

Chapitre 3. Les Processus Biologiques et leur Paramétrisation

Après avoir défini les variables du modèle, il y a lieu d'explicitier les processus biologiques responsables du transfert de matière entre les variables. La production de matière organique par les autotrophes et sa consommation par les hétérotrophes répondent à un ensemble de mécanismes qui sont propres au plancton marin. Sur base des concepts écophysiologiques acquis par notre expérience ou extraits de la littérature, nous avons recherché et adapté les fonctions mathématiques, les coefficients et les paramètres qui représentaient au mieux ces processus (tab. 3.1). Comme la stratégie de modélisation utilisée est déterministe, ces paramètres auront une définition scientifique (taux de production maximum du phytoplancton, etc.) et une valeur moyennée, représentative de la variable concernée.

Tab. 3.1. Sélection des principaux processus entrant dans les modèles biologiques.

<p>Phytoplancton:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Absorption et pénétration de la lumière - Photosynthèse et limitation par la lumière, la température et les nutriments - Assimilation de nutriments - Exsudation - Mortalité - Ingestion par les herbivores - Lyse cellulaire <p>Herbivores:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Sélection alimentaire - Ingestion - Assimilation - Élimination de pelotes fécales - Excrétion d'ammonium - Production secondaire - Mortalité - Cycles métaboliques diurnes - Migrations 	<p>Carnivores:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Prédation - Excrétion d'ammonium - Élimination de pelotes fécales - Mortalité <p>Bactéries:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Assimilation organique - Absorption et excrétion d'ammonium - Reminéralisation <p>Azote inorganique dissous:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Consommation par le phytoplancton - Apport d'ammonium par le zooplancton - Minéralisation de la matière organique particulaire morte - Advection profonde d'azote <p>Matière Organique Particulaire Morte:</p> <ul style="list-style-type: none"> - Dégradation mécanique - Consommation par les hétérotrophes - Dégradation chimique - Sédimentation <p>Facteurs de contrôle externes:</p> <p>Rapports élémentaires:</p>
--	---

3.1. L'absorption de lumière, la photosynthèse et la production phytoplanctonique

La production autotrophe de matière vivante par le phytoplancton est gouvernée par la photosynthèse, c'est à dire la synthèse de matériel organique à partir de CO₂, d'eau et d'ions minéraux en présence de lumière. Elle est fonction de l'éclairement photosynthétiquement actif incident sur les chloroplastes de la cellule qui contiennent divers pigment photorécepteurs et photoprotectants. Ceux-ci sont variables selon le niveau taxonomique et l'état physiologique du phytoplancton. L'éclairement est fonction de l'époque de l'année, de l'heure du jour, de la latitude et des propriétés d'absorption de la colonne d'eau. La

production dépend aussi des caractéristiques spécifiques des divers groupes phytoplanctoniques telles que la productivité maximum et l'efficacité photosynthétique, de la nature de la limitation de la croissance par les nutriments et aussi et de la profondeur et la stabilité de la couche de mélange.

3.1.1. L'échantillonnage et l'expression des variables phytoplanctonique

En raison de leur dispersion, les organismes doivent être concentrés lors du prélèvement avant d'être analysés. Le type d'échantillonnage du phytoplancton est fonction de la taille des cellules et de leur nombre. L'usage de filets conique en Nylon de 1 μm de vide de maille est réservé à l'analyse qualitative pour des raisons mécaniques d'échappement. Pour une analyse quantitative, des prélèvements d'eau de mer (0.5 à 1 litre) ont lieu directement à la bouteille NISKIN ou GO-FLO ou à la pompe et sont filtrés sous vide (ou sous pression) sur filtre en polycarbonate (MILLIPORE ou NUCLEOPORE 0.45 μm - 0.8 μm) ou en fibre de verre (WHATMAN GF/C 0.7 μm ou GF/F 0.5 μm). Ce type de filtration avec agitation permet de concentrer beaucoup de matériel. Les filtrations fractionnées permettent de différencier le pico, le nano et le microplancton.

Les organismes sont dénombrés au microscope à inversion et s'expriment en nombre de cellules (10^2 à 10^7 cell ml^{-1}) mais, en pratique, le contenu en chlorophylle *a* (ou en autres pigments) [$\text{mg chl } a \text{ m}^{-3}$] est largement utilisé pour exprimer la biomasse phytoplanctonique. D'un point de vue écologique, la chlorophylle *a* est, en effet, représentative du caractère photorécepteur des végétaux. De plus, la mesure des phytopygments est bien au point et facilement utilisable lors de campagnes océanographiques.

Contrairement à la chlorophylle *a*, le carbone et l'azote ne sont pas spécifiques au phytoplancton mais bien au seston, c'est-à-dire à l'ensemble des particules minérales ou organiques, vivantes ou mortes, en suspension dans l'eau. Les teneurs en carbone [mg C m^{-3}] ou en azote [mg N m^{-3} ; mmol m^{-3}] utilisées pour exprimer, dans les modèles, la biomasse et la croissance du phytoplancton seront calculées sur base des rapports C:chl *a* et N:chl *a* (Eppley, 1972; Fasham *et al.*, 1990; Longhurst *et al.*, 1995; Taylor *et al.*, 1993, 1997).

La détermination des pigments est réalisée sur un extrait méthanolique ou acétonique par spectrophotométrie, fluorescence ou chromatographie liquide à haute performance (HPLC). Cette dernière méthode est la plus sophistiquée mais aussi la complète. En plus des chlorophylles *a*, *b* et *c*, caroténoïdes et phaeopigments, elle permet la détermination des chlorophyllides et phaeophorbides (produits de dégradation des chlorophylles par le broutage zooplanctonique) et des diverses xanthophylles spécifiques dont la signification taxinomique mais aussi éco-physiologique est importante (Jeffrey, 1980; Gieskes et Kraay, 1986; Goffart et Hecq, 1989; Claustre *et al.*, 1994; Hecq *et al.*, 1992; Saggiomo *et al.*, 1994). Nous avons adapté une méthode HPLC (Mantoura et Llewellyn, 1983) pour son application directement à bord des navires océanographiques lors de campagnes de longue durée (fig. 3.1). La chlorophylle *a* est présente dans tous les organismes phytoplanctoniques autotrophes excepté dans les Prochlorophytes où elle est remplacée par la divinylchlorophylle *a* (Chisholm *et al.*, 1988).

Deux types de phaeopigments sont déterminés. Les phaeophorbides sont les principaux produits de dégradation des chlorophylles présents dans les pelotes fécales (Jeffrey, 1974; Welschmeyer et Lorenzen, 1985). Les phaeophorbides *a* sont le résultat de la dégradation de la chlorophylle *a* (par perte de l'atome de Mg^{++} et du radical phytol) par activité enzymatique digestive du système digestif du zooplancton et sont généralement trouvés dans des pelotes fécales contenant des cellules phytoplanctoniques presque complètement digérées (Engelkes, 1985; Klein *et al.*, 1986; Klein et Sournia, 1987; Vernet et Lorenzen, 1987). La phaeophytine *a* apparaît dans les cas de sénescence cellulaire et de nutrition en excès (*superfluous feeding*) dans les pelotes fécales des Copépodes aussi bien qu'aux autres organismes herbivores. La proportion relative de phaeophorbides et de phaeophytines varie avec le temps de résidence du matériel végétal dans le système digestif du zooplancton (Bidigare *et al.*, 1985, 1986, 1990). Elles ne sont apparemment pas assimilées et peuvent être utilisées comme traceur conservatif de la nourriture phytoplanctonique ingérée par les herbivores.

La chlorophylle *b* est un pigment photosynthétique trouvé dans les Chlorophytes, les Euglenophytes, les Prasinophytes et les Prochlorophytes (Jeffrey, 1974; Chisholm *et al.*, 1988). Elle est généralement confinée dans les couches de surface. La luteine, caractéristique des Chlorophytes, des Chrysophytes et de quelques Prasinophytes (Jeffrey, 1974), ainsi que la zeaxanthine, caractéristique des Cyanobactéries (Guillard *et al.*, 1985; Gieskes *et al.*, 1988), ont généralement la même distribution spatiale que la chlorophylle *b*.

La fucoxanthine est typique des Diatomées mais peut exister en faible proportion dans les Chrysophytes et les Prymnésiophytes (Sournia *communication personnelle*). La pérédinine est spécifique des Dinoflagellés (Gieskes et Kraay, 1986). La 19'hexanoyloxyfucoxanthine indique la présence de Prymnésiophytes mais elle est aussi détectée chez quelques Dinoflagellés contenant des algues symbiotiques.

Des mesures de fluorescence "*in vivo*" permettent de déterminer la concentration en chlorophylle *a*, de manière moins précise mais cependant utiles pour l'acquisition de données en continu.

3.1.2. La variabilité du rapport carbone: chlorophylle *a* du phytoplancton

Le rapport pondéral carbone: chlorophylle *a* (C:chl *a*) [$g\ g^{-1}$] est utilisé pour exprimer les concentrations en phytoplancton dans des unités compatibles dans les équations des modèles. Il peut varier de 12 à 200 dans une même culture (Campbell *et al.*, 1994) et atteindre 300 chez *Phaeocystis* en Mer de Ross (Palmisano *et al.*, 1986). La variation de ce rapport n'est pas liée au hasard mais est hautement régulée en réponse à l'éclairement, la disponibilité en nutriments et la température (Goldman, 1980, 1988; Geider, 1987; Geider *et al.*, 1997; Langdon, 1988; Falkowski et Laroche, 1991; Cloern *et al.*, 1995).

Dans l'océan, la valeur du rapport C:chl *a* est minimale à haute température (25 à 30°C) à faible éclairement ($< 5\ m^{-2}$) et en condition de saturation en nutriments. Elle augmente à fort éclairement, à basse température et conditions de limitation en nutriments (Geider *et al.*, 1997; Taylor *et al.*, 1997). Dans leur modèle de dynamique de production phytoplanctonique, Geider *et al.* (1997) incorporent une description réaliste de

l'acclimatation des taux de croissance et des rapports C:chl *a* à l'éclairement, à la concentration en nitrates et la température et calculent les variations de C:chl *a* avec la saison et la latitude. Lors des cycles saisonniers simulés sur les 200 mètres supérieurs de l'océan pour des latitudes de 0 à 60°N le rapport C:chl *a* varie de 20 à plus de 160. Les valeurs les plus basses sont rencontrées au sommet de la nutricline, dans la thermocline saisonnière au milieu de l'été et les valeurs les plus hautes sont dans la couche de mélange épuisée en nutriments à la même époque. Les variations saisonnières de C:chl *a* sont plus élevées dans les eaux tropicales et subtropicales et de latitude inférieure à 60°N. La valeur de C:chl *a* dans la couche de mélange de surface dépend de l'éclairement moyen et du niveau d'appauvrissement du nutriment limitant (nitrate) par rapport au maximum de hiver/printemps (Taylor *et al.*, 1997).

3.1.3. Le rôle des pigments photosynthétiques dans l'absorption de lumière

La lumière qui pénètre la surface de la mer est absorbée différemment par l'eau et les particules. L'absorption dépend de la longueur d'onde de la lumière et de la profondeur (fig. 3.2) mais aussi de la nature des pigments photosynthétiques présents dans l'eau ou dans la cellule. Cette composition pigmentaire dépend du type d'algue rencontré. L'eau peut aussi contenir des pigments dissous (substances jaunes).

Il y a une compétition entre l'eau et les pigments pour l'absorption. Chaque pigment absorbe dans les limites d'une fenêtre de longueur d'onde déterminée (fig. 3.2).

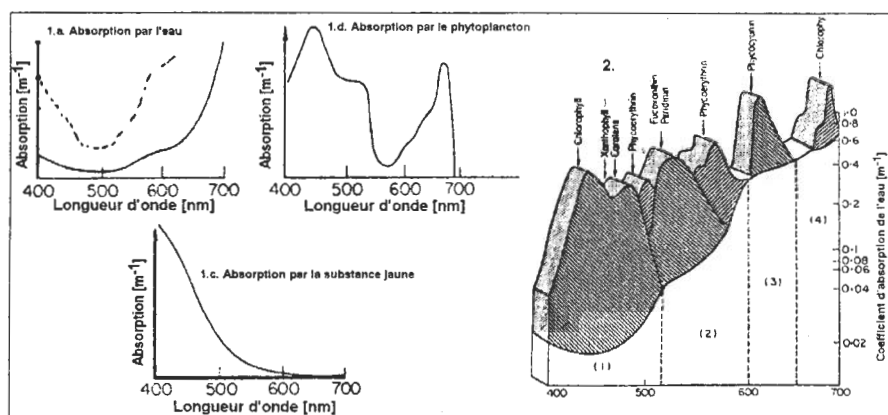


Fig. 3.2. (1) Absorption de l'eau, le phytoplancton et la substance jaune. (2) Absorption de la lumière par différents pigments. D'après Falkowsky (1980).

L'eau absorbe au maximum dans les grandes longueurs d'onde (> à 650 nm; rouge) alors que, d'une part, les pigments photosynthétiques rouges (xanthophylles, carotènes) absorbent surtout dans le bleu (430 à 550 nm) et, d'autre part, les pigments verts (chlorophylles *a*, *b* et *c*, chlorophyllides, phaeophorbides absorbent à la fois dans le bleu et dans le rouge (670 nm). Pour bénéficier des longueurs d'onde disponibles, les algues adoptent des pigments qui absorbent dans ces longueurs d'onde. On regroupe les algues phytoplanctoniques selon leur

"spectre d'action" correspondant chacun à un régime de lumière dans l'océan: les algues vertes et les Euglénoides disposent des chlorophylles *a* et *b*; les Diatomées et les Dinoflagellés disposent des chlorophylles *a* et *c* et des caroténoïdes; les algues rouges et bleu-vertes disposent de la chlorophylle *a* et des phycobilines. Le spectre d'action des algues n'est pas stable et peut changer en fonction des conditions de lumière et des nutriments.

L'énergie absorbée aux grandes longueurs d'onde est utilisée directement dans la photosynthèse alors que celle des courtes longueurs d'onde est transférée à la chlorophylle *a* par les pigments accessoires. Dans certaines conditions, une partie de l'énergie est utilisée pour la fluorescence qui varie en fonction de l'état de la cellule.

Dans la plupart des océans, la profondeur de la zone euphotique dépasse les 100 m. A cette profondeur, l'éclairement est de l'ordre de 1% de l'éclairement de surface et le phytoplancton sélectionne des pigments qui absorbent dans les courtes longueurs d'onde.

3.1.4. L'aspect quantitatif de l'absorption de la lumière par l'eau et les pigments

L'éclairement (E) (ou *irradiance* en anglais) en un point de la surface de la mer est le quotient du flux énergétique (quantité rayonnée par unité de temps) reçu par un élément de surface infiniment petit autour de ce point, par la surface de cet élément (Ivanoff et Morel, 1970). Il s'exprime en watt m⁻² [w m⁻²]. L'intensité et les longueurs d'onde de cet éclairement sont modifiées par les photopériodes saisonnière et diurne, la latitude et aussi par divers processus de réflexion, absorption, transparence, etc.

L'éclairement sous la surface de l'eau, disponible pour la photosynthèse (E_0^-), n'est qu'une partie de l'énergie solaire de courte longueur d'onde (F_{sw}) qui a déjà subi une atténuation en fonction de la couverture nuageuse et de l'inclinaison du soleil et une atténuation inversement proportionnelle au taux de pénétration τ_{surf} à l'interface air mer. τ_{surf} est posé = 0.8 pour un angle solaire bas et un ciel diffus tel que celui de l'Antarctique (Mitchell et Holm-Hansen, 1991). En Mer de Ross, au zénith, τ_{surf} peut aller jusqu'à 0.9. Ce taux de pénétration peut être calculé avec plus de précision sur base d'équations astronomiques et tenant compte de la saison, l'heure du jour ainsi que de la couverture nuageuse:

$$E_{0^-} = F_{sw} \tau_{surf} \quad [\text{w m}^{-2}] \quad 3.1$$

Dans la colonne d'eau, l'éclairement va subir une absorption par l'eau et les particules. L'éclairement (E_z) à la profondeur z (< 0) est donnée par:

$$E_z = E_{0^-} e^{K_e z} \quad 3.2$$

où K_e [m⁻¹] est le coefficient d'atténuation de l'éclairement. Il est la somme de plusieurs facteurs:

$$K_e = K_{eau} + K_{phyto} + K_{matière\ organique\ morte} \quad 3.3$$

(i) K_{eau} est le coefficient d'atténuation de l'eau, fonction de la longueur d'onde de la lumière. Il est grand pour l'ultraviolet (UV) et l'infrarouge (IR), moyennement grand pour le rouge et petit pour le bleu. L'absorption est plus grande pour les grandes longueurs d'onde. En eau turbide, le bleu est spécifiquement réfléchi et le pic spectral est déplacé vers le rouge (max à 550 nm).

(ii) K_{phyto} et $K_{mat. org. morte}$ sont les coefficients d'atténuation par le phytoplancton et la matière organique morte en suspension. Ils déterminent l'auto-ombrage.

