella spinifera</i> Throndsen	D 1
	<i>Pseudopedinella</i> sp.	D 2
	<i>Pseudokephyrion formosissimum</i> Conrad	D 3
	cf. <i>Pavlova</i> sp.	D 4
	espèces hétérokontées (2 espèces)	D 5
	espèces diverses (5 espèces)	D 6
Bacillariophyceae	<i>Thalassiosira pseudonana</i> (Husted)	E 1
	Hasle & Heimdal (<i>Cyclotella nana</i> Hust.)	
	<i>Thalassiosira decipiens</i> (Grunow) Jørgensen	E 2
	<i>Thalassiosira</i> sp.	E 3
	<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve	E 4
	<i>Chaetoceros sociale</i> Lauder	E 5
	<i>Chaetoceros</i> sp.	E 6
	<i>Biddulphia</i> sp.	E 7
	<i>Rhizosolenia</i> sp.	E 8
	<i>Asterionella glacialis</i> Castracane	E 9
	(<i>Asterionella japonica</i> Cleve & Möller)	
	<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reiman & Lewin	E 10
	(<i>Nitzschia closterium</i> Ehrenberg)	
	<i>Navicula</i> spp.	E 11

Tableau 1 (suite)

Classes	Espèces	Code
Prasinophyceae	Pyramimonas grossii Parke	F 1
	Pyramimonas spp. (2 espèces)	F 2
	Platymonas tetrathele G.S. West	F 3
	Pterosperma sp.	F 4
	Nephroselmis sp.	F 5
	Micromonas sp.	F 6
Chlorophyceae	Chlamydomonas sp.	G 1
	Nannochloris maculata Butcher	G 2
	Chlorococcale (1 espèce)	G 3
	Volvocale (1 espèce)	G 4
Euglenophyceae	Eutreptiella marina da Cunha	H 1
PROTOZOAIRE	Oxyrrhis sp.	I 1
	flagellates cf. Bodo sp.	I 2
	cf. Strombidium sp.	I 3
	Tintinnides sp.	I 4
	cf. Mesodinium sp.	I 5

Tableau 2. Appréciation semi-quantitative du phytoplancton observé frais, au point central du Bassin de Chasse en 1971.

Echelle d'abondance : 1 présent
 3 relativement abondant
 5 abondant
 6 très abondant

Tableau 3. Enumération du phytoplancton au point central du Bassin de Chasse en 1971 (méthode d'Utermöhl)

Echelle d'abondance : 1	0 à	10 cellules /ml	
2	10 à	100	"
3	100 à	1.000	"
4	1.000 à	10.000	"
5	10.000 à	100.000	"
6	100.000 à	1.000.000	"

Indice de diversité de Shannon et Weaver, calculé sur les chiffres réels

$$D = - \sum_{i=1}^S P_i \log_2 P_i$$

où

$$P_i = m_i/M$$

S = nombre total d'espèces

M = nombre total d'individus

m_i = nombre total d'individus de l'espèce i

Tableau 4. Appréciation semi-quantitative du phytoplancton observé frais, au point central du Bassin de Chasse en 1972 (même échelle que pour le tableau 2)

Tableau 5. Enumération du phytoplancton au point central du Bassin de Chasse en 1972 (méthode d'Utermöhl) (même échelle que pour le tableau 3)

1971

Dates

Espèces

	11-3	24-3	30-3	15-4	22-4	29-4	6-5	13-5	21-5	27-5	5-6	10-6	17-6	24-6	1-7	8-7	16-7	23-7	29-7	4-8	11-8	19-8
A ₁		1			1	1	6	1	5	3	3	5				5	3	3	1	5		
A ₂													1									
A ₃											3	5	3	5			5	3	6	6	1	
A ₄											1	1	3									
B ₁												1										
B ₂					1		3	1					3									
B ₃													3									
B ₄																						
B ₅					1								3									
B ₆																						
B ₇																						
C ₁											1	3					3	1				
C ₂																						
D ₁		1											5									
D ₂																						
D ₃																						
D ₄					5																	
D ₅					1									5	5				1	1		
D ₆							1					3										
E ₁											6		3	5	6	1	3	5	3			
E ₂																						
E ₃																						
E ₄		1	5										1									
E ₅			1																			
E ₆																						
E ₇																						
E ₈																						
E ₉																						
E ₁₀																						
E ₁₁																						
F ₁												3										
F ₂						1	1		5			1	5					1				
F ₃																						
F ₄																						
F ₅												1	3	6		6	1					
F ₆								3														
G ₁																						
G ₂																						
G ₃																						
G ₄																						
H ₁					5	1	5															
I ₁																						
I ₂																						
I ₃		5		3					3	3												
I ₄																						
I ₅																						

Tableau 2

Espèces

	11-3	24-3	30-3	15-4	22-4	29-4	6-5	13-5	21-5	27-5	5-6	10-6	17-6	24-6	1-7	8-7	16-7	23-7	29-7	4-8	11-8	19-8
A ₁		1	2		3	4	2	3	3	3	5	4					4			5		2
A ₂																						
A ₃														4	4			3		4		
A ₄							1			2	2						2					
B ₁																						
B ₂			1			1				3	3											
B ₃																						
B ₄																						
B ₅																						
B ₆																						
B ₇																						
C ₁			3																			
C ₂																						
D ₁					1	1					2	3										
D ₂																						
D ₃																						
D ₄																						
D ₅																						
D ₆																						
E ₁											5		4	5			2		3			
E ₂																						
E ₃																						
E ₄											3											
E ₅																						
E ₆																						
E ₇																						
E ₈																						
E ₉																						
E ₁₀																						
E ₁₁																						
F ₁		1		2	2	1	3		2	1	2	3	4				2				3	
F ₂																						
F ₃																						
F ₄																						
F ₅														4			4					
F ₆																						
G ₁																						
G ₂																						
G ₃				2				1	1		2	3	2									
G ₄																		4	3			
H ₁				2	1	4					2	2										
I ₁																						
I ₂																						
I ₃		2							1	1	2											
I ₄																						
I ₅																						
Diversité	0	0	1	.1321	.1994	.584	.1268	.922	.1325	.376	.1019	.1314	.1716	.1594	.817	1	.99	.1003	0	.1044	1	.306

Tableau 3

1972

Dates

Espèces	1-3	8-3	15-3	21-3	29-3	11-4	18-4	25-4	4-5	16-5	24-5	30-5	6-6	14-6	20-6	28-6	5-7	12-7	19-7	26-7	2-8	9-8	16-8	22-8	29-8
A ₁	1			1								1	5	5	1	1	3	1	1	5		5	5	1	1
A ₂																									
A ₃									1	5	5			1											
A ₄							1	1					1		1		1					1	1	1	1
B ₁																									
B ₂													1					1							
B ₃																									
B ₄																		1				1			
B ₅													3				1								
B ₆																									
B ₇																									
C ₁															1	1	1			1				1	1
C ₂																									
D ₁								1	1	1		5	1		1	1						1		1	1
D ₂																									
D ₃																									
D ₄																		1							
D ₅																									
D ₆																									
E ₁															1		1		5	5	5	1			
E ₂																									
E ₃		1	1																						
E ₄		1	1		5	1												1							1
E ₅																									
E ₆		1		1			1										1	1							
E ₇																									
E ₈																									
E ₉																									
E ₁₀		1							1																
E ₁₁																									
F ₁											1	1		5		5					5	1	1	5	1
F ₂																									
F ₃													5												
F ₄																									
F ₅													1	1	5		1		1					1	
F ₆					1																				
G ₁																									
G ₂		6	1		1																				
G ₃																	1								
G ₄																		1							
H ₁				1	5	6	5	5										1	1				1		
I ₁																									
I ₂		1									5		1												
I ₃					1	1	1					1	1			1									
I ₄																		1							
I ₅																	1								

Tableau 4

Espèces	1-3	8-3	15-3	21-3	29-3	11-4	18-4	25-4	4-5	16-5	24-5	30-5	6-6	14-6	20-6	28-6	5-7	12-7	19-7	26-7	2-8	9-8	16-8	22-8	29-8
A ₁			2	2				1	2	3	2	3	4	4	4	4	5	4	3	3	5	3	4	4	3
A ₂																									
A ₃																									
A ₄		2		1	2	1	1			2	2	2	2	2	2	2	2				3	3	2	3	2
B ₁																									
B ₂														3	2	2	3								
B ₃																									
B ₄																									
B ₅																	4				3		2		
B ₆																									
B ₇																									
C ₁															4	1					1	2	2	3	
C ₂																									
D ₁									2	3	3	3	3	3	2	3	2							2	
D ₂																									
D ₃																									
D ₄																									
D ₅																									
D ₆																									
E ₁															4	5	5	5	6	6	5	5	5	3	
E ₂																									
E ₃		2	1	1	2			2				1													1
E ₄		2		1	4	1		2						3		1	3	5			3			3	2
E ₅																									
E ₆																									
E ₇																									
E ₈																									
E ₉																									2
E ₁₀																	2							2	
E ₁₁																									
F ₁				1	1	2				1	2	3	4	4	4	4	3	3			5	3	4	4	3
F ₂																									
F ₃																									
F ₄																									
F ₅														3	3	2									
F ₆																									
G ₁																									
G ₂																									
G ₃																									
G ₄																									
H ₁			1	1	2	2	3	4	3				2		2		2						2	2	
I ₁																									
I ₂																									
I ₃		1	1	1		1		2	2		2					2									
I ₄																	2								
I ₅																									
Diversité	2.09	1.79	1.32	0.26	1.7	0.3	0.09	0.78	1.9	1.45	1.32	1.6	1.42	1.79	1.77	1.23	1.4	1.74	0.02	0.03	1.65	0.13	0.67	1.94	2.54

Classes	Espèces	Codé	Volume (μ^3)	Poids (picogrammes C)
Cryptophyceae	Plagioselmis punctata	A1	30	6.8
	Chroomonas sp.	A3	15	4.0
	Cryptomonas sp.1	A4	120	19.5
	Cryptomonas sp.2	A4	546	61.7
Bionophyceae	Katodinium rotundatum	B2	268	35.9
Haptophyceae	Chrysochromulina sp.1	C1	30	6.8
	Chrysochromulina sp.2	C1	300	39.1
Chrysophyceae	Apedinella spinifera	D1	200	28.7
Bacillariophyceae	Thalassiosira pseudonana	E1	30	6.8
	Thalassiosira sp.	E3	1400	126.2
	Skeletonema costatum	E4	128	20.5
	Asterionella japonica	E9	800	82.5
Prasinophyceae	Pyramimonas grossii	F1	150	23.1
	Nephroselmis sp.	F5	15	4.0
Euglenophyceae	Eutreptiella marina	H5	2440	192.5

Tableau 6.

Conversion du volume-biomasse carbonée
pour les espèces dominantes du Bassin de Chasse.

Date	Biomasse (mg C/m ³) d'après volume	Biomasse (mg C/m ³) d'après chlorophylle (x 45)	Rapport C/chlor. a (avec biomasse déduite du volume cellulaire)
8.3.72	3	36	4.3
15.3.72	3	22	5.6
21.3.72	90	463	3.8
29.3.72	13	184	3.3
11.4.72	99	483	10.7
18.4.72	63	225	12.6
25.4.72	86	190	21.7
4.5.72	5	45	5.4
24.5.72	8	112	3.2
30.5.72	31	225	6.3
6.6.72	150	585	12.2
14.6.72	166	562	13.3
20.6.72	143	472	13.6
28.6.72	494	720	30.9
5.7.72	274	900	13.7
12.7.72	486	697	31.4
26.7.72	848	1170	32.6
2.8.72	1014	1990	23.1
9.8.72	557	787	31.9

Tableau 7.

Comparaison du calcul de biomasse
carbonée à partir de deux techniques :
détermination de chlorophylle a et comptages.

Date	Station					\bar{m}
	1	2	3	4	5	
6.5.71	12.11	10.89	18.27	22.85	11.96	15.26
27.5.71	24.32	7.93	12.00	33.94	8.59	17.36
5.6.71	34.70	13.82	9.10	33.89	11.34	20.57
10.6.71	36.94	20.40	21.19	44.71	15.06	27.82
17.6.71	13.09	13.02	16.54	14.61	12.13	13.88
24.6.71	14.86	13.99	21.48	17.79	14.81	16.59
1.7.71	59.86	23.35	13.01	18.05	21.45	27.14
15.7.71	102.95	43.50	17.70	15.67	16.25	39.21
23.7.71	33.74	21.25	18.95	18.14	13.64	21.14
29.7.71	29.00	16.92	8.80	24.78	14.19	18.74
19.8.71	13.33	9.11	5.61	6.62	4.34	7.80
moyenne	34.08	17.66	14.79	22.83	13.14	20.50
% du max.	100 %	52 %	43 %	67 %	39 %	
index ./. station 3	2.30	1.19	1.00	1.54	0.89	

Tableau 8. Chlorophylle a (mg/m^3) aux 5 stations du Bassin de Chasse en 1971.

Date	Station						
	1	2	3	4	5	\bar{m}	$\sigma \%$
2.3.72	7.20	0.52	2.39	4.79	1.86	3.35	86.5
8.3.72	0.35	0.52	0.25	0.26	0.17	0.30	40.00
21.3.72	3.19	1.32	11.20	15.20	11.20	8.42	83.10
29.3.72	2.93	1.06	1.32	1.59	2.92	1.96	61.20
11.4.72	4.79	5.86	9.07	9.87	6.39	7.19	37.50
18.4.72	67.01	8.01	2.66	22.41	13.87	22.79	92.20
25.4.72	7.60	2.12	1.86	3.19	2.66	3.48	50.50
4.5.72	0.79	0.52	1.32	0	0	0.52	128.80
18.5.72	1.05	0.52	1.59	0	1.32	0.89	83.10
24.5.72	3.72	2.39	1.05	5.86	3.99	3.40	53.80
31.5.72	5.32	2.12	3.19	2.65	--	3.32	46.9
6.6.72	18.94	4.53	12.54	20.01	26.15	16.43	51.00
14.6.72	30.96	3.99	11.73	22.42	16.28	17.07	65.20
20.6.72	15.47	7.46	6.66	13.34	10.67	10.71	45.00
28.6.72	27.48	2.92	14.94	17.87	13.07	15.25	50.30
5.7.72	32.29	5.86	18.95	29.89	16.27	20.65	60.50
12.7.72	17.34	13.87	9.60	17.61	9.33	13.54	41.70
26.7.72	97.18	6.39	21.88	42.70	54.45	44.51	30.40
2.8.72	27.75	16.00	40.57	27.75	37.36	29.86	33.70
9.8.72	22.68	25.62	11.47	22.68	24.55	21.39	18.50
moyenne	19.70	5.58	9.21	14.00	13.29	12.25	60.50
% du max.	100 %	28 %	47 %	71 %	67 %		
index ./. station 3	2.14	0.61	1.00	1.52	1.44		

Tableau 9. Chlorophylle a (mg/m^3) aux 5 stations du Bassin de Chasse en 1972. Calcul des indices d'hétérogénéité.

Date	Station						
	1	2	3	4	5	\bar{m}	$\sigma \%$
2.3.72	5.71	1.11	4.14	7.99	2.86	4.36	66.50
8.3.72	2.28	1.67	1.60	2.78	1.80	2.02	27.20
21.3.72	9.45	24.81	26.43	22.86	11.95	19.11	52.80
29.3.72	5.46	1.99	5.75	6.4	7.88	5.49	31.50
11.4.72	4.93	7.37	11.70	13.11	11.17	9.65	40.60
18.4.72	87.49	34.77	8.80	19.70	40.12	38.17	71.00
25.4.72	15.77	4.89	5.96	12.73	6.65	9.19	62.20
4.5.72	3.30	1.61	1.15	1.36	1.61	1.80	32.20
18.5.72	5.91	5.77	4.05	2.45	2.58	4.15	56.10
24.5.72	7.77	8.16	3.85	10.66	7.77	7.64	21.70
31.5.72	31.75	17.75	19.56	23.66	34.75	25.49	38.20
6.6.72	72.53	14.71	43.30	83.88	81.77	59.23	57.50
14.6.72	72.48	12.00	35.00	64.16	62.01	49.13	55.00
28.6.72	66.30	14.62	38.52	51.98	29.01	40.09	56.30
5.7.72	78.10	17.04	39.07	72.02	37.19	48.68	62.60
12.7.72	47.03	29.12	38.41	48.54	35.71	39.76	24.70
26.7.72	181.44	22.95	55.44	97.73	115.84	94.67	67.60
2.8.72	89.18	68.26	147.70	109.39	141.91	111.28	39.00
9.8.72	78.06	85.75	61.84	71.14	71.76	73.70	11.60
moyenne	45.52	19.70	29.07	38.03	37.07	33.87	46.02
% du max	100 %	43 %	64 %	84 %	81 %		
index ./. station 3	1.57	0.68	1.00	1.31	1.28		

Tableau 10. Production potentielle ($\text{mg C/m}^3/\text{h}$) aux 5 stations du Bassin de Chasse en 1972. Calcul des indices d'hétérogénéité.

Date	Station					
	1	2	3	4	5	\bar{m}
14.3.73	6.01	6.68	4.67	8.01	4.67	6.01
28.3.73	4.47	1.47	1.47	3.88	2.67	2.79
11.4.73	7.08	3.54	2.44	5.34	1.34	3.95
18.4.73	7.75	2.14	2.40	4.01	3.34	3.93
25.4.73	3.81	0.74	1.07	0.80	1.47	1.58
2.5.73	10.28	2.01	8.28	2.34	3.67	5.32
9.5.73	27.37	28.30	22.30	48.06	29.37	31.08
16.5.73	5.35	7.14	4.14	8.01	6.21	6.17
23.5.73	10.02	11.48	9.62	3.61	2.34	7.41
30.5.73	27.11	16.15	10.02	16.08	10.95	16.06
6.6.73	18.02	15.62	24.43	38.18	30.71	25.39
13.6.73	58.34	8.01	42.72	78.77	104.80	58.53
19.6.73	30.70	38.85	29.77	50.07	27.37	35.35
27.6.73	61.81	20.70	15.36	28.04	16.42	28.47
11.7.73	41.39	9.60	14.96	11.35	6.01	16.66
moyenne	21.30	11.50	12.91	20.44	16.76	17.69
% du max.	100 %	54 %	61 %	96 %	79 %	
index ./. station 3	1.65	0.89	1.00	1.58	1.30	

Tableau 11. Chlorophylle a (mg/m^3) aux 5 stations du Bassin de Chasse en 1973.

Date	Station					\bar{m}
	1	2	2	2	2	
14.3.73	10.22	3.97	5.22	4.62	7.12	6.23
28.3.73	10.19	5.36	4.72	4.47	13.64	7.68
11.4.73	18.29	10.91	5.28	8.28	6.45	9.84
18.4.73	22.12	11.73	14.75	22.61	30.35	20.31
25.4.73	3.80	5.20	3.41	3.72	8.26	4.88
2.5.73	22.58	8.69	19.75	14.16	16.74	16.39
9.5.73	126.75	88.31	85.77	175.82	107.47	116.82
16.5.73	15.23	33.37	20.46	34.28	32.60	27.20
23.5.73	42.22	21.78	20.41	16.23	8.16	21.76
6.6.73	47.17	65.21	97.68	126.91	112.30	89.85
13.6.73	152.34	23.20	104.80	128.27	99.09	101.54
19.6.73	91.30	103.50	87.64	152.24	99.56	106.85
27.6.73	304.75	127.86	103.92	269.10	84.48	178.02
11.7.73	180.93	42.18	65.41	57.83	34.52	76.17
moyenne	74.85	39.38	45.66	72.75	47.20	55.93
% du max.	100 %	53 %	61 %	97 %	63 %	
index ./. station 3	1.64	0.86	1.00	1.59	1.03	

Tableau 12. Production potentielle (mg C/m³/h) aux 5 stations du Bassin de Chasse en 1973.

Date	Station				
	1	2	3	4	5
	(x 10 ⁻⁶)	(x 10 ⁻⁶)	(x 10 ⁻⁶)	(x 10 ⁻⁶)	(x 10 ⁻⁶)
21.3.72	0.0100	0.0080	0.0030	0.0050	0.0060
29.3.72	0.0190	0.0110	0.0100	0.0050	0.0120
11.4.72	0.0110	0.0140	0.0170	0.0130	0.0060
18.4.72	0.0030	0.0040	0.0080	0.0120	0.0040
25.4.72	0.0180	0.0050	0.0040	0.0060	0.0060
4.5.72	0.0210	0.0110	0.0070	---	---
24.5.72	0.0150	0.0030	0.0030	0.0040	0.0020
31.5.72	0.0070	0.0140	0.0020	0.0050	---
6.6.72	0.0010	0.0020	0.0020	0.0010	0.0020
14.6.72	---	0.0020	0.0010	---	0.0010
20.6.72	0.0015	0.0005	0.0004	0.0005	0.0006
28.6.72	0.0010	0.0002	0.0003	0.0020	0.0020
5.7.72	0.0007	0.0003	0.0006	0.0008	0.0008

Tableau 14. Teneur en chlorophylle a /cellule (mg/cell.) aux 5 stations du Bassin de Chasse en 1972.