Pour la Baie de Naples, Carrada *et al.*, (1981) utilisent des données expérimentales pour déterminer l'atténuation en fonction de la concentration en chlorophylle a [$mg\ m^{-3}$]:

$$K_e = 0.134 + 0.028\ chl\ a \quad 3.4$$

Walsh (1988) propose une équation applicable partout et directement utilisable dans les modèles et où la concentration en phytoplancton N_{Phy} est exprimée en termes d'azote [$mmol\ m^{-3}$]:

$$K_e = 0.16 + 0.0053\ N_{Phy} + 0.039\ N_{Phy}^{2/3} \quad 3.5$$

Pour l'Océan Austral, nous utilisons une fonction de la concentration en chl a et en phaeopigments [$mg\ m^{-3}$] (Mitchell et Holm Hansen, 1991):

$$K_e = 0.078 + 0.0136\ [chl\ a + phaeo] \quad 3.6$$

Pour la couche de mélange, on pourrait supposer que K_e est indépendant de la profondeur et l'équation (3.6) devient:

$$E = F_{sw}\ \tau_{surf}\ e^{(0.078 + 0.0136\ [(chl\ a + phaeo)]\ z)} \quad 3.7$$

Cependant, la distribution verticale des particules n'étant pas homogène sur toute la colonne d'eau (fig. 3.3), K_e doit être intégré sur la colonne.

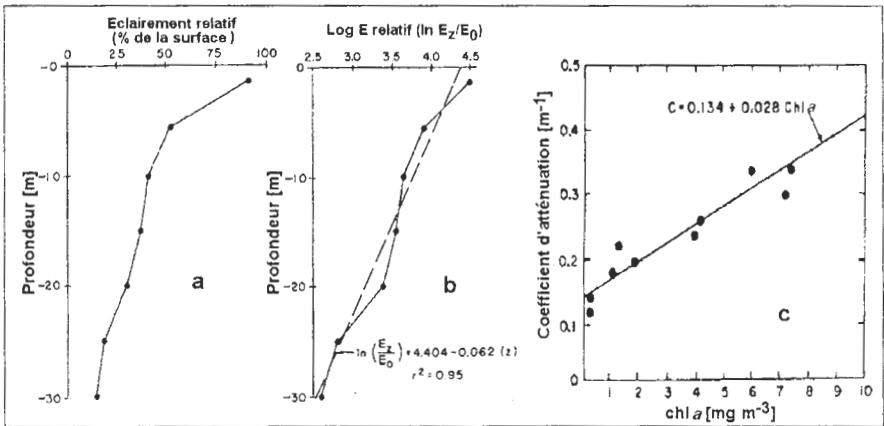


Fig. 3.3. Distribution verticale de la lumière dans le Golfe de Naples: (a) éclaircissement en terme de pourcentage de la lumière de surface; (b) éclaircissement en terme de logarithmes de l'intensité relative (E_z/E_0); (c) coefficient d'atténuation en fonction de la concentration en chlorophylle a . D'après Carrada *et al.*, (1981).

Enfin, comme la cellule phytoplanctonique n'absorbe que dans des longueurs comprises entre 400 et 700 nm, elle ne dispose que de 43% de l'éclairement total (Prieur et Legendre, 1988). Cette partie de l'éclairement disponible pour la photosynthèse est appelé la radiation photosynthétiquement active (PAR).

Ainsi, à une profondeur z , la lumière $E_{PAR,z}$ disponible pour la photosynthèse et exprimée en $w m^{-2}$ est fonction de l'éclairement de surface F_{sw} [$w m^{-2}$], de l'absorption à l'interface τ_{surf} et la concentration en chloropigments [$mg m^{-3}$]:

$$E_{PAR,z} = F_{sw} 0.43 \tau_{surf} \int_0^z e^{-(0.078+0.0136 [(Chla+phaeo)] dz)} dz \quad 3.8$$

Dans notre modèle (1D) de production primaire, nous utilisons la fonction 3.8 qui introduit l'essentiel des contraintes pour le phytoplancton. Par contre, dans les modèles de niveaux trophiques supérieurs ou les modèles d'eutrophication où le pas de temps est la journée, il ne sera pas nécessaire de détailler cette équation. On peut prendre, par exemple, l'éclairement moyen journalier dans la zone euphotique.

Par définition, l'extension verticale de la couche euphotique est limitée à une profondeur où la lumière est égale à 1% de la lumière de surface (Lorenzen, 1976).

Remarquons que, dans la littérature, pour les longueurs d'onde comprises entre 400 et 700 nm, les biologistes utilisent des unités d'éclairement correspondant à un nombre de photons reçus: l'Einstein (ou mole de photons) par unité de surface et de temps:

$$1 w m^{-2} (PAR) = 4.1504 \mu Ein m^{-2} s^{-1} \quad 3.9$$

3.1.5. La relation quantitative entre la production phytoplanctonique (p) et l'éclairement (E): La courbe p/E

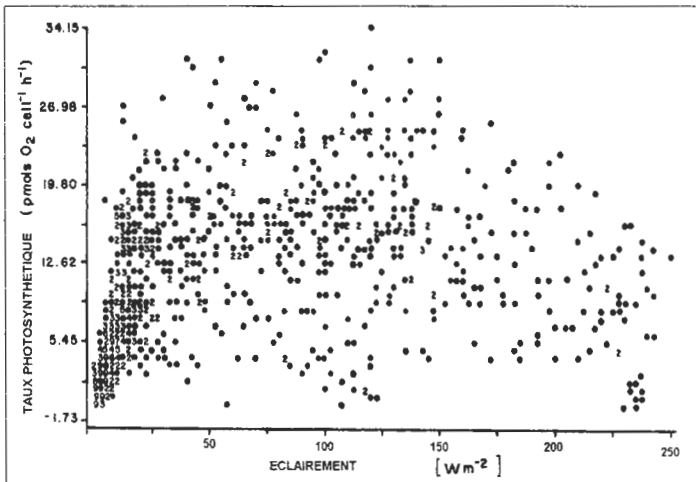


Fig. 3.4. Résultats expérimentaux de mesures de taux photosynthétique à différents éclairagements [$w m^{-2}$]. Malgré la dispersion des mesures, la distribution des points laisse entrevoir une phase de limitation, une phase de saturation et une phase d'inhibition. D'après Marra (1980).

La production phytoplanctonique est la quantité de matière, par exemple le carbone, produite par le phytoplancton par unité de volume d'eau de mer et par unité de temps et devrait s'exprimer en $\text{kg C m}^{-3} \text{s}^{-1}$. En pratique, elle s'exprime en $\text{mg C m}^{-3} \text{j}^{-1}$ pour se référer aux données expérimentales de la littérature ou en $\text{g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$ pour comparer les productions annuelles entre mers différentes.

Régie par la photosynthèse, la production primaire phytoplanctonique dépend de l'éclairement (fig. 3.4). Cette relation s'exprime par la courbe p/E (fig. 3.5). Pour de faibles lumières, la relation photosynthèse/éclairement est linéaire. C'est la phase de limitation. A partir d'une certaine valeur d'éclairement, il y a saturation et la photosynthèse atteint une valeur maximale. Pour des valeurs très élevées, l'éclairement devient inhibant et la photosynthèse diminue.

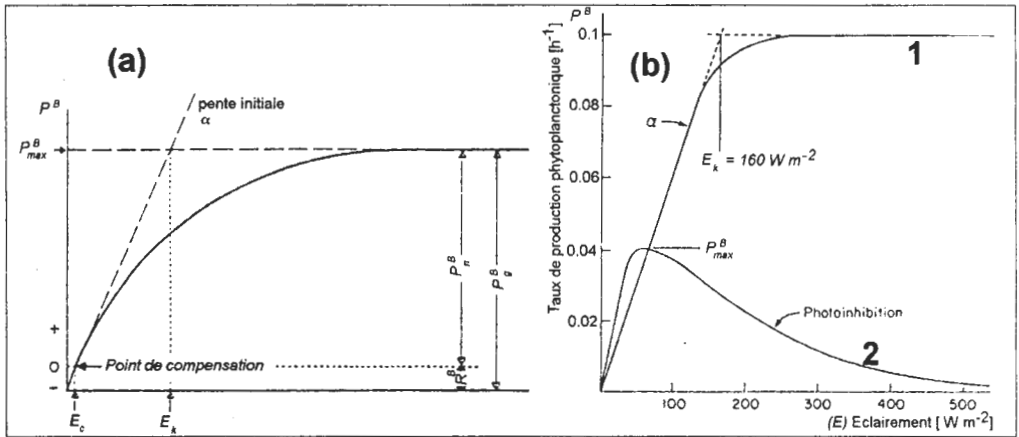


Fig. 3.5. (a). Paramètres de la courbe p/E . (b) Courbes p/E d'un phytoplancton de surface (1) et d'un phytoplancton du bas de la couche euphotique (2). La photoinhibition n'apparaît que pour les algues de profondeur (mer stratifiée subtropicale- Sud Californie). D'après Eppley (1986).

La courbe p/E est à la base des modèles et se caractérise par un certain nombre de paramètres.

(i) L'éclairement E ou éclairement photosynthétiquement actif est défini dans le paragraphe précédent.

(ii) Le taux de production (P^B) (*production rate*) est la production de l'unité de biomasse par unité de temps et s'exprime en $[\text{s}^{-1}]$. Pour des raisons liées à l'expérimentation, dans la littérature, on trouve ce taux exprimé sous forme de quantité de carbone fixée par unité de chlorophylle a et par unité de temps $[\text{mg C mg chl } a^{-1} \text{ h}^{-1}]$.

(iii) Le taux maximum de production observé par unité de temps est exprimé par P^B_{max} .

(iv) La pente initiale α de la courbe p/E , appelée l'efficacité photosynthétique $[\text{s}^{-1} \text{ w}^{-1} \text{ m}^2]$ est déterminée dans la partie de la courbe où P^B est une fonction linéaire de l'éclairement. Les expérimentateurs l'expriment en $[\text{mg C mg chl } a^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ w}^{-1} \text{ m}^2]$ ou même en $[\text{mg C mg chl } a^{-1} \text{ h}^{-1} \mu\text{Ein}^{-1} \text{ m}^2 \text{ s}]$.

(v) L'indice de photoadaptation (*photoadaptation index*), $E_k = p_{\max}^B / \alpha$ correspond à l'intersection de la pente initiale et de la valeur de p_{\max}^B .

(vi) L'éclairement de compensation (E_c) est celui où le taux photosynthétique est équivalent au taux respiratoire où $p^B = r^B$. L'éclairement de compensation E_c peut être très faible pour les algues sous la glace.

(vi) La production brute p_g (*gross production*) est la production totale de matière; la production nette (p_n) tient compte des pertes par respiration.

3.1.3. La variabilité de la courbe p/E en relation avec les autres variables

La courbe p/E est caractéristique du groupe taxonomique; E_k augmente depuis les algues vertes jusqu'aux Dinoflagellés en passant par les Diatomées (fig. 3.6).

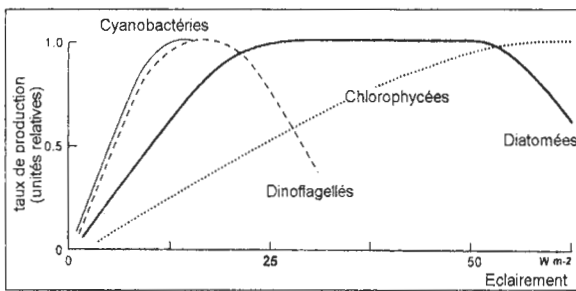


Fig.3.3. Allure de la courbe p/E pour divers groupes d'algue. La photoinhibition varie également selon les algues considérées. D'après Raven et Richardson (1986).

Les caractéristiques de la courbe p/E dépendent de la photoacclimation. En mer ou en culture, les algues phytoplanctoniques habituées à une faible lumière (hiver ou profondeur) présentent des valeurs de p_{\max}^B et de E_k plus faibles que celles habituées à un fort éclairement (été ou surface) (fig.3.7). Cette adaptation sépare les algues sciaphiles et les algues héliophiles.

Ces variations de p_{\max}^B et de E_k répondent à des modifications biochimiques et morphologiques de la cellule phytoplanctonique, adaptatives aux conditions lumineuses. De manière générale, les algues sciaphyles ont une teneur en chlorophylle a plus élevée et un rapport C:chl a plus bas. L'échelle de temps de la photoadaptation est de quelques heures à quelques jours (fig. 3.8). Il est intéressant de noter que les différents paramètres ne changent pas de manière synchrone.

- Après une brusque augmentation de lumière, la morphologie de la cellule et la position des chloroplastes dans celle-ci changent sur une échelle de temps de quelques secondes. Chez les Diatomées, par exemple, la diatoxanthine est rapidement modifiée en diadinoxanthine plus colorée.

- Après quelques minutes, la teneur en pigments photoprotectants augmente, la teneur en chlorophylles commence à diminuer, ce qui se traduit par une diminution de l'efficacité photosynthétique α et augmentation de la valeur de E_k .

Il faut être attentif à ces notions car, en mer, le mélange turbulent, la flottabilité et certains mouvements migratoires peuvent avoir des échelles de temps plus courtes que la photoadaptation.

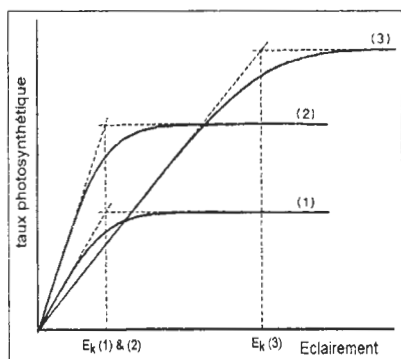


Fig. 3.7. Types de courbe p/E : (1) et (2) sont des algues sciaphyles et ont la même valeur de E_k mais (2) a une efficacité photosynthétique α plus grande; (3) est une algue héliophile avec un E_k plus grand et un α plus petit. Les ordonnées sont exprimées en unités arbitraires. D'après Parsons et Takahashi (1973).

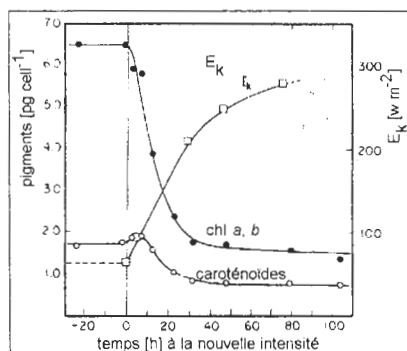


Fig. 3.8. Variations des pigments et de E_k d'un Flagellé vert *Dunaliella tertiolecta* en culture. Au temps zéro, la culture est transférée d'une lumière de 76 w.m^{-2} à 20°C une lumière de à 250 w.m^{-2} . D'après Brooks (1964), dans Eppley (1986).

Réciproquement, des adaptations surviennent suite à un abaissement de lumière. Le cas est observé lors d'une poussée de *Phaeocystis pouchetii* advectée de l'eau libre, en dessous de 1.5 m de glace annuelle dans l'est de McMurdo Sound (en Mer de Ross), fin décembre 1984 (Palmisano et al 1986). Les cellules subissent une diminution d'éclairement et s'adaptent par une augmentation de 3 à 4 fois de l'efficacité photosynthétique (α) ainsi qu'un doublement de la valeur de p_{\max}^B . L'indice de photoadaptation E_k décroît de 50%.

Enfin la production primaire varie avec la température. Le terme p_{\max}^B représente la réaction enzymatique noire de la photosynthèse (Yentsh et Lee, 1966), non limitée par la lumière et est donc fonction de la température. Par contre, α reflète les réactions photochimiques et est moins dépendant de la température. Eppley (1972) obtient une relation empirique pour le taux de production en fonction de températures variant entre 0 et 40°C sous conditions d'illumination continue; p_{\max}^B est exprimé en j^{-1} et la température en $^\circ\text{C}$:

$$\log_{10} p_{\max}^B = 0.0275 T - 0.070$$

3.1.7. La paramétrisation des processus autotrophes

Différentes fonctions mathématiques peuvent être appliquées au calcul du taux de production. Elles sont toutes le produit du taux de production maximum par une limitation par la lumière. La meilleure fonction sera celle qui lissera le mieux les données expérimentales.

3.1.7.1. L'équation simplifiée de Blackman pour la lumière non inhibante

De manière simplifiée et en conditions de lumière non inhibante, la courbe p/E se limite à deux droites (fig. 3.9a), une où p est linéairement fonction de E et l'autre où elle est constante et égale à p_{\max}^B (Blackman, 1905); l'équation se résout à:

$$p^B = \alpha E \quad \text{pour} \quad E < \frac{p_{\max}^B}{\alpha} \quad \text{et} \quad p^B = p_{\max}^B \quad \text{pour} \quad E \geq \frac{p_{\max}^B}{\alpha} \quad 3.11$$

3.1.7.2. L'équation de Michaelis-Menten

La fonction de Michaelis-Menten peut être appliquée à la limitation par la lumière (Dugdale, 1976):

$$p^B = p_{\max}^B \frac{E_c}{0.5 E_k + E_c} \quad 3.12$$

avec comme constante de demi-saturation, l'éclairement pour lequel $p^B = 0.5 p_{\max}^B$, c'est-à-dire, en première approximation, la moitié de E_k . Cette équation, souvent utilisée dans les modèles couplés avec la physique, s'applique peu aux mesures.

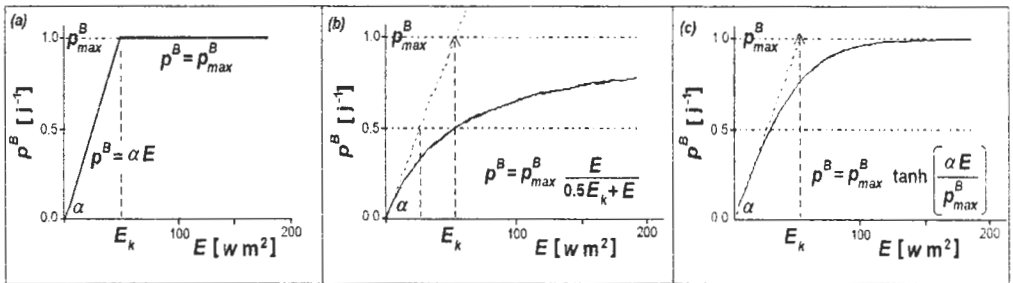


Fig. 3.9. Résolution graphique de la fonction (p/E) selon les équations 3.11 (a), 3.12 (b) et 3.13 (c).

3.1.7.3. L'équation de la tangente hyperbolique

En absence de photoinhibition, la fonction tangente hyperbolique de Jasby et Platt (1976) rend mieux compte de la discontinuité entre la partie limitée et la partie saturée de la courbe p/E :

$$p^B = p_{\max}^B \tanh\left(\frac{\alpha E}{p_{\max}^B}\right) \quad 3.13$$

3.1.7.4. L'équation tenant compte de la lumière optimale

L'expression la plus utilisée dans les modèles de processus couplés lorsque la photoinhibition doit être considérée est l'équation de Steele (1962) (fig. 3.10, courbe 1).

$$P^B = P_{\max}^B \frac{\bar{E}}{E_{opt}} \exp\left(1 - \frac{\bar{E}}{E_{opt}}\right) \quad 3.14$$

$\frac{\bar{E}}{E_{opt}}$ est le rapport de l'éclairement moyen à l'éclairement optimal. Ce modèle s'applique, en été, dans les eaux méditerranéennes (Andersen et Nival 1988 ; Lacroix et Nival, 1998). Dans cette forme, il n'est pas possible de contrôler le paramètre de photoinhibition et la production est surévaluée par le modèle aux fortes lumières.

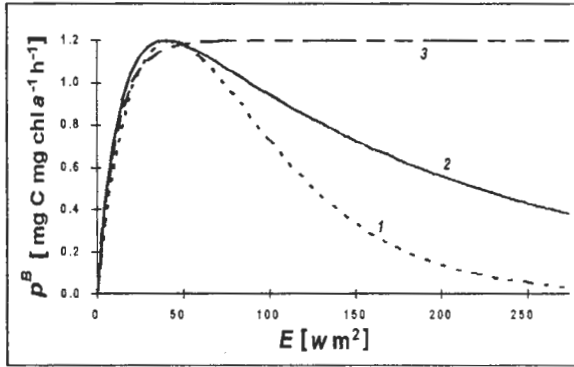


Fig 3.10. Résolution graphique de la fonction (P/E) selon l'équation 3.14 (courbe 1), 3.15 (courbe 2) et 3.17 (courbe 3). Pour les trois équations: $P_{\max}^B = 1.2$; $\alpha = 0.03 \text{ s}^{-1} \text{ w}^{-1} \text{ m}^2$; $\beta = 0.002 \text{ s}^{-1} \text{ w}^{-1} \text{ m}^2$ (courbe 2); $\beta = 0. \text{ s}^{-1} \text{ w}^{-1} \text{ m}^2$ (courbe 3); $E_{opt} = 80 \text{ w m}^{-2}$ (courbe 1).

3.1.7.5. Les équations tenant compte explicitement de la photoinhibition

Bien que le processus de photoinhibition soit mal connu, Platt *et al.* (1980) l'ont caractérisé par un simple paramètre β en utilisant l'équation (fig. 3.10; courbe 2):

$$P^B = P_s^B \left(1 - e^{(-\alpha E / P_s^B)}\right) e^{(-\beta E / P_s^B)} \quad 3.15$$

où P_s^B est un facteur d'échelle relié à P_{\max}^B par:

$$P_s^B \equiv P_{\max}^B \left(\frac{\alpha + \beta}{\alpha}\right) \left(\frac{\alpha + \beta}{\beta}\right)^{\left(\frac{\beta}{\alpha}\right)} \quad 3.16$$

Nous utilisons cette équation dans le modèle de l'écosystème planctonique.

Elle s'adapte particulièrement à l'écosystème de la zone marginale des glaces où le phytoplancton de surface et les algues des glaces subissent des éclaircissements intenses.

Lorsque la valeur de β tend s'annuler, la fonction se rapproche de la forme de la tangente hyperbolique et l'équation revient à celle utilisée par Mitchell et Holm-Hansen (1991) pour l'Océan Austral (fig. 3.10, courbe 3):

$$p(z) = p_{\max}^B \left(1 - \exp\left(-\alpha E_z / p_{\max}^B\right) \right) \quad 3.17$$

3.2. Les nutriments, l'absorption par le phytoplancton et la composition élémentaire des organismes

Lors de la photosynthèse, la cellule phytoplanctonique assimile divers éléments inorganiques et les utilise pour la synthèse de composés organiques c'est-à-dire la production primaire. Ces éléments sont le carbone, sous forme de CO_2 , toujours disponible, et les sels nutritifs ou nutriments qui limitent souvent la croissance des algues. La production phytoplanctonique dans la plupart des eaux est contrôlée par la disponibilité en azote (Ryther *et al.*, 1972) mais le rôle du phosphore est de plus en plus pris en considération (Codispodi, 1989; Thingstad *et al.*, 1993; Thingstad et Rassoulzadegan, 1995). Apparemment, en condition normale et d'eutrophication, l'azote est le plus limitant. Les silicates limitent aussi la croissance des Diatomées et des Silicoflagellés. Enfin, le fer limite sélectivement la croissance des grandes cellules phytoplanctoniques. La disponibilité et la circulation des éléments nutritifs dans les écosystèmes sont contrôlées par les phénomènes physiques et par l'activité biologique.

Les nutriments (SiO_4 , NO_2 , NO_3 , PO_4) sont mesurés soit par dosage chimique, soit par système d'autoanalyseur (Technicon) sur des échantillons naturels et lors d'expériences mesurant l'absorption et l'excrétion des différents supports chimiques (nitrate, nitrite, ammonium, urée) (Goffart, 1992).

3.2.1. L'absorption de l'azote par le phytoplancton

Dans les modèles, la concentration en azote est utilisée comme unité pour le calcul des flux entre compartiments de l'écosystème. Élément le plus limitant, l'azote est présent dans toutes les variables biologiques. Il existe sous formes gazeuse (N_2 gazeux dissous), inorganiques dissoutes (nitrates, nitrites et ammonium) et organiques dissoutes et particulaires (vivante ou morte). De façon générale, la quantité d'azote organique dissous (urée, acides aminés, acides nucléiques, polypeptides, protéines) contenue dans l'eau de mer est du même ordre de grandeur que l'azote présent sous forme minérale.

L'absorption de l'azote inorganique par la cellule peut être décrite par une fonction de type de Michaelis-Menten:

$$V = V_{\max} \frac{N}{K_N + N} \quad 3.18$$

où V est le taux d'absorption de l'azote par unité de temps [s^{-1}], V_{\max} est le taux maximum d'absorption, N est la concentration en azote de l'eau de mer [mg m^{-3}] et K_N est la constante de demi-saturation spécifique ou concentration pour laquelle $V = 0.5 V_{\max}$.

Des valeurs élevées de V_{max} ($> 0.01 \text{ h}^{-1}$) et de K_N ($> 14 \text{ mg N m}^{-3}$) ont été mesurées dans des eaux eutrophes alors que des valeurs faibles de K_N ($< 7 \text{ mg N m}^{-3}$) l'ont été pour des eaux oligotrophes (MacIsaac et Dugdale 1969, 1972); les populations phytoplanctoniques de ces eaux pauvres étant ainsi adaptées à leur milieu. D'autre part, Dugdale et Wilkerson (1991) ont montré que, au niveau des upwellings, où l'eau fraîchement arrivée en surface montre des concentrations élevées en azote et où les biomasses phytoplanctoniques sont faibles, les valeurs de V_{max} (NO_3) sont paradoxalement réduites. Par contre, si on s'éloigne de la divergence, on passe progressivement à un système présentant des taux d'absorption nitrique élevés, des biomasses élevées et une tendance à la déplétion en nitrates.

Les Cyanophycées picoplanctoniques du genre *Oscillatoria* peuvent utiliser l'azote gazeux dissous dans l'eau comme source d'azote. Cette fixation n'exclut pas l'absorption d'azote ammoniacal ou nitrique (Dugdale, 1967) mais semble être un mécanisme compensatoire. Les algues planctoniques eucaryotes possèdent des systèmes enzymatiques, uréases ou ATP-urée-amidolysases, responsables de l'assimilation de l'urée. Dans les Eaux Côtières Californiennes, l'absorption d'urée par le phytoplancton fournit 28% en moyenne de l'azote prélevé dans l'eau (McCarthy, 1972, 1983). La possibilité pour le phytoplancton d'utiliser d'autres formes d'azote organique ne doit pas être négligée. Certaines espèces de phytoplancton (Riley, 1970) et les *Oscillatoria* (Dugdale, 1967) peuvent absorber des acides aminés dissous, même en concentrations très basses (1.4 à $0.14 \text{ mmol N m}^{-3}$).

3.2.2. L'utilisation préférentielle des différentes formes d'azote

Il a été suggéré que les petites phytoplanctoniques grandissaient rapidement sur de l'azote organique réduit comme l'ammonium alors que les plus grandes cellules pourraient principalement être responsables de la consommation des nitrates (Ferrier et Rassoulzadegan, 1991). Chez *Phaeocystis pouchetii*, la croissance des cellules isolées se fait mieux en présence d'ammonium et celle des colonies en présence de nitrates.

Cependant, la plupart du phytoplancton utilise l'ammonium puis l'urée préférentiellement aux autres formes d'azote (Walsh et Dugdale, 1972; Gilbert *et al.*, 1982). Des concentrations en NH_4 de l'ordre de 7 à 140 mg m^{-3} inhibent toute utilisation des nitrates (Mac Isaac et Dugdale, 1972). Ce n'est que lorsque la somme de l'ammonium et de l'urée est insuffisante pour satisfaire la demande du phytoplancton que les nitrates sont consommés. Quand la somme des nutriments azotés est en concentration inférieure à la demande du phytoplancton, l'ammonium, l'urée, l'azote gazeux, les nitrates et les nitrites sont tous utilisés à des taux proportionnels à leur disponibilité (McCarthy *et al.*, 1977). De la sorte, dans l'Océan Austral, le phytoplancton consomme l'ammonium de préférence aux nitrates (El-Sayed *et al.*, 1983). Par contre, en Arctique, les nitrates sont la principale source d'azote dans les eaux de forte concentration phytoplanctonique mais ce n'est plus vrai après la poussée du printemps où l'ammonium devient la source principale d'azote pour le phytoplancton (Legendre et Rassoulzadegan, 1995).

En réalité, cette inhibition commence à se faire sentir dès 28 mg m^{-3} (2 mmol m^{-3}) (McCarthy et Carpenter, 1983). Elle est exprimée de manière commode grâce à la fonction (Wroblewski, 1977):

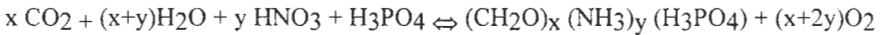
$$V_N = V_N^{\max} \left(\frac{NO_3}{K_{sNO_3} + NO_3} e^{(-\Psi NH_4)} + \frac{NH_4}{K_{sNH_4} + NH_4} \right) \quad 3.19$$

où V_N est le taux d'absorption d'azote par unité de temps et K_{sNO_3} et K_{sNH_4} sont les constantes de demi saturation pour l'absorption d'azote nitrique et ammoniacal et où Ψ est le coefficient d'inhibition de l'absorption de l'azote nitrique par l'azote ammoniacal. Ce dernier vaut $0.12 \text{ (mg N m}^{-3}\text{)}^{-1}$, soit $1.46 \text{ (mmol m}^{-3}\text{)}^{-1}$.

3.2.3. L'absorption relative des différents éléments minéraux par le phytoplancton et la variabilité des rapports C:N:Si:P dans l'écosystème planctonique

L'assimilation des divers éléments chimiques lors des processus de production phytoplanctonique se fait dans des proportions relativement constantes, proches de celles existantes entre les concentrations de ces ions en solution dans l'océan (Redfield *et al.*, 1963). Les phénomènes de dégradation (régénération, excrétion, biodégradation) se font en proportions identiques et ces en première approximation, ces échanges peuvent s'écrire sous la forme de:

assimilation ou synthèse \Rightarrow



\Leftarrow métabolisme où dégradation

Les coefficients x et y correspondent aux proportions molaires des éléments qui composent les organismes planctoniques. Ils peuvent être déterminés par analyse élémentaire de la matière organique et sont utilisés dans la plupart des modèles pour exprimer le transfert entre variables de l'écosystème planctonique. Les rapports élémentaires molaires moyens du phytoplancton (C:N:P) sont de l'ordre de 106:16:1 (Redfield *et al.*, 1963). On peut leur associer les éléments qui entrent dans la composition des carapaces qui sont, pour l'océan mondial, Si:Ca:P= 50:26:1 (Goldman, 1980, 1984).

Cette notion de constance des rapports entre les éléments nutritifs doit cependant être nuancée. Les rapports entre les divers éléments dissous dans l'eau peuvent différer d'une mer à l'autre et en fonction des époques. De plus, ces rapports sont loin d'être respectés par les organismes autotrophes qui, dans une certaine mesure, sélectionnent les ions, lors de l'absorption des nutriments. Enfin, les hétérotrophes opèrent également des découplages d'éléments lors de l'assimilation de la matière organique comme c'est le cas dans les couches de surface dans en zone marginale des glaces (Tréguer *et al.*, 1995). Ainsi, lors du broutage des Diatomées par les Copépodes, une part importante du carbone organique ingéré est assimilé, passe dans le métabolisme et la respiration alors que la silice des frustules ingérés est entièrement enrobée dans les pelotes fécales et exportée vers le fond des océans. Il y découplage entre le silicium et le carbone.

Dans l'Océan Austral, un abaissement des rapports C:N et C:P du phytoplancton et des rapports C:Si pour les Diatomées a été signalé. Des rapports C:N:P= 62:11:1 et C:Si= 2.5 sont considérés comme représentatif du phytoplancton (Jennings *et al.*, 1984).

Un déséquilibre entre les concentrations des éléments dissous peut survenir après une poussée phytoplanctonique en milieu oligotrophe ou en milieu côtier ou estuarien. Le phytoplancton peut s'adapter à cette variation en modifiant la biodiversité de sa communauté (par exemple un changement de dominance des Diatomées en faveur des Flagellés en cas de carence en silicates). Il peut aussi ajuster son métabolisme. C'est le cas de la Diatomée ubiquiste *Skeletonema costatum* chez qui les rapports d'assimilation N:Si:P peuvent varier dans une gamme qui va de 11.2:1.3:1.0 à 3.3:2.6:1.0 suivant la nature de la carence: azote ou silicium (Jacques et Tréguer, 1986).

Tab. 3.2. Changement dans la composition chimique de l'eau de mer et du phytoplancton pendant une poussée phytoplanctonique (majoritairement des Diatomées). D'après les données de Antia *et al.* (1963).

J	NO3 PO4 SiO2			Rapports phytoplanctoniques (par unité de poids)							Caroténoïdes
	(µg.at/l.)			Protein	Carbohydr	Lipid	C	C	Si	C	
				C	C	C	N	P	C	Chla	Chla
0	17	1.5	48	2.1	0.2	0.1	3	17	0.5	37	1
12	17	1.5	48	2.1	0.2	0.1	3	17	0.5	37	1
14	9	0.9	42	2	0.3	0.2	3	22	0.6	23	0.9
16	0	0.2	15	1.9	0.6	0.3	3	27	1.0	25	0.9
18	0.5	0.2	10	1.6	1.1	0.3	4	31	0.9	37	1
20	0.5	0.3	2	1.5	1.0	0.4	4	37	0.9	49	1
24	1	0.4	1	1.4	1.2	0.3	5	33		52	1.1
27	0.5	0.3	2	1.3	1.1	0.4	5	32		66	1.2
30	0	0.5	4	1.3	0.9	0.3	5	35		79	1.2
Phyto. en pleine croissance				2.0	0.2	0.15	3	20	0.6	25	0.95
sur nitrates en excès											
Phyto moribond				1.3	1.1	0.33	4.5	33	1.0	60	1.15
déplétion en nitrates											
Valeurs suggérées							6	40	0.8	50	0.9
Strickland							+/-2	+/-15			

Les processus de recyclage des éléments minéraux par excrétion, reminéralisation bactérienne, production de pelotes fécales et dissolution ont des taux de changement [t^{-1}] différents. Ils modifient ainsi les rapports entre éléments nutritifs pendant le transfert entre voies trophiques différentes. Il y aura donc une modification des rapports Azote:Phosphore:Silicium dans les eaux subsuperficielles.

Des mesures de la composition chimique de l'eau de mer et du phytoplancton (majoritairement des Diatomées), pendant une poussée (tab. 3.2) (Antia *et al.*, 1963), permettent d'illustrer les variations des rapports élémentaires. Un grand volume d'eau est enfermé dans une sphère de plastique et les changements dans la chimie de l'eau de mer sont observés pendant une période de 30 jours. Les principales espèces qui poussent pendant l'expérience sont des Diatomées (*Thalassiosira rotula*, *T. estivalis*, *Skeletonema costatum*, *Stephanopyxis turris*, *Chaetoceros pelagicus*, *Navicula* sp.) et un Dinoflagellé

(*Gyrodinium spirale*). On observe une diminution de la concentration en protéines quand les nitrates sont consommés. Les lipides et les carbohydrates augmentent quand les protéines diminuent. On peut remarquer le temps de latence nécessaire pour démarrer les premières variations.