Espèce	Station						
	1	2	3	4	5	\bar{m}	$\sigma \%$
Pyramimonas (F1)	2350	3670	3980	1770	4950	3344	45
Plagioselmis (A1)	1895	6680	6740	1835	8450	5120	75
Pseudopedinella (D2)	336	858	368	674	1040	655	60
Nephroselmis (F5)	116	858	122	2570	2570	1247	140
Total	4697	12066	11210	6849	17010	10366	46
D	1.43	1.53	1.20	1.87	1.68		

Tableau 15. Nombre de cellules (cell/ml) pour 4 genres de
 phytoplancton, aux 5 stations du Bassin de Chasse, le 15.6.73.
 Calcul de l'indice d'hétérogénéité et de l'indice de diversité D.
 (Shannon et Weaver)

Date	Espèce	Station				
		1	2	3	4	5
16.5.72	D1	233	472	430	110	245
	A1	92	104	104	101	153
	F1	0	0	0	0	0
24.5.72	D1	92	471	210	1160	1210
	A1	153	380	82	269	631
	F1	0	0	12	0	0
31.5.72	D1	544	0	660	306	0
	A1	73	153	403	122	428
	F1	85	0	385	54	0
6.6.72	D1	116	24	890	214	128
	A1	1840	550	2020	2680	3380
	F1	16000	2110	4660	11750	9010
15.6.72	D1	336	858	368	674	1040
	A1	1895	6680	6740	1835	8450
	F1	2350	3670	3980	1770	4950
20.6.72	D1	0	0	30	0	0
	A1	1835	4200	2570	2380	2500
	F1	1350	1010	1100	1500	918
28.6.72	D1	183	0	214	624	0
	A1	2540	1835	4230	185	1190
	F1	9720	1650	7800	9110	4730
5.7.72	D1	0	0	61	0	0
	A1	10250	11900	13250	21500	9600
	F1	673	674	367	275	581

Tableau 16. Evolution des nombres de 3 espèces
pendant leur période de végétation
(Apadinella(D1), Plagioselmis(A1) et Pyramimonas(F1))
aux 5 points du Bassin en 1972.

Date	Facteur de variation
29.3 - 30.3.7	2.15
11.4 - 12.4.72	1.60
31.5 - 1.6.72	1.03
6.6 - 7.6.72	1.70
15.6 - 16.6.72	1.34
27.6 - 28.6.72	1.76
4.7 - 5.7.72	1.71
11.7 - 12.7.72	1.25
19.7 - 19.7.72	1.02
25.7 - 26.7.72	1.84
1.8 - 2.8.72	4.56
8.8 - 9.8.72	1.14
14.3 - 15.3.73	2.66
15.3 - 16.3.73	1.37
16.3 - 17.3.73	4.37
19.3 - 20.3.73	3.06
20.3 - 21.3.73	1.99
21.3 - 22.3.73	1.32
22.3 - 23.3.73	2.46
28.3 - 29.3.73	1.42
10.4 - 11.4.73	1.12
23.5 - 24.5.73	1.37
29.5 - 30.5.73	1.42
1.6 - 2.6.73	2.67
2.6 - 3.6.73	1.16
3.6 - 4.6.73	2.03
moyenne	1.80
29.5.73 MIN-MAX	4.00
6.8.73 MIN-MAX	3.85
2.4.73 MIN-MAX	2.08
18.5.73 MIN-MAX	5.56
moyenne	3.87

Tableau 17. Rapport des productions potentielles d'un jour à l'autre ou du minimum au maximum lors d'un cycle de 24 heures.

Date	Station				
	1	2	3	4	5
21.3.72	10.99(0.37)	53.93(1.34)	29.37 (1)	23.13(0.79)	10.07(0.34)
29.3.72	4.17(0.93)	1.57(0.35)	4.47 (1)	4.77(1.07)	3.01(0.67)
11.4.72	2.79(0.48)	2.99(0.52)	5.77 (1)	8.91(1.54)	5.46(0.95)
18.4.72	46.17(4.77)	31.18(3.22)	9.67 (1)	16.39(1.69)	23.78(2.46)
25.4.72	1.85(0.39)	2.91(0.61)	4.78 (1)	2.16(0.45)	3.74(0.78)
19.5.72	4.16(0.80)	1.77(0.34)	5.23 (1)	2.65(0.51)	2.35(0.45)
24.5.72	1.33(0.38)	5.83(1.65)	3.53 (1)	8.87(2.51)	4.72(1.34)
31.5.72	23.58(2.07)	11.10(0.93)	11.38 (1)	16.24(1.43)	15.62(1.37)
6.6.72	57.84(1.15)	13.86(0.28)	50.12 (1)	57.01(1.14)	61.79(1.23)
14.6.72	6.45(0.32)	4.04(0.20)	20.37 (1)	9.22(0.40)	43.36(2.13)
28.6.72	48.52(1.51)	9.52(0.30)	32.12 (1)	40.86(1.27)	24.06(0.75)
5.7.72	38.84(1.37)	16.28(0.57)	28.42 (1)	37.38(1.32)	25.20(0.89)
12.7.72	33.80(1.08)	24.22(0.77)	31.36 (1)	30.57(0.97)	26.67(0.85)
26.7.72	56.73(2.63)	5.78(0.27)	21.55 (1)	31.95(1.48)	36.47(1.69)
2.8.72	55.97(0.53)	54.55(0.52)	104.88 (1)	82.80(0.79)	106.00(1.01)
9.8.72	33.39(0.84)	35.19(0.89)	39.75 (1)	38.47(0.97)	22.75(0.57)
index moyen. / station 3	(1.23)	(0.83)	(1)	(1.14)	(1.09)

Tableau 18. Rapport $\frac{P_{vitro}}{\eta}$ aux 5 stations du Bassin de Chasse en 1972

(entre parenthèses : index par rapport à la station 3
= rapport des productions intégrées aux 5 stations)

Date	Valeur brute globale	Contrôle (1)	Valeur nette globale	Valeur supposée phyto	Différence (=bactéries)	id. % total
14.3.73	1.18	0.07	1.11	0.037	1.07	96
15.3.73	0.33	0.04	0.29	0.013	0.27	93
16.3.73	0.42	0.02	0.40	0.010	0.39	97
19.3.73	0.31	0.07	0.24	0.004	0.23	95
21.3.73	0.22	0.03	0.19	0.005	0.18	94
28.3.73	0.41	0.29	0.12	0.030	0.09	75
4.4.73	0.41	0.08	0.33	0.022	0.31	93
11.4.73	0.37	0.24	0.13	0.033	0.10	76
18.4.73	0.55	0.30	0.25	0.089	0.16	64
25.4.73	0.40	0.22	0.18	0.022	0.16	89
2.5.73	1.43	0.16	1.27	0.124	1.14	89
9.5.73	1.17	0.48	0.69	0.508	0.18	26
16.5.73	0.76	0.26	0.50	0.124	0.37	74

(1) le contrôle comprend le back-ground, la radioactivité naturelle de l'échantillon et la contamination par adsorption.

Tableau 19. Fixation anaérobique au Bassin de Chasse d'Ostende
(mg C/m³/heure).

Date	Station	Fixation anaplérotique		Production primaire (diatomées)	
		Fraction totale	Fraction < 45 µ	Fraction > 45 µ	% du total phyto
25.6.71	7	0.40	0.38	9.38	76
28.6.71	1	0.74	0.53	9.29	36
29.6.71	4	0.27	0.17	0.02	1
30.6.71	2	0.39	0.33	0.96	23
1.7.71	3	0.29	0.44	0.51	10
2.7.71	5	0.60	0.39	7.50	37
5.7.71	8	0.32	0.22	3.77	65
7.7.71	11	0.56	0.81	2.65	57
17.8.71	16	0.17	0.16	31.89	89
17.8.71	17	0.11	0.07	13.52	89
18.8.71	18	0.17	0.19	33.78	90
18.8.71	19	0.16	0.37	1.97	32
19.8.71	20	0.11	0.18	1.32	20
24.8.71	25	0.14	0.07	2.00	59
24.8.71	24	0.06	0.10	1.00	50
25.8.71	23	0.14	0.15	3.34	47
25.8.71	22	0.24	0.59	13.67	83
26.8.71	21	0.29	0.31	39.27	77
7.9.71	1	0.37	0.26	18.72	77
8.9.71	53	0.15	0.21	1.36	18
9.9.71	58	0.11	0.15	0.68	19

Tableau 20. Distribution de la fixation anaplérotique entre fractions en Mer du Nord. Activité et abondance relative du phyto-plancton de la fraction > 45 microns. (mg C/m³/h)

date	respiration globale		respiration estimée du phytoplancton (10% P_{qt} situ)	respiration des bactéries en % du total
	respiration mesurée in situ (Winkler)	respiration déduite de la fixation anaplérotique		
4.4.73	7.5	6.6	0.99	87
10.4.73	3.0	2.6	0.41	87
18.4.73	23.5	5.0	1.28	95
25.4.73	4.1	3.6	0.58	82
2.5.73	33.0	25.4	1.47	96
9.5.73	24.5	14.0	7.31	71
16.5.73	165.0	10.0	2.65	99
24.5.73	18.0	-	1.56	92
30.5.73	14.5	-	5.29	64
6.6.73	112.5	-	14.74	87
13.6.73	54.0	-	18.25	67
19.6.73	91.5	-	18.92	80
17.7.73	15.0	-	1.09	93
25.7.73	50.0	-	5.75	89
1.8.73	340.0	-	1.54	99
9.8.73	9.3	-	1.47	85

Table 20 bis. Respiration au Bassin de Chasse d'Ostende

(mg C/m³/h)

Heure	Chlorophylle a (Lorenzen) (mg/m ³)	Nombre (cell/ml)	Teneur en chlorophylle/cellule
0	13	1360	0.010(x 10 ⁻⁶)
2	15	1240	0.012
4	17	1120	0.015
6	15	1200	0.013
8	16	1300	0.012
10	17	1270	0.013
12	14	960	0.015
14	22	1380	0.016
16	28	1420	0.020
18	52	2540	0.020
20	36	1800	0.020
22	31	1320	0.023
24	7	1040	0.010

période de syn-
thèse de chlo-
rophyll

division
cellulaire ?

Tableau 21. Comparaison de la teneur en chlorophylle active
et le nombre de cellules pendant le cycle du 29.5.73

Date	t	p_z p_t	p_t^p	$\frac{p_z - p_t^p}{p_t^p}$ (1)	B	k	G
	(heures)	(mg C/m ³ /h)			(mg C/m ³)		(mg C/m ³ /h)
3.2.71	3.67	4.40	1.54	1.86 M			
24.3.71	4.00	9.36	5.48	0.71 M			
31.3.71	2.00	3.96	2.26	0.75 M			
22.4.71	5.00	19.85	21.90	0.09 G	353	0.0124	13
29.4.71	3.00	7.26	8.16	0.11 G	532	0.0051	39
6.5.71	4.00	128	158	0.19 G	640	0.0617	61
13.5.71 (0m)	3.33	19.27	22.30	0.14 G	238	0.0281	20
(-1m)		19.83	24.57	0.19 G	238	0.0310	28
21.5.71	3.00	31.29	31.80	0.02 O			
5.6.71	2.00	17.20	15.24	0.13 M			
10.6.71	3.25	341	341	0 O			
17.6.71	4.00	223	224	0 O			
24.6.71	3.25	209	207	0.01 O			
1.7.71	3.17	140	157	0.11 G	455	0.1089	31
8.7.71	4.00	395	464	0.15 G	910	0.1275	67
15.7.71	3.00	98	84	0.17 M			
29.7.71	2.67	84	81	0.04 O			
4.8.71	2.67	265	255	0.04 O			
expérience avec 16 crépidules :							
22.7.71	3.00	275	352	0.22 G	658	0.1793	96

(1) indice permettant de voir si la différence est significative. Est à comparer avec l'erreur relative dans la mesure de production potentielle. Si cette différence > 0.09, on considère qu'elle est significative. On indique par G une différence négative, indicatrice de grazing; par M une différence positive, indicatrice de microplancton et par O, une différence non significative.

Tableau 22. Calcul du grazing d'après incorporation de ¹⁴CO₂ dans le phytoplancton en présence de zooplancton (pour la signification des paramètres, voir texte)

Copépodes			Polydora	Crepidula	Ingestion (mg C/m ³ /jour)	
Nauplii	Copepodites	Adultes			selon nombres et rations	selon différ. assimi- lation ¹⁴ CO ₂

Pour 1 individu

poids frais ⁽¹⁾ (mg)	2.64 10 ⁻³	1.08 10 ⁻²	1.10 10 ⁻¹	17.8 10 ⁻³	17.0 10 ⁻³	
poids en C ⁽²⁾ (mg)	2.112 10 ⁻⁴	8.640 10 ⁻⁴	8 10 ⁻³	1.424 10 ⁻³	1.360 10 ⁻³	
ingestion ⁽³⁾	175 %	125 %	56 %	92 %	50 %	
ration/jour (mg C)	3.696 10 ⁻⁴	1.080 10 ⁻³	4.480 10 ⁻³	1.310 10 ⁻³	0.68 10 ⁻³	

Pour les populations du Bassin de Chasse (nombres/m³ et ingestions/m³/jour)

Date

22.4.71 nombre	20 10 ³	1.2 10 ⁴	4 10 ³	60 10 ³	--		
ingestion	7.4	12.96	17.8	78.6		117	312
29.4.71 nombre	40 10 ³	2.2 10 ⁴	4 10 ³	120 10 ³	--		
ingestion	14.8	23.76	17.8	157.2		213	936
6.5.71 nombre	440 10 ³	32 10 ³	1.2 10 ³	40 10 ³	--		
ingestion	162.5	34.56	5.37	52.4		255	1464
13.5.71 nombre	80 10 ³	1 10 ⁵	4 10 ³	90 10 ³	70 10 ³		
ingestion	29.5	108	179.2	117.9	47.6	482	576

(1) données extraites de Daro, (1974)

(2) conversion selon Mullin, (1969)

(3) ingestion en % du poids/jour, (Jo Podamo, 1976)

Tableau 23. Comparaison des résultats d'ingestion obtenus
par calcul (selon les nombres et rations) et selon l'incorporation
de ¹⁴CO₂ dans le phytoplancton en présence de zooplancton.

		Période A	Période B	Période C	Σ (B + C)
1971	Jours	35	36	66	102
	Prod. brute	59	470	1860	1372
	Respiration	18	141	558	411
	Excrétion	4	33	130	96
	Prod. nette	37	296	1172	865
1972	Jours	41	42	82	124
	Prod. brute	176	192	1550	1088
	Respiration	53	57	465	326
	Excrétion	12	13	109	76
	Prod. nette	111	122	976	686
1973	Jours	42	28	75	103
	Prod. brute	104	937	1880	1621
	Respiration	31	281	564	496
	Excrétion	7	66	132	113
	Prod. nette	66	590	1184	1022
1974	Jours	14	42	88	130
	Prod. brute	68	1065	810	892
	Respiration	20	319	243	267
	Excrétion	5	75	57	62
	Prod. nette	43	671	510	563
moyenne	Jours	33	37	78	115
	Prod. brute	102	666	1525	1243
	Respiration	30	200	457	373
	Excrétion	7	47	107	87
	Prod. nette	65	419	961	783

Tableau 24.

Flux moyens traversant
le compartiment phytoplancton ($\text{mg C/m}^2/\text{jour}$)

	Poids sec. (mg) (p.s.)	Respiration spécifique (mg C/mg p.s./h)	Respiration par animal par heure (mg C/h)	Ingestion par animal par jour (mg C/j)	R/I (même base de t)
Nauplius	$5.280 \cdot 10^{-4}$	$1.066 \cdot 10^{-2}$	$5.628 \cdot 10^{-6}$	$3.696 \cdot 10^{-4}$	0.37
Copepodite	$2.160 \cdot 10^{-3}$	$6.897 \cdot 10^{-3}$	$1.490 \cdot 10^{-5}$	$1.080 \cdot 10^{-3}$	0.33
Adulte	$2.200 \cdot 10^{-2}$	$3.367 \cdot 10^{-3}$	$7.407 \cdot 10^{-5}$	$4.480 \cdot 10^{-3}$	0.40
Polydora	$3.560 \cdot 10^{-3}$	$5.910 \cdot 10^{-3}$	$2.104 \cdot 10^{-5}$	$1.310 \cdot 10^{-3}$	0.39
Crepidula	$3.400 \cdot 10^{-3}$	$5.995 \cdot 10^{-3}$	$2.038 \cdot 10^{-5}$	$0.680 \cdot 10^{-3}$	0.72

Tableau 25. Calcul des respirations suivant Ikeda (1970)
 et comparaison avec les valeurs d'ingestion
 pour différents stades de copépodes ou autres espèces du zooplancton.

Date	Station					\bar{m}	$\sigma \%$
	1	2	3	4	5		
6.5.71	52.4	12.3	44.5	165.9	15.1	55.0	88.9
27.5.71	143.2	127.2	93.9	111.8	59.7	107.0	32.3
10.6.71	67.3	8.6	26.5	0.4	3.5	21.2	121.6
17.6.71	--	57.5	49.9	21.6	--	43.0	49.0
24.6.71	33.3	45.4	1.0	0	0	16.0	166.0
1.7.71	0	12.7	5.2	1.6	2.0	4.3	104.6
16.7.71	146.0	7.5	9.5	--	3.0	42.7	82.2
23.7.71	11.1	11.5	15.75	20.5	13.6	14.5	25.6
29.7.71	92.0	56.5	70.5	83.0	16.5	63.7	46.1
19.8.71	187.5	255.0	227.0	206.0	160.0	207.1	19.3
moyenne	81.4	59.4	53.3	67.8	30.9	57.7	
% max.	100 %	73 %	66 %	83 %	33 %		

Tableau 26. Concentration en nitrates aux 5 stations du Bassin de Chasse en 1971. (mg N/m³)
Calcul des indices d'hétérogénéité.

Date	Station					
	1	2	3	4	5	\bar{m}
14.3.73	910	1022	840	1435	609	959
28.3.73	476	266	448	336	---	378
4.4.73	546	315	364	490	378	420
11.4.73	280	91	175	175	14	147
18.4.73	63	252	238	476	---	259
25.4.73	112	175	126	126	161	140
2.5.73	329	210	238	126	161	210
9.5.73	210	210	77	224	---	189
16.5.73	546	---	280	161	112	273
23.5.73	---	175	476	238	224	280
30.5.73	315	63	126	63	49	126
6.6.73	280	378	875	539	476	511
13.6.73	49	63	35	35	7	35
19.6.73	7	35	35	49	49	35
27.6.73	315	7	35	105	21	98
11.7.73	1960	1470	952	686	609	1134
17.7.73	7	7	---	7	---	7
24.7.73	406	238	154	175	224	238
1.8.73	1610	266	455	875	476	735
9.8.73	735	1344	406	448	224	630
20.8.73	126	14	14	49	91	56

Tableau 27. Concentrations en NH_4^+ aux 5 stations du Bassin de Chasse (mg N/m^3)

Date	Station					\bar{m}	$\sigma \%$
	1	2	3	4	5		
6.5.71	1049	440	409	479	412	557	30.7
27.5.71	644	653	687	668	778	686	6.5
10.6.71	787	691	785	742	920	785	9.0
17.6.71	735	747	741	743	748	742	0.6
24.6.71	711	770	685	671	683	704	4.9
1.7.71	724	818	767	713	797	763	7.7
16.7.71	913	1276	1306	1236	1255	1197	8.6
23.7.71	1172	1333	1217	1177	1215	1222	4.4
29.7.71	1230	1341	1402	1150	1420	1308	11.0
19.8.71	959	907	864	867	959	915	6.1
moyenne	892	897	886	846	918	888	
% max.	97 %	98 %	97 %	92 %	100 %		

Tableau 28. Concentration en phosphates aux 5 stations du Bassin de Chasse en 1971. (mg P/m³)
Calcul des indices d'hétérogénéité.

Tableau 29. Production primaire in situ (mg C/m³/h)
en 1972 ET 1973.

Pour chaque date, la 1ère ligne de chiffres est celle des valeurs mesurées.
La 2ème et la 3ème sont celles des valeurs min. et max. corrigées pour l'ex-
crétion et la respiration ("fourchette" probable de production brute). La 4ème
reprend ces valeurs en % de la valeur maximale.