Cette variabilité des rapports C:N, C:Si et C:chl *a* fut longtemps négligée par les modélisateurs, limitant ainsi tant leur vision réaliste de l'écosystème et la calibration des modèles (Strickland, 1960; Eppley, 1972; Banse, 1977). La composition élémentaire de chaque compartiment aura des répercussions sur le choix des unités et la détermination des flux entre variables du modèle.

3.2.4. Le cas des oligonutriments

Le fer est un oligonutriment essentiel pour l'utilisation des nitrates, la biosynthèse de la chlorophylle et de nombreuses autres fonctions cellulaires. Comme les concentrations en fer dans l'océan sont très faibles (2.8 à 22.3 ng l⁻¹ [10⁻⁹ kg m⁻³], soit 50 à 400 pmol l⁻¹), l'absorption de cet élément est fortement limitée par la diffusion au travers la paroi cellulaire de sorte que les grandes cellules sont plus sujettes à la limitation à de faibles concentrations en fer (Hudson et Morel, 1990). La déficience en fer est citée comme cause principale de la faible concentration en chlorophylle dans les zones HNLC (*high nutrients, low chlorophyll*) (Smith et Nelson, 1985; Martin *et al.*, 1990, 1991, 1993; Sedwick et Di Tullio, 1997; Lancelot *et al.*, 2000), bien qu'on n'observe pas une augmentation du taux d'absorption de nitrate (V_{NO_3}) après l'addition de fer dans l'Océan Austral et le Pacifique Est Equatorial (Dugdale et Wilkerson, 1991). On lie la limitation par le fer à l'absorption d'azote:

$$V_N = V_N^{\max} \min \left[\left(\frac{Fe}{K_{Fe} + Fe} \right) \left(\frac{NO_3}{K_{SNO_3} + NO_3} e^{(-\psi_{NH_4})} + \frac{NH_4}{K_{SNH_4} + NH_4} \right) \right] \quad 3.20$$

où $K_{Fe} = 1.954 \cdot 10^{-6} \text{ g m}^{-3}$ ou 35 pmol l⁻¹. Les concentrations initiales en fer pour le Pacifique sont de 2.8 à 22.3 10⁻⁶ g m⁻³ soit 50 à 400 pmol l⁻¹ (Signorini *et al.*, 2000).

Peu d'information existent sur la valeur des rapports élémentaires pour le fer et on étendra la valeur de Fe/N de 19.8 μmol mol⁻¹ pour le phytoplancton à l'ensemble des organismes (Signorini *et al.*, 2000).

3.2.5. L'effet combiné de divers facteurs limitants

La production phytoplanctonique est contrôlée simultanément par un ensemble de facteurs tels que lumière, nitrates, ammonium, phosphates, silicates et température, qu'on ne peut pas dissocier.

Une loi ancienne, la loi de Liebig ou loi du facteur minimum, exprime que la croissance des végétaux dépend de la quantité minimale de nutriments présents. Le taux du processus est égal à sa valeur maximale multipliée par le facteur le plus limitant:

$$V = V_{\max} \min \left[\frac{E_z}{k_E + E_z}, \frac{NO_3^-}{k_{NO} + NO_3^-}, \dots \right] \quad 3.21$$

Le modèle de Walsch (1975) dissocie les différents éléments mais additionne la limitation par les nitrates et l'ammonium:

$$V = V_{\max} \min \left\{ \begin{array}{l} \frac{v_m NO_3^-}{k_N + NO_3^-} + \frac{v_s NH_3}{k_N + NH_3} \\ \frac{v_s PO_4}{k_P + PO_4} \\ \frac{v_s SiO_4}{k_S + SiO_4} \\ \frac{v_s E_z}{k_L + E_z} \end{array} \right. \quad 3.22$$

Cependant, dans de nombreux cas les facteurs de contrôle réagissent entre eux pour limiter les processus. Ainsi, la lumière et la température peuvent affecter simultanément la courbe $p = f(\text{nut})$. Le taux photosynthétique est alors égal à la valeur maximale du taux multipliée par le produit des facteurs limitants:

$$V = V_{\max} \left[\frac{E_z}{k_E + E_z} \frac{NO_3^-}{k_N + NO_3^-} \right] \quad 3.23$$

3.2.7. La respiration, l'excrétion et l'exsudation phytoplanctonique

À côté des pertes dues à la mortalité, à la sédimentation et au broutage dont on traitera plus loin, le phytoplancton subit diverses pertes liées à son métabolisme.

La respiration du phytoplancton est un processus difficile à mesurer. La valeur généralement admise du taux respiratoire r^B équivaut environ à 10% du taux de production maximum p_{\max}^B . Pour les Dinoflagellés, r^B est plus élevé en raison de leur mobilité et correspond à 35 à 60% de p_{\max}^B .

Le phytoplancton peut excréter des nitrites lorsque les nitrates ne sont pas limitants et quand l'éclairement est faible. Le taux de réduction [r^1] des nitrates en nitrites est plus élevé que celui de la réduction ultérieure normale des nitrites en ammonium. Ceci provoque un surplus de nitrites qui est excrété dans le milieu. Ainsi s'expliquerait le maximum de nitrites généralement trouvé, en Méditerranée, au bas de la thermocline jusqu'au bas de la couche euphotique, vers 100-110 m, là où l'éclairement est très bas et où les concentrations en nitrates sont élevées (Goffart, 1992).

En conditions de grande stabilité et de limitation en nutriments, le phytoplancton peut exsuder de la matière organique dissoute sous forme de polysaccharides (Myklestad, 1977). Ceux-ci s'accumulent autour de la cellule et forment une gangue ou microsphère qui, à la fois, attire les bactéries et le microzooplancton et les maintient fixés mais à distance

de la cellule phytoplanctonique. Ces polysaccharides sont enrichis en azote (DON) et en phosphore (DOP) organiques dissous.

3.3. Les bactéries hétérotrophes et la reminéralisation

3.3.1. La reminéralisation bactérienne

Les bactéries hétérotrophes participent à la reminéralisation des éléments nutritifs à partir de la matière organique. La reminéralisation de matière organique azotée sous forme d'ammonium est le fait de bactéries fortement protéolytiques. Les sources de matière organique sont multiples. Elles peuvent être particulières comme les détritiques organiques provenant d'organismes morts, les mues et les pelotes fécales. Elles peuvent aussi être dissoutes et provenir de l'excrétion organique azotée du phytoplancton (acides aminés, etc.) ou du zooplancton (urée et acides aminés) et des poissons pélagiques (formes organiques plus ou moins complexes: urée, créatine, acides aminés, oxyde de triméthylamine). A titre d'exemple, *Euphausia pacifica*, à 10°C, excrète 0.3 µg d'azote aminé par mg de poids sec et par jour. La reminéralisation ammoniacale est favorisée par des conditions anaérobiques.

La nitrification est le processus qui oxyde les ions NH_4 , non utilisés par le phytoplancton, en nitrites puis en nitrates sous l'action des bactéries nitrifiantes obligatoirement aérobiques. Les bactéries des genres *Nitrosomonas* et *Nitrobacter* sont responsables respectivement de la conversion de l'ammonium en nitrites et de celle des nitrites en nitrates. L'oxydation des ions NH_4 et NO_2 se produit surtout en dessous de la zone de photosynthèse active. A partir d'une certaine profondeur, tout l'azote minéral présent l'est sous forme de nitrates. Les teneurs en ammonium et en nitrites sont pratiquement nulles sous 100 mètres de profondeur.

La dénitrification correspond à la réduction des nitrates en nitrites. Achevée complètement, elle aboutit à la formation d'oxyde d'azote gazeux (N_2O et NO) et d'azote moléculaire. Elle est réalisée par les bactéries dénitrifiantes, par exemple *Pseudomonas perfectomarinus*. La dénitrification se produit en particulier lorsque la teneur en oxygène dissous de l'eau de mer s'abaisse de façon importante. En milieu planctonique, la reminéralisation ammoniacale est avant tout le fait du micro et du mésozooplancton.

3.3.2. Les microsphères de nutriments et l'interaction entre phytoplancton et bactéries hétérotrophes.

Le phytoplancton exsude de la matière organique dissoute sous forme de polysaccharides, lesquels sont utilisés par les bactéries. Le phytoplancton exsude du carbone réduit, disponible pour les bactéries qui lui rendent des nutriments inorganiques dissous aux basses concentrations. Ceci forme des microsphères où s'établissent des relations de mutualisme à petite échelle entre phytoplancton et bactéries et optimise l'utilisation des nutriments organiques à faible concentration (Azam et Ammerman, 1984). Ceci provient du fait que le système d'absorption d'ammonium par les bactéries est caractérisé par des K_N et V_{max}

faibles, alors qu'il est inverse pour le phytoplancton (K_N et V_{max} élevés) (fig. 3.11) (Legendre et Rassoulzadegan, 1995).

A de hautes concentrations en ammonium, comme au voisinage des cellules phytoplanctoniques où une intense activité de prédation sur les bactéries libère de grandes quantités d'ammonium, l'activité bactérienne est plus basse que celle du phytoplancton. Par contre, loin du phytoplancton, l'ammonium est à faible concentration proche de la valeur moyenne (Azam et Smith 1991).

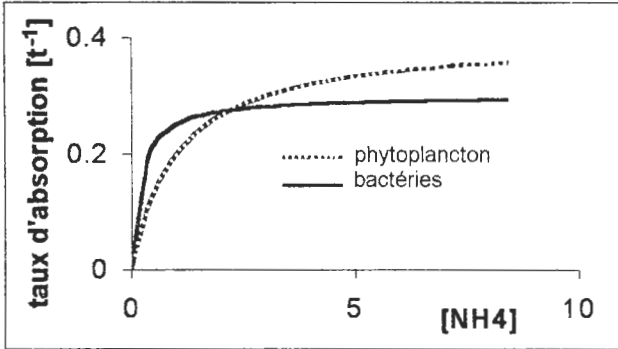


Fig. 3.11. Taux d'absorption de l'ammonium par le phytoplancton et les bactéries par unité de temps en fonction de la concentration en ammonium (unités relatives). D'après Legendre et Rassoulzadegan (1995).

Les microsphères forment un véritable milieu de culture bactérien dont les enzymes extracellulaires hydrolytiques permettent la reminéralisation de l'azote et du phosphore. La consommation des bactéries de la gangue de polysaccharides par les protozoaires amène une nouvelle libération d'ammonium (Rassoulzadegan, 1990, 1993). On comprend ainsi que le phytoplancton, grâce à ses propriétés du système K_N et V_{max} élevés peut utiliser l'ammonium régénéré plus facilement que les bactéries.

Ce modèle de microsphère ou microzone de nutriments ne peut cependant s'appliquer que dans les cas de faible turbulence (comme au niveau de la pycnocline) (Mitchell *et al.*, 1985), bien que l'assemblage possède une certaine cohésion (Azam et Smith, 1991). De plus, il n'a de sens réel qu'en cas de forte limitation en nutriments et n'est applicable qu'à du phytoplancton de faible densité ou à faible vitesse de sédimentation.

Dans l'océan superficiel, la demande de DOC (carbone organique dissous) par les bactéries est à peu près 50% de la production primaire (Cole *et al.*, 1988). Cependant, l'exsudation phytoplanctonique n'intervient que pour la moitié de cette demande (Kirchman *et al.* 1993). Les différentes sources contribuant à satisfaire la demande de DOM (matière organique dissoute) par les bactéries incluent, l'autolyse spontanée du phytoplancton, la lyse due à l'attaque virale, l'excrétion par les herbivores (Nagata et Kirchman, 1991), le gaspillage alimentaire par le grand zooplankton (Roy *et al.*, 1989) et la dégradation du matériel fécal et des autres détritiques (Jumars *et al.*, 1989). Il apparaît que les pelotes fécales perdent du DOC et DON (azote organique dissous) juste après l'émission, de telle sorte que la majeure partie du matériel soluble labile reste dans la couche mélangée de surface. La source de

DOM la plus constante pour les bactéries est l'exsudation par le phytoplancton et la diffusion à partir de pelotes fécales qui sédimentent.

Les bactéries ne sont pas la seule source de reminéralisation de l'ammonium. L'accumulation des bactéries autour des cellules phytoplanctoniques stimulent leur ingestion par les protozoaires et donc l'excrétion d'ammonium (Ferrier et Rassoulzadegan, 1991). Ceci amène une distribution à microéchelle des zooflagellés autour des cellules phytoplanctoniques. Les flagellés aplastides et les protozoaires ciliés seraient les organismes qui maintiendraient le pool d'ammonium dans les eaux de surface.

L'important est que la reminéralisation d'ammonium via le broutage par les Protozoaires bénéficie au pico et au nanophytoplancton alors que les plus grandes cellules (Diatomées Centriques et Pennées et Dinoflagellés) ne répondent pas à l'augmentation des Protozoaires. Ceci corrobore les vues selon lesquelles la prise d'ammonium par le pico et le nanophytoplancton (0.2 à 2 μm et 2 à 20 μm) est proportionnellement plus élevée que celle des nitrates (Harrison et Wood, 1988).

C'est donc le rapport DON:DOC (c'est à dire le rapport N:C de la DOM) qui détermine si les bactéries contribuent ou non au pool d'ammonium dissous (Legendre et Rassoulzadegan, 1995). En général, il apparaît que le pourcentage de DON libéré (par rapport à la production primaire totale) augmente des zones côtières vers le milieu des océans (Thomas, 1971). Le facteur responsable de cette augmentation est peu connu (éclairage, photorespiration, etc.), mais il semble que l'augmentation d'exsudation peut être une conséquence du changement d'éclairage (Williams, 1990).

Quand le pool de DON est faible, les bactéries entrent en compétition avec le phytoplancton (essentiellement < 1 μm) pour l'ammonium. Dans ce cas, les seuls producteurs d'ammonium sont les zooflagellés (< 5 μm), le système est pratiquement clos et la boucle microbienne se met en place. Quand le pool de DON augmente, les bactéries ne rentrent plus en compétition pour l'ammonium car elles utilisent le DON. Le pico et le nanoplancton rentrent en action et le réseau microbien apparaît.

3.3.3. La modélisation des bactéries hétérotrophes

Selon les modèles, divers degrés de complexité peuvent être simulés.

3.3.3.1. Les bactéries ne sont pas prises en compte

Dans de nombreux modèles, les bactéries ne sont pas prises en compte comme variable d'état. Leur vitesse de croissance est très rapide compte tenu du pas de temps considéré (1 jour). La reminéralisation d'azote ammoniacal (rm) est une simple fonction de la concentration en matière détritique (DET , [$\text{mg N}_{\text{det}} \text{m}^{-3}$]) et d'un taux de reminéralisation par unité de temps (rm^{NH_4}) (Andersen et Nival, 1988), éventuellement limitée par la température:

$$rm = rm^{NH_4} DET \quad 3.24$$

$$rm = rm^{NH_4} e^{kaT} DET \quad 3.25$$

3.3.3.2. Les bactéries sont introduites en tant que variable

Dans les modèles où le pas de temps est petit (0.01-0.05 jours), le processus de reminéralisation est exprimé en fonction de la croissance bactérienne, limitée par la concentration en matière organique détritique et par la température:

$$rm = \alpha k_{\max} e^{kaT} \frac{DET}{k_m + DET} BAC \quad 3.26$$

où k_{\max} est le taux d'ingestion maximum par les bactéries [j^{-1}], k_m est la constante de demi saturation [$mg N_{\det} m^{-3}$] et α est le coefficient de reminéralisation par les bactéries. La croissance bactérienne est, dans ce cas:

$$\frac{dBACT}{dt} = (1 - \alpha) k_{\max} e^{kaT} \frac{DET}{k_m + DET} BAC \quad 3.27$$

$$\frac{dDET}{dt} = input - k_{\max} e^{kaT} \frac{DET}{k_m + DET} BAC \quad 3.28$$

3.3.3.3. La nutrition des bactéries est limitée par le rapport C:N de la matière détritique

La matière organique détritique a une composition relative en carbone et azote variable selon son origine. Les cellules phytoplanctoniques mortes ont un rapport C:N d'environ 7. Le rapport C:N des Copépodes morts est plus faible (4) et celui des pelotes fécales est plus élevé (11).

La régénération nette des nutriments représente la différence entre la quantité de nutriments prélevée du substrat par les bactéries et celle nécessaire à la croissance bactérienne. Les rapports C:N et C:P dans la matière organique servant de substrat aux bactéries influencent directement le taux d'excrétion ou d'ingestion:

$$ex = \frac{i}{C : N_{sub}} - \frac{i GGE}{C : N_{bac}} \quad 3.30$$

ex est le taux d'excrétion [$\mu g N t^{-1}$] et i le taux d'ingestion du substrat [$\mu g C t^{-1}$]; $C:N_{sub}$ et $C:N_{bac}$ sont les rapports carbone:azote du substrat et des bactéries; GGE est le rendement de croissance des bactéries (*gross growth efficiency*).

On suppose dans cette équation que les nutriments excrétés par les bactéries sont sous forme de composés inorganiques régénérés. Une valeur négative du taux d'excrétion e indique une absorption de nutriments. Quand $(C:N_{sub})^{-1} > GGE (C:N_{bac})^{-1}$, les nutriments sont régénérés.

Le rapport C:N moyen de la matière détritique est déterminé par:

$$C : N_{DET(t+1)} = \frac{DET_t C : N_{DET(t)} + dDET_{phy} C : N_{phy} + dDET_{zoo} C : N_{zoo} + dDET_{FEP} C : N_{FEP}}{DET + dDET} \quad 3.31$$

où FEP représente les pelotes fécales.