Date	Profondeurs (m)				
	0	0.25	0.50	0.75	1.00
23.3.72	2.77	2.09	2.32	2.09	2.17
	3.45	2.65	2.92	2.65	2.75
	5.86	4.50	4.96	4.50	4.67
	100	76	84	76	79
30.3.72	7.83	6.28	2.63	0.97	0.01
	9.7	7.96	3.67	1.72	0.59
	16.64	13.53	6.24	2.92	1.00
	100	81	37	17	6
12.4.72	22.1	46	41	37	17.7
	29	57	52	47	24
	50	98	88	80	41
	51	100	90	81	42
4.5.72	0.82	1.26	1.22	0.87	0.99
	1.05	1.57	1.52	1.11	1.25
	1.78	2.87	2.58	1.88	2.12
	66	100	96	70	79
18.5.72	3.26	3.17	4.11	3.58	3.32
	4.13	4.02	5.13	4.51	4.2
	7.02	6.83	8.72	7.66	7.14
	80	78	100	87	81
1.6.72	20.23	26	22.22	18.45	17.63
	25	33	28	23	22
	43	56	47	40	38
	77	100	84	70	68
16.6.72	54	65	70	62	41
	69	81	87	78	53
	117	139	149	133	91
	78	93	100	89	61
27.6.72	98	112	98	101	68
	124	140	124	128	89
	210	239	212	217	152
	88	100	88	91	63
4.7.72	23.36	37	73	33	24
	33	50	92	44	33
	56	85	157	75	57
	35	54	100	48	36

Date	Profondeurs (m)				
	0	0.25	0.50	0.75	1.00
11.7.72	89	89	87	78	56
	112	110	109	99	72
	191	188	185	168	124
	100	98	96	88	64
18.7.72	82	115	131	63	75
	106	145	164	84	98
	181	247	279	143	168
	65	98	100	51	60
25.7.72	49	216	214	170	27
	75	270	268	217	48
	127	459	455	369	83
	27	100	99	80	18
1.8.72	69	81	43	30	18.09
	88	101	57	42	27
	150	173	98	72	46
	86	100	56	41	26
8.8.72	103	159	86	39	--
	133	199	113	58	--
	227	339	192	100	--
	67	100	56	29	--
29.3.73	13.79	22.54(0.45m)	20.95(0.70m)	19.58(0.95m)	20.17
	17.89	28	26	24.7	25
	30	48	44	42	43
	64	100	94	88	90
4.4.73	8.99	5.69	2.43	1.03	0.67
	11.23	7.35	3.51	1.87	1.44
	20	12	6	3.2	2.4
	100	66	31	16	12
10.4.73	2.91	3.45	3.09	3.78	3.04
	3.7	4.33	3.91	4.72	3.85
	6.3	7.3	6.6	8.0	6.5
	79	92	83	100	82
18.4.72	11.63	11.49	10.85	9.31	8.24
	14.54	14.37	13.62	11.81	10.55
	24	24	23	20	18
	100	99	94	82	73
25.4.73	3.91	5.6	4.84	6.16	--
	5.04	7.03	6.14	7.68	--
	8.5	12	10	13	--
	66	92	80	100	--

Date	Profondeurs (m)				
	0	0.25	0.50	0.75	1.00
2.5.73	8.6	12.7	13.31	13.15	12.06
	11.09	15.92	16.63	16.45	15.16
	19	27	28	28	26
	67	96	100	99	92
9.5.73	61	66	51	40	27
	77	82	65	52	37
	131	141	111	90	64
	94	100	79	64	45
16.5.73	14.86	19.85	23.03	24.06	17.15
	19.26	25.13	29	30	21.95
	33	43	49	51	37
	64	84	96	100	73
24.5.73	12.81	14.09	14.12	11.29	10.82
	16.11	17.61	17.65	14.32	13.76
	27	30	30	24	23
	92	100	100	81	78
28.5.73	134	152	109	80	53
	169	190	140	106	74
	288	323	238	180	127
	89	100	74	56	39
29.5.73	56	56	44	26	24.89
	70	70	56	34	33
	119	120	96	59	57
	100	100	80	49	47
30.5.73	47	45	42	32	28
	59	56	53	42	36
	102	96	91	71	63
	100	95	90	71	62
6.6.73	91	133	115	81	16.5
	117	167	146	105	29
	193	284	249	179	50
	70	100	88	63	17
13.6.73	138	165	152	118	52
	175	206	191	152	73
	297	351	325	259	125
	85	100	93	74	36
19.6.73	171	140	153	108	59
	214	178	193	140	82
	364	303	329	238	141
	100	84	91	66	39

Date	Profondeurs (m)				
	0	0.25	0.50	0.75	1.00
27.6.73	151	157	148	131	13.27
	186	192	182	162	23
	316	327	310	276	39
	97	100	95	85	14
3.7.73	103	109	90	98	73
	129	137	114	124	94
	220	233	195	210	160
	95	100	84	91	69
11.7.73	58	56	50	40	27
	73	70	63	52	36
	124	119	107	88	62
	100	97	87	71	50
17.7.73	8.92	9.85	8.4	8.16	7.3
	11.22	12.31	10.61	10	9
	19	21	18	17	16
	92	100	87	84	76
25.7.73	44	51	50 (0.70m)	52	32
	56	64	62	65	42
	95	109	107	111	72
	86	99	97	100	65
1.8.73	12.91	13.59	13.99	12.7	12.69
	16.21	17.01	17.48	16	16
	27	29	29	27	27
	93	98	100	92	92
9.8.73	9.76	10.41	10.02	13.33	9.4
	12.47	13.23	12.77	16	12
	21	22	21	28	20
	75	80	77	100	72
20.8.73	21.26	13.23	16.48	14.86	10.27
	26	23.01	20.95	19	13
	45	39	35	32	23
	100	87	79	72	51
29.8.73	85	79	73	66	40
	106	100	92	85	54
	181	170	157	144	92
	100	94	87	80	51
5.9.73	23.15	21.25	20.69	19.54	16.66
	28	26	26	24	21
	49	45	44	42	36
	100	93	90	86	74

Date	Profondeurs (m)					η
	0	0.25	0.50	0.75	1	
23.03.72	100	78	61	48	38	0.97
30.03.72	100	69	48	33	23	1.47
12.04.72	100	75	57	43	33	1.11
4.05.72	100	75	57	43	33	1.11
18.05.72	100	78	61	48	38	0.97
1.06.72	100	77	59	45	35	1.05
16.06.72	100	73	53	39	29	1.24
27.06.72	100	67	45	31	21	1.56
4.07.72	100	41	17	7	3	3.51
11.07.72	100	64	41	26	17	1.77
18.07.72	100	58	34	20	12	2.12
25.07.72	100	56	31	17	10	2.30
1.08.72	100	57	33	19	11	2.21
8.08.72	100	37	14	5	2	3.91
29.03.73	100	75	57	43	33	1.11
4.04.73	100	58	34	20	12	2.12
10.04.73	100	78	60	47	37	0.99
18.04.73	100	74	55	41	31	1.17
25.04.73	100	75	56	42	32	1.14
2.05.73	100	70	50	35	25	1.39
9.05.73	100	64	41	26	17	1.77
16.05.73	100	64	41	26	17	1.77
24.05.73	100	70	50	35	25	1.39
28.05.73	100	61	37	22	14	1.97
29.05.73	100	70	50	35	25	1.39
30.05.73	100	70	50	35	25	1.39
6.06.73	100	50	25	12	6	2.81
13.06.73	100	53	28	15	8	2.53
19.06.73	100	56	31	17	10	2.30
27.06.73	100	59	35	21	13	2.04
11.07.73	100	71	51	36	26	1.35
17.07.73	100	78	58	44	34	1.08
25.07.73	100	77	60	46	36	1.02
1.08.73	100	80	64	51	41	0.89
9.08.73	100	77	59	45	35	1.05
20.08.73	100	81	66	54	44	0.82
29.08.73	100	75	56	42	32	1.14
5.09.73	100	75	57	43	33	1.11

Tableau 30.

Pourcentages de transmissions (P.H.A.R.)
correspondant aux incubations in situ.

Date	Profondeurs (m)				
	0	0.25	0.50	0.75	1
23.3.72	55.76	43.49	34.01	26.76	21.19
30.3.72	52.09	35.94	25.00	17.19	11.98
12.4.72	64.94	48.71	37.02	27.92	21.43
4.5.72	30.39	22.79	17.32	13.07	10.03
18.5.72	66.80	52.10	40.75	32.06	25.88
1.6.72	69.31	53.37	40.89	31.19	24.26
16.6.72	98.93	72.22	52.43	38.59	28.69
27.6.72	103.87	69.59	46.74	32.20	21.81
4.7.72	273.24	112.03	46.45	19.13	8.20
11.7.72	191.44	122.52	78.48	49.77	32.54
18.7.72	135.76	78.74	46.16	27.15	16.29
25.7.72	232.83	130.38	72.17	39.58	23.28
1.8.72	87.03	49.60	28.72	16.53	9.57
8.8.72	112.00	41.44	15.68	5.60	2.24
29.3.73	72.77	43.66(0.45m)	32.74(0.7m)	25.46(0.95m)	24.01
4.4.73	15.32	8.88	5.20	3.06	1.83
10.4.73	52.83	41.20	31.69	24.83	19.54
18.4.73	27.23	20.15	14.97	11.16	8.44
25.4.73	78.86	59.14	44.16	33.12	25.23
2.5.73	60.85	42.59	30.42	21.29	15.21
9.5.73	27.02	17.29	11.07	7.02	4.58
16.5.73	110.95	71.00	45.48	28.84	19.86
24.5.73	34.03	23.82	17.01	11.91	8.51
28.5.73	29.53	18.01	10.92	6.49	4.13
29.5.73	24.43	17.10	12.21	8.55	6.10
30.5.73	34.05	23.83	16.68	11.57	8.17
6.6.73	121.16	60.58	30.29	14.54	7.27
13.6.73	76.13	40.35	21.31	11.42	6.09
19.6.73	56.69	31.74	17.57	9.63	5.66
27.6.73	95.70	56.60	33.60	20.20	12.40
11.7.73	41.26	29.29	21.04	14.95	10.73
17.7.73	53.20	40.43	30.85	23.41	18.08
1.8.73	75.45	60.36	48.28	39.47	30.93
9.8.73	90.43	69.63	53.35	40.89	31.65
20.8.73	56.71	45.93	37.42	30.62	24.95
29.8.73	54.15	40.61	30.32	22.74	17.33

Tableau 31. Flux d'énergie PH.A.R. mesurés
lors des incubations in situ (Unités : Joules/cm²/heure)

Heure	α	k_{\max}	$I'_k (= k_{\max}/\alpha)$
6 - 8	0.21	3.0	14
8 - 10	0.28	5.2	19
10 - 12	0.28	3.4	12
12 - 14	0.38	5.0	13
14 - 16	0.28	4.4	15
16 - 18	0.30	3.3	11
\bar{m}	0.29	4.0	14
σ	0.027	1.573	2.673
σ en % de \bar{m}	9 %	39 %	19 %

Tableau 32.

Variations de α , k_{\max} et I'_k

pendant le cycle de 24 heures du 29.5.1972.

Le calcul statistique montre que la variation est
principalement due à k_{\max} .

Date	Prélèvements à 0 m			0.25m	Prélèvement à 0.5m			0.75m	Prélèvement à 1m		
	Incubation à			0.25m	Incubation à			0.75m	Incubation à		
	0 m	0.5m	1 m		0 m	0.5m	1 m		0 m	0.5m	1 m
30.3.72	100	41	6	80	95	35	5	14	79	33	4
23.3.72	100	128	158	77	48	84	92	75	83	66	78
12.4.72	48	64	98	100	84	90	63	80	30	42	38
4.5.72	66	61	50	100	97	97	61	68	120	115	79
1.6.72	76	86	83	100	75	83	73	69	71	77	66
16.6.72	73	93	90	94	81	100	86	90	71	79	60
27.6.72	87	91	73	100	99	88	71	90	--	--	61
4.7.72	61	100	59	100	77	95	69	87	87	70	63
11.7.72	98	81	67	97	92	87	67	100	78	83	63
25.7.72	23	17	61	100	101	99	66	79	79	90	13
1.8.72	86	30	18	100	155	54	--	38	106	36	22

Tableau 32. Valeurs normalisées (en % de la valeur maximale) de production primaire dans les expériences de recombinaison in situ.

Date	Prélèvement à 0m			0.25 m	Prélèvement à 0.5m			0.75 m	Prélèvement à 1m		
	Incubation à			0.25 m	Incubation à			0.75 m	Incubation à		
	0m	0.5m	1m		0m	0.5m	1m		0m	0.5m	1m
30.3.72	1.92	1.64	0.50	2.23	1.82	1.40	0.42	0.81	1.52	1.30	0.33
23.3.72	1.79	3.76	7.46	1.77	0.86	2.47	4.34	2.80	1.49	1.04	3.68
12.4.72	0.69	1.73	4.57	2.05	1.20	2.43	2.94	2.87	0.43	1.13	1.77
4.5.72	2.17	3.52	4.99	4.39	3.19	5.60	6.08	5.20	3.95	6.64	7.88
1.6.72	1.10	2.10	3.42	1.87	1.08	2.03	3.01	2.21	1.02	1.88	2.72
16.6.72	0.74	1.77	3.14	1.30	0.82	1.91	3.00	2.33	0.72	1.51	2.09
27.6.72	0.84	1.95	3.35	1.44	0.95	1.88	3.26	2.80	--	--	2.80
4.7.72	0.22	2.15	7.20	0.89	0.28	2.05	8.41	4.55	0.32	1.51	7.68
11.7.72	0.51	1.03	2.06	0.79	0.48	1.11	2.06	2.01	0.41	1.06	1.94
25.7.72	0.10	0.24	2.62	0.77	0.43	1.37	2.84	2.00	0.34	1.25	0.56
1.8.72	0.99	1.04	1.88	2.02	1.78	1.88	--	2.30	1.22	1.25	2.30
moyenne	1.01	1.90	3.74	1.77	1.17	2.19	3.31	2.72	1.14	1.95	3.07
erreur											
relative	0.54	0.38	0.34	0.35	0.50	0.29	0.44	0.28	0.58	0.35	0.54
95 %											

De sorte que pour des énergies de 100 à 0 m, 37 à 0.5 m et 13.5 à 1 m (valeurs normalisées, correspondant à $\eta = 2$), on aurait les productions normalisées suivantes (voir fig.73).

P nor- malisée	101	70	50	108	117	81	44	60	114	72	41
terreur	54	27	17	38	58	23	20	17	66	25	22

Tableau 33. Rendements normalisés de production primaire
dans les expériences de recombinaison in situ,
(= valeurs normalisées/énergies lumineuses réelles)

Date	Station				
	1	2	3	4	5
21.3.72	1.09	0.58	1.14	1.26	1.51
29.3.72	1.66	1.61	1.64	1.70	3.33
11.4.72	2.24	3.12	2.58	1.87	2.60
13.4.72	2.41	1.42	1.16	1.52	2.15
25.4.72	10.83	2.13	1.59	7.49	2.26
18.5.72	1.80	4.15	0.98	1.17	1.40
24.5.72	7.40	1.78	1.38	1.52	2.08
31.5.72	1.71	2.03	2.18	1.85	2.82
6.6.72	1.60	1.35	1.00	1.87	1.68
11.6.72	14.26	3.77	2.18	9.92	1.82
28.6.72	1.74	1.96	1.52	1.61	1.54
5.7.72	2.55	1.33	1.74	2.45	1.88
12.7.72	1.77	1.52	1.55	2.02	1.70
26.7.72	4.06	5.04	3.26	3.72	4.04
2.8.72	2.02	1.59	1.79	1.69	1.70
9.8.72	2.97	3.10	1.98	2.35	4.00

Tableau 34.

Valeurs de η aux 5 stations du
Bassin de Chesse en 1972.

Période d'incubation (heures)	p_{opt} (mg C/m ³ /h)	Intégrale expérimentale (mg C/m ² /incubation)	Intégrale calculée avec p_{opt} (mg C/m ² /incubation)
4h30 - 6h30	--	8.4	--
6h30 - 8h10	44.1	60.0	49.3
8h10 - 10h05	83.2	135.6	115.7
10h05 - 12h15	59.6	109.6	103.7
12h15 - 14h05	69.2	91.2	63.4
14h05 - 16h15	98.8	169.4	173.1
16h15 - 18h05	91.61	132.4	85.2
18h05 - 20h20	--	130.7	--
4h30 - 12h15	44	196 (contre 313 si on fait la Σ des incubations)	
12h15 - 20h20	53	269 (contre 523 si on fait la Σ des incubations)	
4h30 - 20h20	47	525 (contre 836 si on fait la Σ des incubations)	

Tableau 35. Valeurs comparées des intégrales de production mesurées expérimentalement ou calculées par modèle pour diverses tranches d'un cycle de 24 heures (29.5.73)

Paramètre varié	Effet (%) d'une augmentation de 9% sur la production journalière	Effet (%) d'une diminution de 9 % sur la production journalière	Remarques
Biomasse	+ 9	- 9	répercussion
k_{opt}	+ 15	- 14	amplification
η	- 10	+ 11	inversion et légère amplification
m	- 2	+ 1	inversion et peu d'effet
I_K	- 8	+ 9	inversion et répercussion idem
$I_{o \max}$	+ 8	- 9	répercussion idem

Tableau 36. Modifications en % de la production primaire intégrée ($m^{-2} j^{-1}$) résultant de variations de + ou - 9 % d'une série de paramètres intervenant dans le calcul.

$P = P_{opt}$ en $mg\ C/m^3.h$; B : chlorophylle a en mg/m^3
 F : facteur exprimant la plus grande production du netplancton

Date	P_{total}	B_{total}	$\frac{P_{total}}{B_{total}}$	$\frac{P_{netpl}}{B_{netpl}}$	$\frac{P_{nanno}}{B_{nanno}}$	$\frac{P_{netpl}}{P_{nanno}}$	$\frac{B_{netpl}}{B_{nanno}}$	F
19-4-74	75,51	3,18	23,75	47,49	11,87	2	0,5	4
29-4-74	122,66	8,28	14,81	22,29	10,30	1,3	0,6	2,17
6-5-74	178,44	28,37	6,29	3,14	7,86	0,2	0,5	0,40
10-5-74	111,14	5,70	19,50	30,48	18,95	0,08	0,05	1,60

Tableau 37.

Méthodes

A. LE PHYTOPLANKTON.

1. Variable d'état (aspects qualitatifs et quantitatifs)1.1. Nature des populations phytoplanctoniques. Cultures nures.

La plupart des espèces étant nanoplanktoniques, il est pratiquement impossible de les déterminer sans avoir à sa disposition une culture pure de chacune d'entre elles.

On a donc procédé en deux étapes :

1° Observation et repérage sur le frais des espèces principales

2° Mise en culture :

- a) par micro-pipettage direct ("Washing method" selon Pringsheim, 1946) et inoculation dans une solution nutritive, ou
- b) par inoculation d'une aliquote dans une solution nutritive, suivie d'un micro-pipettage quand le plancton s'est développé (une semaine à 15 jours plus tard).

La solution nutritive d'accueil est une solution affaiblie ("1/4 strength" en mélange 50-50 avec de l'eau ultrafiltrée provenant du Bassin, à la date de prélèvement.

Par la suite, la culture pure sera progressivement amenée à un milieu plus riche ("1/4 strength" puis "full strength") à l'occasion des repiquages qui se font tous les 15 à 30 jours, selon les nécessités.

On a employé des tubes de 20 ml., exposés à un éclairage d'environ 10.000 lux selon un rythme jour-nuit de 12-12 h. Toutes les manipulations se font stérilement selon les normes de la microbiologie. Un soin particulier est donné à la vaisselle d'où sont exclues toutes traces de détergents grâce à des rinçages abondants. Les cultures sont monoalgales mais non axéniques.

Les milieux utilisés sont :

1° L'"Erd-Schreiber" tel qu'on le prépare à la Marine Biological Association of the U.K. (Plymouth) :

1 l. eau de mer vieillisée filtrée

0.2 g NaNO_3

0.02 g $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$

50 ml. d'extrait de sol

2° L'"Erd-Schreiber" - ASP2. Comme l'ASP2 de Provasoli et al. (1957), mais on emploie de l'eau de mer filtrée au lieu d'en faire une version synthétique. De sorte qu'il suffit d'ajouter une solution de sels mineurs, chélateurs et vitamines, etc... composée comme suit :

A 950 ml. d'eau de mer vieillisée et filtrée, on ajoute : 25 ml TRIS

20 ml métaux

1 ml sels mineurs

5 ml vitamines

a) TRIS (tris-(hydroxy-méthyl)-amino-méthane): 40 g/l

b) Métaux : pour 2000 ml. H_2O :

Na_2 EDTA	3000 mg
Fe (Cl^-)	80 mg
Zn (Cl^-)	15000 μg
Mn (Cl^-)	120 mg
Co (Cl^-)	300 μg
Cu (Cl^-)	120 μg
B (H_3BO_3)	600 mg

c) Vitamines : pour 25 ml. H_2O :

Thiamine	2.5 mg
Vit. B12	10 μg

d) Sels mineurs : pour 100 ml H_2O :

NaNO_3	5 g g
K_2HPO_4	0.5 g

Nous sommes passés en routine à l'ES-ASP2 depuis 1973, ce milieu étant plus reproductible que l'E.S. Cependant l'E.S., plus riche par sa composition (matières organiques de l'extrait de sol), convient mieux aux Cryptophyceae et à Eutreptiella marina, ce qui démontre ainsi leurs caractéristiques semi-hétérotrophes.

On a cependant pu remplacer l'extrait de sol par un additif composé comme suit :

Bacto-tryptone	1 %
extrait de levure	0.5 %
NaCl	0.5 %
Glucose	0.1 %
et amené à pH = 7 avec	NaOH
	K ₂ H PO ₄ 0.7 %
	K H ₂ PO ₄ 0.3 %

1.2. Comptages

On a utilisé la technique de sédimentation d'Utermöhl (1936). Le plancton est fixé par quelques gouttes d'une solution de lugol acétique jusqu'à obtention d'une coloration cognac.

Composition :	IK	10 g
	I	5 g
	CH ₃ COONa	5 g
	H ₂ O	70 ml

On a généralement compté le plancton sur des fractions de 2, 10 ou 20 ml sédimentés. La pratique la plus courante était de compter, sur un échantillon de 10 ml., un diamètre entier de la cellule, observé au grossissement 200 x. On couvre ainsi 1/60 de la surface de la cellule de comptage. Les nombres comptés étaient généralement de l'ordre de 100 cellules algales par diamètre ou plus. Lund et al. (1958) ont démontré qu'il suffisait de compter 100 cellules algales au minimum pour atteindre 20 à 30 % de précision, ce qu'ils considèrent comme bien suffisant. Comme la précision varie avec la racine carrée du nombre compté, il faudrait compter 4 x plus pour doubler celle-ci.

On a testé la reproductibilité des comptages sur échantillons naturels (sous-échantillons) (tableau 1.). On voit que dans le cas de l'espèce dominante, l'erreur relative est acceptable. On avait compté 32 cellules en moyenne par diamètre dans le sous-échantillon de 2 ml. et 118 pour le sous-échantillon de 10 ml. Cela explique la variation de l'erreur, exactement comme Lund le prévoit.

Pour les espèces minoritaires, le comptage est erratique. Il est clair qu'il faut compter au moins une trentaine de cellules par espèce pour atteindre un niveau de précision acceptable, en ce qui concerne cette espèce.

D'autre part, les espèces très minoritaires ne sont pas comotables en pratique puisqu'il faudrait multiplier de façon excessive les surfaces examinées ou les échantillons. En effet, le volume d'un sous-échantillon sédimenté ne peut excéder 10 ml, en raison de l'abondance du matériel détritique.

La distribution des cellules au fond de la cellule de comptage a été testée et révélé une légère aggrégation vers les bords. Cet effet étant faible, il n'en est pas tenu compte dans le calcul d'extrapolation à la cellule entière.

Un autre défaut de la méthode d'Utermöhl est que le fixateur idéal n'a pas encore été découvert : une proportion des cellules sont détruites immédiatement lors de la fixation. D'autre part, cette destruction se poursuit au cours du temps ainsi que le révèle la comparaison entre comptages récents et tardifs : toute l'année 1971 a été comptée avec un retard de 6 à 12 mois, et fournit des nombres notablement plus faibles que les échantillons de 1972. Cela est dû à la désintégration des formes fragiles non munies d'une membrane épaissie.

1.3. Détermination de la chlorophylle et de la phaeophytine a

On a utilisé :

- 1° la méthode dite trichromatique avec l'équation recommandée par l'UNESCO (SCOR) (1966) :

$$\text{chl. a} = 11.64 E_{663} - 2.16 E_{645} + 0.10 E_{630}$$

où chl. a = µg/ml

$E_{663}, 645, 630$ = extinctions/cm de chemin optique aux longueurs d'onde de 663, 645 et 630 nm, après soustraction de l'extinction à 700 nm (au lieu de 750).

Toute la méthodologie est comme décrite dans Strickland et Parsons (1968).

- 2° la méthode de Lorenzen (1967) comme décrite dans Strickland et Parsons (1968), et qui permet de distinguer entre chlorophylle a active et (phaeophytine a + phaeophorbide a).

Les équations sont :

$$\text{Chl. a (mg/m}^3\text{)} = \frac{26.7 (E_{665_o} - E_{665_a}) \times v}{V \times l}$$

$$\text{Phaeopigments (mg/m}^3\text{)} = \frac{26.7 ((1.7 \times E_{665_a}) - E_{665_o}) \times v}{V \times l}$$

où

- E_{665_o} = extinction à 665 nm
- E_{665_a} = " " 665 nm après acidification
- v = volume extrait (ml)
- V = " filtré
- l = chemin optique (cm)

La comparaison des deux techniques a montré que la variabilité des doubles est beaucoup plus grande dans le cas de la technique de Lorenzen. Ceci est sans doute dû à des degrés divers de phaeophytinisation atteints pendant le stockage en congélateur des filtres (durée max. de stockage : 3 mois).

Le tableau 2 donne, pour l'année 1973, l'ensemble des résultats pour chacune des paires expérimentales (Lorenzen x 100/trichromatique). Il révèle la variabilité au sein des paires et le degré de phaeophytinisation. On voit que cette phaeophytinisation atteint en moyenne ~ 20 %. C'est cette valeur qui est prise en considération dans plusieurs calculs, car nous n'accordons qu'une confiance limitée aux résultats obtenus après stockage prolongé (en 1972, les extractions se sont faites assez vite et les chiffres de phaeophytine ont été utilisés, v. fig. 7 au § II.B.1.4).

1.4. Comparaison des méthodes de conversion en biomasse carbonée

La méthode se basant sur les comptages et les volumes cellulaires donne des résultats beaucoup plus faibles en moyenne que la méthode se basant sur la teneur en chlorophylle.

On a naturellement tendance à supposer que la fixation au lugol acétique a provoqué la désintégration de nombreuses cellules, d'où la sous-estimation de la méthode par comptage.

Cependant on observe que le désaccord des méthodes ⁽¹⁾ n'existe que pour les petites valeurs de biomasse. Il pourrait y avoir là l'effet d'une surestimation du comptage pour les petits nombres ou l'effet d'une surastimation de la chlorophylle à aux faibles concentrations. La première hypothèse ne paraît pas pouvoir être retenue immédiatement car les nombres comptés ont toujours été suffisants pour garantir une précision acceptable en ce qui concerne les espèces dominantes. Des tests supplémentaires seront requis pour apporter une réponse à ce problème.

Tests statistiques

Les anglo-saxons distinguent les concepts de :

précision : reproductibilité des résultats expérimentaux déduite de la dispersion autour de la moyenne des résultats d'au moins 10 échantillons.

"accuracy" = conformité à la réalité : Ce dernier point est très difficile à

(1) excédant les limites vraisemblables d'une variation du rapport C/chl.a

vérifier. On peut avoir une très grande précision et en même temps, une très mauvaise "accuracy".

Ainsi, une intercalibration récente où participaient 13 laboratoires (Ryding, 1975) a montré que 9 laboratoires sur 13 avaient des résultats tombant dans le domaine 37-43 mg chlor. a/m³ ($= 40 \pm 3$; erreur relative du groupe : 0.075) mais que 4 tombaient très en dehors. Tous avaient d'excellentes précisions. La cohérence d'une majorité ne démontre d'ailleurs pas que leur "accuracy" est meilleure. Ce sont les recoupements par diverses méthodes et l'étude d'aspects complémentaires qui permettent d'atteindre une image acceptable de la réalité.

Précision de l'analyse de chlorophylle a :

Le 6.5.71, 9 analyses ont été faites sur des fractions d'une prise unique. Les résultats ont été : 14.76, 18.96, 16.06, 14.21, 19.66, 14.55, 16.51, 19.20, 17.04 (mg/m³).

moyenne : 16.77
 écart-type : 2.69
 erreur std x T_v (limites à 95 %) : 2.19

Précision de l'analyse et de l'échantillonnage

Le 21.5.71, 10 prises successives ont été faites au même point. Les résultats ont été : 9.94, 9.75, 13.14, 9.47, 11.06, 9.39, 9.28, 10.17, 9.98, 9.52 (mg/m³). La méthode d'analyse avait été améliorée par rapport au 6.5.71 (usage de membranes à porosité de 0.45 μ à la place de filtres de fibre de verre).

moyenne : 10.17
 écart-type : 0.88
 erreur std x T_v (limites à 95 %) : 0.66

On voit que l'hétérogénéité locale joue peu, puisqu'on améliore encore la précision le 21.5.71.

Nous retenons le chiffre d'erreur relative de 20 % au niveau 10 mg chlor. a/m³.

2. Variable de flux : la production primaire

Nous avons pratiquement le choix entre deux techniques pour mesurer le taux de photosynthèse : mesurer l'O₂ libéré ou bien le CO₂ fixé (en utilisant du ¹⁴CO₂ comme traceur). Nous avons choisi la seconde pour le travail de routine, puisqu'elle assure une sensibilité très grande (0.1 mg C/m³/heure). La première technique est également utilisable au Bassin de Chasse, moyennant des incubations prolongées. Comme le phytoplancton est abondant, une après-midi suffit généralement pour obtenir des résultats très significatifs par la technique à l'oxygène. Nous en avons profité pour intercalibrer les deux techniques lors des incubations in situ.

2.1. Méthodologie du ¹⁴CO₂

Nous utilisons les relations :

$$\frac{\text{activité détectée dans le plancton}}{\text{activité fournie}} = \frac{\text{production carbonée}}{\text{C disponible}} \times F$$

où F = facteur de correction de 1.06 pour la discrimination isotopique

ou encore :

$$\text{production carbonée} = \frac{\text{activité détectée}}{\text{activité spécifique} \times F}$$

Nous avons employé deux techniques d'incubation :

- 1) in situ
- 2) in vitro

et, suivant l'évolution de la technologie (tendant à réduire les nombreuses sources d'erreur possibles), nous sommes passés

1° de la technique de comptage sur matériel filtré avec

- a) compteur Geiger (1971 à 1973)
- b) scintillation liquide (1974)

à 2° la technique de comptage sur matériel non filtré ou sur filtrat, par acidification et bubbling et comptage par scintillation liquide.

En routine, pour 1971 à 1974, c'est le comptage sur matériel filtré qui a prévalu. C'est donc cette technique qui est particulièrement décrite ici.

2.1.1. Mesures in situ. Technique générale

C'est pendant les années 1972 et 1973 que nous avons procédé hebdomadairement à une incubation in situ au point central du Bassin de Chasse. Simultanément des échantillons étaient pris pour l'incubation in vitro et les différents dosages en ce point ainsi qu'en 4 autres, périphériques.

Dans l'incubation in situ, deux bouteilles claires de 65 ml. étaient suspendues horizontalement tous les 25 cm., de la surface à un mètre de profondeur. L'eau était prélevée aux diverses profondeurs au moyen d'un échantillonneur multiple de notre confection. Le zooplancton était éliminé par filtration sur toile à mailles de 45 μ de côté. Sauf exception (blocom de *Skalatonema costatum*), ce fractionnement n'affectait nullement le phytoplancton, celui-ci étant constitué de nanoplancton.

L'inoculation de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ avait lieu à l'ombre et les bouteilles étaient immergées aussi vite que possible pour éviter les effets d'une exposition à de trop grandes intensités lumineuses. Les solutions radioactives nous étaient fournies par l'International Agency for C-14 Determination, Charlottenlund, sous forme d'ampoules contenant 1 ml. d'une solution de 4 ou de 10 μ curies. A partir de 1974, les solutions nous furent fournies par l'I.R.E. sous forme d'une solution plus concentrée (5 mCi/ml) à diluer. L'incubation durait généralement 4 heures dans l'après-midi, après quoi les flacons étaient ramenés au laboratoire pour la filtration. Celle-ci s'est faite en un premier temps au moyen des appareils à pression fournis par Charlottenlund. Par la suite, elle s'est faite sur une rampe Millipore à 30 alvéoles, opérant par succion et modifiée pour accepter des volumes de 50 ml.

Les filtres étaient rincés avec de l'eau de même origine et ultrafiltrée. A la suite de quoi, ils étaient mis à sécher à l'air libre puis stockés dans des boîtiers spéciaux servant à l'expédition vers Charlottenlund où ils étaient comptés.

Les détails des manipulations sont comme il a été maintes fois décrit dans la littérature depuis les premières publications de Steemann Nielsen et notamment conformes à Strickland et Parsons, (1972).

La seule dérogation concerne le séchage des filtres à l'air libre. En rapport avec ce point, nous n'observons pas de diminution d'activité des filtres au cours du temps, contrairement aux observations de Wallen et Geen (1968).

2.1.2. Détermination du CO_2 disponible

Dans le Bassin de Chasse, les conditions de salinité et d'alcalinité diffèrent légèrement de ce qu'on observe en mer, de sorte que la quantité de carbone de CO_2 disponible doit être déterminée.

Cette détermination a été faite par titration potentiométrique et usage de tables comme décrit dans Strickland et Parsons (1968).

Les résultats de 1972 (tableau 3) montrent que la quantité de CO_2 est généralement un peu plus élevée qu'en pleine mer où l'on trouve théoriquement 25 mg C/l. En effet, les chiffres oscillent autour d'une moyenne de 26.2 mg C/l, qui est adoptée pour tous les calculs (d'où multiplication par un facteur correctif de 1.05 du résultat initialement calculé sur base de 25 mg C/l, à Charlottenlund).

2.1.3. Scintillation liquide. Standardisation des solutions actives

Conditions générales de la technique de LSC

Le comptage par scintillation liquide a été utilisé à partir de janvier 1974 de manière concomitante avec les conditionnements de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ suivants :

- (1) ampoules de l'International Agency (4 μCi , 1 ml)
- (2) solution-mère fournie par l'I.R.E. (0.5 mCi et diluée à 20 ml dans de l'eau de mer ultrafiltrée et stérile, de sorte qu'une dose de 200 μl représente 5 μCi)
- (3) ampoules faites au laboratoire avec la solution-mère de l'I.R.E. (10 μCi , 1 ml).

Les comptages ont été faits au moyen d'un compteur Tricarb Packard, avec canal présélectionné (14-C red) et standard externe automatique pour la détermination du quenching. Les filtres étaient dissous dans un mélange de Soluène 100 (Packard) et de propanol-2. Le liquide scintillant utilisé est l'Instagel (Packard). Les fioles sont en polyéthylène.

La durée du comptage a été fixée à 2 minutes/échantillon. Elle garantit une déviation standard de 2 à 7 % de la moyenne.

Back-ground

Dans les fioles utilisées, 10 ml d'instagel pur donnant un bruit de fond de 16 cpm avec une efficacité de 81 %, c'est-à-dire, environ 20 dpm.

Détermination de l'efficacité de comptage

Les filtres diversement chargés de phytoplancton et d'autres particules induisent un quenching variable. Nous avons établi une courbe quenching-efficacité pour une série d'échantillons empruntée à une série ancienne de filtres d'activité très faible (DB). Le quenching est déterminé par l'utilisation d'un standard externe (A.E.S.) et l'efficacité correspondante est connue par le comptage de ces échantillons additionné d'une dose de Toluène-¹⁴C d'activité connue. Les points se situent très bien sur une droite dans le domaine qui nous intéresse (fig. 1). On peut dès lors utiliser pour le calcul de l'efficacité, la relation : $\text{Eff.} = (70 \times \text{A.E.S.}) + 35$

Standardisation des solutions actives

- 1) ampoules de l'International Agency for 14-C Determination (Batch C300) : 100 µl de solution introduite dans 10 ml d'Instagel ont une activité de $6.90 \cdot 10^6$ dpm/ml. Cette valeur s'inscrit parfaitement dans l'éventail des valeurs obtenues par Theodorsson (1974) qui a testé une dizaine de batches différents de l'International Agency ($5.36 \cdot 10^6$ à $8.82 \cdot 10^6$ dpm/ml) en utilisant une technique légèrement différente. Remarquons que $6.90 \cdot 10^6$ dpm représentent 3.1 µCi et non 4 µCi comme annoncé.

- 2) ampoules du laboratoire : $23.57 \cdot 10^6$ dpm/ml ($\approx 10.6 \mu\text{Ci}$)
- 3) autres dilutions à partir de la solution de l'I.R.E. (calculées) :
- a) 200 μl à $5 \mu\text{Ci}$: $11.79 \cdot 10^6$ dpm
 - b) 2 ml à $1 \mu\text{Ci}$: $2.35 \cdot 10^6$ dpm

Chemoluminescence

On a observé de fortes chemoluminescences en présence de Soluène. Il faut attendre au moins 24 heures pour voir cet effet disparaître.

Vieillessement des échantillons (fioles en polyéthylène)

Il est important de compter les échantillons assez rapidement. En effet, on a observé une perte de radioactivité au cours du temps, associée à 1) une augmentation du quenching (linéaire)

2) une disparition du matériel marqué ("exponentielle")

Cette dernière se traduit par une diminution de l'ordonnée b à l'origine dans la relation A.E.S.-efficacité. (fig. 1).

Intercalibration entre mesure au compteur Geiger (International Agency et par scintillation liquide.

L'expérience a été faite sur une série de filtres déjà comptés à Charlottenlund (tableau 4). On voit que l'accord entre les deux techniques est assez bon, quoique pour les fortes valeurs de production, les résultats au Geiger aient tendance à être plus élevés et inversement pour les valeurs faibles.

Techniques d'oxydation pour la préparation des échantillons

En 1975, la technique de digestion des filtres dans le Soluène a été remplacée par une technique de combustion directe et de récupération du CO_2 dans un agent basique (Carbosorb), avant solution dans un liquide scintillant (Permafluor). Un Tri-Carb 306 Packard assure l'automatisme de ces opérations.

2.1.4. Tests statistiques

Estimation de la précision : Plusieurs séries de répliques

ont été faites (tableau 5). On observe que l'erreur augmente très rapidement (\sim hyperbole, fig. 2) quand le niveau de production diminue. L'addition d'un facteur d'hétérogénéité supplémentaire (quand les prises sont successives) ne semble pas jouer de rôle important (on observe la même chose pour la chlorophylle a).

Pour toutes les séries, les écarts-typs et les limites T_v ont été calculées en tenant compte qu'il s'agit de petits échantillons (donc à coefficient d'assymétrie non négligeable), respectivement à l'aide d'une table adaptée de Fisher et Yates (1963) et d'une table de limites T_v (Lamotte, 1971).

Observons cependant que les causes d'erreurs possibles discutées au paragraphe suivant éclipsent quelque peu les erreurs relatives analysées ici.

2.1.5. Critiques de la méthode au $^{14}\text{CO}_2$

On a vu qu'il était difficile d'interpréter les mesures de production primaire obtenues par la méthode au $^{14}\text{CO}_2$ (§ II B 5). La liste des détracteurs s'allonge considérablement quand il s'agit de critiques purement liées à la technique.

Citons :

- 1) incertitude dans la standardisation des ampoules (méthode du $^{14}\text{C-Ba CO}_3$)
- 2) effet de bouteille (LB versus DB en considérant le développement bactérien) : Vaccaro et Ryther (1954); Patten et autres (1964)
- 3) décontamination des filtres (HCl ou pas) : Mc Allister (1961)
- 4) rétention de composés dissous dans les filtres : Nalewajko et Lean (1972); Mc Mahon (1973).
- 5) précipitations inorganiques en présence de Fe : Goldman et Mason (1962).
- 6) libération de Si (effet stimulant) en provenance du verre des ampoules : Gieskes et Van Bennekom, (1973).
- 7) perte de radioactivité des filtres : Wallen et Geen (1968), Nakanishi et Ward (1971)

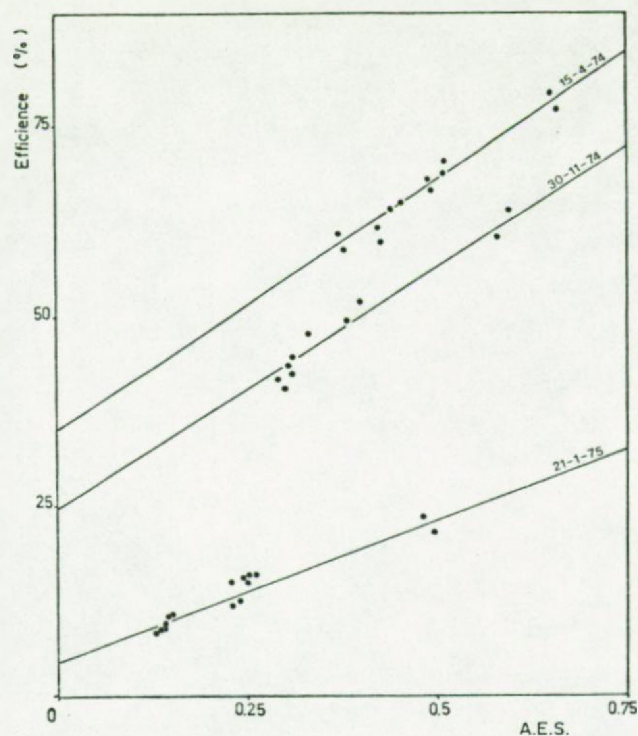


Fig.1. Courbe d'efficience du comptage par scintillation liquide en fonction du quenching(déterminé par standard externe).La même série à trois dates différentes.

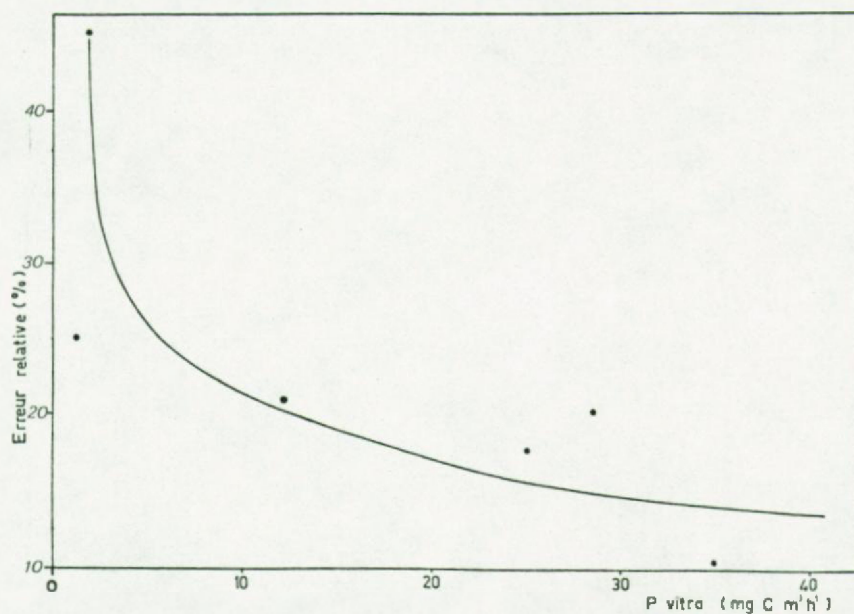


Fig.2. Courbe d'erreur de la méthode au ^{14}C en fonction du niveau de production primaire.

- 8) Nature des bouteilles de prélèvement)
 Nature des bouteilles d'incubation)
 Position des bouteilles) Doty et Oguri (1959)
 Agitation des bouteilles)
- 9) self-absorption, backscattering et géométrie : Goldman (1968),
 Postma et Rommets (1970); Qasim and others (1972)
- 10) pertes de composés organiques à la filtration : Arthur et Rigler
 (1967); Schindler et al. (1972); Guillard et Hallebust (1971);
 Gieskas et Van Bennekom (1973).

En ce qui concerne les neuf premiers points, nous pensons avoir pu minimiser les écueils en tenant compte des remarques des auteurs (points 3, 8), en écourtant très fort les temps d'incubation (point 2) ou en utilisant d'autres techniques (exemple : scintillation liquide pour les points 1 et 9). Les points 5 et 6 ne nous concernent guère (respectivement : milieu marin et peu de diatomées). Le point 7 est réfuté par l'expérience.

Il reste le point 10. Les pertes à la filtration ont déjà été discutées au § II B 6. En effet, plusieurs auteurs observent une relation entre excrétion et photosynthèse (ex: Samuel, Shah et Fogg (1971), Tanaka et al. (1974). Ces auteurs affirment que des précautions suffisantes ont été prises pour que les cellules ne soient pas détériorées lors de la filtration et ne libèrent donc pas de cytoplasme marqué. D'autres, au contraire, (Arthur et Rigler (1967), Schindler et al. (1972), Thompson et Hamilton (1974) affirment que la filtration telle qu'elle est pratiquée en routine entraîne couramment des pertes importantes (de 50 % et plus) par rupture des cellules fragiles et proposent d'autres techniques. A l'extrême, leur affirmation est à rapprocher de celle de Duursma (1965) selon laquelle l'excrétion active pourrait n'être qu'un artefact. Il semble donc que les deux questions soient mêlées pour l'instant : les études futures devront faire la part de l'excrétion active et des pertes à la filtration.

Quoiqu'il en soit, il y a sous-estimation chronique de la production primaire quand elle est mesurée par la méthode au $^{14}\text{CO}_2$. Ce point avait été souligné par Strickland (1986) quand il écrivait : "(...)it is remarkable how few direct comparisons have been made between the radio-carbon and oxygen methods of assessing photosynthesis on the same population (...) Many results have been obtained giving ^{14}C rates that are much smaller, especially in eutrophic coastal water (...)".

Au Bassin de Chasse, cette comparaison a été faite en 1972 et 1973 (tableau 6). Sans pouvoir en discerner présentement les causes, on observe deux types de situations.