Si $C:N < 8$, la matière détritique contient plus d'azote que n'en ont besoin les bactéries. Celles-ci excrètent donc l'excès d'azote sous forme d'ammonium.

Si $C:N > 8$, la matière détritique ne contient plus assez d'azote pour assurer la croissance des bactéries qui doivent puiser l'azote manquant, sous forme d'ammonium, dans le milieu.

On peut donc introduire dans les équations d'évolution de l'ammonium et des bactéries le terme b correspondant à la part d'ammonium qui est excrétée par les bactéries ($b > 0$) ou directement prélevées ($b < 0$) dans le milieu et qui s'écrit sous la forme:

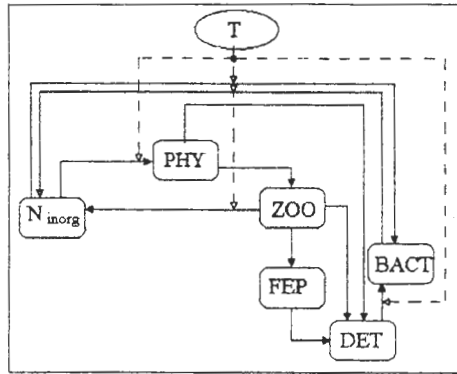


Fig.3.12. Schéma conceptuel reprenant les processus associés à la reminéralisation bactérienne

$$b = \frac{C : N_{BACT} - C : N_{DET(T+1)}}{C : N_{BACT}} \quad 3.32$$

L'équation de reminéralisation devient:

$$rm_4 = b k_{\max} e^{ka T} \frac{DET}{k_m + DET} BAC \quad 3.33$$

Les équations d'évolution pour les bactéries et l'ammonium deviennent:

$$\frac{dBAC}{dt} = (1 - b) k_{\max} e^{ka T} \frac{DET}{k_m + DET} BAC \quad 3.34$$

$$\frac{dNH4}{dt} = b k_{\max} e^{ka T} \frac{DET}{k_m + DET} BAC + input - output \quad 3.35$$

3.4. Les processus zooplanctoniques

Le zooplancton est constitué d'animaux et une grande variété de régulations physiologiques et d'adaptations comportementales viennent compliquer les processus alimentaires et de croissance. Cependant, les changements qui se passent chez ces organismes dépendent des processus qui régulent leur bilan énergétique (Mauchline, 1998). Ils ont fait l'objet d'études intensives pour le groupe dominant du mésozooplancton, les Copépodes, et c'est à elles que

nous ferons référence pour élaborer les équations du méso et du macrozooplancton. Par contre, les processus concernant le microzooplancton sont encore mal connus et seront discutés dans les chapitres ultérieurs.

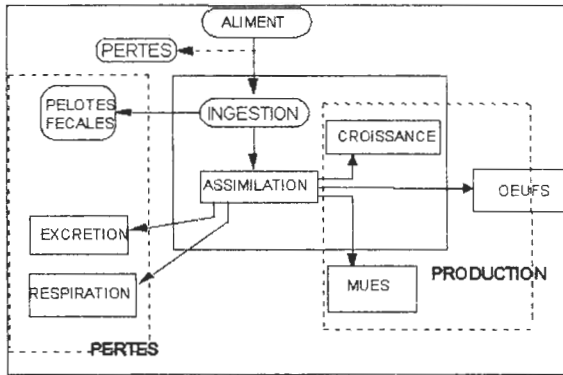


Fig. 3.13. Schéma conceptuel des processus intervenant dans le bilan énergétique du zooplancton.

Les processus zooplanctoniques essentiels dont il faut tenir compte dans un modèle peuvent se résumer au scénario suivant (fig. 3.13). La production secondaire n'est pas une synthèse de nouvelle matière organique mais un réaménagement du matériel organique existant. Le régime alimentaire est constitué de phytoplancton, vivant ou mort, ou à défaut de détritus. La capture alimentaire, par filtration ou prédation est sélective et discontinue et l'organisme n'ingère qu'une partie du matériel organique capturé (i), le reste étant gaspillé. Une partie seulement du matériel ingéré est assimilé, le reste étant éliminé sous forme de pelotes fécales (f). Cette assimilation est également sélective et un découplage élémentaire (e.g. C:Si) survient. Les pelotes fécales, enrichies en matières minérales de densité élevée, sédimentent rapidement.

Une partie de la matière assimilée subit un certain nombre de processus de dégradation métabolique. Les molécules azotées qui ne peuvent être métabolisées par l'organisme sont éliminées d'emblée et contribuent à l'excrétion (e). Certaines molécules, essentiellement des sucres, sont dégradées par la combustion, liée à la respiration (r). Celle-ci fournit l'énergie indispensable pour la déamination d'acides aminés non incorporés dans la construction, les processus de digestion, de transport et de mise en place des métabolites, les processus de croissance, le métabolisme de maintenance des animaux à jeun et au repos ainsi que l'activité musculaire. La fraction non dégradée de la matière assimilée augmente la biomasse de l'organisme et constitue la production. Elle fait référence à la croissance (g) mais aussi à la production d'oeufs (o) et au processus de mues (mu). Pour équilibrer ce bilan, il faut tenir compte de la mortalité naturelle (m) et par prédation (pr). Pour être complet, l'équation générale de la variation de la biomasse zooplanctonique (Z) doit tenir compte des processus de migration (mg) et de sédimentation (w). Nous l'exprimons par:

$$\frac{dZ}{dt} = Z (i^z - f^z - r^z - e^z - mu^z - o^z - m^z - pr^z - mg^z - w^z)$$

3 36

où la biomasse Z s'exprime en carbone [mg C m^{-3}] ou en azote et les taux des processus (e.g. i^Z, f^Z) en s^{-1} .

Cette production, appelée production secondaire, n'est pas une production de nouvelle matière organique mais d'un réaménagement du matériel d'origine phytoplanctonique. On parlera ensuite de production tertiaire pour les carnivores prédateurs d'herbivores et ainsi de suite. Cette vue est assez théorique car les régimes alimentaires sont loin d'être figés.

3.4.1. L'ingestion (ou broutage ou grazing)

3.4.1.1. L'aspect qualitatif de la nutrition

Le Copépode herbivore typique, *Calanus finmarchicus*, se nourrit par filtration de l'eau sur les maxilles dont la surface est de l'ordre de 0.3 à 0.4 mm^2 et le volume d'eau filtré peut atteindre 100 ml j^{-1} (fig. 3.14) (Marshall et Orr, 1972). La taille de particules retenues varie de quelques μm à quelques dizaines de μm . La matière non assimilée est enrobée dans une membrane péritrophique pour former les pelotes fécales de forme allongée où sont parfois reconnaissables les thèques des cellules ingérées et même des cellules vivantes.

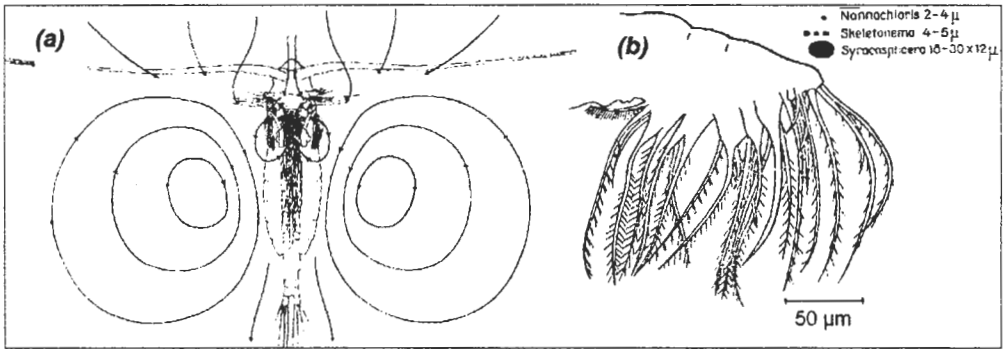


Fig 3.14. (a) Vue ventrale de *Calanus finmarchicus* en déplacement lent qui montre les flux d'eau. D'après Marshall et Orr (1972). (b) Détail de maxille droite de *Temora longicornis* et taille des éléments filtrés. D'après Berner (1962) dans Bougis (1974).

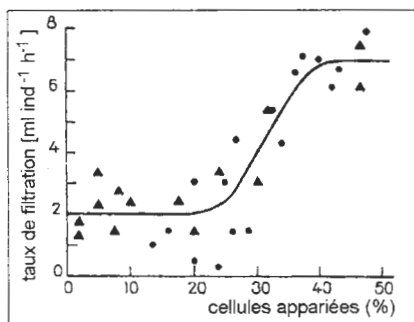
La détermination du régime alimentaire peut se déduire de l'examen des contenus du tube digestif (reconnaissance des thèques ou analyse pigmentaire par HPLC). *Calanus finmarchicus* utilise une grande variété de Diatomées, depuis de petites espèces comme *Skeletonema costatum* (4 à $15 \mu\text{m}$) jusqu'aux grandes formes, de l'ordre de 50 à $100 \mu\text{m}$, comme *Biddulphia*, *Coscinodiscus* ou *Ditylum*. Il ingère des Dinoflagellés, *Prorocentrum*, *Peridinium*, *Gymnodinium*, mais, assez curieusement, il semble éviter les *Ceratium* (Santer, 1996). Les Silicoflagellés, les Coccolithophorides sont également absorbés ainsi que des Flagellés de taille réduite comme *Dicrateria*, *Pyramimonas*, *Chlamydomonas*. La limite inférieure de la filtration semble être vers 3 à $4 \mu\text{m}$ et les très petits Flagellés, comme *Nannochloris oculata*, ne sont pas retenus de façon très efficace. Dans la fraction animale de la nourriture figurent de petits Crustacés microzooplanctoniques, des Tintinnides, des Radiolaires. Les Copépodes se nourrissent également de débris organiques, parfois assez abondants en mer pour constituer une source alimentaire importante (Bougis, 1974). En

réalité, la nourriture des *Calanus finmarchicus* reflète approximativement la composition du microplancton au moment de sa capture (Marshall et Orr, 1972). La nutrition automatique existe fréquemment pendant des temps plus ou moins longs mais elle n'est pas permanente et peut être remplacée (Conover, 1966a,b,c) ou complétée (Richman et Rogers, 1969) par une sélection de certains éléments de la suspension où se trouve le Copépode. Le rôle des bactéries libres dans la nutrition apparaît également comme très douteux.

Le critère de taille semble le critère fondamental dans le choix des particules (fig. 3.15) (Bougis, 1974). Les copépodites de *C. finmarchicus* ont généralement un régime alimentaire relativement identique aux adultes car leurs appendices buccaux sont déjà du type définitif. Par contre, les nauplii III et IV ont un mode de nutrition assez différent et ingèrent des cellules de taille inférieure à 25 μm (*Prorocentrum triestinum*, *Peridinium trochoideum*) ou même à 10 μm (souche de *Skeletonema costatum* de 5 μm) ainsi que des petits flagellés de quelques μm . Les nauplii I et II ne se nourrissent pas et vivent sur leurs réserves (Bougis, 1974).

Les Copépodes *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus* et *Paracalanus* sont essentiellement herbivores et la nourriture animale n'intervient que comme un complément mineur (Raymont, 1963). Par contre, *Centropages*, *Temora*, *Acartia*, *Metridia* et *Rhincalanus* sont omnivores. La théorie selon laquelle les substances organiques dissoutes sont utilisées directement comme nourriture par le mésozooplancton n'est pas vérifiée. Les Copépodes de grande taille et vivant en grande profondeur comme *Pareucheta norvegica* se nourrissent préférentiellement de petits Copépodes comme *Acartia* ou *Centropages* (Conover, 1960). Si, à cette espèce, est offert un régime mixte, ses pelotes fécales ne contiennent que des débris animaux. Ce régime carnivore se retrouve chez les Copépodes qui, comme *Pareuchaeta norvegica*, vivent à des profondeurs assez grandes où le phytoplancton est rare. Mais il peut exister aussi chez des Copépodes de surface (Bougis, 1974).

Fig. 3.15. Taux de filtration de *Calanus helgolandicus* (volume d'eau filtrée et vidée de ses cellules), dans des cultures de *Ditylum brightwellii* contenant divers pourcentages de cellules appariées (divisées mais non séparées). D'après Richman et Rogers (1969) dans Bougis (1974).



Le Krill (*Euphausia pacifica*) ingère des particules phytoplanctoniques de taille variable selon l'espèce: 1 à 2 μm pour les Diatomées et 5 μm pour des Flagellés. Des modes de nutrition par filtration et par prédation se retrouvent de façon générale chez les autres groupes du zooplancton (Bougis, 1974). A la simple filtration s'adjoint souvent un enrobage par du mucus des particules filtrées ou rassemblées par des mouvements ciliaires. La Méduse Acalèphe *Aurelia aurita* utilise ce procédé qui se retrouve chez les Tuniciers pélagiques et les Mollusques Ptéropodes Thécosomes. La prédation, très

répandue également, s'accompagne de l'immobilisation de la proie par injection de poison (nématocystes des Méduses et des Siphonophores) ou par des crochets (Chétognathes, Mollusques Ptéropodes Gymnosomes), des ventouses (Gymnosomes) ou des cellules adhésives (colloblastes des Cténaïres) (Bougis, 1974).

3.4.1.2. Les aspects quantitatifs de la nutrition

Le taux d'ingestion (i^z) est la quantité de carbone (ou d'azote) alimentaire (e.g. le phytoplancton, P) ingérée par unité de temps par l'unité de biomasse Z de zooplancton exprimée en carbone. Exprimé en $[j^{-1}]$, il représente la ration journalière. On peut ainsi formuler le taux d'ingestion par une fonction hyperbolique de la concentration en phytoplancton (Mullin *et al.* 1975; Mullin, 1991):

$$i^z = i_{\max}^z \frac{P - P_0}{k + P - P_0} \quad i^z = 0 \text{ pour } P \leq P_0 \quad 3.37$$

où P_0 est le seuil d'ingestion (*threshold*) en dessous duquel la nutrition n'a pas lieu. Pour certains auteurs $P_0=0$ (Wroblewski *et al.*, 1988).

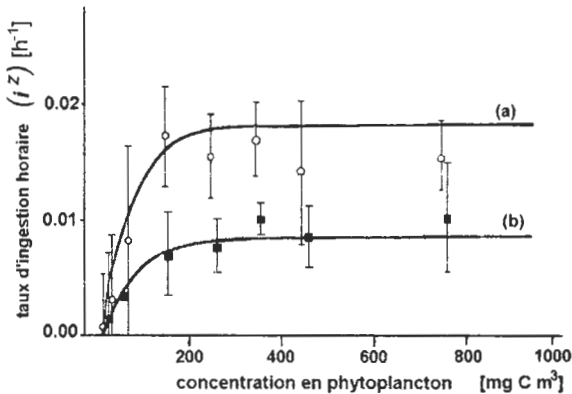


Fig 3.13. Taux d'ingestion horaire (ration par unité de poids de carbone) de *Calanus pacificus* en fonction de la concentration du phytoplancton P . (a): Copépodes se nourrissant seulement de nuit. La courbe correspond à l'équation 3.38 ; $i_{\max}^z = 0,018$, $P_0 = 15 \text{ mg C m}^{-3}$ et $\delta = 0.015$. (b): Copépodes se nourrissant de façon continue; $i_{\max}^z = 0,008$, $P_0 = 15 \text{ mg C m}^{-3}$ et $\delta = 0.014$. D'après McAllister (1970).

Comme le taux d'ingestion arrive à saturation pour une forte concentration en phytoplancton, une relation i/P , semblable à celle établie par Ivlev (1955) pour les poissons a été proposée (Parsons *et al.*, 1967):

$$i^z = i_{\max}^z \left(1 - e^{-\delta(P-P_0)}\right) \quad 3.38$$

i^z est la ration ingérée pour une concentration moyenne de phytoplancton P et δ est un coefficient d'ingestion constant. Deux caractéristiques doivent être soulignées: (i) la possibilité d'existence d'un seuil minimal P_0 de concentration du phytoplancton à partir de laquelle l'alimentation commence et (ii) la présence d'un plafond maximal d'utilisation i_{\max}

ou ration maximale possible. Ces caractéristiques se retrouvent en condition expérimentales *in vitro* (Parsons *et al.*, 1967) (fig. 3.16).

Le taux d'ingestion maximum i_{max} est inversement proportionnel au poids du corps (W). Le passage d'un stade de développement au suivant se traduit donc par une diminution du taux d'ingestion, à l'exception des mâles adultes qui présentent un taux d'ingestion très inférieur à celui des femelles (7 fois, d'après Paffenhöfer 1970):

$$i_{max}^Z = \log b W^{k-1}$$

3.39

où k de l'ordre de 0.7 chez *Calanus helgolandicus* (Paffenhöfer 1970) et b dépend également de l'espèce.

La notion de taux d'ingestion nécessite quelques précautions avant d'être utilisée dans les modèles. (i) Lorsque la concentration en phytoplancton est très élevée, on peut observer une baisse du taux d'ingestion (Conover 1966c) et non un plafond asymptotique (fig. 3.17). (ii) Le taux d'ingestion peut s'abaisser de façon importante en fonction du temps, lorsqu'il est mesuré juste après une période de jeûne (Mullin, 1963; McAllister, 1970). (iii) Le taux d'ingestion présente des variations journalières importantes (Daro et Hecq, 1983), surtout chez les espèces qui migrent verticalement et ne fréquentent que pendant la nuit les couches superficielles riches en phytoplancton.