- 1) la méthode au $^{14}\text{CO}_2$ est en assez bon accord avec la méthode de Winkler
- 2) il y a un déficit (cas le plus fréquent) de 15 à 70 % (50 % en moyenne) par la technique ^{14}C . Peut-on l'expliquer par une perte ? Nous n'avons malheureusement pas mesuré la radioactivité des filtrats dans ce cas. On observe que les pertes supposées sont du même ordre de grandeur que celles couramment observées par Schindler et al. (1972). Cependant, il reste également une incertitude liée à la méthode à l'oxygène et qui a fait l'objet d'une polémique bruyante en 1952 : Staemann Nielsen (1952) soutenait contre Riley (1953) que l'effet bactéricide de la lumière faisait que la respiration était moins grande dans les flacons clairs que dans les flacons sombres (aujourd'hui, on aurait tendance à soutenir le contraire, cf. photorespiration), de sorte que la production brute était surestimée.

Au vu de ces données et en l'absence de mesures directes, nous avons calculé la production brute avec des marges correspondant aux valeurs limites de 15 % et 50 % de perte.

Pour certains calculs (notamment, celui de mortalité) nous avons utilisé une courbe saisonnière corrigée pour les pertes réelles (d'après le tableau 6) et non pour la perte moyenne de 50 % (fig.3)

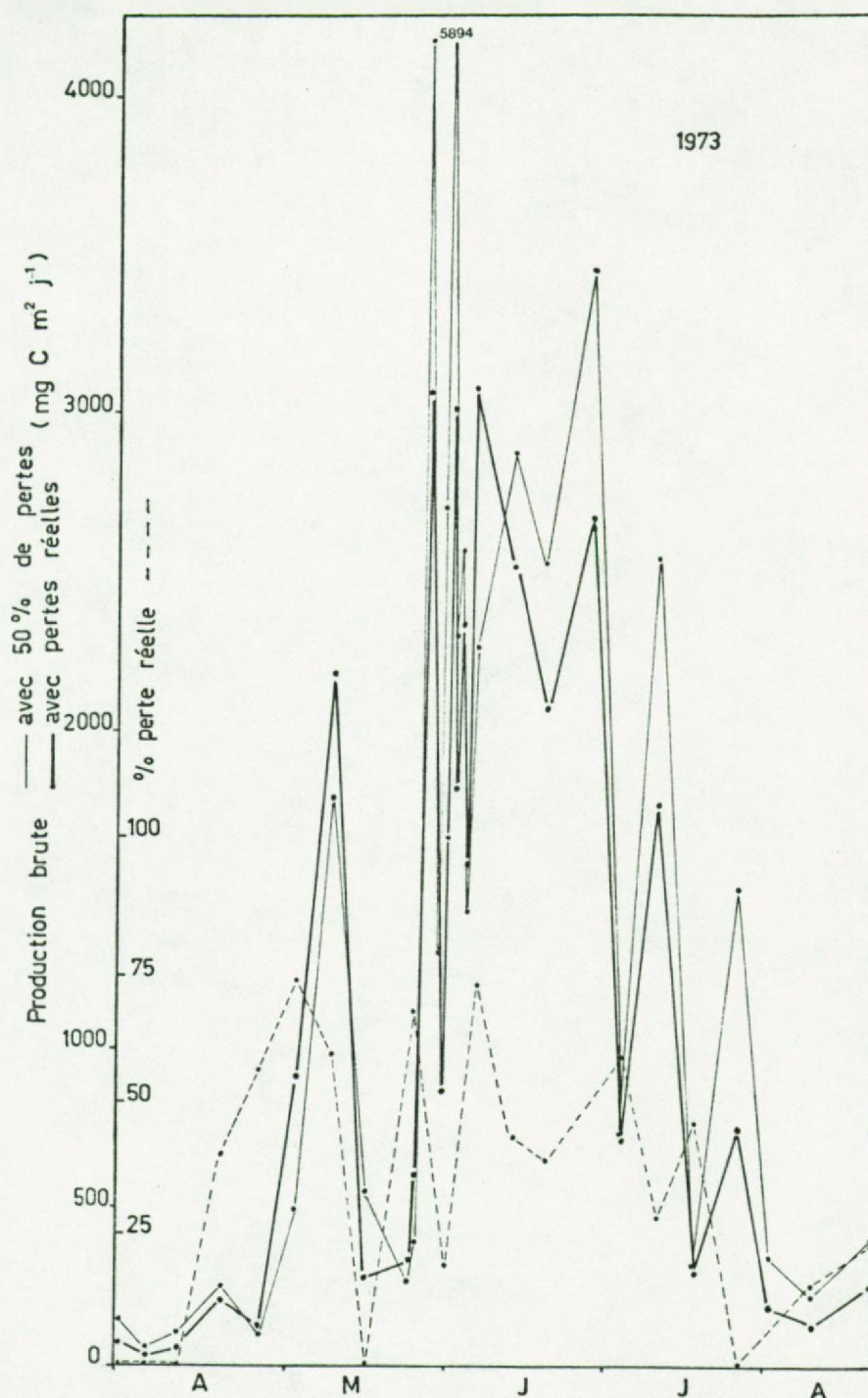


Fig.3. Comparaison des courbes annuelles de production primaire:

- 1) corrigée avec l'hypothèse moyenne d'une perte constante de 50%.
- 2) corrigée pour les pertes réelles déduite de l'intercalibration avec la méthode à l'oxygène.

2.1.6. Nouvelle méthodologie et problèmes s'y rapportant

Pour obvier aux inconvénients de la filtration, l'alternative radicale est de supprimer cette étape et de mesurer la radioactivité directement sur l'échantillon liquide après en avoir chassé le $^{14}\text{CO}_2$ inorganique par bubbling en milieu acide (méthode rendue possible par les développements de la scintillation liquide et préconisée par Schindler et al. (1972) et utilisée en routine depuis (Gieskas et Kraay (1975), nous-mêmes en Mer du Nord (Fladen Ground, 1976).

On perd cependant de l'information sur l'excrétion, de sorte que certains préconisent de garder l'étape de filtration et de déduire la perte par différence entre les deux méthodes. Nous pensons qu'il n'y a pas de filtration suffisamment douce (sauf par gravité) pour éviter les ruptures de cellules. Nos recherches portent donc sur ce point : détermination de la perte par excrétion sur filtrat obtenu par filtration par gravité sur filtre de laine de verre.

Des premiers résultats ont mis en évidence une difficulté évoquée par Yentsch (1974) : les solutions actives commerciales peuvent contenir des impuretés organiques dissoutes et marquées, d'où les back-ground trop élevés pour cette technique.

En effet, on calcule que :

$$\text{Back-ground} = a \cdot x \cdot r/100 \quad (1)$$

où a = fraction du volume inoculé utilisée pour le comptage

x = radioactivité fournie lors de l'inoculation

r = % restant après bubbling en milieu acide

Ainsi, avec 5 μCi ($\approx 12 \cdot 10^6$ dpm) dans 20 ml d'eau stérile, un bubbling de 15, 30, 45 ou 60 minutes combiné avec une acidification par 0.5, 1, 1.5 ou 2 ml HCl 0.5 N donne un résultat invariable : 99.975 % du matériel radioactif sont éliminés.

De sorte que dans une expérience où on inocule 100 ml et où 10 ml sont bubbés et comptés, le back-ground serait de :

$$0.1 \times 12 \cdot 10^6 \times (0.025/100) = 300 \text{ dpm}$$

(ce qui est beaucoup trop élevé si on veut détecter de faibles niveaux de production)

D'autre part, dans la même fraction, la radioactivité relative à la production est :

$$\text{dpm} = \frac{a \cdot x \cdot P}{25000} \quad (2)$$

où P = production en $\text{mg C/m}^3/\text{h}$

$25000 = \text{mg C/m}^3$ disponibles en mer

Si on combine les deux équations (1) et (2), on a le temps nécessaire pour que la production atteigne le niveau du back-ground:

$$\frac{a \cdot x}{a \cdot x} \cdot \frac{0,00025 \cdot 25000}{P} = \frac{6,25}{P}$$

D'où on conclut : quelles que soient les fractions mesurées ou les radioactivités inoculées, les temps d'incubation requis pour atteindre un niveau de signification acceptable (ici P = back-ground) suivent la loi de la fig. 4.

Il y a donc une difficulté majeure à évaluer les taux de production faibles et excretion associées. Nous nous refusons à allonger démesurément les temps d'incubation : il faut donc améliorer l'efficience d'élimination du matériel non fixé biologiquement.

2.1.7. Mesures in vitro de production primaire

Ces mesures, réalisées en conditions contrôlées, sont les plus fréquentes car les plus faciles à prendre en routine. Leur fréquence est au minimum hebdomadaire au Bassin de Chasse. De plus, pendant les années 1972 et 1973, elles ont été faites systématiquement en 5 points du Bassin.

Cette fréquence se justifie par le fait que les cycles biologiques et les successions sont très rapides dans les écosystèmes aquatiques (la fréquence de 1 prélèvement/mois, fréquemment choisie, nous paraît très inadéquate).

On s'est efforcé de fournir une quantité suffisante d'énergie lumineuse pour saturer le mécanisme de photosynthèse et obtenir ainsi directement une valeur de P_{opt} . On verra que ce but n'a pas

été atteint en pratique. De toute façon, la valeur mesurée peut servir au calcul de la production primaire in situ, si d'autres paramètres sont connus (transparence de l'eau, irradiance en surface, I_K')

L'échantillonnage (soit 2 bouteilles claires et 1 sombre pour des échantillons ramenés de 0, 0,5 et 1m), l'inoculation et la filtration se font de la même manière que dans le cas des incubations in situ

Le principe de l'incubateur que nous avons construit est très simple. Il s'agit d'une cuve de 60 cm x 50 cm x 50 cm, dans le fond de laquelle les flacons expérimentaux sont couchés et groupés dans une zone où l'éclairage est homogène. Une circulation d'eau autour des flacons les maintient à température constante pendant l'incubation (environ 15°C en général). La cuve est fermée par un couvercle dans lequel sont montés des tubes fluorescents Philips 33

Nous avons mesuré à l'aide d'un luxmètre une intensité de 8500 lux au niveau des flacons pour 7 tubes fluorescents (1971-1972) et de 12000 lux pour 10 tubes (1973-1974). Ces chiffres s'entendent pour une courbe de sensibilité voisine de celle de l'œil humain et pour laquelle sont conçus les luxmètres. Après comparaison avec la courbe de distribution d'énergie connue pour les tubes fluorescents et calcul (fig. 5), on obtient pour le domaine spectral 400-700 nm (P.A.R.) les chiffres de 17000 lux (7 tubes) et 24000 lux (10 tubes).

On considère que $1 \text{ lux} = 4 \times 10^{-6} \text{ gcal/cm}^2 \text{ min}$ dans le cas de lumière fluorescente (Westlake, 1965).

Sachant qu'un $\text{gcal/cm}^2 \text{ min} = 6.98 \times 10^2 \text{ J/m}^2 \text{ sec}$, on obtient pour

la période 1971-1972 :	17 $\text{J/cm}^2 \text{ /heure}$
1973-1974 :	24 $\text{J/cm}^2 \text{ /heure}$

Contrairement à la pratique généralement recommandée par maints auteurs, il est possible de procéder à des incubations courtes (fig.6.).

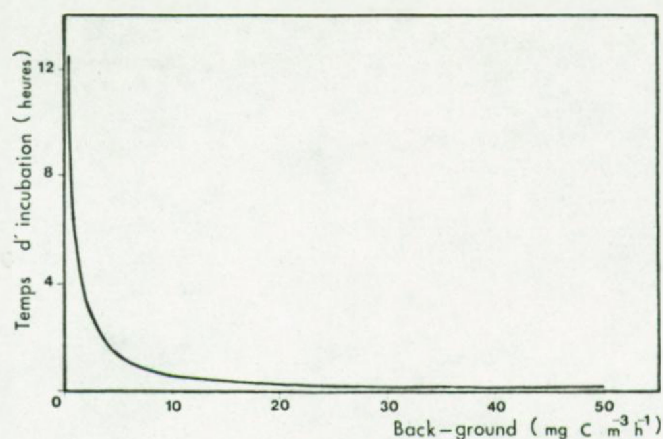


Fig.4. Relation entre le temps d'incubation et le back-ground (exprimé en mg de production apparente), dans le cas de la méthode d'acidification et bubbling et des solutions de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ actuelles.

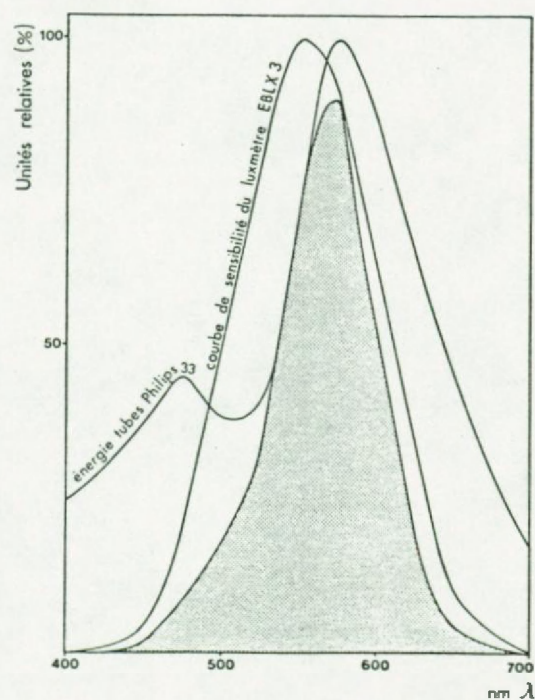


Fig.5. Energie mesurée effectivement (zone ombrée) dans la calibration d'un incubateur à lumière artificielle. à lumière arti

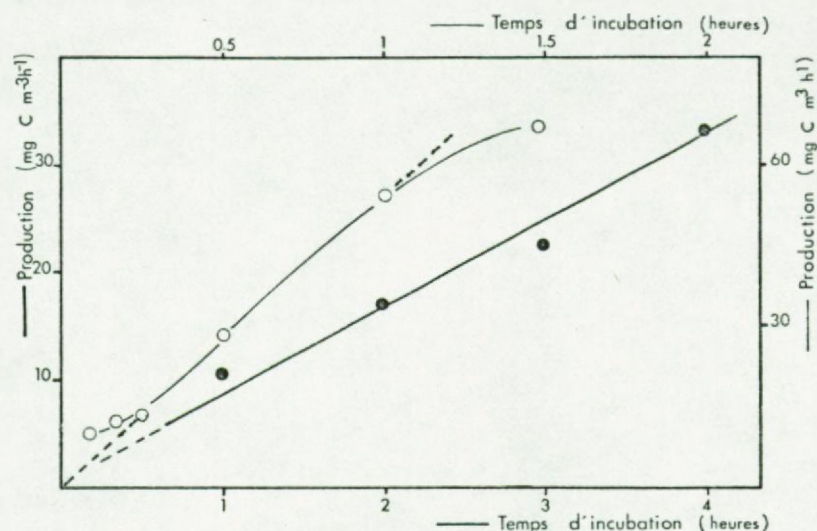


Fig.6. Evolution de l'activité de la matière en suspension en fonction du temps d'exposition à la lumière. La courbe en trait fin présente des caractéristiques intéressantes qui mériteraient une étude plus approfondie pouvant déboucher sur une meilleure compréhension des mécanismes de recyclage. On note un marquage très rapide endéans les 5 premières minutes et ensuite une transition vers un régime linéaire. Après une heure, le marquage se ralentit (augmentation relative des pertes). La courbe en trait plus épais démontre que la relation peut être linéaire pendant une durée d'incubation qui excède largement 1 heure (ici jusqu'au moins 4 heures).

Ceci nous place dans de meilleures conditions, le phytoplancton n'ayant guère le temps de recycler du $^{14}\text{CO}_2$ ou de se multiplier, ni les conditions de l'échantillon de s'éloigner beaucoup des conditions initiales. De manière générale, on s'en est tenu à des incubations de 2 heures.

Passage des résultats in vitro à P_{opt} in situ

La comparaison des chiffres obtenus le même jour in situ et in vitro, révèle une variabilité importante du rapport $P_{\text{opt situ}}/P_{\text{vitro}}$. On observe que dans la série de 1972, quand l'éclairage de l'incubateur comportait 7 tubes fluorescents, le rapport vaut en moyenne 2.3 avec une marge de ± 1 ; dans la série de 1973 et 1974, avec 10 tubes, on a calculé un rapport moyen de 1.4 avec une marge de ± 1 . Tels quels, ces facteurs d'incubateur pourraient servir à la conversion recherchée. Cependant, la marge d'erreur est grande et le raisonnement n'est qu'empirique.

Puisque nous connaissons la forme de la relation photosynthèse-lumière dans les cas analysés (voir § III.B1), il est possible d'appliquer un raisonnement analytique au problème posé :

Dans l'incubateur, deux paramètres sont différents du Bassin de Chasse : la lumière et la température.

1°) Température

L'effet d'une différence de température se traduit théoriquement par une modification de I'_k :

$$I'_{k \text{ vitro}} = I'_{k \text{ situ}} \times 2^{(T1 - T2)/10}$$

où pour un $Q_{10} = 2$ on a $T2$ = température de l'eau du Bassin

$T1$ = température de l'eau dans l'incubateur.

2°) Lumière

Dans la recherche de $p_{\text{opt situ}}$, on applique la relation du § III.B.1.1.2. à rebours :

$$\begin{aligned}
 P_{\text{opt}} &= P_{\text{vitro}} \times \frac{(\sqrt{1 + (r'/2.6)^2})^3}{r'} \\
 &= P_{\text{vitro}} \times 1/f_1(I)
 \end{aligned}$$

Remarque : les fonctions $f_1(I)$ et $f_2(I)$ en fonction de r' , ont la particularité (héritée de la fonction photosynthèse-lumière) de présenter un maximum et deux solutions possibles pour toute valeur de f_1 ou f_2 . Dès lors, des valeurs d' I'_k très différentes peuvent entraîner une même conversion de P_{vitro} à $P_{\text{opt situ}}$ (mais non leur moyenne, cf. les dangers d'erreur dus à l'utilisation de valeurs moyennes d' I'_k (Mommaerts, 1975)

On passe à $P_{\text{opt situ}}$ en utilisant la relation :

$$\frac{P_{\text{opt vitro}}}{P_{\text{opt situ}}} = \frac{I'_k \text{ vitro}}{I'_k \text{ situ}} \quad (\text{fig. 7})$$

Ce traitement est lourd mais applicable à tous les cas (ex. $I'_k \text{ vitro} < I \text{ vitro} < I'_k \text{ situ}$). Dans la majorité des cas on peut considérer que $I \text{ vitro}$ est dans la zone de relation linéaire de la fonction photosynthèse-lumière et que dès lors,

$$P_{\text{opt situ}} = P_{\text{vitro}} \times \frac{I'_k \text{ situ}}{I \text{ vitro}}$$

Les résultats de ce calcul donnent pour la première série de valeurs (7 tubes), la relation :

$$P_{\text{ont}} = P_{\text{opt calculé}} \times (1 \pm 0.4)$$

et pour la deuxième série (10 tubes) :

$$P_{\text{opt}} = P_{\text{opt calculé}} \times (1 \pm 0.3)$$

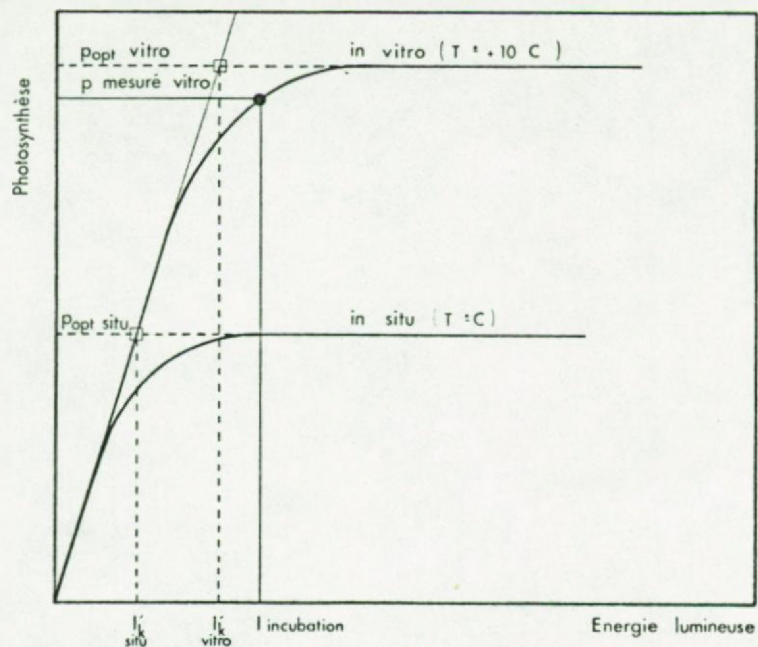


Fig.7. Grandeur mesurée in vitro et valeur correspondante théorique in situ, recalculée par application du modèle de Vollenweider et de la loi d'Arrhénius.

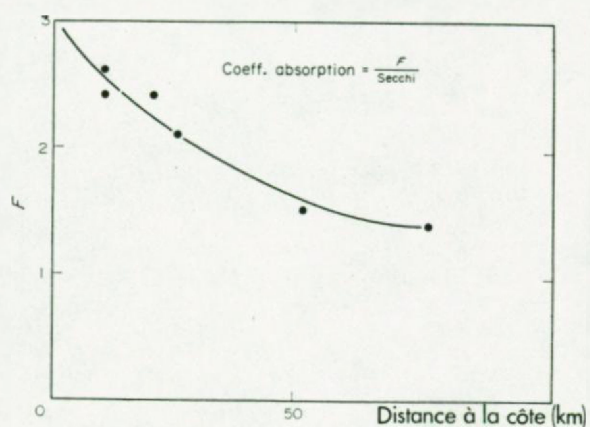


Fig.8. Calibration du disque de Secchi en relation avec la distance à la côte, en Mer du Nord.

En utilisant le raisonnement analytique on obtient donc une meilleure approximation (30 à 40 % d'erreur) qu'en utilisant un facteur empirique (43 à 71 % d'erreur).

Il semble qu'on puisse difficilement obtenir de meilleurs résultats en partant d'un chiffre d'incubateur, la marge de 30-40 % résultant de toutes les erreurs concevables (précision de mesure des différents paramètres utilisés, validité des hypothèses, effets d'incubateur).

Remarque : Une recherche effectuée avant que nous ne disposions de mesures satisfaisantes de l'éclairage dans l'incubateur, avait montré que les meilleurs résultats étaient obtenus en considérant les éclairagements d'incubateur comme valant respectivement 15 et 25 J/cm²/h pour 7 et 10 tubes fluorescents. Ceci constitue une confirmation indirecte de nos mesures photométriques, puisque nous avons trouvé 17 et 24 J/cm²/h

3. Variables de commande

3.1. Température

La température de l'eau au centre du Bassin de Chasse a été enregistrée en continu à -50 cm au moyen d'un thermographe enregistreur.

3.2. Lumière et transparence

L'irradiance en surface nous est connue par les mesures de rayonnement solaire global faites en continu par l'Institut Royal Météorologique (Service Rayonnement, M. Dogniaux) à Den Haen. Les chiffres sont intégrés par fraction de 30 minutes et exprimés en J/cm².

En ce qui concerne la mesure de transparence, nous nous sommes tenus aux recommandations de Strickland (1958), Sauberer (1962), Jerlov (1968) et Westlake (1965) qui ont revu les principes importants de photométrie prévalant dans le domaine de l'océanographie.

La faible profondeur de l'eau du Bassin de Chasse interdit la plupart du temps l'utilisation du disque de Secchi. Cependant, il est arrivé d'utiliser cette technique. Dans ce cas, nous avons utilisé un facteur F dans :

$$n = \frac{F}{\text{profondeur de Secchi}}$$

valant 2.5 au lieu de 1.7 (Poole et Atkins, 1926)), supposant que les caractéristiques optiques du Bassin de Chasse sont proches de celles observées dans les eaux côtières et utilisant alors la courbe que nous avons établie dans la Baie Sud de la Mer du Nord (Mommaerts, 1973) (fig. 8).

De plus, dans une première période, la pénétration de la lumière dans l'eau n'a pas été mesurée directement, mais on a déterminé le poids des sédiments en suspension (= "turbidité"). La corrélation entre ce paramètre et la pénétration lumineuse mesurée au photomètre immersible a été faite en Mer du Nord et aussi tentée ici pour les dates où les deux types de mesures étaient réalisées. La fig. 80 montre la relation entre les poids de matières en suspension et les mesures de transparence (§ III.B.1.1.4.1.).

Dans une deuxième période (à partir d'avril 1971), on a mesuré la pénétration lumineuse au moyen d'un photomètre immersible. Un profil complet de pénétration de la lumière a été établi le 1.7.71 au moyen du photomètre muni d'un filtre vert OGr 1 (fig. 9).

Le graphique de la fig. 10 nous montre que la décroissance de la lumière est de forme exponentielle et que la loi de Lambert-Beer peut être appliquée pour mesurer un coefficient d'absorption. Il suffit en effet, de mesurer l'intensité lumineuse en deux profondeurs qui séparent un intervalle connu (ici : subsurface et -1m). On note que le profil de pénétration lumineuse est identique à celui établi au point 1 dans le réseau Mer du Nord (fig. 76) c'est-à-dire que la transparence de l'eau du Bassin de Chasse est aussi faible que la transparence la plus faible en mer (profondeur de compensation d'environ 4 mètres).

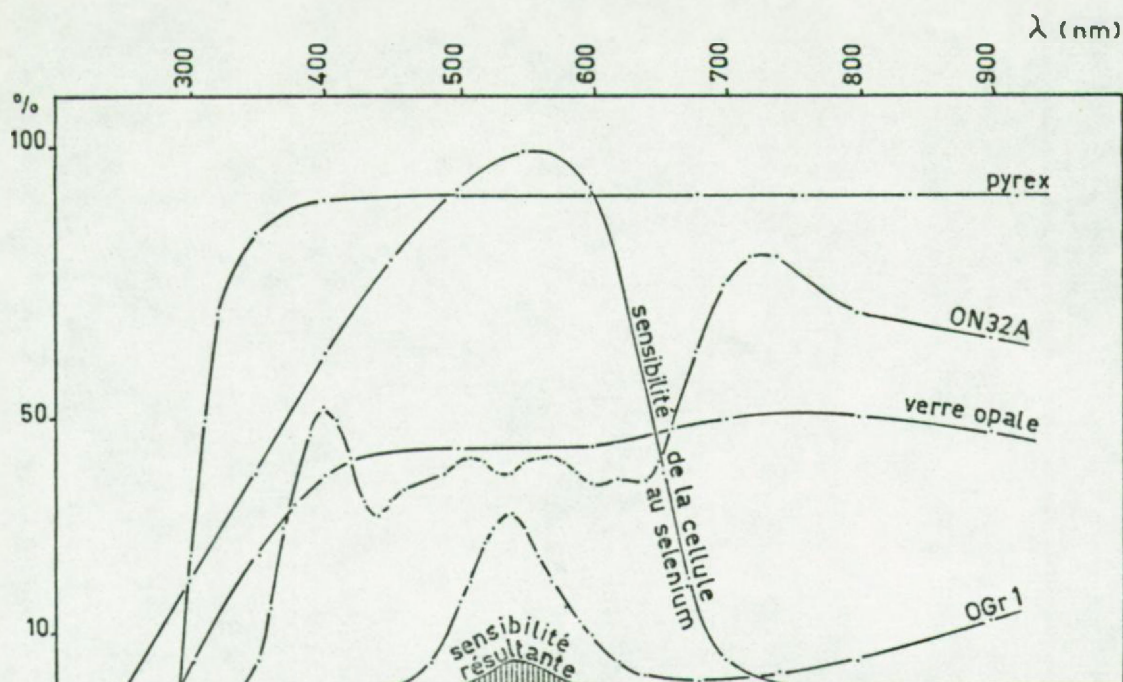


Fig.9. Courbes de transmission des différents dioptres du photomètre immersible et détermination de l'énergie réellement mesurée, compte tenu de la courbe de sensibilité de la cellule photo-électrique (en partie d'après Westlake, 1965).

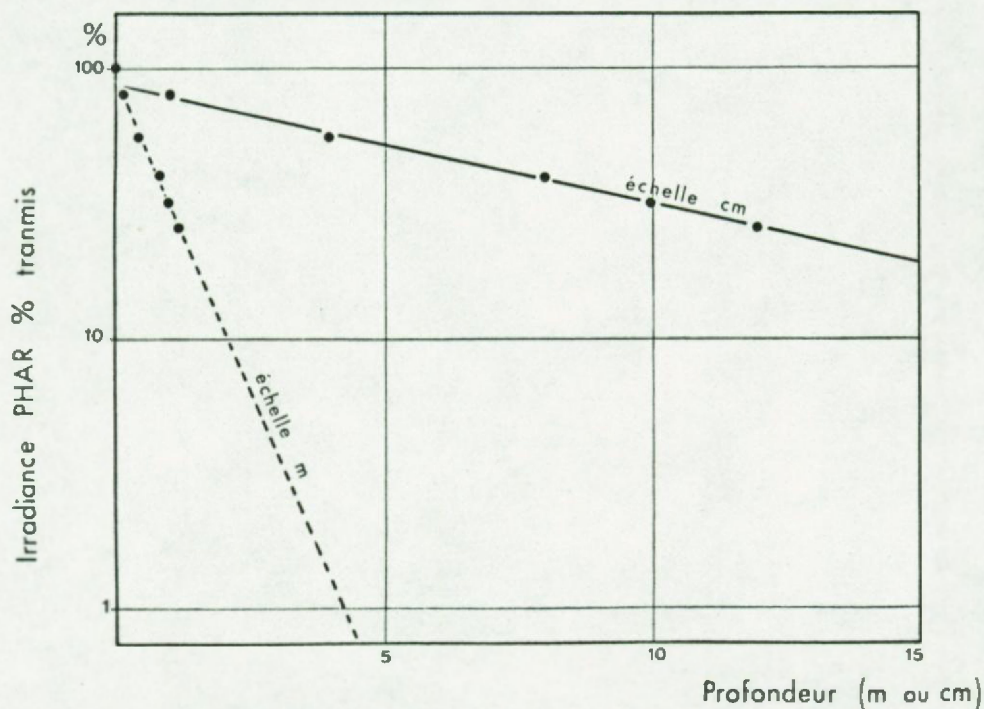


Fig.10. Courbe de transmission de l'énergie lumineuse dans la colonne d'eau mesurée au Bassin de Chasse.

On a constaté que la proximité immédiate de la barquette oblitérait une partie du champ de mesure de l'appareil quand celui-ci était tenu en surface et que les lectures étaient trop faibles. On a dès lors procédé comme suit :

- a) mesure de la lumière incidente dans l'air avec l'appareil bien dégagé (tenu horizontalement à bouts de bras)
- b) mesure de la lumière incidente juste au-dessus de la surface de l'eau, à côté de la barquette, du côté le plus éclairé
- c) mesure de la lumière incidente juste au-dessous de la surface de l'eau
- d) mesure de la lumière incidente à -1m (pratiquement non influencée par la barquette).

On a alors déterminé pour chaque groupe de mesures le rapport a/b par lequel on a multiplié c pour obtenir une valeur probable d'irradiance en subsurface, dégagée de l'influence de la barquette. On a vu que ce rapport a/b était assez constant (moyenne : 1.17).

La mesure de transmission dans un domaine spectral limité au vert ne donne qu'une idée approchée du flux d'énergie P.A.R. dont on sait qu'il concerne une bande sensiblement plus large (de 300 à 700 nm environ). Dès 1972 nous avons utilisé la méthode préconisée par Åberg, 1943 et Vollenweider 1959, 1961. Pour cela, on mesure la transmission non seulement dans le domaine spectral vert, mais aussi dans le rouge et dans le bleu, en munissant successivement le photomètre de filtres respectivement vert (Ogr1), rouge (RG 2) et bleu (BG 12). On suppose que le % de transmission d'énergie à une profondeur donnée z est :

$$T_z^E \% = 1/3 (T_z^{\text{rouge}} + T_z^{\text{vert}} + T_z^{\text{bleu}})$$

Pour connaître le flux d'énergie à la profondeur z pendant un intervalle de temps donné, on multiplie $(T_z^E/100)$ par l'irradiance pendant ce temps.

On a observé que les rapports des transmissions dans les différentes régions spectrales étaient en moyenne :

$$T_{\text{vert}} / T_{\text{rouge}} = 1.20$$

$$T_{\text{vert}} / T_{\text{bleu}} = 1.44$$

De sorte que

$$\tau_z^E \approx \frac{1}{3} \left(\frac{\tau^{\text{vert}}}{1.20} + \tau^{\text{vert}} + \frac{\tau^{\text{vert}}}{1.44} \right)$$

d'où $\tau_z^E \approx \tau^{\text{vert}} \times 0.83$

et aussi $\eta^E = \eta^{\text{vert}} \times 1.27$

B. LE PHYTOBENTHOS

1. Détermination de biomasse

1.1. Ulves

La récolte s'est faite en plongée, à l'intérieur d'un cadre de 1 m^2 déposé sur le fond. L'opération, se déroulant à l'aveuglette et dans des conditions difficiles, est assez longue de sorte qu'il n'a pas été possible de prendre plus d'un quadrat par détermination. Les ulves sont ensuite lavées à l'eau de mer pour les débarrasser de la vase et des animaux, puis essorées énergiquement. On procède à une pesée totale, puis à la pesée d'une fraction de 100 g, qui servira à la détermination du poids sec. La dessiccation se fait à l'étuve à 80° C , pendant une nuit.

1.2. Diatomées benthiques

La détermination s'est faite par comptage sur un échantillon préalablement dilué, de boue, pris en plongée sur 1 cm de profondeur et une surface connue. Cette mesure qui ne contient aucun élément statistique n'avait évidemment pas d'autre but que de situer un ordre de grandeur.

2. Détermination de production primaire

2.1. Ulves

Nous avons conçu un système de deux cloches (une blanche et une noire) en plexiglas, hautes de 30 cm et couvrant une surface de 15 dm^2 . Dans chaque cloche plongent quatre buselures en verre raccordées chacune à une bouteille à BOD de 500 ml, fixée à l'extérieur. Les buselures se trouvent à des hauteurs différentes. Un robinet permet l'admission d'eau dans chaque bouteille en fin d'incubation. Un autre permet l'évacuation de l'air (fig.11).

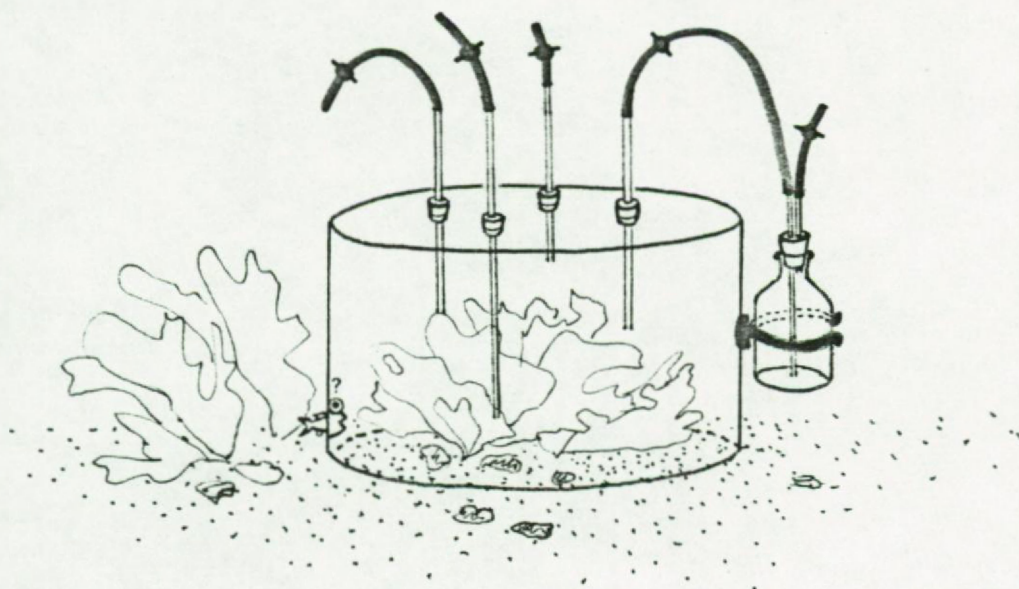


Fig.11. Dispositif de mesure de la production in situ d' O_2 des algues benthiques. On n'a représenté qu'une seule des 4 bouteilles Winkler normalement accolées à la cloche.

Le travail se fait en plongée : les cloches sont déposées prudemment (sans remuer le sédiment), chacune sur une touffe bien circonscrite d'algues. Après une circulation de 4 heures, les bouteilles sont remplies lentement et les algues sont récoltées et pesées (cf. § 1.1.). la production d'oxygène est mesurée par la méthode de Winkler, comme décrit dans Strickland & Parsons (1960). On tient également compte de la production du phytoplancton emprisonné dans la cloche en incubant simultanément d'autres bouteilles situées à la même hauteur.

Le système a bien fonctionné mais le résultat eut été sans doute meilleur si l'eau avait été agitée avec un dispositif ad hoc pendant l'incubation.

2.2. Diatomées benthiques

Un échantillon de boue correspondant à une superficie connue est dilué dans de l'eau du Bassin, de manière à obtenir $0.01 \text{ cm}^3/\text{ml}$. La dilution est répartie entre plusieurs flacons à BOD, clairs et obscurs, qui sont inoculés avec $5 \text{ } \mu\text{Ci}$ de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ et mis à incuber in situ pendant 2 h. et à différentes hauteurs dans la colonne d'eau (cf. méthode utilisée pour le phytoplancton). Après incubation, comme il n'est pas possible de filtrer cette suspension, on soumet l'échantillon à une acidification avec bubbling, après quoi, l'activité d'une aliquote est mesurée en scintillation liquide.

C. AUTRES COMPARTIMENTS

En ce qui concerne les autres compartiments biologiques, nous renvoyons aux travaux des membres du groupe du Lab. v. Ekologie en Systematiek, et en particulier à Daro (1974) pour le zooplancton, Joiris (1973, 1974) pour les bactéries pélagiques et Billen (1976) pour les processus au niveau du sédiment.

En ce qui concerne les paramètres chimiques, nous avons utilisé les méthodes décrites dans Strickland & Parsons (1960) pour les mesures de salinité, alcalinité et pH. Les nutriments ont été analysés dans leur majeure partie au Laboratorium v. Analytische Scheikunde de la V.U.B. (Prof. I. Elskens) sur chaîne Technicon. En ce qui concerne NO_3^- et NH_4^+ , les échantillons ont été conditionnés en flacons de polyéthylène de 50 ml et conservés au congélateur. Les échantillons destinés à l'analyse des phosphates étaient conservés avec 1 ml de chloroforme en flacons de verre de 200 ml et au frigo. Dans tous les cas, les échantillons sont préfiltrés, sur place, sur mailles de 45 μ pour éliminer le zooplancton et les plus gros détritiques.

On a procédé à une petite analyse statistique des chiffres obtenus à partir de 10 prises consécutives au même endroit, le 21.5.71.

$$\text{NO}_3^- : \bar{m} = 58.66$$

$$\sigma = 7.15$$

erreur relative : 24 %

$$\text{NO}_2^- : \bar{m} = 39.38$$

$$\sigma = 1.27$$

erreur relative : 6 %

$$\text{PO}_4^{---} : \bar{m} = 718.73$$

$$\sigma = 7.45$$

erreur relative : 2 %

On remarque que la variabilité des résultats est nettement plus grande pour les nitrates. La méthode analytique n'est pas en cause (2 à 5 % de variabilité constatée). Cette variabilité n'est pas expliquée.

Espèce	Sous-échantillons de 2 ml				Sous-échantillons de 10 ml									
	nombres/ml				\bar{m}	σ	erreur relative	nombres/ml				\bar{m}	σ	erreur relative
Eutreptiella marina	474	398	390	612	493	66	0.27	367	340	383	352	360	23	0.13
Plagioselmis punctata	0	0	0	0	0	--	--	3	0	0	6	2	4	4.00
Skeletonema costatum	31	61	15	0	27	28	2.07	0	0	6	0	1	--	--
Thalassiosira sp.	31	0	0	0	8	--	--	18	6	0	0	6	9	3.00
Bacillariophyceae	77	15	0	153	61	89	2.92	0	37	18	18	18	9	1.00
cf. Strombidium	0	31	0	0	8	--	--	3	0	6	6	4	4	2.00

Tableau 1. Comptages répétés sur fractions de 2ml et 10 ml,
le 25.4.72. Résultats extrapolés au nombre total de cellules/ml.
et erreur relative.

Date	Station				
	1	2	3	4	5
14.3.73	89-	132-	88-	95-	69-
21.3.73	108- 85	87-105	32- 37	73- 58	91- 68
28.3.73	72- 85	71- 64	38-80	110- 92	71-
11.4.73	104- 86	91-102	92-	83- 63	76-
18.4.73	171- 96	77- 77	81- 83	79- 84	83- 66
25.4.73	81-	103-	55- 32	32- 25	50- 43
2.5.73	64- 70	47- 80	96- 88	39- 65	45-112
9.5.73	99-771	81- 93	82- 89	100- 90	88-
16.5.73	79- 86	108-100	75- 87	90- 96	78-110
23.5.73	68- 77	44- 58	71- 65	50- 39	73- 58
30.5.73	91-	77- 84	73-105	89-	68-97
6.6.73	65- 78	83- 82	80- 87	84- 82	83- 81
13.6.73	102-101	70-	100-	- - -	- - -
19.6.73	71-	93-105	83- 87	98- 92	79- 99
27.6.73	116-115	96-115	82-110	99-105	98-103
11.7.73	113-	78-	112- 87	97-100	108- 50
moyenne	90	84	78	78	78

Tableau 2. Proportion (%) de chlorophylle active dans les échantillons de 1973. Les résultats sont donnés par paires pour montrer la variabilité des chiffres

Date	Alcalinité carbonatée (mé/l)	CO ₂ disponible (mg. C/l)
11.4.72	2.575	28.43
18.4.72	2.375	26.22
25.4.72	2.375	26.22
4.5.72	2.375	26.22
16.5.72	2.233	24.65
24.5.72	2.233	24.65
31.5.72	2.308	25.48
6.6.72	2.233	24.65
14.6.72	2.375	26.22
20.6.72	2.375	26.22
28.6.72	2.487	27.45
4.7.72	2.534	27.97

Tableau 3. Alcalinité carbonatée et CO₂ disponible au
Bassin de Chasse en 1972.

Scintillation liquide (mg C/m ³ /h)	Compteur Geiger (mg C/m ³ /h)	Geiger Scintillation
5.72	5.78	1.01
0.89	0.64	0.72
0.81	0.71	0.88
0.58	0.35	0.60
1.05	0.79	0.75
5.55	4.13	0.74
110.92	124.43	1.12
137.19	166.19	1.21
6.67	5.85	0.87
5.70	4.84	0.85
76.00	88.41	1.16
85.76	107.79	1.25
5.69	4.85	0.85
3.62	3.36	0.93
19.15	19.94	1.04

Tableau 4. Valeurs comparées de production primaire
par les techniques de comptage par scintillation liquide
et par compteur Geiger.