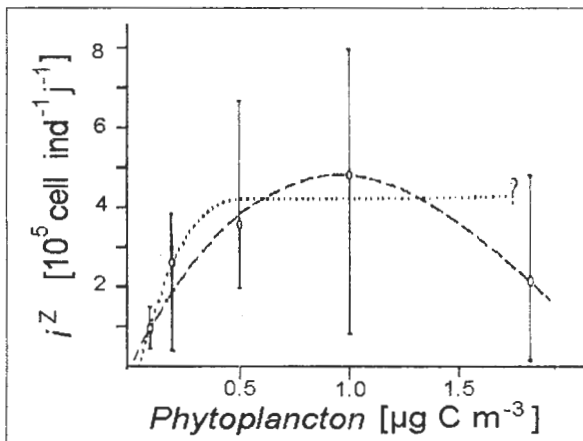


Fig 3.17. Variation du taux d'ingestion, en fonction de la nourriture disponible pour des *Calanus hyperboreus* se nourrissant de la Diatomée *Thalassiosira fluviatilis* dans l'obscurité à 6°C. En pointillé, la courbe représentant la formulation d'Ivlev. D'après Conover (1966).

Hoffmann et Ambler (1988) ont montré que le terme de seuil minimal de nutrition P_0 qui est introduit dans les modèles écologiques en raison de la dispersion du phytoplancton pouvait être négligé dans les modèles couplés avec la physique où on tient compte des effets du mélange.

Dans la nature, les Copépodes sont capables de répondre à une variation de concentration en phytoplancton en modifiant la teneur enzymatique de leur tube digestif (Mayzaud, 1986). Ils sont en outre capables d'accélérer la vitesse de transit intestinal (jusqu'à 10 min) et accélérer les vitesses d'ingestion.

La notion de seuil maximum d'ingestion semble irréaliste en milieu naturel et on utilise une relation semi-linéaire pour l'ingestion (Franks *et al.*, 1986). Dans cette fonction, quand P est grand, la réponse de l'ingestion devient linéaire:

$$i^Z = i^Z_{\max} \alpha P (1 - e^{-\alpha P}) \tag{3.40}$$

3.4.2. La digestion et l'assimilation

La fraction de la nourriture ingérée qui assimilée, c'est-à-dire qui est absorbée ou au niveau du tube digestif, s'exprime par le taux d'assimilation a^Z [j^{-1}] et est fonction du taux d'ingestion et du taux d'élimination fécale f^Z :

$$a^Z = i^Z - f^Z \tag{3.41}$$

Le coefficient d'assimilation (*ass*) [s.d.] est compris entre 0 et un et se calcule par:

$$ass = \frac{a^Z}{i^Z} = \frac{i^Z - f^Z}{i^Z} \tag{3.42}$$

Pour déterminer le coefficient d'assimilation, Conover (1966a) suppose, ce qui est plausible, que la teneur absolue en cendres ne varie pas au cours de la digestion et propose une méthode dérivée de l'équation 3.42 modifiée:

$$ass = \frac{\frac{O_i}{W_i} - \frac{O_f}{W_f}}{\left(1 - \frac{O_f}{W_f}\right) \frac{O_i}{W_i}} \tag{3.44}$$

où O_i/W_i est le rapport du poids sec sans cendres (matière organique) au poids sec total de la matière ingérée et O_f/W_f est le rapport du poids sec sans cendres au poids sec de la matière éliminée sous forme fécale. Il n'est plus nécessaire de connaître les valeurs absolues i et f et les rapports peuvent être observés sur des échantillons partiels.

Le coefficient d'assimilation est susceptible de varier entre 0.06 à 0.99, en fonction de la nature des organismes consommés ou des consommateurs (Conover, 1966a). Cependant, dans les conditions naturelles et en première approximation, on admet que le coefficient d'assimilation se situe le plus souvent entre 0.6 et 0.8 (Carlotti *et al.*, 2000).

En période de forte abondance phytoplanctonique (poussée printanière), de nombreux organismes méso et macrozooplanctoniques sont susceptibles d'ingérer beaucoup plus de nourriture qu'il n'en peuvent assimiler (Beklemishev, 1962). Il s'ensuit une baisse du coefficient d'assimilation et la production de nombreuses pelotes fécales riches en matière organique. Cette alimentation superflue (*superfluous feeding*) a été observée en Baie de Terra Nova, où le mollusque pélagique *Limacina helicina* consomme d'énormes quantités de Diatomées; les pelotes fécales résultantes sont très riches en Diatomées dont certaines laissent encore paraître la cyclose des chloroplastes. Même en l'absence d'alimentation

superflue, les pelotes fécales sont riches en matière organique et constituent une source de nourriture appréciable pour le benthos ou même le zooplancton.

L'algue phytoplanctonique *Exuviela* contient 91.1% de matière organique (en fonction du poids sec); utilisée par *Calanus hyperboreus* avec un coefficient d'assimilation de 0.68, cette algue produit des pelotes fécales qui contiennent encore 73.5% de matière organique. Enfin, dans les pelotes fécales de *Calanus hyperboreus*, on trouve des bactéries capables de digérer la chitine et l'acide alginique (Conover, 1966a), mais on ne sait pas si leur action peut s'effectuer dans le tube digestif et bénéficier au Copépode.

Les pelotes fécales peuvent jouer le rôle de microparticules et dans certains cas libérer dans le milieu de la matière organique azotée dissoute (DON). Elles sédimentent à des vitesses différentes selon leur taille et leur densité (0.1 à 1000 m j⁻¹).

3.4.3. La production de pelotes fécales

Pendant le transit intestinal qui peut durer 20 minutes à 2 heures, les Copépodes et tous les Crustacés planctoniques en général enrobent la matière non assimilée dans une membrane péritrophique résistante et imperméable, de nature muco-polysaccharidique pour former les pelotes fécales (*fecal pellets*) (Honjo et Roman, 1978; Fowler et Fisher, 1983; Dagg et Walser, 1986).

Les travaux menés en Mer du Nord et en Méditerranée sur la production et la sédimentation des pelotes fécales de Copépodes (Belkhiria, Goffart et Hecq; 1996; Frangoulis, Belkhiria, Goffart et Hecq, 2001) permettent de relever ou de vérifier certains traits marquants.

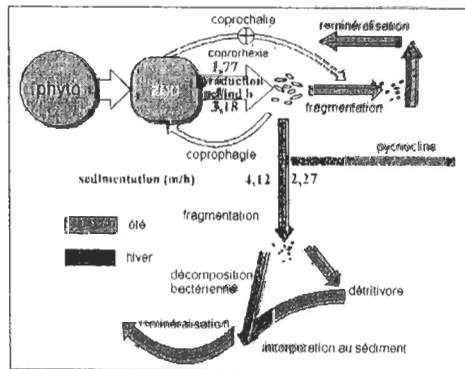


Fig. 3.18. Schéma conceptuel décrivant l'origine et la destinée des pelotes fécales dans la colonne d'eau. Les valeurs de taux de production en nombre de pelotes fécales par individu et par heure en bleu pour l'hiver et en orange pour l'été en Mer du Nord. Les vitesses exprimées en m h⁻¹. D'après Frangoulis, Belkhiria, Goffart et Hecq (2001).

(i) La destinée des pelotes fécales dépend de la saison et du type d'alimentation (fig. 3.18). En Mer du Nord, à la fin de l'hiver, lors des poussées de Diatomées, la vitesse de sédimentation des pelotes produites par les Copépodes atteint 4.12 m h⁻¹. Les pelotes sont exportées en profondeur et sont consommées par les détritivores, dégradées par les microphages et les bactéries ou incorporées au sédiment. En fin de printemps et en été, la

nutrition s'effectue sur des particules plus petites, les pelotes sont moins denses et sédimentent à des vitesses mesurées de 2 à 3 m h⁻¹. A cette époque, la production et l'exportation sont réduites et le recyclage par coprophagie ou fragmentation se fait essentiellement en surface.

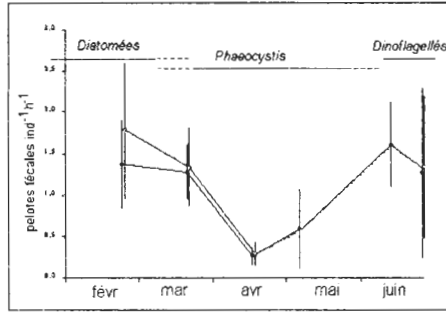


Fig. 3.20. Taux horaire de production de pelotes fécales [pel ind⁻¹ h⁻¹] intégrée sur la journée par les Copépodes durant les printemps 1995 et 1996 mesurés en Baie Sud de la Mer du Nord. D'après Frangoulis, Belkhiria, Goffart et Hecq (2001).

(ii) La vitesse de sédimentation des pelotes de Copépodes, mesurée en laboratoire en conditions standardisées, est fonction de la taille des pelotes (fig. 3.19) (Frangoulis, Belkhiria, Goffart et Hecq, 2001).

(iii) La production horaire de pelotes varie en fonction de la composition du phytoplancton dominant. En Baie Sud de la Mer du Nord une baisse significative de la production de pelotes se marque en avril pendant le maximum de *Phaeocystis* non ingérée par les Copépodes (fig. 3.20).

(iv) La production de pelotes fécales par les Copépodes n'est pas continue sur la journée. De manière générale, un maximum est observé la nuit en phase avec l'alimentation. Pendant la poussée des *Phaeocystis*, l'hypothèse d'un cycle bi-journalier en phase avec le cycle de marées devrait être vérifiée (fig. 3.21) (Frangoulis, Belkhiria, Goffart et Hecq, 2001).

3.4.4. Les pertes métaboliques

3.4.4.1. La respiration

Les pertes par respiration s'expriment par le taux respiratoire r^Z qui représente la quantité d'oxygène consommée par unité de biomasse par unité de temps [$\mu\text{l O}_2 \text{ mg C}^{-1} \text{ h}^{-1}$]. Dans la littérature expérimentale, l'unité de temps, [h⁻¹, j⁻¹, a⁻¹] exprime souvent implicitement l'échelle de temps significative de la mesure du processus. Dans les modèles, r^Z devra être exprimé en unités normalisées [s⁻¹] en transformant les unités d'oxygène en unités de carbone sur base du quotient respiratoire qui est le rapport d'oxygène consommé sur carbone brûlé. Cette valeur rend compte des besoins métaboliques de l'organisme, dans les conditions naturelles, croissance exclue.

La mesure de r^Z est difficile à cause de la dimension réduite des organismes et de leur fragilité. L'utilisation de fortes densités d'individus, pour détecter des variations d'oxygène suffisantes, provoque l'agitation des individus et l'accélération de la consommation. La capture et les chocs sont également des causes d'erreur et il convient de respecter un certain temps d'acclimatation, l'activité respiratoire étant plus élevée immédiatement après la pêche. Les dosages sont réalisés par voie chimique de l'oxygène (Edmondson et Winberg, 1971; Hecq 1982) ou la méthode polarographique (Nival, Nival et Leroy, 1971).

Le taux respiratoire augmente avec la température jusqu'à une valeur critique au-delà de laquelle elle devient dommageable pour l'organisme. La notion de Q_{10} est souvent employée pour apprécier l'effet de la température: c'est à l'origine le rapport entre les taux respiratoires mesurés pour deux températures différant de 10°C . Pour les *Calanus finmarchicus* femelles, il est de 1,43 entre 0 et 10°C ($400/280$) et de 2,08 entre 10 et 20°C ($830/400$). Par extension, le Q_{10} désigne le coefficient de la température (rapporté à 10°) affectant le phénomène et peut être calculé pour diverses températures, si les mesures ont permis d'établir la courbe de variation aux environs de ces températures. Théoriquement un Q_{10} faible serait avantageux pour compenser les effets de changements de température, ces effets étant donc réduits, et traduirait une bonne adaptation aux perturbations thermiques (eurhythmie). Le bien-fondé de cette interprétation n'est cependant pas complètement assuré (Bougis, 1974; Nicol, 1960).

Il existe cependant un phénomène d'acclimatation à la température dont rend compte la figure 3.23. A 0°C , la respiration des crustacés devrait s'aligner suivant la droite en tirets calculée d'après l'incidence du facteur température sur la respiration. En réalité, leur respiration est bien supérieure. Cette adaptation à la température, associée ici à la distribution géographique, peut s'observer aussi au cours des saisons et la respiration à une température donnée, toutes choses égales par ailleurs, pourra différer en fonction de la température à laquelle se trouvent acclimatés dans leur milieu les animaux étudiés (Bougis, 1974).

De façon générale, à température constante, le taux respiratoire (r^Z) [$\mu\text{l O}_2 \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}$] varie exponentiellement en fonction du poids sec (PS) [mg ind^{-1}]:

$$r^Z = a (PS)^b \quad 3.45$$

avec a et b des constantes. En passant en logarithmes cette expression devient:

$$\log r^Z = \log a + b \log PS \quad 3.46$$

Par exemple, pour les Copépodes de Méditerranée (à 15°C) (Nival, Nival et Palazzoli, 1972):

$$\log r^Z = 0.687 (\pm 0,119) + 0.837 (\pm 0.090) \log PS \quad 3.47$$

Etant donné l'importance du poids dans la consommation d'oxygène, on rapporte le taux respiratoire r^Z à l'unité de poids sec [$\mu\text{l O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$]. L'équation 3.45 devient:

$$r^Z = \frac{a (PS)^b}{PS} = a (PS)^{b-1} \quad 3.48$$

Pour le zooplancton méditerranéen (Nival *et al.* 1972):

$$\log r^Z = 0,844 (\pm 0,087) - 0,294 (\pm 0,044) \log PS$$

3.49

où r^Z s'exprime en $\mu\text{l O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$ et où PS est le poids sec d'un individu [mg].

Le taux respiratoire du zooplancton présente d'importantes variations saisonnières (fig. 3.22). Il semblerait que ces variations saisonnières du taux respiratoire soient liées à la composition biochimique des organismes. Il apparaît une augmentation du taux respiratoire en avril-mai et un minimum en octobre-novembre. La raison de cette variation saisonnière de l'intensité respiratoire résiderait dans l'augmentation de la teneur en azote, et donc en protéines, qui se produit au printemps (Conover et Corner, 1968). Cette relation s'exprime par:

$$\log r^Z = -0.03 \log PS + 0.43 \log N - 0.54 \log F + 1.79 \quad 3.50$$

avec r^Z [$\mu\text{l O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$], PS le poids sec d'un individu [μg], N l'azote total [μg] et F les lipides totaux [μg], où r^Z est lié positivement avec un fort coefficient à N . Inversement, l'augmentation des lipides exerce un effet dépresseur sur la respiration.

L'espèce, le stade de développement ou le degré de maturité affectent également le taux respiratoire. *Metridia longa* a un métabolisme nettement plus élevé que celui de *Calanus finmarchicus* (Bougis, 1974). Les différences de poids sont en effet incapables de rendre compte de la supériorité manifeste du métabolisme respiratoire de cette dernière espèce: Conover et Corner (1968) mettent en parallèle cette plus grande consommation d'oxygène de *Metridia longa* avec son régime plus omnivore qu'herbivore, sa capacité moindre à emmagasiner les lipides et, conséquence partielle sans doute de ceci par augmentation de sa densité, sa nage continuelle (Bougis, 1974).

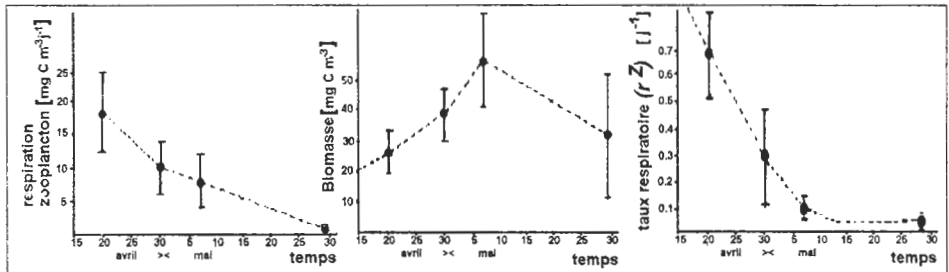
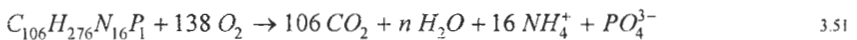


Fig. 3.22. Variations de la respiration, de la biomasse et du taux respiratoire du mésozooplancton de surface au Fladøen Ground, en Mer du Nord pendant la campagne FLEX (avril-mai 1976). D'après Hecq (1982).

3.4.4.2. L'excrétion

L'excrétion provient de la dégradation des molécules organiques azotées du zooplancton, lors du métabolisme et est fortement liée à la respiration:



Comme la matière organique compte en moyenne 106 atomes de carbone pour 16 atomes d'azote et 1 atome de phosphore, il lui faudra environ 276 atomes d'oxygène pour être complètement oxydée et, dans ces conditions, un atome d'azote devra être excrété toutes les

fois que 17 atomes d'oxygène auront été combinés dans la respiration (Bougis, 1974). Cet azote excrété sera essentiellement sous forme d'ions ammonium (70 à 80%). Une fraction de l'azote excrété (15 à 30%) se trouve cependant sous forme d'azote organique (Mayzaud, 1973) dont 75% sont constitués d'acides aminés et d'urée (Jawed 1969). Cet azote organique peut disparaître rapidement du milieu sous l'action bactérienne. L'excrétion zooplanctonique peut contribuer à 75% (Harris, 1959) et même à 90% des besoins phytoplanctoniques journaliers en fin de printemps, en milieu oligotrophe. Cette contribution peut tomber à 36% en milieu côtier et être négligeable (0%) en milieu estuarien (Jawed, 1969, 1973).