Date	6.5.71 (1)	6.6.72 (1)	6.6.72 (1)	11.1.73 (1)	11.1.73 (2)	21.5.71 (2)
	35.05	26.91	29.75	1.94	1.06	10.28
	33.60	25.60	29.65	2.00	1.18	12.73
	34.61	24.74	26.88	2.27	1.34	14.89
	35.64	26.17	26.91	1.56	1.15	11.00
Valeurs	36.66	21.92	23.99	2.49	1.15	10.92
	33.48	23.58	32.13	1.58	1.09	12.03
	35.81	25.09	33.07	2.12	1.15	12.90
	38.54	22.52	27.28	1.82	1.62	12.52
	35.98	23.31	27.70	1.15	1.41	12.51
	32.86	28.46	---	1.43	1.21	12.81
						10.83
Moyenne	35.22	24.83	28.60	1.81	1.23	12.13
Déviati on std.	1.76	2.18	2.81	0.43	0.16	1.25
Erreur std.	0.59	0.727	0.993	0.142	0.053	0.395
t_v	2.26	2.26	2.31	2.26	2.26	2.23
Limites 95 %	1.32	1.64	2.29	0.32	0.12	0.88
Erreur relative	0.10	0.16	0.20	0.48	0.26	0.21

(1) sous-échantillons

(2) échantillons pris successivement au même endroit

Tableau 5. Calcul de l'erreur relative
pour la technique d'incorporation de $^{14}\text{CO}_2$

Date	Méthode O_2 (mg C/m ³ /h)	Méthode ^{14}C (mg C/m ³ /h)	Différence (mg C/m ³ /h)	Méthode ^{14}C (en % méthode O_2)	m
16.6.72	79.98	77.39	2.59	3.3	
4.7.72	71.25	81.67	----	(0)	
11.7.72	197.02	99.29	97.73	49.6	50
18.7.72	261.67	144.87	116.8	44.6	
1.8.72	207.90	89.63	118.27	56.9	
29.3.73	21.0	23.23	----	(0)	
4.4.73	0	3.12	-----	(0)	
10.4.73	3.0	3.46	-----	(0)	
18.4.73	19.98	12.03	7.95	39.8	57
25.4.73	12.37	5.42	6.95	56.2	
2.5.73	54	14.69	39.31	72.8	
9.5.73	141.75	57.72	84.03	59.3	
16.5.73	18.75	25.49	-----	(0)	
24.5.73	48.0	15.59	32.41	67.5	45
30.5.73	58.38	47.24	11.14	19.1	
6.6.73	465	129.21	335.79	72.2	
13.6.73	297	168.69	128.31	43.2	
19.6.73	231	170.83	110.17	39.2	
11.7.73	77.88	55.82	22.06	28.3	
17.7.73	17.47	9.37	8.10	46.4	
25.7.73	50.40	56.50	----	(0)	
9.8.73	13.31	11.29	2.03	15.3	16
20.8.73	24.0	18.50	5.5	22.9	

Tableau 6. Comparaison des techniques O_2 et ^{14}C
pour la mesure de production primaire (échantillons incubés in situ).

Bibliographie

BIBLIOGRAPHIE

- ÅBERG, B. (1943) Symb. bot. upsal., 8 (1), 1-189.
- AKAGAWA, H., IKAWA, T., NISIZAWA, K. (1972) Plant & Cell. Physiol. 13, 999-1016
- ANDREWS & WILLIAMS (1971) J. mar. biol. Ass. U.K., 51, 111-126.
- ARTHUR, C., & RIGLER, F.H. (1967) Limnol. Oceanogr. 12, 121-124.
- ARUGA, Y. (1965) Bot. Mag. Tokyo, 78, 280-288.
- AZAD, H.S. & BORCHARDT, J.A. (1970) Environm. Sc. & Technol. Vol. 4, pp. 737-743.
- BALY, E.C.C. (1935) Proc. R. Soc. London, 117 B, 218-239.
- BANOUB, M.W., WILLIAMS, P.S. (1973) J. mar. biol. Ass. U.K. 53, 695-703.
- BANSE, K. (1974) Limnol. Oceanogr., 19 (4) 695-699.
- BARKER, H.A. (1935) Arch. Microbiol. 6, 141.
- BATES, S.S. (1976) Limnol. Oceanogr. Vol. 21 (2)
- BELYAEV, V.I., LENIN, A.I., PETIPA, T.S. (1975) Mar. Biol., 31, 1-6.
- BELYAEV, V.I., PICHOT, G. (1976) Soc. Hydrotechn. de France, XIVe journées de l'Hydraulique, Paris, 1976, Rapport 5.
- BERMAN, T. (1974) Mar. Biol. 28 (4) 305-310.
- BERNER, R.A. (1971) "Principles of Chemical Sedimentology" Mc Graw Hill, N.Y., 240 pp.
- BERNER, R.A. (1974) in "The Sea" Vol. V. (Goldberg, ed.) Wiley, N.Y. 427-450.
- BETOUHIM-EL, T. & KAHAN, D. (1972) Mar. Biol. (16), 201-209.
- BEYERS, R.S. (1963) Publs. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex. 9, 19-27.
- BEYERS, R.S. (1965) in "Primary Productivity in Aquatic Environments" Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18 (Goldman C.R., ed.) Univ. of California Press, Berkeley.
- BILLEN, G., (1976) "Etude écologique des transformations de l'azote dans les sédiments marins" Thèse de doctorat Université Libre de Bruxelles.
- BLACKMAN, F.F. (1905) Ann. Bot. 19, 281-295.
- BLOOMFIELD, J.A., PARK, R.A., SCAVIA, D., ZAHORCAK, C.S. (1974) in "Modeling the eutrophication process" Int. B.P. U.S.
- BOYD, C.M. (1976) Limnol. Oceanogr., 21, 175-179.
- BRACKETT, F.S., ALSON, R.A., CRICHARD, R.G. (1953) J. Gen. Physiol. 36, 529.
- BROWN, A.H., FAGER, E.W., GAFFRON, H. (1949) "Kinetics of a photochemical intermediate in photosynthesis". Photosynthesis in plants. A Monograph of the Amer. Soc. Plant Physiol. (Franck, J. & Loomis W.E., ed.)

- BROWN, T.J. & SIEBERT, J.R. (1977) J. Fish. Res. Bd Can. 34, 1028-1031.
- BURT, W.V. (1954) J. Meteorol., 11, 283-290.
- BUTLER, E.I., CORNER, E.D.S. & MARSHALL, S.M. (1970) J. mar. biol. Ass. U.K., 50, 525-560.
- CADEE, G.C., HEGEMAN, J. (1974) Netherl. J. Sea Res., 8, (2-3)240-259.
- CAPERON, J.W. (1965) "The dynamics of nitrate limited growth of *Isochrysis galbana* populations" Ph. D. Thesis, Scripps Inst. of Oceanogr., La Jolla, Calif., 71 p.
- CAPERON, J. (1968) Ecology 49, 866-872
- CAPERON, J., MEYER, J. (1972) Deep-Sea Res. 19, 601-632.
- CARPENTER, E.J., GUILLARD, R.R.L. (1971) Ecology, Vol. 52, 1., 183-185.
- CHEN, C.W. (1970) J. Sanit. Eng. Div. ASCE, 96, n°SA5.
- CHEN, C.W. & ORLOB, G.T. (1975) in "Systems Analysis and Simulation in Ecology", Vol. III (Patten, B.C., ed.) Academic Press.
- CHENG, K.H. & COLMAN, B. (1974) Planta, 115(3), 207-212.
- CLARK, J., COLE, S., CURNOW, R., HOPKINS, M. (1975) "Global Simulation Models" Wiley & Sons, ed. London-Toronto.
- CODDE, R., DE KEYSER (1967) "Mer du Nord Littoral/Estuaire de l'Escaut, Escaut maritime. Atlas de Belgique" Ed. Inst. Géogr. Militaire, Abbaye de la Cambre, Bruxelles, 62 p.
- CONOVER, R.J. (1962) "Metabolism and growth in *Calanus hyperboreus* in relation to its life cycle" Rappt. Proces-Verbaux Réunions Conseil Perm. Intern. Exploration Mer, 153, 190-197.
- CORNER, E.D.S. (1961) J. mar. biol. Ass. U.K., 41, 5-16.
- CORNER, E.D.S. & NEWELL, B.S. (1967) J. mar. biol. Ass. U.K., 47, 113-120.
- CORY, R.L. (1976) 10th European Sympos. on Mar. Biol. Ostend, Belgium Sept. 1975, Vol. 2, 179-195, Universa Press, Wetteren Belgium, 1976.
- CUSHING, D.H. (1964) "The work of grazing in the Sea" in "Grazing in Terrestrial and Marine Environments" (Crisp, D.J., ed.) Blackwell London, 207-225.
- DARO, M.H. & SOROA BOFILL, J. (1972) Aquaculture, 1, 97-113.
- DARO, M.H. (1974) "De rol van het zooplankton in de ekologie van de Spuikom" Proefschrift. Vrije Universiteit Brussel.
- DEHAIRS, F. (1971-1972) "Sedimentologie en gedrag der bodemfosfaten van de Spuikom te Oostende" Licentiaat Proefschrift in dierkunde. Vrije Universiteit Brussel.
- DE ROSNAY, J. (1975) "Le macroscopie. Vers une vision globale." Ed. du Seuil, Paris, 295p.

- DI TORO, D.M., O'CONNOR, D.J. & THOMANN, R.V. & MANCINI, J.L. (1975) in "Systems Analysis and Simulation in Ecology", Vol. III (Patten B.C., ed.) Academic Press.
- DOTY, M.S. & OGURI, M. (1959) Publ. Staz. Zool. Napoli, Vol. 31 suppl. 70-94.
- DROOP, M.R. (1973) J. Phycol., 9, (3), 264-272.
- DROOP, M.R. (1974) J. mar. biol. Ass. U.K., 54, 825-855.
- DROOP, M.R. (1975) J. mar. biol. Ass. U.K., 55, 541-555.
- DUBOIS, D.M., CLOSSET, P.L. (1975) 10 th European Sympos. on Mar. Biol. Vol. 2, 211-229.
- DUBOIS, D.M. & MAYZAUD, P. (1975) in 10 th European Sympos. on Mar. Biol., Ostend, Vol. 2, 231-245.
- DUGDALE, R.C. (1967) Limnol. Oceanogr. 12, 685-695.
- DUGDALE, R.C. (1970) in "Modeling of Marine Systems" J.C.J. Nihoul, ed. 272 p.
- DUNSTAN, W.M. (1973) J. exp. mar. biol. Ecol., 13, 181-187.
- DUSSART, B.H. (1965) Hydrobiologia, 26 (1-2) 72-74.
- DUURSMA, E.K. (1965) in "Chemical Oceanography" (Riley, J.P. & Skirrow, G., eds) Academic Press, London, p.433-475.
- ENDO, H. et al. (1974) Agric. Biol. Chem., 38 (1) 9-18.
- EPPLEY, R.W. (1972) Fish. Bull., 70, 1063-1085.
- EPPLEY, R.W., THOMAS, W.H. (1969) J. Phycol., 5, 375-379.
- EPPLEY, R.W., COATSWORTH, J.L., SOLORZANO, L. (1969) Limnol. Oceanogr., 14, 194-205.
- EPPLEY, R.W., ROGERS, J.N., Mc CARTHY, J., SOURNIA, A. (1971) J. phycol. Vol. 7 n°2, 150-154.
- FALKOWSKI, P.G., STONE, D.P. (1975) Mar. Biol. 32, 77-84.
- FALKOWSKI, P.G. (1975) Limnol. Oceanogr. Vol. 20 (3), 412-417.
- FEE, E.T. (1969) Limnol. Oceanogr. Vol. 14, 906-911.
- FOGG, G.E. (1952) Proc. R. Soc. B 139, 372-397.
- FOGG, G.E., NALEWAJKO, C., WATT, W.D. (1965) Proc. R. Soc. B., 162, 517-534.
- FOGG, G.E. (1966) Oceanogr. and Mar. biol., an annual Review, 4, 195-212.
- FOGG, G.E. (1971) "Extracellular products of algae in Freshwater" Ergebnisse der Limnol. Heft 5 (Elster H.J. & Ohle W., ed.) Schweitzerbart 1972, Stuttgart.
- FRANKENBERG, D, SMITH, K.L. Jr. (1967) Limnol. Oceanogr. 12, 443-450.
- FUHS, G.W., DEMMERLE, S.D., CANELLI, E. & CHEN, M. (1972) Limnol. Oceanogr. Spec. Symp. Vol. I, 113-33.
- GERBER, R.P. & MARSHALL, N. (1976) Limnol. Oceanogr. Vol. 19 (5), 815-824.

- GIESKES, W.W.C., VAN BENNEKOM, A.J. (1973) *Limnol. Oceanogr.* 18, 494-495.
- GIESKES, W.W.C. & KRAAY, G.W. (1975) *Netherl. J. of Sea Res.*, 9(2), 166-196.
- GLOOSCHENKO, W.A., HERBERT, C.J., SMALL, L.F. (1972) *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29, 1253-1259.
- GOLDMAN, C.R. (1968) *Jour. Conseil* 32/2, 172-179.
- GOLDMAN, J.C., CARPENTER, E.J. (1974) *Limnol. Oceanogr.* Vol. 19(5), 756-766.
- GOLDMAN, J.C., MASON, D.T. (1962) in *Science*, Vol. 136, p.1049.
- GOMPERTZ, (1974) Cité in "The Theory of rate processes in Biology & Medecine" (Johnson, F.H. et al., ed.) N.Y., 703p.
- GUILLARD, R.R.L. & HELLEBUST, J.A. (1971) *J. Phycol.* 7 (4), 330-338.
- GUNDERSEN, K. & Mountain, C.W. (1973) *Deep-Sea Res.* 20, 1083-1091.
- HAGMEIER, E., (1961) *Plankton-Äquivalente. Kieler Meeresforsch.*, 17, pp.32-47.
- HALL, K.J., KLEIBER, P. & YESAKI, I. (1972) *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 29 Suppl. 441-471.
- HARRIS, R.P. (1973) *J. mar. biol. Ass. U.K.* 35, 785-800.
- HARVEY, H.W., COOPER, L.H.W., LEBOUR, M.V., RUSSEL, F.S. (1935) *J.mar. biol. Ass. N.S.* 20, 407-441.
- HAUSPIE, R. (1970) "Bijdrage tot de kennis van de Autoekologie der Harpacticiden in de Spuikom te Oostende" Licentiaat Proefschrift - Vrije Universiteit Brussel.
- HELLEBUST, J.A. (1970) *Occas. Publ. Inst. mar. Sci. Univ. Alaska*, 1, 225-256.
- HENDRICKX, T. (1973) "The ecology of the Southern California Bight : Implications for water quality management" Southern Calif. Coastal Water Res. Projet TR 104M Elsegundo, Calif.
- HERBERT, D. ELSWORTH, R., TELLING, R.C. (1956) *J.gen. Microbiol.* 14, 601-622.
- HERBLAND, A. (1975) *J. exp. mar. biol. Ecol.*, 19, 19-31.
- HEYDEN, D., MOERMANS, R., BOSSICART, M. (1974) Technical Report 1974/ Biol. 01. CIPS. Modèle Math. de la pollution en mer du Nord.
- HOBBIE, J.E. & CRAWFORD, E. (1969) *Limnol. Oceanogr.*, 14, 528-532.
- HOLM-HANSEN, O. (1962) in "Physiology and Biochemistry of Algae" (Lewin, ed.) Academic Press, N.Y.-London. p.25-45.
- HORWOOD, J.W. (1974) Intern. Council for the Exploration of the Sea, C.M. 1974. Plankton Committee.
- HUNTING (1974) cité (comm. pers.) in E. Steemann Nielsen, 1975. "Marine photosynthesis with special emphasis on the ecological aspects" Elsevier, Oceanography Series n°13 141 pp.

- HUNTSMAN, S.A. & BARBER, R.T. (1975) J. of Phycol. Vol. II n°1, 10-13.
- ICHIMURA, S. (1960) Bot. Mag. Tokyo, 73, 458-467.
- ICHIMURA, S. (1967) Records Oceanogr. Works, Japan, 9, 115-128.
- IKEDA, T. (1970) Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ., 21, 91-112.
- IKEDA, S & ADACHI, N. (1976) Ecol. Modelling, 2, 213-234.
- IVLEV, V.S. (1938) Buyl. mosk. obsheh Ispjt. Prir Otd Biol., 47, 267-278.
- IVLEV, V.S. (1939) Intern. Rev. ges. Hydrobiol., 38, 449-458.
- IVLEV, V.S. (1955) "Experimental ecology and nutrition of fishes" Pishchemizdat Moscow (Transl. by Yale Univ. Press 1961).
- JACQUES, G. (1970) Vie et Milieu, 21 (2-B), 513-516.
- JAMART, B.M., WINTER, D.F., BANSE, K., ANDERSON, G.C. & LAM, R.K. (1977) "A theoretical Study of Phytoplankton growth and nutrient distribution in the Pacific Ocean off the North Western U.S. Coast" sous presse in Deep-Sea Res.
- JASSBY, A.D. & GOLDMAN, C.R. (1974) Limnol. Oceanogr. 19(4) 618-627.
- JASSBY, A.D. & PLATT, T. (1976) Limnol. Oceanogr. 21, 540-547.
- JAWED, M. (1969) Limnol. Oceanogr. 14, 748-754.
- JAWED, M. (1973) Mar. Biol. 23, 115-120.
- JERLOV, N.G. (1968) "Optical Oceanography " Elsevier Publ. Cy, Amsterdam, London, N.Y., 194 pp.
- JOHANNES, R.E. (1968) in "Advances in microbiology of the Sea" (Droop M.R. & Wood, E.J.F., ed.) Academic Press, N.Y., 203-213.
- JOHANNES, SATOMI (1966) Limnol. Oceanogr. Vol. II , 191-197.
- JOHNSON, F.H., EYRING, H. & STOVER, B.J. (1974) "The Theory of rate processes in Biology & Medecine." Wiley J. & Sons, N.Y., London, Sydney, Toronto, 1974, 703 pp.
- JOIRIS, C. (1973) Hydrobiol. Bull., 7, 54-59.
- JOIRIS, C. (1973) Techn. Rep. 1973 Bact. Synth.01 CIPS Modèle math. de la pollution en Mer du Nord.
- JOIRIS, C. (1973) Techn. Rep. 1973 Bact.04 CIPS Modèle math. de la pollution en Mer du Nord.
- JOIRIS, C. (1977) Helgoländer wiss. Meeresunters 30, 611-621.
- JOIRIS, C., VAN THOMME, R., FONCK, A. (1974) Technical Rep. CIPS 1974/Bact. 03.
- JONES, G.E., THOMAS, W.H., HAXO, F.T. (1958) Bull. Fish Res. Bd can. n°128 (Strickland J.D.H.)
- KEENAN, J.D. & AUER, M.T. (1974) J. W.P.C.F. Vol. 46 n°3 March 1974.
- KELLY R.A. (1976) in "Systems analysis and simulations in ecology", Vol. IV (Patten, B.C., ed.) p.3-45, Academic Press, N.Y., San Francisco, London.

- KELLY, M.G., HORNBERGER, G.M., COSBY, B.J. (1974) *Limnol. Océanogr.* 19 (2), 305-312.
- KLEIBER, P. (1975) *Verh. Internat. Verein Limnol.* 19, 512-517.
- KONOVALOVA, G.V. (1973) *Microbiol.* 42, 974-979.
- KUENZLER, E.J., KETCHUM, B.H. (1962) *Biol. Bull.* 123, 134-135.
- LAM, R.K. & FROST, B.W. (1976) *Limnol. Océanogr.*, 21, 490-500.
- LANCELOT, Chr. (1972) *Techn. Report CIPS 1972/01-03 Biol. Modèle math. de la pollution en Mer du Nord.*
- LANCELOT, Chr. (1973) *Techn. Report CIPS 1973/06 Biol. Modèle math. de la pollution en mer du Nord.*
- LARSEN, D.P., MERCIER, H.Y. & MALNEG, K.W. (1974) "Modeling algal growth dynamics in shagawa lake, Minnesota, with comments concerning projected restoration of the lake" in "Modeling the eutrophication process"
- LASSEN, H., NIELSEN, P.B. (1972) *I.C.E.S. Plankton Committee C.M.* 1972/6, 6
- LEHMAN, J.T. (1976) *Limnol. Oceanogr.* 21, 501-516.
- LELOUP, E., MILLER, O. (1940) "La Flore et la Faune du Bassin de Chasse d'Ostende" (1937-1938) *Mém. Mus. Roy. Sc. Nat. de Belgique*, 94, 1-1222.
- LELOUP, E. & POLK, P. (1962) "Zooplacton et Invertébrés" in "Recherches sur l'Ostréiculture dans le Bassin de Chasse d'Ostende en 1961." *Min. Agric. Belg. Com. TW0Z*, 1-57.
- LELOUP, E. & POLK, P. (1963) *Bull. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 39, (5), 1-13.
- LELOUP, E. & POLK, P. (1967) "La Flore et la Faune du Bassin de Chasse d'Ostende" III. Etude zoologique. *Mem. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 157, 1-114.
- LELOUP, E., VAN MEEL, L. (1965) "La Flore et la Faune du Bassin de Chasse d'Ostende". I. Topographie et nature du fond. II. Etude écologique et planctonique. *Mém. Inst. r. Sci. nat. Belg.*, 154, 1-189.
- LEVINS, R. (1966) *Am. Scient.* 54, 421-431.
- LORENZEN, C.J. (1967) *Limnol. Océanogr.* (12) 2, pp.343-346.
- LORENZEN, C.J. (1972) *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 34, n°2, 161-267.
- LOTKA, A.J. (1956) "Elements of mathematical biology" Dover Publ., Inc., N.Y., 465 pp.
- LUND, J.W.G., KIPLING, C. & LE CREN, E.D. (1958) *Hydrobiol.* II(2), 143-170.
- Mc ALLISTER, C.D. (1961) *Limnol. Oceanogr.* 6, 447-450.
- Mc ALLISTER, C.D. (1970) in "Marine Food Chains" (Steele, J.H., ed.) Olivier & Boyd, Edinburgh, 552p.
- Mc FADYEN, A. (1975) "Some thoughts on the behaviour of ecologists" *J. of Ecology*

- Mc ISAAC, J.J. & DUGDALE, R.C. (1969) Deep-Sea Res. 16, 45-57.
- Mc ISAAC, J.J. & DUGDALE, R.C. (1972) Deep-Sea Res. 19, 209-232.
- Mc MAHON, J.W. (1973) Limnol. Oceanogr., 18 (2), 319-324.
- MAGAZZU, G. & ANDREOLI, C. (1972) Rev. Int. Oceanogr. méd. 24, 142.
- MARTIN, J.H. (1968) Limnol. Oceanogr., 13, 63-71.
- MARSHALL, S.M. & ORR, A.P. (1972) "The biology of a marine copepod"
Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, N.Y., 195 p.
- MATHEKE, G.E.M. & HORNER, R. (1974) J. Fish. Res. Bd Can. 31 (11),
1779-1786.
- MAYNARD SMITH, J. (1975) "Models in Ecology", 146p. Cambridge Univ.
Press, 1975, 2e ed.
- MEADOWS, D. et al. (1972) "The Limits to Growth" Universe Books and
Earth Island.
- MODELING THE EUTROPHICATION PROCESS (1974) Ed. by MIDDLEBROOKS, E.J.,
FALKENBORG, D.H., MALONEY, T.E., Ann Arbor Science
Publishers, 228 p. Ann Arbor, Michigan.
- MOMMAERTS, J.P. (1971) "Primaire produktie" in "De Spuikom te Oostende.
Bijdrage van het Lab. v. Ekol. en Systematiek der
V.U.B. voor 1971. IZWO, Mededelingen en Informatie
nr. 4, 3-8.
- MOMMAERTS, J.P. (1973) Br. phycol. Bull. 8, 13-20.
- MOMMAERTS, J.P. (1973) Br. phycol. Bull. 8, 217-231.
- MOMMAERTS, J.P. (1975) Tech. Report CIPS, 1975/Biol. 01.
- MOMMAERTS, J.P. (1977) in "Programme R & D Environment. Projet Mer
Rapport final Vol. 8 (Nihoul, J., POLK, P., ed.)
Programmation de la Politique Scientifique, Bruxelles.
- MOMMAERTS-BILLIET, F., MOMMAERTS, J.P. & DARO, M.H. (1974) Br. phycol.
Bull. (9), 297-305.
- MOMMAERTS, J.P. BOSSICART, M. (1975) Techn. Rep. 1975/Biol.04. Modèle
Math. de la pollution en Mer du Nord.
- MONOD, J. (1942) "Recherches sur la croissance des cultures bacté-
riennes, Paris , Hermann Cie.
- MORRIS & YENTSCH, C.M. (1971) Limnol. Oceanogr. 16(6), 854-858.
- MORRIS, J. GLOVER, H.E. (1974) Mar. Biol., 24, 147-154.
- MULLIN, M.M. (1969) Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 7, 293-314.
- MULLIN, M.M., SLOAN, P.R. & EPPLEY, R.W. (1966) Limnol. Oceanogr.
Vol. 11, n° 2, 307-311.
- NALEWAJKO, C. & LEAN, D.R.S. (1972) J. Phycol. 8 (1) 37-43.
- NALEWAJKO, C. & LEAN, D.R.S. (1972) J. Phycol. 8, 361-366.
- NIELSEN, P.B. (1973) "Simple mathematical Model for the primary pro-
duction as a function of the phosphate concentration
and incoming solar Energy applied to the North Sea."
Speciale rapport for. 1973.

- NIHOUL, J.C.J. (1977) "Modèles mathématiques et Dynamique de l'environnement" 198 p. é.t.a.b.é.t.y.p. LIEGE
- NIVAL, P. & NIVAL, S. (1976) *Limnol. Oceanogr.*, 21, 24-38.
- NIXON, S.W., KREMER, J.N. (1974) in "Models as Ecological Tools": "Theory and Case Histories," (Hall C. & Day, J., ed.) Wiley Interscience, N.Y.
- NYHOLM, N. (1975) in IAWPR specialized conference "Nitrogen as a water pollutant" Copenhagen, 1975.
- O'BRIEN, J.J., WROBLEWSKI, J.S. (1972) "An ecological model of the lower marine trophic levels on the continental shelf off west Florida Geophys. Fluid Dynamics Inst. Tech. Rep. Florida State Univ.
- O'BRIEN J.J., WROBLEWSKI, J.S. (1976) in "Systems analysis and simulation in Ecology", Vol. IV (Patten B.C., ed.) Academic Press.
- ODUM, H.T. (1956) *Limnol. Oceanogr.* 1 (2), 102-117.
- ODUM, H.T. (1971) "Environment Power & Society" Wiley, John, N.Y., 336 p.
- ODUM, H.T. (1973) "Marine ecosystems with energy circuit diagrams" N.A.T.O. conf. Modeling and the Sea, O Porto, Portugal.
- ODUM, H.T. (1963) *J. Mar. Res.*, Vol. 21-3, p. 191.
- OKUTANI, K., OKAICHI, T., & KITADA, H. (1972) *Bull. Jap. Soc.Sci.Fish.* 38, 1041-1049.
- OVERBECK, J. & DALEY, R.J. (1972) *Bull. Ecol. Res. Comm. Stockolm*, 17, 342-344.
- PAFFENHOFFER, G.A. (1971) *Mar. Biol.* 11, 286-298.
- PAINTER, H.A. (1970) *Water Res.* 4, 393-450.
- PALMER, P. (1975) "Bijdrage tot de studie van mariene Calanoïda: E. americana met dauereier in de Spuikom te Oostende." Licentiaat Proefschrift in dierkunde, Vrije Universiteit Brussel.
- PARSONS, T.R., STRICKLAND, J.D.H. (1962) *Deep-Sea Res.* 8, 211-222.
- PARSONS, T.R., LE BRASSEUR, R.J., FULTON, J.D. & KENNEDY, O.D. (1969) *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 3, 39-50
- PARSONS, T.R., LE BRASSEUR, R.J. (1970) in "Marine Food Chains" (Steele, J., ed.) Oliver and Boyd, Edinburgh p325-343.
- PARSONS, T.R., SEKI, H. (1970) in "Organic Matter in natural Waters" (Hood, D.W., ed.) University of Alaska, 1-27.
- PARSONS, T.R., STEPHENS, K. & TAKAHASHI, M. (1972) *Fish. Bull.* 70, 13-23.
- PARSONS, T.R. & STRICKLAND, J.D.H. (1962) *Deep-Sea Res.* 8, 211-222.
- PARSONS, T.R., TAKAHASHI, M. (1973) *Limnol. Oceanogr.* 18 (4), 511-515.
- PARSONS, T.R., TAKAHASHI, M. (1973) "Biological Oceanographic processes," Pergamon press, 178 p.

- PARSONS, T.R., TAKAHASHI, M. (1974) *Limnol. Oceanogr.* 19, 2, 366-368.
- PATTEN, B.C. (1972) cité par NIXON, S.W. & KREMER, J.N. Narragansett Bay. in "Models as Ecological Tools : Theory and Case Histories", (Hall, C & Day, J., ed) N.Y.
- PATTEN, C., NORCROSS, J.J., YOUNG, D.K., RUTHERFORD, (1964) *J. Cons. Expl. Mer.* 28 (3) p.335.
- PATTEN, B.C., EGLOFF, D. A., RICHARDSON, T.H. (1975) in "Systems Analysis and Simulation in Ecology, Vol. III (Pattern, B.C., ed.) Academic Press.
- PAUL, J.S. & VOLCANI, B.E. (1974) *Arch. Microbiol.*, 101 (2), 115-120.
- PERSOONE, G. & DE PAUW, N. (1968) *Helv. wiss. Meeresunters.* 17, 302-320.
- PETIPA, T.S. PAVLOVA, E.V. & MIRONOV, G.W. (1970) p.142-167 in "Marine Food Chains" (Steele, J.H., ed.) Oliver and Boyd, Edinburgh, 552 p.
- PICHOT, G., RUNFOLA, Y. (1976) 10 th European Symposium on Marine Biology, Ostend, Belgium. Sept. 17-23, 1975, Vol.2, 467-476.
- PICHOT, G., RUNFOLA, Y., MOMMAERTS, J.P., VAN BEVEREN, Ch. (1977) in "Programme R & D Environment. Projet Mer. Rapport final" Vol. 8 (NIHOUL, J. & POLK, P., ed.) Program-mation de la Politique Scientifique, Bruxelles.
- PLATT, T. & DENMAN, K.L. (1975) *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 6, 189-210.
- PLATT, T. & DENMAN, K.L. (1975) O.N.R. Working Sympos. on Sound Scat-tering in the Oceans, Monterey, Nov. 1975.
- PLATT, T. & JASSBY, A.D. (1976) *J. phycol.* Vol. 12 (4), 426-430.
- PODAMO, JO (1972) *Annls. Soc. r.zool. Belg.* 102, 135-142.
- PODAMO, JO (1972) *Biol. Jaarb. Dodonaea*, 40, 291-303.
- PODAMO, JO (1973) in "Mathematical Models of Continental Seas, p.197-257, I.C.E.S., C.M., 1974 C : 1 Hydrography Committee.
- PODAMO, JO (1974) *Hydrol. Bull.* Vol. 8, (1/2), 46-52.
- PODAMO, JO (1976) 10 th European Symposium on Marine Biology Ostend, Belgium, Sept. 1975, Vol. 2, 485-562, Universa Press, Wetteren Belgium, 1976.
- POLK, P. (1962) "Oecologie van de Spuikom te Oostende in verband met de oestercultuur" Proefschrift doct. in de wetensch. Inst. Dierkunde R.U. Gent, 146 p.
- POLK, P. (1966) *Min. Agric. Belg., Com. T.W.O.Z.*, 28-52.
- POLK, P. (1963) *Kon. Belg. Inst. voor Natuur Wetensch. Mededelingen deel XXXIX nr. 20*, 1-8.
- POLK, P. (1965) *Min. Agric. Belg. Com. T.W.O.Z.*, 25-36.
- POMEROY, L.R. (1974) *Bioscience*, Vol. 24 n°9, 499-504.
- POOLE, H.H. & ATKINS, W.R.G. (1926) *J. Mar. Biol. Ass.* 14, 177-198.
- POSKUTA, J. (1968) *Physiol. Plant.* 21, 1129.

- POSTMA, H. & ROMMETS, J.W. (1970) *Netherl. J. of Sea Res.*, Vol. 4(4) 470-493.
- POULET, S.A. (1973) *Limnol. Oceanogr.* 18, 564-573.
- POWERS, J.E. (1974) *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 4, 772-776.
- PRINGSHEIM, E.G. (1949) "Pure Cultures of Algae, Their Preparation and Maintenance." Cambridge University Press, London and N.Y.
- PROVASOLI, L. Mc LAUGHLIN, J.J.A. & DROOP, M.R. (1957) *Arch. Mikrobiol.* 25, 392-428.
- QASIM, BHATTATHIRI & DEVASSY (1972) *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 57, 4.
- RAYMONT, S.E.G., GAULD, D.T. (1951) *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 29, 681-693.
- REDDINGIUS, J. (1970) "Models as research tools". p.64-76 in "Proceedings of the Advanced Study Institute on Dynamics of Numbers in populations". Oosterbeek, the Netherlands (den Boer P.J. & Gradwell, G.R., ed.) 611 p.
- RICHMAN, J. (1958) *Ecol. Monogr.* (28), 273-290.
- RIGLER, F.H. (1975) *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19, 197-210.
- RILEY, G.A. (1946) *J. Mar. Res.* 6, 54-73.
- RILEY, G.A. (1953) *J. Cons. Internat. Explor. Mer*, 19, 85-89.
- RILEY, G.A. (1965) *Limnol. Oceanogr.* 202-215.
- RILEY, J.P. & CHESTER, R. (1971) "Introduction to marine chemistry". Acad. Press, London, pp.465.
- RODHE, W. VOLLENWEIDER, R.A., NAUWERCK, A. (1958) in "Perspectives in Marine Biology" (Buzzati-Traverso, ed.) 299-322, Univers. of California Press.
- ROMANENKO, V.I. (1964) *Microbiology* 33, 679-683.
- RYTHER, J.H. (1956) *Limnol. Oceanogr.* 1, 61-70.
- RYTHER, J.H. & MENZEL, D.W. (1959) *Limnol. Oceanogr.* 4, 492-497.
- SAMUEL, S., SHAH, N.M., FOGG, G.E. (1971) *J. mar. biol. Ass. U.K.* Vol. 51 n°4, 793-798.
- SAUBERER, F. (1962) *Mitt. Internat. Ver. Limnol.* n° 11.
- SCHINDLER, D.W. SCHMIDT, R.V., REID, R.A. (1972) (29) 1627-1631.
- SHAH, N.M. & WRIGHT, R.T. (1976) *Mar. Biol.* 24, 121-124., 1974.
- SHIMURA, S. & ICHIMURA, S. (1973) *J. of Ocean. Soc. Japan*, Vol. 29, 6.
- SIEBURTH, J. Mc N. (1969) *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 3, 290-309.
- SIEBURTH, J. Mc N., JOHNSON, K.M., BURNEY, C.M., LAVOIE, D.M. (1977) *Helgoländer Wiss. Meeresunters* 30, 565-574.
- SLOAN, P.R. & STRICKLAND, J.D.H. (1966) *J. Phycol.* 2, 29-32.
- SMITH, E.L. (1936) *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.* 22, 504-11.
- SOLDATOVA, I.N., TSHIKHON-LUKANINA, Y., NIKOLAYEVA, G.G., LUKASHOVA, T. (1969) *Oceanologia*, 9 (6) 875-882.

- SOMERS, D. (1972) "Studie van de Diatomeeën van de Spuikom te Oostende" Licentiaat Proefschrift in plantkunde, Rijksuniversiteit Gent
- SOROKIN, YU. (1960) J. Cons. Int. Expl. Mer 24, 49-56.
- SOROKIN, YU. (1965) Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18 suppl. 187-205.
- SOROKIN, YU. (1970) Mikrobiol. (39) 149-156.
- SOURNIA, A. (1967) C.R. Acad. Sc. Paris t.265, p.1000-1003.
- SOURNIA, A. (1973) "La production primaire planctonique en Méditerranée" Essai de mise à jour. 128p. Monaco.
- SPENCER, C.P. (1954) J. mar. biol. Ass. U.K. 33, 265.
- STANBURY, F.A. (1931) J. mar. biol. Ass. U.K. 17, 633.
- STEELE, J.H. (1962) Limnol. Oceanogr. 7, 137-150.
- STEELE, J.H. (1972) "Factors controlling marine exosystems" in "The Changing Chemistry of the Oceans." Nobel Symposium 20 Almquist and Wiksell, (Dyrssen, D. & Jagner, D., ed.) Stockholm, 209-221.
- STEELE, J.H. (1974) "The structure of Marine Ecosystems". 1974 & 2e ed. 1975. Harvard Univ. Press, Cambridge Massachussetts & London, England, 128 pp.
- STEELE, J.H. & BAIRD, I.E. (1962) Limnol. Oceanogr. 7, 42-47.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1952) J. Cons. Internat. Explor. Mer, 18, 117-140.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1954) J. Cons. Explor. Mer, 19, 309-328 I.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1960) Physiol. Plant. Vol. 13, 348-357.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1963) in "The Sea, Ideas and Observations on Progress in the study of the Seas"(Hill, M.N., ed.) Interscience, N.Y. 2, 129-164.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1964) J. Cons. Int. Explor. Mer 29(2), 130-135, III VI.
- STEEMANN NIELSEN, E. (1975) "Marine Photosynthesis; with special emphasis on the ecological aspects". Elsevier Oceanogr. series. Elsevier Scient. Publ. Company, Amsterdam, 141 pp.
- STEEMANN NIELSEN, E. & HANSEN V.K. (1959) Physiologia Plant. 12, 353-370.
- STEEMANN NIELSEN, E. & JØRGENSEN, E.G. (1968) Physiol. Plant. 21, 401-413.
- STEIDINGER, K.A. (1975) "Basic Factors influencing red tides" Proceed. of the First Intern. Conf. on Toxic Dinoflagellate. Blooms, p. 153-162.
- STRICKLAND, J.D.H. (1958) J. Fish. Res. Bd. Can. 15 (3) p.458-493.
- STRICKLAND, J.D.H. (1965) Chap. 12 de "Chemical Oceanography"(Vol.1.) Riley, J.P. & Skirrow, G., ed.) Acad. Press. London & N.Y.

- STRICKLAND, J.D.H. (1966) "Measuring the production of marine phytoplankton", Bull. Fish. Res. Bd. Can. n° 122.
- STRICKLAND, J.D.H., PARSONS, T.R. (1968) Fish. Res. Bd. Can. Bull. 167, 311.
- SZEICZ, G. (1966) in "Light as an Ecological Factor" (Bainbridge, R., Evans, G.C., Rackham, O., ed.) Symp. Brit. Ecol. Soc. 6, 41-51, Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- TAGUCHI, S. & ISHII, H. (1972) in "Biological Oceanography of the Northern North Pacific Ocean" pp.419-431 (Takenouti, A.Y., ed.) Tokyo Idemitsu Shoten 1972.
- TALLING, J.F. (1955) Ann. Botany (London) 19, 329-341.
- TALLING, J.F. (1955) Verh. Int. Ver. Limnol. 12, 141-2.
- TALLING, J.F. (1957) New Phytol. 56, 133-49.
- TANAKA, N., NAKANISHI, M. & KADOTA, H. (1974) in "Effect of the Ocean environment on microbial activities (Colwell R.R. & Morita, R.Y., ed.) pp.495-507.
- TETT, P., COTTRELL, J.C., TREVV, D.O., WOOD, B.J.B. (1975) Limnol. Oceanogr. Vol. 20 (4), 587-603.
- THEODORSSON, P., BJARNASON, J.O. (1975) Limnol. Oceanogr., 1018-1019.
- THIELEMANS, L. & HEIP, C. (1977) "Eerste gegevens over het benthos van de Spuikom." Jaarverslag F.K.F.O. 10212.1976, I.Z.W.O. Mededelingen en Informatie, Speciaal nummer 7e jaar 1977.
- THRONDSSEN, J. (1973) Norweg. J. Zool. 21 (3), 193-200
- TOOMING, H. (1970) in (Setlik, I., ed.) "Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Center Agr. Publ. Doc. Wageningen.
- UNESCO (1966) "Determination of photosynthetic pigments in Sea-water." Monographs on oceanographie methodology (**SCOR**)
- UTERMÖHL, H. (1936) Handb. Biol. Acb Meth. 9, 1879-1937.
- VACCARO, R.F. & RYTHER, J.H. (1954) J. Cons. Expl. Mer, 20, 18-24.
- VACCARO, R.F. & JANNASCH, H.W. (1967) Limnol. Oceanogr. 12, 540-542.
- VAN DAMME, D. & HEIP, C. (1977) "Het Meiobenthos in de Zuidelijke Noordzee" in I.C.W.B. Eindverslag, Vol. 8.
- VANDENDAELE, V. (1972) "Bijdrage tot de Studie van de Auto-ecologie van Eurytemora affinis in de Spuikom te Oostende". Licentiaat Proefschrift in dierkunde. Vrije Univers. Brussel.
- VANDEBORGHT, J.P., BILLEN, G. (1975) Limnol. 20, 953-961.
- VAN MEEL, L. (1965) Mem. Inst. r. Sci. nat. Belg. 154, 37-189.
- VERDUIN, J. (1957) Limnol. Oceanogr. 2, 333.
- VERDUIN, J. (1964) "Principles of Primary Productivity Photosynthesis under completely natural Conditions" in "Algae and Man" (Jackson, D.F., ed.) Plenum Press N.Y. 1964.

- VOLLENWEIDER, R.A. (1961) Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 13, 87-113.
- VOLLENWEIDER, R.A. (1965) Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18, (suppl. 425-457.
- VOLLENWEIDER, R.A. (1969) I.B.P. Handbook n° 12, Published for the Intern. Biological Programme, London.
- VOLTERRA, V. (1926) Mem. Accad. Nazionale Lincei (Serie 6) 2, 31-113.
- VON BERTALANFFY, L. (1968) "General System Theory", 295 p. Braziller, G., N.Y. 5e ed. 1975.
- WALLEN, D.G. & GEEN, G.H. (1968) J. Fish. Res. Bd. CAN. 25, 2219-2224.
- WALLEN, D.G. & GEEN, G.H. (1971) Mar. Biol. Vol. 10, n° 1, 34-43.
- WALNE, P.R. (1972) J. mar. biol. Ass. U.K. Vol. 52 n° 2, 345-374.
- WALSH, J.J., DUGDALE, R.C. (1971) Invest. Pesq. 35, 309-330.
- WALSH, J.J., HOWE, Z.O. (1976) in "Systems analysis and Simulations in Ecology", Vol. IV, p.47-61 (Patten, B.C., ed.) Academic Press.
- WARD (1973) J. Fish. Res. Bd Can. Vol. 30 n° 5, may 1973, 708-711.
- WASSINK, E.C. & KERSTEN, J.A.M. (1945) Enzymologia II, 282.
- WATT, W.D., (1966) Proc. r. Soc. (Ser. B), 164, 521-551.
- WELCH, H.E. (1968) Ecology, 49, n° 4, 755-759.
- WESTLAKE, D.F. (1965) Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18, suppl. 313-392.
- WESTLAKE, D.F. (1965) Photochem. and Photobiol. 4, 849-868 VI.
- WHEELER, P.A., NORTH, B.B. & STEPHENS, G.C. (1976) Limnol. Oceanogr. 19 (2) 249-259.
- WIENER, N. (1962) "Cybernétique et Société" 250 p. Union Générale d'Éditions, Paris.
- WILLIAMS, P.J., LE, B. (1970) J. mar. biol. Ass. U.K., Vol. 50 (4) 871-882.
- WILLIAMS, P.J., LE, B., YENTSCH, C.S. (1976) Mar. Biol. 35, 31-40.
- WINOKUR, M. (1948) Ann. J. Bot. 35, 207-217.
- WRIGHT, R.T. (1970) in "Symposium on Organic Matter in Natural Waters" p.521-536 (Hood, D.W., ed.) Alaska, Inst. Mar. Sci. College.
- WRIGHT, R.T. & HOBBIÉ, J.E. (1965) Limnol. Oceanogr. 10, 22-28.
- YENTSCH, C. (1974) Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev., 12, 41-75.
- ZOBELL, C.E. (1959) N.Z. Dep. Sci. Industr. Res. Inf. Ser. 22, 7-23.