Les taux d'excrétion (e^Z) s'expriment en $\mu\text{g N-NH}_4^+ \text{ mg PS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ (ou en $[\text{s}^{-1}]$ dans les modèles). Ils varient entre 2.24 et 8.4 $\mu\text{g N-NH}_4^+ \text{ mg PS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour les Copépodes herbivores et entre 0.28 et 0.84 $\mu\text{g N-NH}_4^+ \text{ mg PS}^{-1} \text{ j}^{-1}$ pour les méduses. Ceci correspond, compte tenu leur teneur en azote, à des taux variant entre 0.03 et 0.1 j^{-1} pour le zooplancton (Bougis, 1974).

Les variations du taux d'excrétion sont du même ordre que pour celles du taux respiratoire. L'excrétion augmente en fonction de la température (Mayzaud et Dallot, 1973) et présente le même type de variations saisonnières. Sa liaison au poids est du même type que celle de la respiration. Ainsi, pour des crustacés du zooplancton boréal, on a la régression (Conover et Corner, 1968):

$$\log e^Z = -0.51 \log PS + 3.40 \quad 3.52$$

e^Z représentant l'excrétion en μg d'azote pour 100 mg de poids sec par jour et PS , le poids sec est exprimé en μg .

De façon générale, pour le zooplancton y compris le microzooplancton, les taux d'excrétion sont inversement proportionnels à la taille des individus. Par exemple, un microflagellé se développant en présence de phytoplancton vivant et en l'absence de bactéries excrète environ 10 $\mu\text{g N mg}^{-1} \text{ PS h}^{-1}$ entre 20 et 24°C (Goldman *et al.*, 1987).

Etant donné la composition moyenne du zooplancton, le rapport de l'oxygène consommé à l'azote excrété devrait se situer autour de 17. Or, ce rapport O:N mesuré par les différents auteurs est éloigné de la valeur attendue et présente des variations considérables entre 10 et 50 (Bougis, 1974). En fait, le rapport O:N dépend de la physiologie. Si l'organisme n'utilisait que des lipides ou des sucres, la quantité d'azote excrétée serait nulle et le rapport O:N infini. Un rapport O:N élevé traduit donc un métabolisme lipidique ou glucidique. La combustion limitée à des protéines donne par contre un rapport O:N pouvant descendre jusqu'à 4 (Mayzaud et Dallot, 1973). Dans le Golfe du Maine, *Calanus finmarchicus* passe, d'avril à mai 1965, d'un métabolisme à dominante protéinique (O:N= 11) à un métabolisme lipidique et glucidique (O:N=53) et ceci est la conséquence de l'utilisation de la poussée phytoplanctonique (Conover et Corner, 1968). *Metridia longa* montre également ce phénomène mais moins marqué : son rapport O:N est de façon générale plus bas que celui de *Calanus finmarchicus* et ceci correspond à sa nutrition plus omnivore qu'herbivore (Bougis, 1974).

Cependant, il est actuellement admis que l'excrétion est aussi dépendante de l'alimentation et surtout de l'assimilation. Dans les équations d'excrétion, on devra définir un taux d'excrétion de l'azote assimilé.

Une partie importante de l'excrétion azotée par le zooplancton est sous forme d'ammonium: *Euphausia pacifica*, à 10°C, excrète 2 µg d'azote ammoniacal par mg de poids sec et par jour, ce qui représente 80% de son excrétion azotée totale (Jawed, 1969).

3.4.5. La croissance et la production zooplanctonique

A l'échelle de l'individu, la fraction non dégradée de la nourriture assimilée augmente la biomasse des organismes et constitue la croissance (g). Pour le zooplancton, essentiellement dominé par les Copépodes, l'équation de la croissance doit tenir compte de la formation des mues (mu) et de la production d'œufs (o) qui sortent du système et la croissance (g) devient:

$$g = \frac{dZ}{dt} = Z (i^Z - f^Z - r^Z - e^Z - mu^Z - o^Z) \quad 3.53$$

Chez les crustacés planctoniques, il faut tenir compte de la perte de matière intervenant lors des mues. Cette fraction, qui alimente le compartiment de matière organique particulaire détritique représente une part non négligeable du bilan énergétique, surtout chez les Copépodes. On peut estimer que 15% de la nourriture assimilée par *Euphausia pacifica* est éliminée sous forme de mues alors que le rendement net de croissance (la production d'œufs comprise) est de 18% (Lasker 1966). Au cours de sa vie, depuis l'œuf jusqu'à l'adulte, le Copépode *Rhincalanus nasutus* ingère environ 40 µg de chl a soit 200 µg de carbone (soit 600 µg de poids sec) dont 10 µg sont éliminés sous forme d'exuvies (Mullin et Brooks, 1970).

A l'échelle des populations, la notion de production (p) est utilisée et rend mieux compte des flux dans l'écosystème. Elle a été définie en halieutique comme la somme de toute la matière organique (ou toute autre unité organique définie) ajoutée au stock ou produite, par unité de temps, sans tenir compte de la mortalité survenue pendant cette unité de temps (Ivlev, 1945, Ricker, 1975):

$$p = \frac{dZ}{dt} = Z (i^Z - f^Z - r^Z - e^Z) \quad 3.54$$

Deux coefficients sont utilisés pour la détermination expérimentale de la production. (i) Le coefficient d'utilisation pour la croissance de la nourriture ingérée (K_1) correspond au rendement brut de production (*gross growth efficiency* suivant la terminologie d'Ivlev) et représente le rapport de la production à la nourriture ingérée par l'organisme:

$$K_1 = \frac{p}{i} \quad 3.55$$

(ii) Le coefficient d'utilisation pour la croissance de la nourriture assimilée (K_2) correspond au rendement net de production (*net growth efficiency* d'Ivlev) et représente le rapport de la production et de la nourriture assimilée par l'organisme:

$$K_2 = \frac{p}{i - f} = \frac{p}{a} = \frac{p}{p + (r + e)}$$

3.56

Connaissant K_2 et r , il est possible de calculer la production d'un individu par la méthode dite physiologique. La matière dégradée dans la respiration (r) est directement liée à la consommation d'oxygène suivant un rapport susceptible d'être déterminé: le coefficient oxycalorifique k' . Le taux respiratoire est lui-même fonction du poids de l'organisme (Hecq, 1982).

K_1 et K_2 varient en fonction des différents facteurs écologiques. Ils diminuent avec l'âge et le poids et la quantité de nourriture. En général, le rendement brut K_1 reste au-dessous de 50% et le rendement net K_2 ne dépasse pas 60%.

3.4.3. La reproduction

La croissance pondérale d'un Copépode est lente, réduite à quelques pourcents par jour et les pertes lors des mues sont élevées. De plus, l'individu est limité à un poids maximum spécifique. Parfois même, lors des mues, le poids individuel régresse. Chez les femelles gravides, la matière assimilée, non dégradée, est utilisée pour la reproduction c'est-à-dire la production d'œufs. Pondéralement, cette production d'œufs est faible mais il faut tenir compte de leur nombre dont dépendra plus tard la biomasse totale de la population. Le processus de reproduction, responsable de l'augmentation du nombre d'individus, est proportionnellement plus dynamique que le processus de croissance individuelle et contrôle la production secondaire, parfois explosive, des populations. La modélisation du zooplancton doit compléter les équations de flux bioénergétiques par celles du nombre d'individus. Ces fonctions sont contrôlées par des variables spécifiques et souvent indépendantes. Cette modélisation fait appel à des techniques de dynamiques de population.

Nous pouvons exprimer l'équation d'évolution de la variable zooplanctonique en considérant qu'elle est le produit de deux variables indépendantes n le nombre d'individu et w le poids de ceux-ci:

$$\frac{dZ}{dt} = \frac{dn + dw}{dt}$$

3.57

Elle s'exprime sous la forme:

$$\frac{dn}{dt} = Z \cdot o^z \quad \text{et} \quad \frac{dw}{dt} = Z \cdot g^z$$

3.58

In vitro, la production d'œufs de *Calanus finmarchicus* est d'environ 2000 œufs en 45 jours soit une moyenne de 44 œufs par jour (Pafenhöffer 1970). Dans la nature, elle dépend de l'alimentation et augmente jusqu'à un plateau en fonction de la disponibilité alimentaire (Marshall et Orr, 1952; Edmondson, 1961).

A condition que la femelle adulte soit mature, le taux de production d'œufs peut être représenté par une fonction hyperbolique de la disponibilité en nourriture (Kremer et Nixon, 1978). Le taux de production d'œufs (o^z) c'est à dire le nombre d'œufs produit par

jour et par femelle est une fonction d'une valeur maximum et d'une limitation par l'alimentation (P) disponible:

$$o^z = o_{\max}^z \frac{P}{k_{op} + P} \quad 3.59$$

Nous supposons la conversion immédiate de matière en œufs, ce qui n'est pas déraisonnable si on utilise un pas de temps de 1 jour. En effet, l'augmentation de la production d'œufs par *Calanus fimarchicus* est sensiblement stimulée le jour suivant un début d'alimentation après plusieurs jours de jeune (Marshall et Orr, 1952). Le délai peut cependant être porté à 2 à 5 jours en fonction de la maturité sexuelle de la femelle. De manière générale, la production journalière d'œufs dépend de la ration alimentaire ingérée la veille (Checkley *et al.*, 1992a).

De manière à généraliser l'équation nous définissons un indice de maturité ($0 < mt_0 < 1$) des femelles:

$$o^z = o_{\max}^z mt_0 \frac{P}{k_{op} + P} \quad 3.60$$

Dans la plupart des modèles (Kremer et Nixon, 1978), tous les oeufs pondus, fécondés et non exportés sont considérés comme viables et amenés à éclore. Cependant, cette supposition est loin d'être applicable dans la réalité (Hecq et Goffart, 1996). En effet, les œufs subissent le cannibalisme par les adultes et le zooplancton carnivore. De plus, selon la qualité alimentaire, les oeufs ne sont pas toujours viables. Ainsi, les Diatomées ont un effet inhibiteur sur l'éclosion des œufs de Copépodes alors que les Flagellés ne présentent pas cet effet (Ianora *et al.*, 1995). Une taux de viabilité vi_0 ($0 < vi_0 < 1$) devrait donc être introduit dans les équations. Il serait fonction d'une limitation par la qualité alimentaire.

Enfin, les œufs pondus et viables subissent une période d'incubation avant d'éclore. La durée de cette période de développement des œufs (t_{do}) s'exprime en jours. Elle est variable et est une fonction exponentielle inverse de la température:

$$t_{do} = t_{do_0} e^{(-k_i T)} \quad 3.61$$

t_{do_0} est le temps de développement à 0°C et k_i une constante proportionnelle. Le temps de développement des œufs d'un ensemble d'espèces de Copépodes, déterminé en zone tempérée (Narangasett Bay), pour une température donnée, s'est montré relativement constant quelle que soit l'espèce: $t_{do_0} = 12.0$ j et $k_i = 0.11^\circ\text{C}^{-1}$ (Nixon et Kremer, 1977).

En Baie Sud de la Mer du Nord où la température varie de 4 à 16°C, le temps de développement varie de 7 à 2 jours et les paramètres t_{do_0} et k_i deviennent respectivement 9.5 j et 0.12°C^{-1} pour *Temora longicornis* et 11 j et 0.125°C^{-1} pour *Acartia clausi*. L'équation générale devient:

$$t_{do} = 10 e^{(-0.12 T)} \quad 3.62$$

Théoriquement, la température est susceptible de varier pendant la période d'incubation des œufs et donc, de modifier sa durée. Cependant, vu les faibles échelles de temps, ces effets peuvent être négligés et une température moyenne est prise en compte. Dans le cas présent nous prenons la température le jour de la ponte.

Pendant la période d'incubation, les œufs subissent la sédimentation, l'advection et la prédation. Ces contraintes doivent être paramétrisées avec soin car elles conditionnent la production totale et l'exportation des œufs. En effet, plus la température est basse, plus le développement est long et plus les œufs subissent de pertes par prédation et sédimentation. Par contre, plus le temps de développement est long, plus ils sont susceptibles d'être exportés loin par l'advection.

A peine éclos, les nauplii, puis les copépodites vont subir des limitations et des contraintes de temps spécifiques à chaque stade de développement.

Les modèles développés pour traiter ce genre de dynamique nécessitent la subdivision de la variable Z en autant de variables qu'il y a de stades de développement (Touratier, 1996; Carlotti *et al.*, 2000). De plus, chaque stade de développement doit être représenté par son nombre et sa masse. Les premiers tests d'application de ce type de modèle aux écosystèmes de la Mer du Nord, de la Méditerranée et de l'Océan Austral (Touratier, 1996; Hecq *et al.* 1999) ont montré la difficulté d'emploi d'une telle approche. Ceci est dû plus à des questions de temps de calcul qu'à des instabilités numériques, les transferts d'un stade de développement à l'autre étant relativement linéaires.

3.4.7. La mortalité

Un des points faibles de la plupart des modèles est l'expression du processus de mortalité du zooplancton, pourtant nécessaire pour "fermer" les modèles d'écosystème planctonique. Il est en effet exercé, du moins en partie, par des variables dont les échelles de temps et d'espace sont supérieures à celle du zooplancton. Le taux de mortalité (m^Z) par unité de temps est exprimé sous la forme générale et Z représente la biomasse:

$$m^Z = h(Z) \quad 3.63$$

Différentes fonctions sont utilisées pour $h(Z)$ (tab. 3.3) Le modèle de Hofmann et Ambler (1988) introduit cinq classes d'âge mais le terme (b) de demi-saturation de mortalité est le même pour toutes les classes d'âge. Le modèle de Frost (1987, 1991) considère le microzooplancton comme herbivore principal avec les populations de Copépodes comme principalement carnivores. Le modèle de Fasham *et al.* (1990) possède 7 variables.

(i) Dans la forme $h(Z)=a$, le coefficient a est constant. (ii) Dans la forme $h(Z)=a Z$, la mortalité est proportionnelle à la biomasse (Taylor et Joint, 1990). (iii) Le troisième type de limitation est de forme hyperbolique et les pertes par mortalités sont exprimées par:

$$h(Z) Z = [a Z / (b+Z)] Z \quad 3.64$$

3.4.8. La variabilité des rapports élémentaires du zooplancton

Comme pour les variables précédentes, chaque processus modifie la composition biochimique et rapports élémentaires de la matière organique. Ainsi, la silice n'est pas assimilée et le rapport C:Si des pelotes fécales s'en trouve diminué. Dans de nombreux modèles, une valeur unique du rapport C:N est admise pour tout le zooplancton. Or, selon le stade de développement, œuf, nauplius, adulte ou femelle gravide, la teneur relative en sucres, en protéines et en graisses et donc les rapports C:N varient fortement.

La teneur en eau et la teneur en cendres (et donc la teneur en matières organiques) peuvent varier de façon importante suivant les groupes et à l'intérieur d'un même groupe.

La teneur en azote est très faible chez les Cnidaires, Cténares et Tuniciers planctoniques et représente 0.5 à 3% (1%) du poids sec. Les Copépodes herbivores (*Calanus finmarchicus*) ont des teneurs en azote comprises entre 6 et 9% (7.5%) et le maximum correspond à l'utilisation de la poussée phytoplanctonique. Chez les Chétognathes, les teneurs oscillent entre 7 et 10%. De manière générale, les carnivores ont une teneur plus élevée en azote. Ainsi, le Copépode *Metridia longa* a des teneurs oscillant entre 8 et 13% (Bougis, 1974).

Nous avons étudié la variation saisonnière de la composition biochimique du zooplancton de la Baie de Calvi (Hecq, Gaspar et Dauby, 1981a,b). Les teneurs en carbone ont été réalisées après oxydation de la matière organique par le dichromate et les teneurs en azote à partir des teneurs en protéines par la méthode de Lowry (réaction au biuret). Les sucres totaux ont été dosés par spectrophotométrie après carbonisation à l'acide sulfurique et les lipides totaux par l'acide phosphovanillique après extraction au chloroforme/méthanol (2:1, v:v).

Les protéines ou plus précisément l'ensemble des acides aminés, libres ou non, représentent la fraction la plus grande du poids sec (de 50 à 60%). Les lipides constituent également une fraction importante (de 10 à 30%) et leurs variations saisonnières sont considérables (Hecq 1982). Les triglycérides tendent à être remplacés par des mono-esters d'acides gras chez les Copépodes d'eaux profondes ou d'eaux superficielles froides. Au cours d'expériences de jeûne, les triglycérides disparaissent les premiers et les esters gras représenteraient donc une forme de réserve. La comparaison des acides gras dans le phytoplancton et dans les Copépodes a montré, par ailleurs, une certaine différence de composition, contrairement à ce qui se passe pour les acides aminés. Le pourcentage des chaînes longues (C22-6 notamment) serait ainsi plus élevé chez le zooplancton. (Goffart et Hecq, 1993). Les lipides contiennent une petite fraction d'hydrocarbures: le plus important de ceux-ci est le pristane.

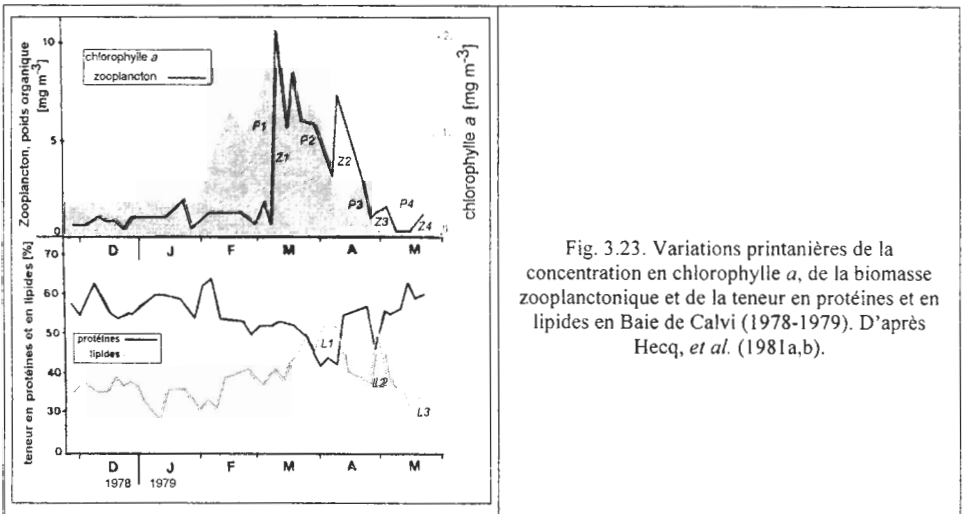


Fig. 3.23. Variations printanières de la concentration en chlorophylle a, de la biomasse zooplanctonique et de la teneur en protéines et en lipides en Baie de Calvi (1978-1979). D'après Hecq, et al. (1981a,b).

Les carbohydrates ne constituent qu'une faible fraction de la matière organique du zooplancton: chez *Meganyctiphanes norvegica*, ils ne représentent que 1 à 3% du poids sec (Goffart et Hecq, 1993).

Dans les eaux de surface de la Baie de Calvi, le stockage de lipides par les Copépodes, sous forme de gouttelettes d'huile, se fait en phase avec le déroulement des pics de phytoplancton plutôt qu'en fonction du cycle été-hiver (fig. 3.23). A chaque poussée phytoplanctonique en mars, en avril et en mai, succède une poussée zooplanctonique. C'est dans la phase descendante du pic de chlorophylle *a* (P_1) que s'observe chaque fois une augmentation de la biomasse des Copépodes (Z). Pendant la phase descendante du pic zooplanctonique (Z_1) une augmentation de la teneur en lipides des Copépodes (L_1) coïncide avec une diminution de leur biomasse et l'apparition du pic phytoplanctonique suivant (P_2) Lors de cette nouvelle floraison, apparaît une seconde génération d'herbivores (Z_2) (jeunes nauplii, copépodites), au départ pauvre en graisses, qui mettra a profit le pic phytoplanctonique suivant (P_3) pour augmenter sa teneur en lipides (L_2). Le cycle recommence, avec une efficacité moins apparente du fait de l'enfoncement des maxima de production primaire au niveau de la nutricline (Hecq, Gaspar et Dauby, 1981a,b).

3.4.9- Les variations diurnes

Les variations diurnes du phytoplancton sont liées au cycles de la photosynthèse et des processus de production primaire. Cependant, dans l'océan, le taux de production phytoplanctonique [h^{-1}] apparaît plus élevé le matin que l'après-midi, alors que la production [$mg\ C\ m^{-3}\ h^{-3}$] est maximale en fin d'après midi. Dans les eaux eutrophes, c'est l'inverse. Ces différences ne semblent pas dues à une variation de la concentration en chlorophylle dans les cellules mais probablement à des changements dans la composition biochimique des cellules.

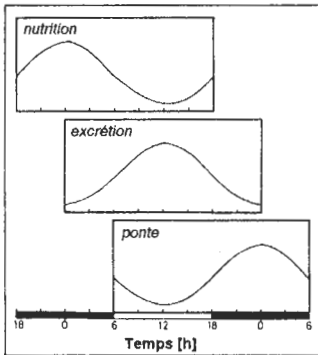


Fig. 3.24. Schéma synthétique de la variation diurne de la nutrition de l'excrétion et de la production d'œuf chez les Copépodes herbivores. D'après Checkley *et al.* (1992).

L'activité physiologique du zooplancton présente également un cycle diurne. Cependant, des mesures d'activité respiratoire et nutritionnelle montrent des périodes d'activité décalées par rapport à ce cycle. Ainsi chez *Leptomysis lingvura*, en milieu naturel en Baie de Calvi, les taux respiratoires et nutritionnels [h^{-1}] augmentent progressivement au cours de la nuit pour décroître brutalement après le lever du jour. Ces rythmes sont en phase avec le cycle

diurne de migration et de formation d'essaims (Hecq, Licot, Gaspar, 1981; Daro et Hecq, 1983; Hecq et Goffart, 1984). Chez les femelles adultes de *Acartia erythraea* et *A. pacifica* et de *Centropages furcatus*, présentant ou non un cycle migratoire nyctéméral, la teneur en pigments du tube digestif est maximale la nuit et la production d'œufs est maximale 24 h plus tard; l'excrétion d'ammonium est maximale le jour (fig. 3.24) (Checkley *et al.*, 1992).

Les différents processus physiologiques sont en phase avec le cycle de nutrition. La production de pelotes fécales et l'activité respiratoire présentent un retard de 20 à 60 min par rapport à l'ingestion alors que l'excrétion d'ammonium présente un retard de 12 h. La ponte présente un retard de 24 h sur l'alimentation. Ces délais dépendent des vitesses de réaction propres à ces processus qui ne sont pas instantanés comme cela est supposé dans la plupart des modèles. Les cycles migratoires se greffent sur ces cycles physiologiques.

3.4.10. Les migrations saisonnières, ontogéniques et nycthémerales

Si de rares espèces méso et macrozooplanctoniques comme *Anomalocera patersoni* (Copépode) se cantonnent strictement dans les premiers centimètres de la colonne d'eau ou même hors de l'eau (Champalbert, 1969) et d'autres au-delà de 1500 m comme *Thysanopoda cornuta* (Euphausiacés) (Vinogradov, 1970), la plupart des crustacés planctoniques effectuent des migrations verticales en phase avec les cycles saisonniers, reproductifs (ontogéniques) ou diurnes (nycthémerales). En Atlantique Nord (59°N, 19°W), à la fin de l'hiver l'essentiel de la biomasse zooplanctonique constituée de *C. finmarchicus* est située à plus de 350 m de profondeur. Au début du printemps, les migrations saisonnières font remonter 95% de cette biomasse dans les 100 premiers mètres où s'effectue la reproduction (Longhurst et Williams, 1979). En zone marginale des glaces, en hiver, les Copépodes sont dispersés sous la glace dans les 300 premiers mètres de la colonne d'eau. Lorsque la neige fond et qu'une lumière significative commence à traverser la couche de glace, les Copépodes remontent en surface et se répartissent en fonction de leur taille sur les aspérités de la face inférieure de la glace. Quand la glace est fondue, ils se maintiennent dans les couches superficielles de la colonne d'eau (Fukuchi *et al.*, 1988). En Antarctique, le Krill *Euphasia superba* présente un comportement analogue (Smetacek *et al.*, 1990). Les Euphausiacés présentent des migrations ontogéniques. Les œufs d'*Euphasia superba* pondus en surface coulent jusqu'à des profondeurs de 2500 m et la remontée se fait en fonction de la durée des stades de développement et à la faveur des courants verticaux. Au total, le développement ontogénique peut s'étendre sur plusieurs années (2 à 7 ans) (Everson, 1982; Everson et Bone, 1986).

Le Copépode herbivore *Calanus finmarchicus* et son prédateur le Chétognathe *Sagitta elegans* effectuent des migrations nycthémerales, le jour, vers une profondeur de 100 m et la nuit, vers la surface (Russel, 1931; Nicholls, 1933). Les Euphausiacés opèrent des déplacements de plusieurs centaines de mètres (Baker, 1970). Les mécanismes de migration ne sont pas continus et on assiste à des phases de maintien à profondeur constante en relation avec l'alimentation (la nuit) et de comportement d'essaim (le jour) et des phases de mouvement verticaux rapides localisés aux périodes de coucher et de lever du soleil (Daro et Hecq, 1983; Hecq, SaintVitu et Dauby 1984; Daro, 1988). La nuit, les Copépodes se cantonnent au maximum de biomasse ou plutôt de production phytoplanctonique

(Longhurst, 1976, 1981). En Atlantique Nord-Ouest, le maximum vertical macrozooplanctonique ($>153 \mu\text{m}$) se situe au niveau du maximum de productivité phytoplanctonique alors que le microzooplancton ($35\text{-}153 \mu\text{m}$) est rencontré au niveau du maximum subsuperficiel de biomasse phytoplanctonique (Le Fèvre et Frontier, 1988). Il semble qu'en cas de surabondance alimentaire, les cycles de migrations soient perturbés et les migrations en profondeurs soient réduites (Atkinson *et al.*, 1992).

Les vitesses verticales maximales sont de l'ordre de $5 \cdot 10^{-3} \text{ m s}^{-1}$ (17 m h^{-1}) chez le petit Copépode *Acartia clausi*, migrant de 10 à 15 m et de $3 \cdot 10^{-2} \text{ m s}^{-1}$ (107 m h^{-1}) chez *Calanus finmarchicus* dont l'amplitude de la migration est de 100 m environ. Chez l'Euphausiacé *Meganyctiphanes* effectuant des migrations de 200 à 300 m, la vitesse approche les $6 \cdot 10^{-2} \text{ m s}^{-1}$ (215 m h^{-1}) (Bainbridge, 1961). Le Krill *Euphausia superba* peut migrer à des vitesses de 1000 m h^{-1} (Marr, 1962). Ces vitesses permettent à ces Crustacés macrozooplanctoniques d'effectuer leur déplacement en moins d'une heure. En comparant les vitesses verticales, il semblerait que la valeur absolue des vitesses négatives (vers le bas) soient 1.5 fois supérieures à celle des vitesses positives. Il n'est pas exclu que les organismes profitent de la circulation verticale pour assurer leurs migrations (*e.g.* cellules de Langmuir, divergences...)

De telles migrations ne concernent que 25 à 50% des espèces et les déplacements atteignent des profondeurs variables chez les adultes et certains stades sub-adultes des Copépodes (à partir de C IV) mais n'affectent pas les jeunes copépodites et les nauplii (Atkinson *et al.*, 1992). Il en résulte une ségrégation spatiale verticale des espèces et des stades de développement, qui est variable en fonction du temps. D'un point de vue fonctionnel, le cycle migratoire nyctéméral des Copépodes herbivores semble répondre à une double contrainte, la protection contre les prédateurs et le besoin alimentaire. La lumière semble le facteur déclencheur de cette migration bien qu'on observe des mysidacés qui perdent leur rythme diurne pour adopter un cycle tidal de fréquence très proche (Hecq, 1982). Grâce à ces migrations, les organismes peuvent traverser la pycnocline en peu de temps et passer d'un système trophique à l'autre en moins d'une heure. D'un point de vue énergétique, l'activité migratoire de *Calanus finmarchicus* augmente ses dépenses métaboliques de 31 à 35 fois pendant ce déplacement de 100 m (Petipa, 1967), ce qui n'affecte guère ses pertes métaboliques globales compte tenu des possibilités d'optimiser les recherches alimentaires. Les *Acartia* ne montrent aucune augmentation du métabolisme (Petipa, 1967). Les migrations assurent au phytoplancton la possibilité d'accroître sa biomasse pendant la journée en l'absence d'herbivores et de n'être consommé que la nuit quand il a atteint sa biomasse maximale. Lors de cette migration, une part de la production primaire de surface est exportée et redistribuée sur une centaine de mètres en profondeur sous forme d'ammonium, de pelotes fécales, de CO_2 et de pontes. Il est probable que les fortes valeurs d'ammonium trouvées sous la pycnocline, en Méditerranée, en Mer du Nord et dans l'Océan Austral, soient dues à ce mécanisme. Enfin, les migrations nocturnes vers les profondeurs permettent à ces espèces d'échapper aux prédateurs planctonophages, comme les *Chromis chromis* en Baie de Calvi qui ne se nourrissent que le jour.

Sur base de ces observations, nous déterminons le terme de déplacement vertical des variables méso et macrozooplanctoniques du modèle:

i) en imposant un déplacement instantané des organismes au-dessus et en dessous de la pycnocline au lever et au coucher du soleil;

ii) en calculant une vitesse verticale w_j [$m\ s^{-1}$], fonction d'une vitesse maximum w_j^{max} et du produit des limitations par l'éclairement $(E(z))$ [$w\ m^{-2}$] et par la quantité de nourriture phytoplantonique P à la profondeur (z) ;

$$w_j = w_j^{max} \left(\frac{|E(z) - E_{w_j}|}{k_{2w_j} + |E(z) - E_{w_j}|} \right) \left(1 - \frac{(P - P_0)}{k_{1w_j} + P - P_0} \right) \quad 3.65$$

où le signe de w_j dépend du signe de la différence $(E(z) - E_{w_j})$ et où P_0 est le seuil d'ingestion; E_{w_j} est l'éclairement optimal pour lequel la vitesse verticale est nulle; k_{1w_j} est la constante de demi-saturation pour la limitation de la vitesse de migration par la nourriture et k_{2w_j} la constante de demi-saturation pour la limitation de la vitesse de migration par l'éclairement; les valeurs des paramètres w_j^{max} et E_{w_j} sont fonction du stade de développement et celles de k_{1w_j} et k_{2w_j} sont constantes;

iii) en imposant une variation de la vitesse de migration en fonction du taux de changement de l'éclairement (Andersen et Nival, 1991).

Tab. 3.5. Valeur des coefficients de l'équation 3.65 appliquée aux copépodites et aux adultes de *C. finmarchicus* en Mer du Nord. D'après Touratier (1996).

		CI	CII	CIII	CIV	CV	AD
w_j^{max}	[$m\ h^{-1}$]	120	240	420	720	960	1200
E_{w_j}	[$\mu Ein\ m^{-2}\ s^{-1}$]	100	80	60	50	40	35
k_{1w_j}	[$\mu g\ C\ l^{-1}$]	2	2	2	2	2	2
k_{2w_j}	[$\mu Ein\ m^{-2}\ s^{-1}$]	50	50	50	50	50	50

3.4.11. Modèles de dynamique de population

La reproduction des Copépodes n'est pas continue et fait apparaître des cohortes d'organismes de la même espèce, nés quasi simultanément et qui forment des groupes séparés, bien reconnaissables au sein de la population totale de l'espèce (Bougis, 1974). Selon les espèces, ces cohortes peuvent être suivies plus ou moins longtemps et permettent l'estimation de la production (Mann 1969). La méthode d'Allen (1966), développée par Mann (1969) pour le zooplancton, suppose une cohorte qui, au temps t_1 , compte n_1 individus de poids moyen w_1 et au temps t_2 , n_2 individus de poids moyen w_2 . La biomasse est égale à $n_1 w_1$ au temps t_1 et à $n_2 w_2$ au temps t_2 . Entre t_1 et t_2 , les individus ont gagné du poids mais certains sont morts. On admet, en première approximation, que dans l'intervalle de temps $t_2 - t_1$, pris relativement court, la mortalité a été régulièrement répartie dans le temps ainsi que le gain de poids des individus et que la courbe $O_1 O_2$ est une droite. La production réalisée entre t_1 et t_2 correspond donc à l'accroissement de poids des n_2 individus restants, additionné du gain de poids acquis par les individus disparus avant leur mort et s'exprime de la façon suivante:

$$P = n_2 (w_2 - w_1) + (n_1 - n_2) \left(\frac{w_2 - w_1}{2} \right) \quad 3.66$$

ou, en effectuant:

$$P = (n_2 - n_1) \left(\frac{w_2 - w_1}{2} \right) \quad 3.67$$

La biomasse consommée vaut:

$$B_c = (n_1 - n_2) w_2 + (n_1 - n_2) \left(\frac{w_2 - w_1}{2} \right) \quad 3.68$$

ou, en effectuant:

$$B_c = (n_1 - n_2) \left(\frac{w_2 + w_1}{2} \right) \quad 6.69$$

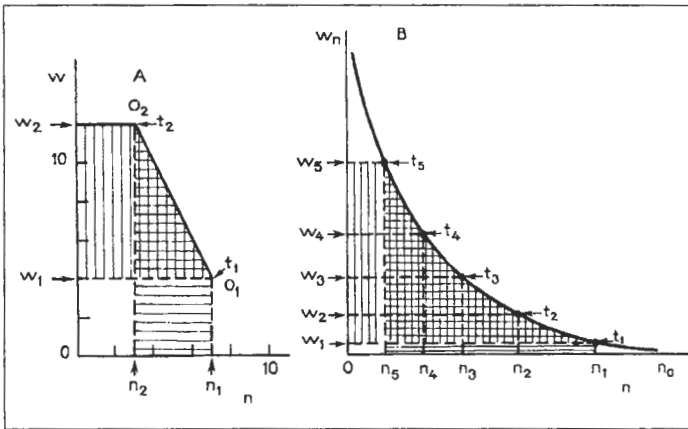


Fig. 3.25. Schéma de l'évolution d'une cohorte au cours du temps: (A) temps t_1 et t_2 et (B) temps $t_1, t_2, t_3, \dots, t_5$. La production est représentée sur la figure par des hachures verticales et la biomasse consommée de t_1 à t_2 par des hachures horizontales. D'après Mann (1969) dans Bougis (1974).